

Снежные водоросли и цианобактерии ряда районов Урала и Западного Саяна

© 2022. И. В. Новаковская¹, к. б. н., н. с.,
Е. Н. Патова¹, к. б. н., в. н. с.,
Е. Г. Макеева², к. б. н., с. н. с.,

¹Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Государственный природный заповедник «Хакасский»,
655017, Россия, г. Абакан, а/я 189,

e-mail: novakovskaya@ib.komisc.ru, patova@ib.komisc.ru, meg77@yandex.ru

Исследовано видовое разнообразие водорослей и цианобактерий на горных склонах северных регионов Урала и Западного Саяна в местах «цветения» снега с красным, коричневым и чёрным окрашиванием. Площадь таких снежников варьировала от 50 до 45000 м². В среднем на поверхности снега 1 см² отмечено 17,6–142,4 тыс. клеток. Всего выявлено 29 видов из 5 отделов, преобладают одноклеточные коккоидные зелёные водоросли. Основными видами, вызывающими красное «цветение» снега, являются *Chloromonas reticulata* и *Chlamydomonas proteus*. Высокую частоту встречаемости в пробах снега также имели cf. *Xerochlorella minuta* и *Stichococcus* cf. *bacillaris*. Талая вода снежников в местах активного развития водорослей и цианобактерий характеризуется слабкокислой реакцией среды, низкой электропроводностью и невысоким содержанием основных биогенных элементов.

Ключевые слова: разнообразие снежных водорослей и цианобактерий, Полярный, Приполярный и Северный Урал, Западный Саян, химический состав снега.

Snow algae and cyanobacteria in several regions of the Urals and the Western Sayan

© 2022. I. V. Novakovskaya¹ ORCID: 0000-0001-5056-9965⁹

E. N. Patova¹ ORCID: 0000-0002-9418-1601⁹, E. G. Makeeva² ORCID: 0000-0002-2445-2429⁹

¹Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural
Branch of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

²Khakassky State Nature Reserve,

PO Box 189, Abakan, Russia, 655017,

e-mail: novakovskaya@ib.komisc.ru, patova@ib.komisc.ru, meg77@yandex.ru

We studied the species diversity of algae and cyanobacteria on the colored snow surface (red, brown and black) of mountain slopes in the northern regions of the Urals (Polar, Subpolar and Northern Urals) and Western Sayan (the eastern part of the State Nature Reserve “Pozarym named after V.M. Zimin”). The area of the snow patches was 50–45,000 m². In average, 17.6–142.4 thousand algal and cyanobacteria cells were found on the 1 cm² of the snow surface. We identified 29 algal and cyanobacteria species from five divisions (Cyanobacteria – 1, Bacillariophyta – 1, Ochrophyta – 3, Chlorophyta – 21, Charophyta – 3). Unicellular coccoid green algae predominate. Most of the identified species are widespread in terrestrial and aquatic ecosystems. They are able to vegetate under conditions of low temperatures and high solar radiation. *Chloromonas reticulata* (Gorozh.) Gobi and *Chlamydomonas proteus* E.G. Pringsh. are main sources of the red bloom of the snow patches. These species were found during direct visual inspection of snow samples in the field. Species cf. *Xerochlorella minuta* (J.B. Petersen) Mikhailuk & P.M. Tsarenko and *Stichococcus* cf. *bacillaris* Nägeli also had a high frequency of occurrence in the snow samples, but these species were found in laboratory conditions when cultivating on nutrient media. We also studied chemical indicators in places of mass development of algae and cyanobacteria, including: pH, conductivity, color, chemical oxygen demand (COD), permanganate value (PV), N_{total}, P_{total}, C_{total}, C_{inorg.}, C_{org.}, a number of macro and micro elements. The melted snow is characterized by a slightly acidic pH, low electrical conductivity and low content of the main biogenic elements.

Keywords: diversity of snow algae and cyanobacteria, Polar, Subpolar and Northern Urals, Western Sayan, chemical composition of snow.

Водоросли и цианобактерии (ЦБ) снега и льда – это организмы, которые могут существовать в экстремальных условиях при очень низких температурах и их резких колебаниях. Они способны переносить недостаток или избыток света в течение длительного времени, выдерживать сильное ультрафиолетовое облучение [1–2]. Известно более 300 видов и разновидностей снежных водорослей и ЦБ, среди них преобладают Cyanobacteria и Chlorophyta [3–4]. В зависимости от степени адаптации криофильные водоросли и ЦБ подразделяют на психрофильные (облигатные криофилы), растут только при низких температурах и погибают при повышении температуры выше определённого порога (t_{\min} около 0°C , $t_{\text{opt.}} \leq 15^{\circ}\text{C}$ и $t_{\max} = 15\text{--}20^{\circ}\text{C}$). К таким видам относятся большинство водорослей и ЦБ снега и льда. Виды, предпочитающие более высокие температуры, относятся к психротолерантным (необлигатные криофилы). В основном это виды из вечной мерзлоты и альпийских почв ($t_{\min} > 0^{\circ}\text{C}$ и $t_{\text{opt.}} > 15^{\circ}\text{C}$) [5–6].

Благодаря наличию пигментов водоросли и ЦБ могут вызывать «цветение» снега различных оттенков. Выделяют: красное, жёлтое, зелёное, синее и фиолетово-коричневое «цветение» [3, 7–10]. Оттенок цвета зависит также от плотности популяции и стадии жизненного цикла, в которой находится организм [14]. Чаще других наблюдается красное «цветение» снега в результате накопления покоящимися клетками кето-каротиноида – астаксантина [5, 9, 12].

Криофильные водоросли и ЦБ представляют большой интерес для биотехнологии и промышленности, так как способны производить холодоактивные ферменты и белки, вещества, поглощающие УФ-излучение, антиоксиданты, омега-3 жирные кислоты и др. [6, 13–15].

В период глобальных изменений климата «цветению» водорослей и ЦБ уделяется повышенное внимание специалистов во всём мире, так как это явление оказывает огромное влияние на процессы круговорота органических веществ в природе и является одной из причин снижения общей площади снегового покрова северного и южного полюсов [2–3, 7–11, 16–17].

Изучение снежных водорослей и ЦБ – сложный и длительный процесс, отбор проб затруднён тем, что скопления снега находятся высоко в горах и труднодоступны. Несмотря на это, обследованы многие горные системы [4, 18]. В настоящее время активно развиваются

эколого-флористические и физиологические исследования водорослей снега и льда в различных высокогорных районах мира, Арктики и Антарктиды [3–5, 11, 16–17, 19–23].

«Цветение» снега ежегодно отмечается летом в северных районах Урала и Западного Саяна, однако изучение видового состава криофильных водорослей и ЦБ для данных территорий не проводилось.

Целью настоящей работы является изучение видового разнообразия снежных водорослей и ЦБ Урала (Полярный, Приполярный, Северный) и Саян (Западный), а также химических показателей снега, где было отмечено «цветение» этих организмов.

Объекты и методы исследования

На Полярном, Приполярном и Северном Урале сборы водорослей и ЦБ были выполнены в июле-августе 2011, 2012, 2016–2021 гг., на снежниках, где было отмечено «цветение» снега (табл. 1; рис. 1, см. цв. вкладку V). Снежник – неподвижное скопление снега в местах, защищённых от ветра и солнца, сохраняющееся после стаивания окружающего снежного покрова. Северные регионы Урала расположены на территории Республики Коми, Ямало-Ненецкого автономного округа и Ханты-Мансийского автономного округа Тюменской области. По геофизическим данным, фундамент Уральских гор преимущественно сложен метаморфическими и магматическими породами. Климат региона – резко континентальный, с длинной холодной зимой и коротким прохладным летом. Приполярный Урал – самая высокая часть в системе Уральского хребта (наивысшая точка – гора Народная, 1894,5 м) [24].

В горной системе Западного Саяна пробы были собраны в июне 2019 и 2021 гг. у подножия хребта Кохош, возле безымянного притока р. Большой Он (верхнее течение), в восточной части Государственного природного заказника «Позарым им. В.М. Зимина». Западный Саян – горная система в южной части Сибири. Исследования были проведены в районе северного макросклона Западного Саяна, на территории Хакасии, в высокогорном поясе, основное пространство которого занимает массивно-высокогорный рельеф, в пределах высот 1700–2000 м. Климат высокогорий континентальный, характеризуется продолжительной снежной зимой и коротким летом [25].

Площадь окрашенных участков снега определяли с помощью их оконтуривания

И. В. Новаковская, Е. Н. Патова, Е. Г. Макеева
«Снежные водоросли и цианобактерии
ряда районов Урала и Западного Саяна». С. 149.

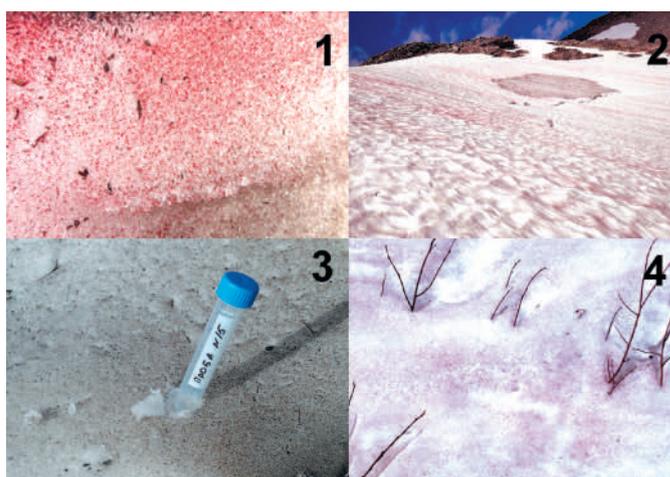


Рис. 1. Места отбора альгологических проб: 1 – Полярный (красное «цветение» снега);
2 – Приполярный (красное «цветение» снега); 3 – Северный Урал
(коричневое «цветение» снега); 4 – Западный Саян (красное «цветение» снега)
Fig. 1. Algological sampling sites: 1 – Polar (red “bloom” of snow); 2 – Subpolar (red “bloom” of snow);
3 – Northern Urals (brown “bloom” of snow); 4 – Western Sayan (A – red “bloom” of snow)

Таблица 1 / Table 1

Характеристика мест сбора проб снега
Characteristics of sites where snow samples were collected

№	Район, год сбора Region, year of sampling	Место сбора Sampling site	Высота над уровнем моря Height above sea level	Координаты Coordinates	Окраска снега Color of snow
Полярный Урал / Polar Urals					
1	г. Константинов Камень, 2011 Mount Konstantinov Kamen, 2011	снежник среди курумников snow patch among the screes	400	N 68°29'32,3" E 66°13'44,3"	красная red
Приполярный Урал / Subpolar Urals					
2	Хребет Малдынырд, 2019–2021 Ridge Maldynyrd, 2019–2021	снежник среди курумников snow patch among the screes	951	N 65°12'23" E 60°12'07"	красная red
Северный Урал / Northern Ural					
3	Верховье реки Тельпоз, 2018 Upper reaches of the Telpoz river, 2018	снежник на береговой полосе реки snow patch on the river bank	670	N 63°42'52,3" E 59°08'42,8"	красная red
4	Окрестности хребта Тельпозиз, 2018 Near Telpoziz ridge, 2018	снежник в берёзовом криволезье snow patch in a crooked birch forest	571	N 63°40'31,2" E 59°07'16,3"	красная red
5	Окрестности г. Пеленер, 2016, 2018 Near Mount Pelener, 2016, 2018	снежник на горной луговине snow patch on mountain meadow	706	N 63°22'52,7" E 58°55'22,8"	красная и коричневая red and brown
6	Окрестности г. Пеленер, 2016 Near Mount Pelener, 2016	снежник на разнотравно- злаковом лугу snow patch on forb- grass meadow	585	N 63°22'36,2" E 58°54'20,3"	красная и чёрная red and black
7	Окрестности г. Кузькудинер, 2016 Near Mount Kuzkudiner, 2016	снежник среди курумников snow patch among the screes	650	N 63°48'48,6" E 59°11'45,8"	красная red
Западный Саян / Western Sayan					
8	Подножие хребта Кохош, 2019, 2021 Foothill of the Cohosh ridge, 2019, 2021	снежник в лиственнично- кедровом лесу snow patch in larch- cedar forest	1782	N 51°44'59,82" E 89°50'4,68"	красная Red

с использованием навигатора **Garmin GPS-MAR 64st** (Китай). Пробы снега отбирали в местах «цветения» водорослей на глубину до 10 см в стерильные пластиковые пробирки объёмом 15 мл Greiner Bio-One (Австрия), а также в чашки Петри и пробирки с питательной средой 3N BBM и Bg 11 [26, 27].

Для выявления видового разнообразия и количественных показателей использовали

прямое микроскопирование собранного снега. Исследование выполнено в полевых условиях с помощью микроскопа Биолам Д-11. Для количественного учёта клеток водорослей и ЦБ отбирали снег рамкой площадью 5 см² на глубину до 5 см. Учёт проводили в день отбора пробы образцов прямым счётом клеток. Снег растапливали, отбирали 1 мл пробы, рассчитывали объём одной капли (1/26 мл), помещали

каплю на предметное стекло и проводили учёт клеток в препарате в пяти повторностях для каждого образца. Затем рассчитывали численность клеток на площадь 1 см².

Температуру снега в местах «цветения» определяли с помощью инфракрасного бесконтактного термометра Optris MiniSight (Германия). Для измерения электропроводности талой воды в полевых условиях использовали Hanna Water Test 98121 (Германия). Анализ остальных гидрохимических показателей (ионы, микроэлементы и др.) выполнен в экоаналитической лаборатории ИБ Коми НЦ УрО РАН.

В лабораторных условиях изучали разнообразие водорослей и ЦБ с использованием накопительных и монокультур. Для получения альгологически чистых культур применяли метод посева штрихом и изоляцию с помощью микропипетки [26, 27]. Выращивание водорослей и ЦБ проводили на жидкой и агаризованной средах 3N BBM и Vg 11. Для исследования штаммов использован микроскоп Nikon Eclipse 80i при увеличении до 1000 раз, оборудованного системой дифференциального интерференционного контраста и видеофиксации изображений. Идентификация видов проведена с привлечением отечественных и

Таблица 2 / Table 2

Химические показатели снега в местах массового развития снежных водорослей и цианобактерий
Chemical indicators of snow in places of mass development of snow algae and cyanobacteria

Показатель Parameter	Единицы измерения Units	Диапазон значений Value range
pH	ед. / units	5,3±0,5 – 6,0±0,6
Электропроводность Conductivity	мкСм/см / µS/cm	2,8±0,6 – 9,8±2,0
Цветность / Color	градусы / degrees	9±4 – 67±7
ХПК/ COD	мгО/дм ³ / mgO/dm ³	5,7±1,7 – 75±15
Перманганатная окисляемость Permanganate oxidizability	мгО/дм ³ / mgO/dm ³	0,65±0,13 – 4,2±0,4
N-NH ₄ ⁺		< 0,010 – 1,21±0,29
N-NO ₃ ⁻		<0,050
N _{общ.} / N _{total}		< 0,50 – 1,28±0,23
HCO ₃ ⁻		< 6,1
PO ₄ ³⁻		< 0,05 – 0,27±0,04
P _{общ.} / P _{total}		< 0,02 – 0,088±0,028
SO ₄ ²⁻		< 2,0
Cl ⁻		< 0,5 – 1,8±0,4
C _{общ.} / TC	мг/дм ³ / mg/dm ³	1,81±0,22 – 19,7±2,4
C _{неорг.} / IC		0,47±0,07 – 1,35±0,16
C _{орг.} / TOC		2,1±0,6 – 18,4±2,5
K		0,13±0,03 – 0,55±0,13
Ca		<0,050 – 0,31±0,08
Mg		<0,050 – 0,056±0,013
Na		0,051±0,012 – 0,62±0,15
Fe _{общ.} / Fe _{total}		<0,05
Si		< 0,05 – 0,099±0,024
Mn		< 1,0 – 8,9±2,8
Zn		< 5,0 – 17±6
Cu		< 1,0 – 2,6±0,8
Pb		< 4,0
Cd		< 0,2
Ni		
Co		< 1,0
Sr		

Таблица 3 / Table 3

Список водорослей и цианобактерий, выделенных с поверхности снега в северных регионах Урала и Западного Саяна / List of algae and cyanobacteria isolated from the snow surface in the northern regions of the Urals and the Western Sayan

Таксон Taxon	Полярный Урал Polar Urals	Приполярный Урал Subpolar Urals	Северный Урал Northern Urals	Западный Саян Western Sayan
Cyanobacteria				
<i>Pseudanabaena</i> sp.	–	–	5	–
Bacillariophyta				
<i>Navicula</i> sp.	–	–	–	8
Ochrophyta				
<i>Botrydiopsis eriensis</i> J. Snow	–	–	–	8
<i>Characiopsis acuta</i> (A. Braun) Borzi	–	–	–	8
<i>Xanthonema</i> sp.	–	–	–	8
Chlorophyta				
<i>Bracteacoccus giganteus</i> H.W. Bisch. et H.C. Bold	–	–	4	8
<i>Chlamydocapsa</i> sp.	–	–	5	–
<i>Chlamydomonas macrostellata</i> J.W.G. Lund	–	–	7	–
<i>Chlamydomonas proteus</i> E.G. Pringsh.	–	–	–	8
<i>Chlamydomonas</i> spp.	–	–	3,5	–
cf. <i>Chlamydomonium starrii</i> (Fott) H. Ettl et G. Gärtner	–	–	5	–
cf. <i>Xerochlorella minuta</i> (J.B. Petersen) Mikhailyuk & P.M. Tsarenko	–	2	5	8
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.	–	–	5	–
<i>Chlorococcum ellipsoideum</i> Deason & H.C. Bold	–	–	5	–
<i>Chloroidium saccharophilum</i> (W. Krüger) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl & Proschold	–	2	5	–
<i>Chloromonas reticulata</i> (Gorozh.) Gobi	1	2	3,6	8
<i>Elliptochloris bilobata</i> Tscherm.-Woess	–	2	–	–
<i>Fernandinella alpina</i> Chodat	–	–	–	8
<i>Fernandinella semiglobosa</i> (F.E. Fritsch & R.P. John) Škaloud & Leliaert	–	2	–	–
<i>Keratococcus bicaudatus</i> (A. Braun ex Rabenh.) J.B. Petersen	–	–	–	8
<i>Monoraphidium terrestre</i> (Bristol) Krienitz & Klein	–	–	5	–
<i>Pseudococcomyxa</i> sp.	–	–	5	8
<i>Scotinosphaera grandis</i> (Bristol) Wujek & R.H. Thomps.	–	–	–	8
<i>Spongiococcum tetrasporum</i> Deason	–	–	5	–
<i>Stichococcus</i> cf. <i>bacillaris</i> Nägeli	–	3	5	8
<i>Symbiochloris reticulata</i> (Tscherm.-Woess) Škaloud, Friedl, A. Beck & Dal Grande	–	–	7	–
Charophyta				
<i>Cosmarium saxicola</i> Kaiser	–	–	5	–
<i>Cylindrocystis</i> sp.	–	–	–	8
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) P.C. Silva, Mattox & W.H. Blackwell	–	–	5	–

Примечание: цифры соответствуют номеру пробной площадки (табл. 1), знак «–» – вид не обнаружен.
Note: the numbers correspond to the sampling site number (see Table 1), “–” – species not found.

зарубежных определителей [27–29]. Таксономия и номенклатура водорослей и ЦБ приведены по AlgaeBase [30].

Сходство видового состава оценивали по коэффициенту Сьерёнсена, который рассчитывали при помощи программы ExStatR [31]. Для визуализации полученных результатов использовали представления в виде плеяды Терентьева.

Результаты и обсуждение

В горных системах Урала и Западного Саяна неподвижные скопления снега встречаются в субнивальном и горно-тундровом поясах. В результате выветривания моренных отложений из прилегающих ландшафтов на поверхности снега накапливается мельчайший пылевой материал (криоконит), содержащий почвенные частицы и споры водорослей и ЦБ. С повышением температуры на снежниках начинается активное снеготаяние, появляется жидкая вода, обогащённая питательными элементами из почвенных и пылевых частиц (табл. 2). Несмотря на слабокислую рН и низкую электропроводность талая вода содержит основные биогенные элементы, необходимые для активного развития водорослей и ЦБ, включая соединения азота, фосфора, углерода, а также кальций, магний, железо и ряд микроэлементов (табл. 2). На поверхности снега формируются благоприятные условия для развития снежных водорослей и ЦБ, обилие которых может достигать стадии «цветения». Наиболее часто на исследованной территории отмечали красное «цветение» снега, вызываемое представителями родов *Chloromonas* и *Chlamydomonas*. Для защиты от неблагоприятных условий клетки этих водорослей переходят в стадию инцистирования. В них под влиянием повышенного ультрафиолетового освещения в больших количествах накапливается красный пигмент – астаксантин, что вызывает окрашивание снега в местах их массового развития [5, 9, 12]. Площадь таких пятен может варьировать от 50 до 45 000 м² и более.

Насыщенность цвета окрашенного снега зависела от количества клеток на снежной поверхности, в среднем она составляла 17,6–142,4 тыс. кл./см². Основная масса клеток была сосредоточена в верхнем слое снега на глубине 0–5 см, максимальная глубина окрашенного снега была более 20 см.

«Цветение» водорослей и ЦБ может приводить к повышению температуры за счёт уменьшения альбедо поверхности снега и льда,

что ускоряет скорость их таяния [2–3, 7–11, 16–17]. На Приполярном Урале в момент отбора проб температура красного снега составила: на поверхности от -2,4 до -3,8 °С, чёрного – до -1,8 °С, на глубине 10 см температура снега была в диапазоне от -0,6 до -1,5 °С.

Всего в снежниках исследованных районов было обнаружено 29 видов из 5 отделов: Cyanobacteria – 1, Bacillariophyta – 1, Ochrophyta – 3, Chlorophyta – 21, Charophyta – 3 (табл. 3). Большая часть видов выявлена только культуральными методами, при прямом микроскопировании большинство из них не были отмечены. По таксономическому разнообразию преобладают одноклеточные зелёные водоросли. Многие из выявленных видов широко распространены в наземных и водных экосистемах и не вызывают «цветение» снега, но способны выживать на его поверхности при низких температурах и высокой солнечной радиации. В течение длительного времени они сохраняются на поверхности снега и льда в виде покоящихся клеток (акинет, апланоспор, зигот), которые при благоприятных условиях культивирования начинают активно развиваться. Как правило, в искусственных условиях культивируется лишь ограниченное число видов [32]. Большинство таксонов выделены в чистую культуру и содержатся в коллекции водорослей ИБ Коми НЦ УрО РАН (<http://ib.komisc.ru/sykoa/collection/225>).

Видовое разнообразие водорослей и ЦБ специфично для каждого района исследований

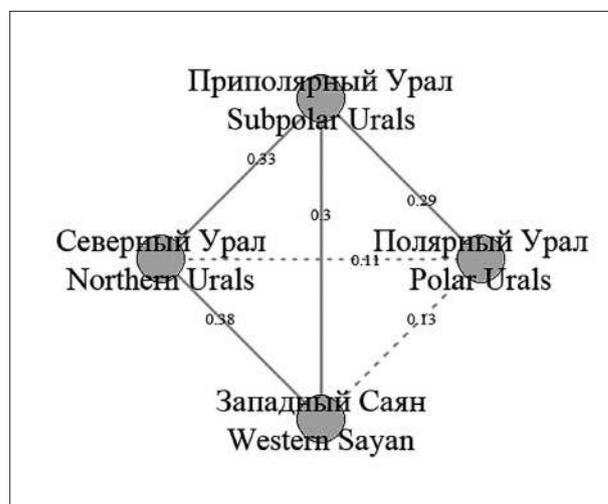


Рис. 2. Коэффициент сходства флористического состава снежных водорослей и цианобактерий, рассчитанный для разных регионов исследования, представлен в виде плеяды Терентьева

Fig. 2. The similarity graph between algae and cyanobacteria from different study regions presented in the form of the Terentyev Pleiad

(табл. 3). Коэффициент Сьёренсена подтверждает низкое сходство видового состава снежных водорослей и ЦБ, находится в диапазоне 11–38% (рис. 2), что связано с особенностями местообитания исследованных организмов.

В исследованных районах Урала и Саян при прямом микроскопировании выявлены виды из отдела Chlorophyta – *Chloromonas reticulata* и *Chlamydomonas proteus*, по-видимому, они и вызывают окрашивание снега в красный цвет. При культивировании на питательных средах высокую частоту встречаемости имели виды cf. *Xerochlorella minuta* и *Stichococcus* cf. *bacillaris*.

Заключение

В ходе исследования выявлено невысокое видовое разнообразие снежных водорослей и ЦБ (29 таксонов), что составляет не более 10% от общего числа криофильных видов мировой флоры [4, 18]. Видовой состав водорослей и ЦБ изученных снежников специфичен для каждого региона исследований и определяется его местоположением. Альгогруппировки окрашенного снега Урала и Западного Саяна сформированы видами толерантными к низким температурам. В природных образцах «цветущего» снега преобладают покоящиеся клетки водорослей и ЦБ, представленные акинетами, апланоспорами или зиготами. Для идентификации их видовой принадлежности необходима разработка специальных методических подходов с подбором питательных сред и условий культивирования. При подборе питательных сред необходимо учитывать особенности химического состава снега в местах массового развития водорослей и ЦБ. Как показали исследования, талая вода снежников характеризуется слабокислой реакцией среды, низкой электропроводностью и невысоким содержанием основных биогенных элементов. Полученные результаты дополняют представления о распространении и роли снежных водорослей и ЦБ в горных экосистемах Урала и Саян.

Работа выполнена в рамках государственного задания 122040600026-9. Благодарим за помощь в отборе проб, измерении площадей и изучении экологических показателей снега инженера ИБ Коми НЦ УрО РАН М. Д. Сивкова.

References

1. Mock T., Thomas D.N. Microalgae in polar regions: linking functional genomics and physiology with environ-

mental conditions. Chapter 17 / Ed. R. Margesin. Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology. Heidelberg: Springer, 2008. P. 285–312. doi: 10.1002/9780470015902.a0023744

2. Hoham R.W., Remias D. Snow and glacial algae: a review // J. Phycol. 2020. No. 56. P. 264–282. doi: 10.1111/jpy.12952

3. Kawecka B. Ecology of snow algae // Polish Polar Research. 1986. V. 7. No. 4. P. 407–415.

4. Matsuzaki R., Kawat-Toyooka H., Hara Y., Nozaki H. Revisiting the taxonomic significance of aplanozygote morphologies of two cosmopolitan snow species of the genus *Chloromonas* (Volvocales, Chlorophyceae) // Phycologia. 2015. V. 54. No. 5. P. 491–502. doi: 10.2216/15-33.1

5. Hoham R.W., Duval B. Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae / Eds. H.G. Jones, J.W. Pomeroy, D.A. Walker, R.W. Hoham. Snow ecology: an interdisciplinary examination of snow-covered ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. P. 168–228.

6. Leya T. The CCCryo culture collection of cryophilic algae as a valuable bioresource for algal biodiversity and for novel, industrially marketable metabolites // Applied Phycology. 2020. P. 1–22. doi: 10.1080/26388081.2020.1753572

7. Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Botanical Review. 1989. V. 55. No. 2. P. 77–105.

8. Ling H.U. Snow algae of the windmill Islands, continental Antarctica: *Desmotetra aureospora*, sp. nov. and *D. antarctica*, comb. nov. (Chlorophyta) // Journal of Phycology. 2001. V. 37. No. 1. P. 160–174. doi: 10.1046/j.1529-8817.2001.037001160.x

9. Komarek J., Nedbalová L. Green cryosestic algae / Ed. J. Seckbach. Algae and cyanobacteria in extreme environments. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. V. 11. Heidelberg: Springer, 2007. P. 321–342. doi: 10.1007/978-1-4020-6112-7_17

10. Muramoto K., Nakada T., Shitara T., Hara Y., Nozaki H. Re-examination of the snow algal species *Chloromonas miwae* (Fukushima) Muramoto et al., comb. nov. (Volvocales, Chlorophyceae) from Japan, based on molecular phylogeny and cultured material // European Journal of Phycology. 2010. V. 45. No. 1. P. 27–37. doi: 10.1080/09670260903272607

11. Davey M.P., Norman L., Sterk P., Huete-Ortega M., Bunbury F., Loh B.K.W., Stockton S., Peck L.S., Convey P., Newsham K.K., Smith A.G. Snow algae communities in Antarctica: metabolic and taxonomic composition // New Phytologist. 2019. No. 222. P. 1242–1255. doi: 10.1111/nph.15701

12. Leya T. Snow Algae: Adaptation strategies to survive on snow and ice / Eds. J. Seckbach, A. Oren, H. Stan-Lotter. Polyextremophiles: Life Under Multiple Forms of Stress. Heidelberg: Springer, 2013. P. 401–423. doi: 10.1007/978-94-007-6488-0_17

13. Leya T., Rahn A., L tz C., Remias D. Response of arctic snow and permafrost algae to high light and nitro-

gen stress by changes in pigment composition and applied aspects for biotechnology // FEMS Microbiology Ecology. 2009. V. 67. No. 3. P. 432–443. doi: 10.1111/j.1574-6941.2008.00641.x

14. Remias D., Schwaiger S., Aigner S., Leya T., Stuppner H., Lütz C. Characterization of an UV- and VIS-absorbing, purpurogallin-derived secondary pigment new to algae and highly abundant in *Mesotaenium berggrenii* (Zygnematophyceae, Chlorophyta), an extremophyte living on glaciers // FEMS Microbiology Ecology. 2012. V. 79. No. 3. P. 638–648. doi: 10.1111/j.1574-6941.2011.01245.x

15. PUFACHain Consortium. The value chain from microalgae to PUFA, project acronym: PUFACHain, grant no. 613303. FP7 Programme. European Commission, Brussels. 2017 [Internet resource] <https://cordis.europa.eu/project/rcn/110872> (Accessed: 16.02.2022).

16. Takeuchi N., Uetake J., Fujita K., Aizen V.B., Nikitin S.D. Asnow algal community on Akkem glacier in the Russian Altai mountains // Annals of Glaciology. 2006. V. 43. No. 1. P. 378–384. doi: 10.3189/172756406781812113

17. Procházková L., Remias D., Holzinger A., Řezanka T., Nedbalová L. Ecophysiological and ultrastructural characterization of the circumpolar orange snow alga *Sanguina aurantia* compared to the cosmopolitan red snow alga *Sanguina nivaloides* (Chlorophyta) // Polar Biology. 2021. No. 44. P. 105–117. doi: 10.1007/s00300-020-02778-0

18. Kol E. Kryobiologie / Eds. H.J. Elster, W. Ohle. Die Binnengewässer. V. 24. Stuttgart: Schweizerbart. Verlagsbuchh., 1968. 216 p. (in German).

19. Newton A.P.W. Red-coloured snow algae in Svalbard – some environmental factors determining the distribution of *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyta, Volvocales) // Polar Biology. 1982. No. 1. P. 167–172. doi: 10.1007/BF00287003

20. Gradinger R., Nurnberg D. Snow algal communities on Arctic pack ice floes dominated by *Chlamydomonas nivalis* (Bauer) Wille Proc // NIPR. Polar Biology. 1996. No. 9. P. 35–43.

21. Takeuchi N. The altitudinal distribution of snow algae on an Alaska glacier (Gulkana Glacier in the Alaska Range) // Hydrological Processes. 2001. No. 15. P. 3447–3459. doi: 10.1002/hyp.1040

22. Remias D., Albert A., Lütz C. Effects of realistically simulated, elevated UV irradiation on photosynthesis and pigment composition of the alpine snow alga *Chlamydomonas nivalis* and the arctic soil alga *Tetracystis* sp. (Chlorophyceae) // Photosynthetica. 2010. V. 48. No. 2. P. 269–277. doi: 10.1007/s11099-010-0033-4

23. Hisakawa N., Quistad S.D., Hester E.R., Martynova D., Maughan H., Sala E., Gavrilov M.V., Rohwer F. Metagenomic and satellite analyses of red snow in the Russian Arctic // PeerJ. 2015. V. 3. No. 12. Article No. e1491. doi: 10.7717/peerj.1491

24. Soil atlas of the Komi Republic / Eds. G.V. Dobrovolsky, A.I. Taskaev, I.V. Zaboieva. Syktyvkar: OOO “Komi Republican Publishing House”, 2010. 356 p. (in Russian).

25. Vegetation cover of Khakassia / Ed. A.V. Kuminova. Novosibirsk: Nauka. Siberian branch, 1976. 423 p. (in Russian).

26. Andersen R.A. Algal culturing techniques. New York: Elsevier, 2005. 589 p.

27. Andreeva V.M. Soil and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). Sankt-Peterburg: Nauka, 1998. 352 p. (in Russian)

28. Ettl H., Gartner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen, Auflage 2. Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum, 2014. 773 p. (in German). doi: 10.1007/978-3-642-39462-1

29. Komárek J., Anagnostidis K. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota II: Oscillatoriales, Bd. 19/2. München: Springer Spektrum, 2005. 643 p.

30. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2022 [Internet resource] <http://www.algaebase> (Accessed: 16.03.2022).

31. Novakovkiy A.B. Interaction between Excel and Statistical package R for ecological data analysis // Vestnik IB Komi NC UrO RAN. 2016. No. 3. P. 26–33 (in Russian).

32. Davydov D.A., Patova E.N., Shalygin S.S., Vilnet A.A., Novakovskaya I.V. The problem of Cyanobacteria cryptic speciation in the Arctic region // Theoretical and Applied Ecology. 2020. No. 1. P. 110–116 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-1-110-116