

Биоплёнки *Nostoc commune* как феномен многолетней природной вегетации в техногенной среде

© 2026. А. И. Коротких¹, ст. преподаватель, Л. В. Кондакова^{2,3}, д. б. н., профессор,
Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор, Т. Я. Ашихмина^{2,3}, д. т. н., г. н. с., зав. лабораторией,

¹Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский пр., д. 133,

²Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,

167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

³Вятский государственный университет,

610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

e-mail: anastasi0301@yandex.ru, dli-alga@mail.ru

Проведён сравнительный анализ структурных особенностей природных биоплёнок *Nostoc commune*, вегетирующих в одном и том же техногенном экотопе в течение 20 лет. Данные биоплёнки представляют собой поликомпонентные сообщества, включающие фототрофные и сапротрофные микроорганизмы (МО) различных таксономических групп. Структура таких плёнок характеризуется экстремально высокой плотностью популяций, достигающей миллиардов клеток на 1 г воздушно-сухой массы. *Nostoc commune*, как доминант-эдификатор подобных наземных консорциумов, обладает способностью к длительному совместному существованию с представителями других фототрофных и гетеротрофных МО как прокариотных, так и эукариотных. Однако под влиянием природных и техногенных факторов возможны определённые изменения видового и количественного состава этих биоплёнок, которые, тем не менее, сохраняют свою сетчато-нитчатую структуру, напоминающую псевдоткань. Вероятно, основой формирования биоплёнок *N. commune* является природный внутривидовой пул МО, который первоначально даёт шаровидные колонии чистой культуры *N. commune*, впоследствии объединяющий других обитающих в почве микробов. Высокое родство *N. commune* к своим партнёрам в биоплёнке доказано при определении видовых, количественных и структурных особенностей биоплёнок, собранных в 2005 и 2025 гг. Устойчивость биоплёнок, обитающих и вегетирующих в техногенном экотопе, к возможному загрязнению обусловлена многофункциональными способностями партнёров: фотосинтезом цианобактерий и водорослей, азотфиксирующей способностью гетероцистных цианобактерий и гетеротрофных азотфиксаторов, деструктивной активностью аммонификаторов, микромицетов и актиномицетов, а также механической устойчивостью самих биоплёнок, связанной с развитием нитчатых цианобактерий, микромицетов (суммарная длина которых может достигать 1 км/г), и активным выделением слизи, в первую очередь, самого *N. commune* и других представителей. Полученные данные свидетельствуют о том, что биоплёнки *N. commune* в течение длительного периода функционируют как целостный «город микробов», все обитатели которого координированно адаптируются к изменяющимся условиям среды. Понимание этого уникального феномена саморегуляции открывает перспективы для решения теоретических и прикладных задач микробиологии и экологии.

Ключевые слова: *Nostoc commune*, природные биоплёнки, фототрофные и гетеротрофные микроорганизмы, видовой и количественный состав биоплёнок.

Nostoc commune biofilms as a phenomenon of perennial natural vegetation in a technogenic environment

© 2026. A. I. Korotkikh¹ ORCID: 0000-0002-0700-371X, L. V. Kondakova^{2,3} ORCID: 0000-0002-2190-686X,
L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, T. Ya. Ashikhmina^{2,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047

¹Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Ave., Kirov, Russia, 610017,

²Institute of Biology of the Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

³Vyatka State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

e-mail: anastasi0103@yandex.ru, dli-alga@mail.ru

Structural features of natural *Nostoc commune* biofilms growing in the same technogenic ecotope for 20 years were analyzed. These biofilms are multicomponent communities, including phototrophic and saprotrophic microorganisms of various taxonomic groups. The structure of such biofilms is characterized by an extremely high population density, reaching 10^9 cells/1 g of dry mass. *Nostoc commune* is the dominant edifier of such terrestrial consortia. It has the ability to long-term coexistence with representatives of other phototrophic and heterotrophic microorganisms, both prokaryotic and eukaryotic. However, the species and quantitative composition of these biofilms changes affected by natural and technogenic factors. Nevertheless, the biofilm mesh-filament structure resembling pseudo-fabric retains. Probably, a natural in-soil pool of microorganisms is the basis for the *N. commune* biofilms forming. Spherical colonies of pure *N. commune* culture are the initial ones that subsequently combine other soil microbes. The *N. commune* has high affinity for its partners in biofilm. We confirmed in while determining the species, quantitative and structural features of biofilms collected in 2005 and 2025. Biofilms living and growing in a technogenic ecotope are resistant to possible contamination due to the multifunctional abilities of the partners, such as photosynthesis of cyanobacteria and algae, nitrogen-fixing ability of heterocyst-forming cyanobacteria and heterotrophic nitrogen fixers, destructive activity of ammonifiers, micromycetes and actinomycetes. The above may be updated by the biofilm mechanical stability associated with the development of filamentous cyanobacteria, micromycetes (the total length of which can reach 1 km/g), and active mucus secretion, primarily by *N. commune* itself and other representatives. The data obtained indicate that *N. commune* biofilms function for a long period as a holistic “city of microbes”, and all its inhabitants adapt in coordinated manner to changing environment. Understanding this unique phenomenon of self-regulation opens up prospects for solving theoretical and applied problems in microbiology and ecology.

Keywords: *Nostoc commune*, natural biofilms, phototrophic and heterotrophic microorganisms, biofilm species and quantitative composition.

Биоплёнки (БП) представляют собой совместно существующие моно- и поливидовые уникальные микробные комплексы, которые, обитая в различных экотопах, характеризуются особой структурной организацией. Универсальность такой формы сосуществования обеспечивается многофункциональностью внеклеточного матрикса. Эта сложная связующая структура помимо функций механической защиты и структурной поддержки, служит локальной специализированной средой обитания, которая координирует деятельность микроорганизмов (МО) в БП [1]. Состав и свойства матрикса зависят от видовой принадлежности продуцентов, синтезирующих полимерные субстраты, которые участвуют в образовании БП, максимально адаптированных к условиям окружающей среды [2]. Выступая в качестве буфера с высокой концентрацией метаболической активности, матрикс напрямую способствует усилению устойчивости всего микробного сообщества к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Способность к поддержанию стабильной численности микробного пула в БП является фундаментальным условием, обеспечивающим их экологическую пластичность. Так, микробные консорциумы встречаются в самых разных условиях: в толще воды и на дне подводных поверхностей [3–5], на границе воды и воздуха в прибрежных зонах [6, 7], на различных поверхностях в воздушно-наземной сфере [8–10], а также в виде сложных сообществ, колонизирующих живые ткани животных, растений и человека

[11–13], где они могут играть как защитную, так и патогенную роль.

Среди подобных БП особую роль занимают природные цианобактериальные биоплёнки (ЦБ БП). Обладая статусом космополитов, ЦБ БП осваивают самые разные субстраты по всей нашей планете [14–16]. Глобальной эволюционной ролью ЦБ консорциумов является насыщение атмосферы кислородом, активная фиксация атмосферного азота, а также их первичное заселение на каменистых субстратах и песках [17, 18]. В процессе жизнедеятельности БП ЦБ могут интенсивно увеличивать свою биомассу на обитаемом субстрате, что приводит к явлению «цветения почв» [19]. Образующие ЦБ при их массовом развитии на различных субстратах биоценозы характеризуются комплексным составом, включающим также водоросли, бактерии и микромицеты.

Особую роль в природе занимают БП, в которых доминирующим колонизатором является ЦБ *Nostoc commune* Vauch. ex Bornet et Flahault. Они отличаются светоустойчивостью, устойчивостью к засухе, могут удерживать поглощённую воду, что даёт возможность в составе биоплёнок адаптироваться к меняющимся условиям среды. Многочисленные исследования подробно описывают видовой состав подобных БП, который представлен как прокариотическими и эукариотическими фототрофами (ЦБ, зелёные, жёлто-зелёные и диатомовые водоросли), так и разнообразными гетеротрофными прокариотами, включая актиномицеты, бактерии, и эукариотными микромицетами [20–22]. Согласно прове-

Результаты и обсуждение

дёнными экспериментальными исследованиями, антропогенное воздействие, выражающееся в изменении параметров внешней среды и увеличении уровня поллютантов, вызывает существенные изменения в структуре и численности микробных БП. В частности, исследования влияния токсикантов на БП *N. commune* подтверждают способность альго-цианобактериальных комплексов к немедленной реакции при изменении условий окружающей среды [23–27]. В современных условиях, с увеличением антропогенной нагрузки и прогрессирующего загрязнения почв поллютантами, именно природные наземные БП *N. commune* могут сыграть большую экологическую роль биофильтров, а также индикаторов в оценке состояния окружающей среды.

Цель работы – сравнить видовой, количественный и групповой состав фототрофного и гетеротрофного компонентов биоплёнок *Nostoc commune*, вегетирующих в течение 20 лет в урбанизированной среде с высокой техногенной нагрузкой.

Объекты и методы исследования

Методика исследования видовых, количественных и структурных особенностей БП *N. commune*, собранных в 2025 г., полностью повторяла методику исследований подобных БП, отобранных в этом же экотопе в 2005 г. Отбор проб БП в оба года исследований проводили в одном и том же месте – на обочине автотрассы в окрестностях г. Дзержинска (Нижегородская область) (рис. 1, см. цв. вкладку IV).

Определение видового состава альго-цианобактериальной микробиоты проводили постановкой чашечных и водных культур в сочетании с методом прямого микроскопирования БП [28]. Количественный учёт водорослей и цианобактерий проводили методом микроскопирования на мазках [19]. Численность гетеротрофных МО определяли методом предельных разведений с последующим высевом на селективные агаризованные питательные среды глубинным способом: ГРМ-агар для аммонификаторов, Чапека – для микромицетов, Эшби – для азотфиксаторов, крахмало-аммиачный агар – для актиномицетов [29].

Статистическую обработку результатов проводили в программе Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках, представленных в работе, указаны средние значения и стандартные отклонения.

Особенности видового состава фототрофного комплекса биоплёнок *Nostoc commune*.

Состав альго-цианобактериальной микробиоты БП *N. commune* представлен в таблице 1. За последние 20 лет произошло обеднение флористического состава, которое выразилось в снижении общего числа видов фототрофов: с 23 видов в 2005 г. до 12 – в 2025 г. При этом из флоры полностью выпали группы нитчатых зелёных водорослей, жёлто-зелёных и эустигматофитовых. Число видов ЦБ-азотфиксаторов снизилось с 5 видов до 3, а безгетероцистных (БГЦ) ЦБ – с 9 до 6 видов.

Общими видами БП остаются: гетероцистные (ГЦ) ЦБ *N. commune*, *N. punctiforme*, *Calothrix elenkinii*, БГЦ ЦБ *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Ph. formosum*, *Leptolyngbya angustissima*, *L. foveolarum*, *Plectonema nostocorum*, одноклеточные зелёные водоросли *Clorella vulgaris*, *Chlorococcum infusionum*, *Chlamydomonas gloeogama*, которые, вероятно, являются определяющими в формировании текстуры данных биоплёнок. Выпадение отдельных видов может быть связано как с климатическими факторами, так и с усилением техногенной нагрузки за прошедшие 20 лет, в результате чего сохраняются наиболее устойчивые и адаптированные виды.

Численность и структура фототрофных микроорганизмов в биоплёнках *N. commune*.

Суммарная численность фототрофных МО представлена на рисунке 2. Численность фототрофных МО в биоплёнках составляет миллиарды клеток/г. При этом, отмечаются более высокие результаты плотности микробных популяций в 2005 г. – 2,717 млрд клеток/г, по сравнению с 2025 г. – 1,213 млрд клеток/г (рис. 3). Виду *N. commune* принадлежит ведущая роль: его доля в общей численности составляет 83 % в 2005 г. и 51 % в 2025 г.

Численность и структура гетеротрофных микробных комплексов биоплёнок *N. commune*.

Численность гетеротрофных МО в БП составляет несколько миллионов КОЕ/г, при этом в отличие от фототрофных МО, наблюдается существенное преобладание обилия гетеротрофных микробов в 2025 г. по сравнению с 2005 г. (рис. 4). Существенный рост фиксируется для группы аммонификаторов, численность которой возросла почти в 2 раза, а также азотфиксаторов и микромицетов в 9 и 11 раз соответственно.

В структуре гетеротрофных популяций в оба года исследований доминирующей группой являются аммонификаторы, на долю

О. З. Еремченко, Е. Е. Малышкина, И. В. Пахоруков
«Распространение солеустойчивой растительности
в поймах при техногенном засолении почв». С. 161.



Рис. 4. Картограмма распространения изреженной
солеустойчивой растительности в пойме р. Лёнвы в 2015 и 2021 гг.
Fig. 4. The distribution of salt-tolerant plants in the Lyonva River floodplain in 2015 and 2021

А. И. Коротких, Л. В. Кондакова, Л. И. Домрачева, Т. Я. Ашихмина
«Биоплёнки *Nostoc commune* как феномен
многолетней природной вегетации в техногенной среде». С. 209.

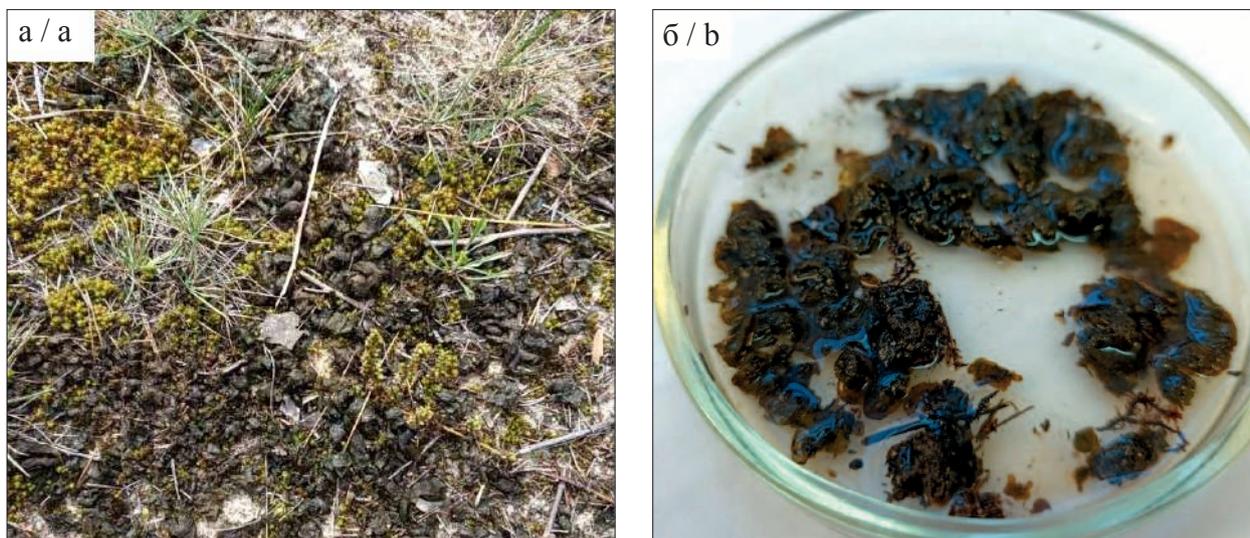


Рис. 1. Внешний вид биоплёнок *Nostoc commune*, сформировавшихся
в естественных местообитаниях (а) и в условиях лабораторного культивирования (б)
Fig. 1. *Nostoc commune* biofilms formed in natural habitats (a) and by laboratory cultivation (b)

Таблица 1 / Table 1

Видовой состав фототрофов биоплёнок *Nostoc commune* по данным наблюдений 2005 и 2025 гг.
Species composition of phototrophs of biofilm *Nostoc commune* according to observations of 2005 and 2025

Группы фототрофов Phototrophs' groups	Отмеченные виды / Identified species	
	в 2005 году / in 2005	в 2025 году / in 2025
Гетероцистные цианобактерии Heterocystic-forming cyanobacteria	1. <i>Nostoc commune</i> 2. <i>Nostoc punctiforme</i> 3. <i>Tolypothrix tenuis</i> 4. <i>Calothrix elenkinii</i> 5. <i>Microchaete tenera</i>	1. <i>Nostoc commune</i> 2. <i>Nostoc punctiforme</i> 3. <i>Calothrix elenkinii</i>
Безгетероцистные цианобактерии Non-heterocystic-forming cyanobacteria	6. <i>Phormidium autumnale</i> 7. <i>Ph. boryanum</i> 8. <i>Ph. formosum</i> 9. <i>Leptolyngbya frigidum</i> 10. <i>L. fragilis</i> 11. <i>L. foveolarum</i> 12. <i>L. angustissima</i> 13. <i>Oscillatoria</i> sp. 14. <i>Oscillatoria</i> sp.	4. <i>Phormidium autumnale</i> 5. <i>Ph. boryanum</i> 6. <i>Ph. formosum</i> 7. <i>Leptolyngbya angustissima</i> 8. <i>L. foveolarum</i> 9. <i>Plectonema nostocorum</i>
Одноклеточные зелёные водоросли Unicellular green algae	15. <i>Clorella vulgaris</i> 16. <i>Chlamydomonas gloeogama</i> 17. <i>Chlorococcum</i> sp. 18. <i>Coenocystis planctonica</i>	10. <i>Clorella vulgaris</i> 11. <i>Chlorococcum infusionum</i> 12. <i>Chlamydomonas gloeogama</i>
Нитчатые зелёные водоросли Filamentous green algae	19. <i>Stichococcus bacillaris</i> 20. <i>Klebsormidium flaccidum</i> 21. <i>K. rivulare</i>	Не обнаружены / Not detected
Жёлто-зелёные и эустигматофитовые водоросли / Yellow-green and eustigmatophytic algae	22. <i>Characiopsis minima</i> 23. <i>Eustigmatos magnus</i>	Не обнаружены / Not detected

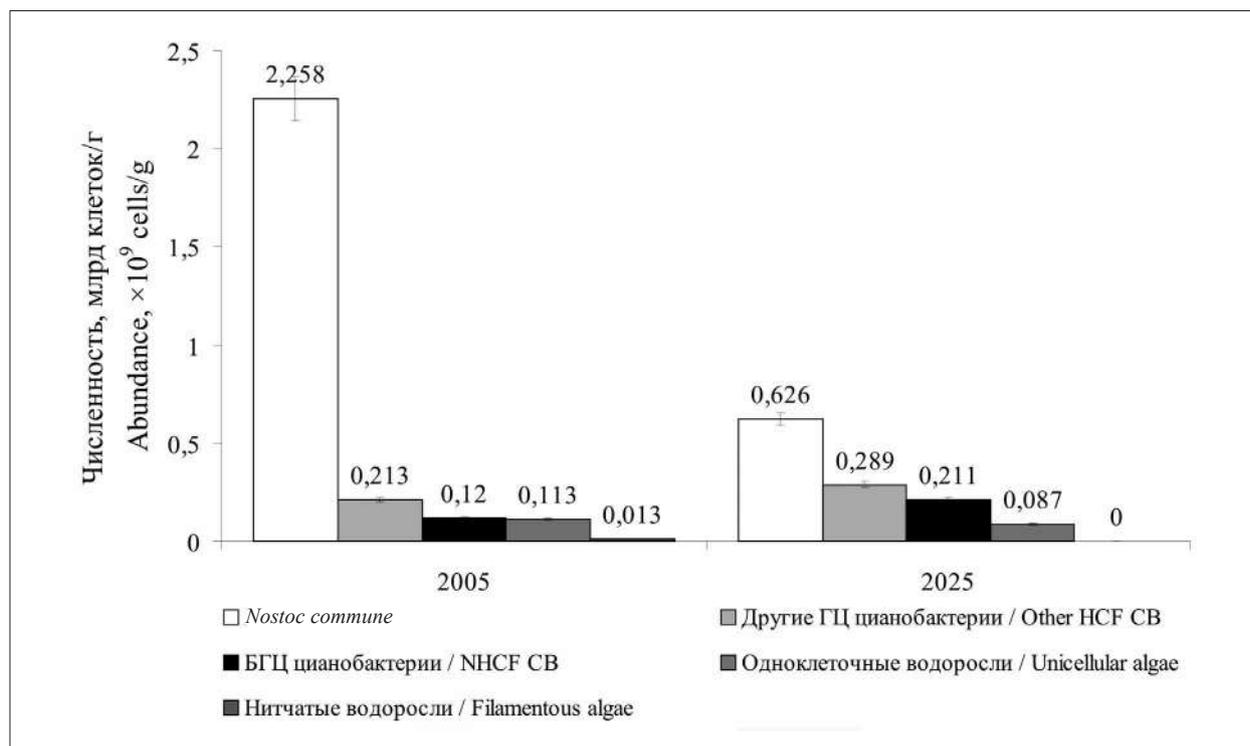


Рис. 2. Численность фототрофных микроорганизмов БП *N. commune* в 2005 и 2025 гг. Примечание: здесь, на рис. 3 и в таблице 2: БГЦ – безгетероцистные, ГЦ – гетероцистные / Fig. 2. Phototrophic microbial abundance and structure in *Nostoc commune* biofilms in 2005 and 2025. Note: here and in Fig. 3: NHCF CB – non-heterocyst-forming cyanobacteria, HCF CB – heterocyst-forming cyanobacteria

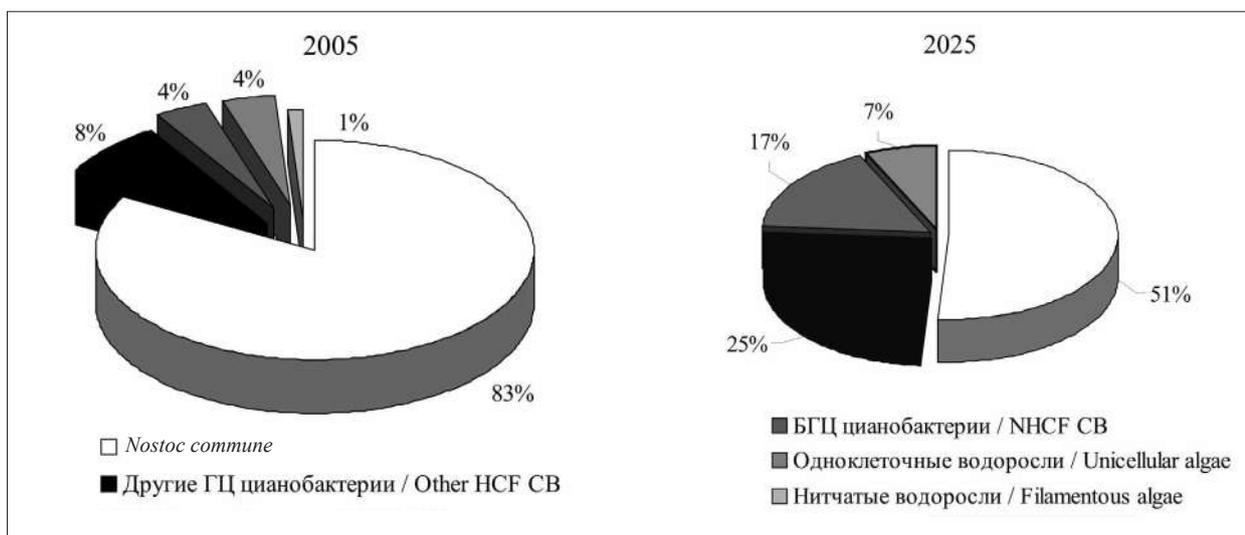


Рис 3. Долевое соотношение (%) альго-цианобактериальных групп фототрофного комплекса *N. commune* в 2005 и 2025 гг. / Fig. 3. Proportion (%) of alga-cyanobacterial groups in *N. commune* phototrophic complex in 2005 and 2025

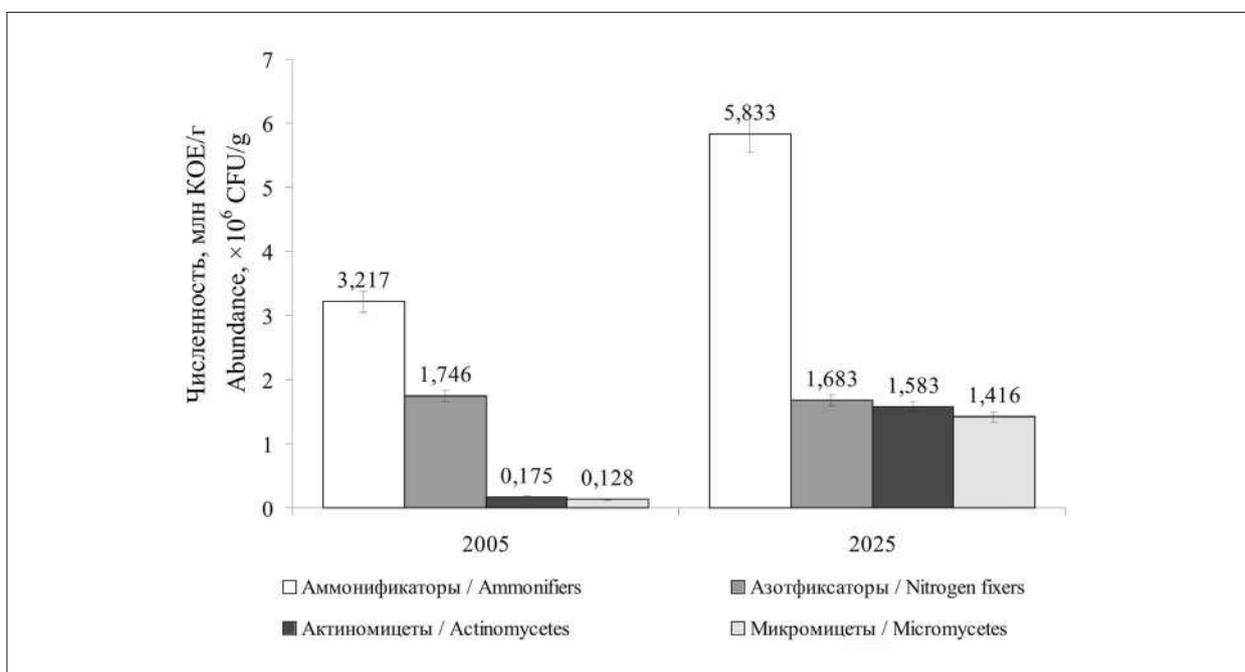


Рис. 4. Численность гетеротрофных микроорганизмов в составе биоплёнок *N. commune* в 2005 и 2025 гг., млн КОЕ/г / Fig. 4. Heterotrophic microorganism abundance in *N. commune* biofilms in 2005 and 2025, million CFU/g

которых приходится 61 % в 2005 г. и 55 % в 2025 г. (рис. 5). Вероятно, наблюдаемый рост численности аммонифицирующих бактерий связан с увеличением количества некромассы в БП на момент исследования.

Результаты комплексного анализа биоплёнок *N. commune*. Изучение БП *N. commune*, отобранных в одном и том же экотопе с интервалом в 20 лет, показало, что, несмотря на изменения в видовом и групповом составе фототрофных и гетеротрофных симбионтов,

текстура БП сохраняется. Феномен подобных БП состоит в том, что доминант-эдификатор *N. commune* способен объединять в едином матриксе многочисленные виды фототрофов и разнообразные группы гетеротрофных МО (табл. 2, рис. 2–5).

Полученные результаты показывают, что исследуемые БП *N. commune* представляют собой динамичные системы. Несмотря на отмеченное к 2025 г. снижение флористического обилия и частичную смену видов фототрофов, домини-

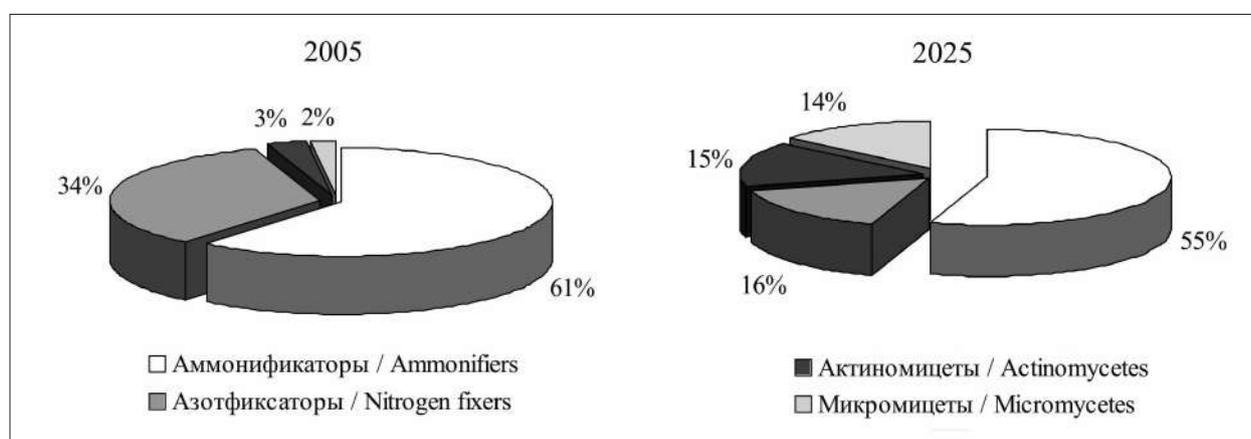


Рис. 5. Долевое соотношение различных микробных группировок биоплёнок *N. commune* в 2005 и 2025 гг., % / Fig. 5. Proportion of different microbial groups in *N. commune* biofilms in 2005 and 2025, %

Таблица 2 / Table 2

Сравнительная характеристика биоплёнок *N. commune*
N. commune biofilm comparative analysis

Показатели / Indicators	Год / Year	
	2005	2025
Количество видов водорослей / Algae species number	9	3
Количество видов ЦБ / Cyanobacteria species number	14	9
Количество видов фототрофов / Phototrophs species number	23	12
Численность фототрофных микроорганизмов в составе биоплёнок <i>N. commune</i> , млрд. клеток/г / Number of phototrophic microorganisms in <i>N. commune</i> biofilms, $\times 10^9$ cells/g	2,717	1,213
Численность гетеротрофных микроорганизмов в составе биоплёнок <i>N. commune</i> , млн. КОЕ/г / Number of heterotrophic microorganisms in <i>N. commune</i> biofilms, $\times 10^6$ CFU/g	5,266	10,515

рование ЦБ *N. commune* сохраняется. Наличие нитчатых ЦБ, а также мицелиальных форм актиномицетов и грибов (длина мицелия которых может достигать 1 км/г) [20] обеспечивает формирование прочной структуры биоплёнок. В такой системе смена или выпадение отдельных компонентов не носит катастрофического характера. Увеличение доли микробов-гидролитиков (аммонификаторов, актиномицетов, микромицетов) в 2025 г. указывает на возрастание количества мёртвого органического вещества, источником которого служат как компоненты самой БП, так и её матрикс. Относительное постоянство состава БП, вероятно, обусловлено спецификой той насыщенной фототрофами и гетеротрофами среды, которую можно обозначить как циано-альгосфера – по аналогии с понятием почвенной ризосферы.

Заключение

Таким образом, в результате проведённых исследований показано, что биоплёнки *N. commune* представляют собой не эфемерные,

а длительно существующие, структурированные многовидовые комплексы, характеризующиеся высокой плотностью популяций как фототрофов, так и гетеротрофов. Эдификатором этих сообществ выступает ЦБ *N. commune*, чей вклад в их формирование структуры составляет от 83 % в 2005 г. до 51 % в 2025 г. Благодаря тому, что *N. commune* образует консорциумы с другими видами ЦБ и водорослей, БП проявляют высокую толерантность к флуктуациям среды. Утрата отдельных компонентов в таких условиях не влечёт за собой разрушения всей системы.

Изучение формирования БП *N. commune* позволяет говорить об особой природной агрегации микробов разной систематической принадлежности, синхронное развитие которых приводит к образованию текстур, напоминающих псевдоткань. Биоплёнки *N. commune* представляют собой уникальный феномен – многовидовые микробные комплексы, адаптированные как к совместному существованию, так и к условиям внешней среды. Их изучение открывает перспективы использования таких

БП в качестве тест-систем, моделирующих начальные этапы формирования сукцессионных сообществ, подобно первичным лишайниковым субстратам.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка состояния трансформированных экосистем подзоны южной тайги, методические подходы к их биоремедиации», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 125021402208-5.

References

1. Pinevich A.V., Kozhevnikova E.V., Averina S.G. Biofilms and other prokaryotic consortia. St. Petersburg: Khimizdat, 2018. 264 p. (in Russian).
2. Christner M., Heinze C., Busch M., Franke G., Hentschke M., Bayard Dühring S., Büttner H., Kotasinska M., Wischniewski V., Kroll G., Buck F., Molin S., Otto M., Rohde H. *sarA* negatively regulates *Staphylococcus epidermidis* biofilm formation by modulating expression of 1 MDa extracellular matrix binding protein and autolysis-dependent release of eDNA // *Mol. Microbiol.* 2012. V. 86. No. 2. P. 394–410. doi: 10.1111/j.1365-2958.2012.08203.x
3. Andreeva N.A., Melnikov V.V., Snarskaya D.D. The role of cyanobacteria in marine ecosystems // *Rus. J. Mar. Biol.* 2020. V. 46. No. 3. P. 154–165. doi: 10.1134/S1063074020030025
4. Qin Z., Zhao Z., Xia L., Ohore O.E. Research trends and hotspots of aquatic biofilms in freshwater environment during the last three decades: a critical review and bibliometric analysis // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2022. V. 29. No. 32. P. 47915–47930. doi: 10.1007/s11356-022-20238-6
5. Hope J.A., Kleinteich J., Gerbersdorf S.U. Benthic biofilm structure and function under abrupt flow changes // *PLoS One.* 2025. V. 20. No. 7. Article No. e0327216. doi: 10.1371/journal.pone.0327216
6. Edelshtein K.K., Datsenko Yu.S., Puklakov V.V. Water blooming in the reservoir with long-term discharge regulation // *Water Resour.* 2021. V. 48. No. 2. P. 245–253. doi: 10.1134/S0097807821020044
7. Shaheen A., Kazmi S.U., Zafar U., Mahmood T., Hasnain S. Impacts of coastal development and microbial biofilm adaptation: towards ecosystem resilience // *J. Coast. Conserv.* 2025. V. 29. Article No. 34. doi: 10.1007/s11852-025-01119-9
8. Ashikhmina T.Ya., Domracheva L.I., Korotkikh A.I., Kondakova L.V., Skugoreva S.G., Fokina A.I. Permanent growth on a stony substrate // *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 2025. V. 52. Article No. 210. doi: 10.1134/S1062359025700244
9. Buis E.E., Veldkamp A., Boeken B., van Breemen N. Controls on plant functional surface cover types along a precipitation gradient in the Negev Desert of Israel // *J. Arid Environ.* 2009. V. 73. No. 1. P. 82–90. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.09.008
10. Wang G., Li T., Zhou Q., Zhang X., Li R., Wang J. Characterization and environmental applications of soil biofilms: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2024. V. 22. P. 1989–2011. doi: 10.1007/s10311-024-01735-1
11. Leontieva A.V., Pototskaya L.A., Chervinets Yu.V. Mechanisms of oral microbial biofilm formation in healthy people and patients with chronic generalized periodontitis // *Parodontologiya.* 2023. V. 28. No. 3. P. 208–217 (in Russian). doi: 10.33925/1683-3759-2023-794
12. Ren A., Zhou Y., Xu Z., Jia T., Yang L. Multiple-species biofilms as structuralized microbial communities for modulating microbiota homeostasis in human // *Curr. Med.* 2024. V. 3. Article No. 12. doi: 10.1007/s44194-024-00039-4
13. Molina M.A., Ramos J.L., Espinosa-Urgel M. Plant-associated biofilms // *Rev. Environ. Sci. Bio/Technol.* 2003. V. 2. P. 99–108. doi: 10.1023/B:RE SB.0000040458.35960.25
14. Carey C.C., Ibelings B.W., Hoffman E.P., Hamilton D.P., Brookes J.D. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate // *Water Res.* 2012. V. 46. No. 5. P. 1394–1407. doi: 10.1016/j.watres.2011.12.016
15. Lopes V.R., Vasconcelos V.M. Planktonic and benthic cyanobacteria of European brackish waters: a perspective on estuaries and brackish seas // *Eur. J. Phycol.* 2016. V. 46. No. 3. P. 292–304. doi: 10.1080/09670262.2011.602429
16. Velichko N., Smirnova S., Averina S., Pinevich A. A survey of Antarctic cyanobacteria // *Hydrobiologia.* 2021. V. 848. No. 11. P. 2627–2652. doi: 10.1007/s10750-021-04588-9
17. Lyons T.W., Reinhard C.T., Planavsky N.J. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // *Nature.* 2014. V. 506. No. 7488. P. 307–315. doi: 10.1038/nature13068
18. Sciuto K., Moro I. Cyanobacteria: the bright and dark sides of a charming group // *Biodivers. Conserv.* 2015. V. 24. P. 711–738. doi: 10.1007/S10531-015-0898-4
19. Domracheva L.I. Soil “blooming” and its development patterns. Syktyvkar: Institut biologii Komi NTs UrO RAN, 2005. 336 p. (in Russian).
20. Domracheva L.I., Kondakova L.V., Pegushina O.A., Fokina A.I. A biofilm of *Nostoc commune* as a special sphere of microbiota // *Theoretical and Applied Ecology.* 2007. No. 1. P. 15–19 (in Russian).
21. Rakić I.Z., Kevrešan Ž.S., Kovač R., Kravić S.Ž., Svirčev Z., Đjurović A., Stojanović Z. Bioaccumulation and biosorption study of heavy metals removal by Cyanobacteria *Nostoc* sp. // *Chem. Ind. Chem. Eng. Q.* 2023. V. 29. No. 4. P. 291–298. doi: 10.2298/ciceq220511002r
22. Zakirova Z.R., Dubovik I.E., Kireeva N.A. Distribution of the *Nostoc commune* in anthropogenically disturbed soils of the Republic of Bashkortostan and its accompanying organisms // *Individual and population –*

life strategies: sbornik materialov IX Vserossijskogo populyacionnogo seminaru. V. 1. Ufa: Vili Oxler LLC Publ., 2006. P. 337–342 (in Russian).

23. Patova E., Sivkov M. Accumulation of heavy metals by *Nostoc commune* Vauch. ex Bornet et Flahault (cyanoprokaryota) in terrestrial tundra ecosystems of the Russian Arctic // *Algol. Stud.* 2003. No. 109. P. 469–473. doi: 10.1127/1864-1318/2003/0109-0469

24. Domracheva L.I., Ashikhmina T.Ya., Kondakova L.V., Berezin G.I. Reaction of soil microbiota to pesticides (review) // *Theoretical and Applied Ecology.* 2012. No. 3. P. 4–18 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2012-3-004-018

25. Lavado-Meza C., de la Cruz-Cerrón L., Lavado-Puente C., Angeles-Suazo J., Dávalos-Prado J.Z. Efficient lead Pb(II) removal with chemically modified *Nostoc com-*

mune biomass // *Molecules.* 2023. V. 28. No. 1. P. 268–284. doi: 10.3390/molecules28010268

26. Skugoreva C.G., Kantor G.Ya., Domracheva L.I. Evaluation of the sorption efficiency of lead(II) ions using models of kinetics and sorption isotherm // *Theoretical and Applied Ecology.* 2021. No. 3. P. 44–51 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-044-051

27. Kondakova L.V., Domracheva L.I., Pegushina O.A., Fockina A.I. Disbalance factors and *Nostoc commune* // *Soil contamination: new research* / Ed. A.N. Dubois. New York: Nova Science Pub. Inc., 2008. P. 189–199.

28. Gollerbakh M.M., Shtina E.A. Soil algae. Leningrad: Nauka, 1969. 228 p. (in Russian).

29. Workshop on microbiology / Ed. A.I. Netrusov. Moskva: Academy Publ., 2005. 608 p. (in Russian).