## Систематика, филогения и вопросы эволюции водорослей



ISSN 0868-854 (Print) ISSN 2413-5984 (Online). Algologia. 2018, 28(4): 363-386

УДК 582.26:581.5/.9(477)

https://doi.org|/10.15407/alg28.04.363

МИХАЙЛЮК Т.И. $^1$ , ВИНОГРАДОВА О.Н. $^1$ , ГЛАЗЕР К. $^2$ , ДЕМЧЕНКО Э.Н. $^1$ , КАРСТЕН У. $^2$ 

¹Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

<sup>2</sup>Университет г. Росток, Институт биологических наук, отдел прикладной экологии и фикологии,

Альберт Эйнштейн штрассе, 3, Росток D-18057, Германия *t-mikhailyuk@ukr.net* 

# РАЗНООБРАЗИЕ НАЗЕМНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ МЫСА КАЗАНТИП (КРЫМ, УКРАИНА) И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИХ ФИЛОГЕНИИ И ЭКОЛОГИИ

Обобщены результаты исследования наземных водорослей мыса Казантип, проведенного летом 2012 г. на территории Казантипского природного заповедника и его окрестностей. Образцы биологических почвенных корочек с поверхности ракушечного песка и глинистых осыпей, а также альгосообществ литофитона были изучены методом прямого микроскопирования с последующей постановкой культур. Для ряда штаммов цианобактерий и эвкариотических водорослей проведен филогенетический анализ по участку нуклеотидной последовательности гена 16S/18S pPHK, а также региона 16S-23S ITS/ITS-1,2. Это позволило уточнить их видовую принадлежность и систематическое положение, а также сделать ряд интересных флористических находок, пополнив альгофлору Украины новыми таксонами родов Oculatella Zammit, Billi et Albertano, Timaviella Sciuto et Moro, Roholtiella Bohunická, Pietrasiak et Johansen, Bracteacoccus Tereg, Interfilum Chodat. Всего идентифицировано 73 вида из отделов Cyanoprokaryota (35), Chlorophyta (23), Ochrophyta (10) и Streptophyta (5). Литофитон и почвенные корочки заметно отличались по видовому разнообразию, систематической структуре и доминирующему комплексу водорослей. Только 30,1% выявленных видов обнаружены в обоих типах местообитаний. В скальных альгосообществах найден 41 вид. Отмечено высокое разнообразие цианопрокариот, особенно представителей порядков Nostocales и Chroococcales, а также видов Trebouxiophyceae и Ulvophyceae среди зеленых водорослей. На известняке, в хазмоэндолитных сообществах доминировали Gloeocapsa punctata Nägeli и Ctenocladus circinnatus Borzi, на поверхности валунов – Desmococcus olivaceus (Pers. ex Ach.) J.R. Laundon и Trentepohlia sp. В гиполитных обрастаниях кварца преобладали нитчатые цианобактерии. В биологических корочках на поверхности ракушечного песка и глинистых обнажений выявлено 54 вида. Цианобактерии лидировали как по

© Михайлюк Т.И., Виноградова О.Н., Глазер К., Демченко Э.Н., Карстен У., 2018

числу видов (42,6% общего разнообразия), так и по количественному развитию, выступая доминантами в исследованных корочках: виды родов *Microcoleus* Desmazières ex Gomont, *Coleofasciculus* Siegesmund, Johansen et Friedl, *Hassallia* Berkeley ex Bornet et Flahault, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault и др. *Chlorophyta* (33,3%), среди которых заметно возросла доля представителей класса *Chlorophyceae*, были вторыми по видовому разнообразию, однако их обилие не достигало высоких показателей. Отмечен единичный случай доминирования *Klebsormidium mucosum* (J.B. Petersen) Lokhorst (*Streptophyta*) в корочке с глинистой осыпи. Корочки с поверхности ракушечного песка характеризовались большим разнообразием водорослей (45 видов, в среднем 13,5 видов на образец) по сравнению с глинистыми обнажениями (24/9,6). Сравнение полученного нами видового списка с литературными данными показало, что лишь 13,7% выявленной нами альгофлоры уже известны для данной территории, что связано с предварительным изучением преимущественно морской бентали мыса Казантип.

Ключевые слова: цианобактерии, микроводоросли, наземные альгосообщества, литофитон, почвенные корочки, мыс Казантип, новые флористические находки, Украина,  $16S/18S \ r$ RNA,  $16S-23S \ ITS$ -регион/ITS-1,2

#### Введение

Устойчивое и стабильное функционирование любой экосистемы зависит от поддержания биогеохимического круговорота, видового разнообразия и продуктивности (Chapin et al., 1997). Водоросли, обитающие во вневодных местообитаниях, особенно в условиях водного дефицита, жестко лимитирующего развитие высших растений, интересны как с точки зрения общего познания биоразнообразия, так и с прикладной точки зрения. В таких местообитаниях основным продукционным ресурсом выступают не высшие растения, а биологические корочки, состоящие из криптогамных представителей. Кроме того, виды, обитающие в экологически проблемных местообитаниях, являются потенциальными источниками штаммов с уникальными физиологобиохимическими характеристиками, которые в дальнейшем могут быть использованы в биотехнологии (Biological..., 2003, 2016; Elbert et al., 2012; Varshney et al., 2015).

В Украине интерес к изучению альгокомпонгента биологических корочек возник сравнительно недавно (Костіков та ін., 2001). Сведения о наземных водорослях Крыма в основном касаются заповедных территорий (Виноградова, 1989, 1994; Приходькова, 1992; Костиков, Дариенко, 1996; Дариенко, 2000). Литофильные водоросли были изучены в Карадагском природном заповеднике (Войцехович та ін., 2009), там же проведено комплесное изучение фотобионтов лишайников (Войцехович, 2008, Voytsekhovich, Beck, 2016). Водоросли-биодеструкторы памятников культуры были исследованы в Массандровском и Ливадийском дворцах (Дариенко и др., 2008).

Наземные водоросли Казантипского природного заповедника ранее исследованиями была охвачена только морская альгофлора бентали п-ва Казантип. Обзор этих исследований и аннотированный список фитобентоса (за исключением диатомовых водорослей) приведен в статье С.А. Садогурской с соавт. (2006). Позднее проведены исследования микрофитобентоса заповедника, где особое внимание было уделено диатомовым водорослям (Бондаренко, 2012a, б; Бондаренко, 2017; Bondarenko, 2013). Ранее были опубликованы предварительные сведения о систематическом составе и особенностях эпигейных и литофитных альгосообществ (Михайлюк, 2014) и некоторые результаты молекулярно-филогенетических исследований, позволившие обнаружить новые для Украины таксоны цианобактерий (Михайлюк и др., 2016), а также описать новые для науки виды (Vinogradova et al., 2017). Цель данной работы — представить уточненные данные о видовом составе наземных водорослей мыса Казантип, особое внимание уделив их филогении и экологии.

#### Материалы и методы

Материалом для исследований послужили образцы водорослей, отобранные в наземных местообитаниях мыса Казантип (территория Казантипского природного заповедника и пересыпь Акташского озера) летом 2012 г. Всего было отобрано и обработано 14 образцов, среди которых 5 проб скальных водорослей (эпи- и хазмоэндолитные альгосообщества на известняковых обнажениях, гиполитные альгосообщества на обломках кварца) и 9 проб биологических корочек, обитающих на ракушечниковом песке и глинистых осыпях. Разрастания водорослей с известняковых обнажений и друз кварца отбирали вместе с субстратом и помещали в бумажные пакеты. Фрагменты корочек (~ 6 × 6 см) отбирали скальпелем, по возможности в неповрежденном виде и переносили в бумажные коробочки или чашки Петри. В лаборатории пробы высушивали и хранили в темноте.

Камеральная обработка проб, включающая культуральные, морфологические и молекулярно-филогенетические исследования, проведена в лаборатории прикладной экологии фикологии университета г. Росток (Германия). Небольшое количество материала высевали на поверхность агаризованной среды Болда (1N BBM) (Bischoff, Bold, 1963), культуры выращивали стандартных В лабораторных условиях, с 12-часовым чередованием световой и темновой фаз, освещением 25 мкмоль фотонов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup> при температуре  $+20 \pm 5$  °C. Видовой состав водорослей изучали в накопительных и альгологически чистых культурах. Альгологически чистые культуры цианобактерий выделяли, используя стереомикроскоп Olympus ZS40 (Tokyo, Japan) и очищая от других организмов путем многократных пересевов. Очищенные штаммы содержали при тех же условиях, на средах BG-11 (Stanier et al., 1971), 1N и 3N BBM (Bischoff, Bold, 1963).

Исследования проводили с помощью световых микроскопов Olympus IX70 и BX51 с дифференциальной интерференционной оптикой Номарского (DIC). Микрофотографии сделаны с помощью камер ColorView II и Olympus UC30, присоединенных к микроскопам, и обработаны с помощью программного обеспечения analySIS и cellSens Entry.

Для ряда штаммов цианобактерий и зеленых водорослей был проведен филогенетический анализ ПО участку нуклеотидной последовательности гена 16S/18S pPHK, а также региона 16S-23S ITS цианобактерий или ITS-1,2 зеленых водорослей. Геномная ДНК экстрагирована с помощью специального набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) следуя инструкциям его изготовителя. Нуклеотидные последовательности гена 16S/18S рРНК вместе с регионом 16S-23S ITS/ITS-1,2 амплифицированы с помощью набора Taq PCR Mastermix Kit (Qiagen GmbH) в термоциклере Т gradient Thermoblock (Biometra, Germany) и условиях, описанных в нашей предыдущей работе (Михайлюк и др., 2016). Для цианобактерий использовали праймеры SSU-4-forw и ptLSU C-D-rev (Marin et al., 2005), для зеленых водорослей - комбинацию стандартных (EAF3, ITS055R (Marin et al., 1998, 2003) и альгоспецифичных праймеров (G800R, G730F и G500F (T. Pröschold, перс. сообщ.). Продукты ПЦР очищали с применением набора Qiagen PCR purification kit (Qiagen GmbH) согласно инструкциям его изготовителя. Очищенные продукты ПЦР секвенированы на коммерческой основе компанией Qiagen с использованием праймеров SSU-4-forw, Wil 6, Wil 12, Wil 14, Wil 5, Wil 9, Wil 16 и ptLSU C-D-rev (Wilmotte et al., 1993; Marin et al., 2005) для цианобактерий и G800R, N82F, 536R, 920R, 1400R, 920F, 1400F, GF, ITS2F и ITS05R (Marin et al., 1998, 2003; Pröschold et al., 2005) — для зеленых водорослей. Полученные последовательности собраны и отредактированы с помощью программного обеспечения Geneious Biomatters). и депонированы GenBank (версия 8.1.8; В инвентарными номерами, указанными в рис. 3-10.

Для сравнения с оригинальными штаммами были использованы нуклеотидные последовательности цианобактерий и зеленых водорослей из базы данных GenBank, а также BLASTn (http://blast.ncbi.nlm.nih.gov) для поиска родственных таксонов. Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей для филогении по гену 16S/18S pPHK осуществлено с применением веб сервера MAFFT (версия 7, Katoh, Standley 2013) с последующим редактированием вручную в программе BioEdit (версия 7.2). Выравнивание для филогении по участку 16S-23S ITS/ ITS-1,2 выполнено вручную в ВioEdit, с учетом вторичной структуры PHK данного региона. Эволюционная модель, которая наиболее подходит к имеющимся базам данных, была выбрана на основе наименьшего индекса AIC (Akaike, 1974), вычисленного в программе МЕGA (версия 6, Татига et al., 2013). Филогенетические деревья построены в программе MrBayes 3.2.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), с использованием эволюционной модели GTR+G+I, с 5,000,000

генераций; для *Klebsormidiales* выбрана модель K2+G. Два прогона из четырех марковских цепей по методу Монте-Карло были выполнены одновременно, с деревьями, отбираемыми каждые 500 генераций. Разделение частот между прогонами в конце вычисления было ниже 0.01. Деревья, отобранные до того, как показатель правдоподобия достиг насыщения, были затем отбракованы. Надежность топологии деревьев подтверждена анализом максимального правдоподобия (ML), выполненным в программе GARLI 2.1.

Для идентификации видов использовали ряд определителей и монографий (Коваленко, 2009; Ettl, 1978; Komárek, Fott, 1983; Lokhorst, 1996; Komárek, Anagnostidis, 2005; Komárek, 2013; Ettl, Gärtner, 2014; Škaloud et al., 2018), а также современных статей, посвященных филогении отдельных групп (Fučíková et al., 2012; Kaufnerová, Eliáš, 2012; Darienko et al., 2015, 2017; Kawasaki et al., 2015; Sciuto et al., 2017; и др.). О доминирующих видах судили по результатам прямого микроскопирования, относительное обилие вида оценивали по шкале Стармаха (Водоросли..., 1989). Частоту встречаемости (*F*) определяли как соотношение числа образцов, в которых был выявлен вид, к общему числу изученных образцов.

Для цианопрокариот принята система И. Комарека с соавт. (Кома́гек al., 2014) с учетом изменений, произошедших после ее опубликования (Guiry, Guiry, 2018). Эвкариотические водоросли даны по системе, принятой в сводках (Костіков та ін., 2001; Algae of Ukraine..., 2009, 2011) с учетом изменений современной трактовки *Chlorophyta* s. l. (Guiry, Guiry, 2018).

#### Результаты и обсуждение

В наземных местообитаниях мыса Казантип идентифицировано 73 вида водорослей из четырех отделов. По видовому разнообразию преобладали цианопрокариоты (47,9%) и зеленые водоросли (31,5%), доля остальных отделов составляла 6,8–13,7% (табл. 1). Систематическая структура выявленной альгофлоры достаточно разнообразна. В целом, среди порядков цианопрокариот наиболее богаты видами Nostocales (17,8%) и Synechococcales (16,4%), среди классов эвкариотических водорослей — Trebouxiophyceae (16,4%) и Chlorophyceae (11,0). В родовой спектр вошли 50 родов, две трети (66%) из них представлены 1 видом. Наиболее разнообразно в изученных местообитаниях представлены роды Nostoc Vaucher ex Bornet et Flahault, Leptolyngbya Anagnostidis et Komárek (по 8,2% найденных видов) и Klebsormidium Silva, Mattox et Blackwell (5,5%).

Встречаемость большинства видов была незначительной: 21 из них (28,8%) обнаружен лишь в одном образце. К числу наиболее распространенных в изученных местообитаниях можно отнести Microcoleus vaginatus (F=78,6%), Timaviella edaphica, Stichococcus bacillaris, Hantzschia amphioxys (F=57,1%); а также Bracteacoccus cf. minor, Nannochloris sp., Desmococcus olivaceus, Elliptochloris subsphaerica (F=42,9% для каждого).

 Таблица 1

 Систематическая структура наземной альгофлоры мыса Казантип

	Количество видов, ед./%				
Таксон (отдел, класс, порядок)	Литофитон	Почвенные корочки	В целом		
Cyanoprokaryota	22/53,7	23/42,6	35/47,9		
Cyanophyceae	22/53,7	23/42,6	35/47,9		
Chroococcales	6/14,6	1/1,9	7/9,6		
Synechococcales	8/19,5	10/18,5	12/16,4		
Oscillatoriales	1/2,4	3/5,6	3/4,1		
Nostocales	7/17,1	9/16,7	13/17,8		
Chlorophyta	15/36,6	18/33,3	23/31,5		
Chlorophyceae	3/7,3	8/14,8	8/11,0		
Trebouxiophyceae	9/22,0	10/18,5	12/16,4		
Ulvophyceae	3/7,3	0/0	3/4,1		
Streptophyta	1/2,4	5/9,3	5/6,8		
Klebsormidiophyceae	1/2,4	5/9,3	5/6,8		
Ochrophyta	4/9,8	8/14,8	10/13,7		
Xanthophyceae	0/0	1/1,9	1/1,4		
Eustigmatophyceae	0/0	2/3,7	2/2,7		
Bacillariophyceae	4/9,8	5/9,3	7/9,6		
Всего, ед./%	41/100	54/100	73/100		

Примечание. Поскольку систематика многих групп водорослей все еще пребывает в состоянии ревизии, обсуждение систематической структуры альгофлоры проведено на основе наиболее устоявшихся таксономических категорий высшего ранга: порядков у цианопрокариот и классов у эвкариотических водорослей.

Литофитон и почвенные корочки заметно отличались видовым разнообразием, систематической структурой и доминирующим комплексом водорослей (табл. 2). Всего 22 вида (30,1% общего числа) обнаружены в обоих типах местообитаний. Рассмотрим выявленные альгосообщества более подробно.

В культурах, выделенных из образцов известняка и кварца, идентифицирован 41 вид; из них более половины (53,7%) — цианобактерии, за ними следуют зеленые водоросли (36,6%) и виды *Ochrophyta*, представленные диатомовыми (9,8%). Стрептофитовые водоросли играли незначительную роль в таксономической структуре литофитона (2,4%), представители *Xanthophyceae* и *Eustigmatophyceae* не найдены.

На мысе Казантип макроскопические разрастания скальных водорослей встречались как на поверхности, так и в микротрещинах породы. Эпилитные сообщества обычно занимали затененные нижние участки известняковых валунов, часто обращенные к морю. Хазмоэндолитные сообщества, обитая в микротрещинах, вегетировали в менее вариабельных и, соответственно, более благоприятных условиях.

Таблица 2

#### Видовой состав водорослей наземных местообитаний мыса Казантип

Таксон	Литофитон		Почвен- ные корочки		
	И1	И2	K	Γ	P
CYANOPROKARYOTA					
CHROOCOCCALES					
*Chondrocystis dermochroa (Nägeli) Komárek et Anagnostidis	+	+			
*Chroococcus lithophilus Ercegovic		+			
*Ch. minor (Kützing) Nägeli					+
* Gloeocapsa atrata Kützing		+			
*G. punctata Nägeli		Д			
*Gloeocapsopsis crepidinum (Thuret) Geitler ex Komárek		+			
G. magma (Brèbisson) Komárek et Anagnostidis	+	+			
SYNECHOCOCCALES					1
Leibleinia gracilis (Rabenhorst ex Gomont) Anagnostidis				+	
et Komárek				'	
Leptolyngbya cf. lagerheimii (Gomont) Anagnostidis et					+
Komárek					'
L. cf. nostocorum (Bornet ex Gomont) Anagnostidis et					+
Komárek					·
*L. foveolara (Gomont) Anagnostidis et Komárek				+	
L. fragilis (Gomont) Anagnostidis et Komárek		+			+
L. henningsii (Lemmermann) Anagnostidis		+			+
L. hollerbachiana (Elenkin) Anagnostidis et Komárek		+			
Oculatella kazantipica O.M. Vynogr. et Mikhailyuk					+
O. ucrainica O.M. Vynogr. et Mikhailyuk			+	+	Д
Phormidesmis molle (Gomont) Turicchia, Ventura,			+	+	
Komárková et Komárek					
*"Pseudophormidium" battersii (Gomont) Anagnostisdis	+	+			
Timaviella edaphica (Elenkin) O.M. Vynogr. et	+	+	+	+	Д
Mikhailyuk					, ,
OSCILLATORIALES	1		L	ı	
*Coleofasciculus chthonoplastes (Thuret ex Gomont)					Д
Siegesmund, Johansen & Friedl					, ,
Microcoleus vaginatus Gomont ex Gomont	+	+		Д	Д
Phormidium cf. corium Gomont					+
NOSTOCALES	•	•			
Calothrix cf. elenkinii Kossinskaja		+			
C. parva Ercegovic		+			
Desmonostoc muscorum (C. Agardh ex Bornet et Flahault)					+
Hrouzek et Ventura					

*Hassallia byssoidea Hassall ex Bornet et Flahault				+	Д
Nostoc cf. calcicola Brébisson ex Bornet et Flahault		+		<u> </u>	
N. cf. commune Vaucher ex Bornet et Flahault	+	'			Д
N. cf. microscopicum Carmichael ex Bornet et Flahault		+			+
Nostoc edaphicum Kondratyeva	+	'	+		Д
N. punctiforme Hariot	1		<u> </u>	+	+
Nostoc sp.		+		'	<u>'</u>
Roholtiella edaphica Bohunická et Lukesová		'			+
Scytonema ocellatum Lyngbye ex Bornet et Flahault				+	Д
Tolypothrix cf. fasciculata Gomont			+	'	+
CHLOROPHYTA			<u> </u>		'
CHLOROPHYCEAE					
	Τ.				
· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	+			1	
			1	+	
*					
	-				+
· ·					+
		+		+	+
	1				
	+		1		+
		+			+
	+		<b>.</b>		+
`	Д		+		+
<del></del>			<b>.</b>		+
		+		+	
· .			+		
					+
<del>_</del>	+	+		+	+
Neocystis sp.	1				+
Stichococcus sp.	+	+		+	+
		+			
ULVOPHYCEAE	1	1	1	1	
Ctenocladus circinnatus Borzi		Д			
Pseudendoclonium sp.		+			
Trentepohlia sp.	Д	+			
STREPTOPHYTA					
KLEBSORMIDIOPHYCEAE					
Interfilum paradoxum Chodat et Topali					+
Klebsormidium cf. flaccidum (Kützing) P.C. Silva et al.	+			+	
K. mucosum (J.B. Petersen) Lokhorst				Д	
K. cf. nitens (Kützing) Lokhorst					+
K. cf. subtile (Kützing) Tracanna ex Tell				+	+
Trebouxia sp.  ULVOPHYCEAE  Ctenocladus circinnatus Borzi  Pseudendoclonium sp.  Trentepohlia sp.  STREPTOPHYTA  KLEBSORMIDIOPHYCEAE  Interfilum paradoxum Chodat et Topali  Klebsormidium cf. flaccidum (Kützing) P.C. Silva et al.  K. mucosum (J.B. Petersen) Lokhorst  K. cf. nitens (Kützing) Lokhorst	Д	+ Д +	+ + + + +	+ Д	+++++++++++++++++++++++++++++++++++++++

ОСНКОРНУТА					
XANTHOPHYCEAE					
Heterococcus sp.				+	
EUSTIGMATOPHYCEAE					
Eustigmatos magnus (J.B. Petersen) Hibberd					+
Vischeria helvetica (Vischer et Pascher) Hibberd					+
BACILLARIOPHYCEAE					
Achnanthes coarctata (Brèbisson) Grunow					+
Hantzschia amphioxys (Ehrenb.) Grunow		+		+	+
Luticola cohnii (Hilse) D.G. Mann	+	+			
L. nivalis D.G. Mann		+		+	+
Luticola ventricosa (Kützing) D.G. Mann				+	+
Mayamaea atomus (Kützing) Lange-Bertalot				+	
Orthoseira roeseana (Rabenhorst) O'Meara	+				
Количество видов, ед.	15	32	9	24	45

Обозначения: Литофитон: И — известняк: И1 — эпилиты; И2 — хазмоэндолиты; К — кварц, гиполиты. Почвенные корочки:  $\Gamma$  — глинистые обнажения; P — ракушечный песок.

Примечания: Полужирным шрифтом отмечены виды, оригинальные штаммы которых были изучены молекулярно-филогенетическими методами; Д – виды, доминирующие в альгосообществах; \* – виды, ранее выявленные на мысе Казантип (Садогурская и др., 2006).

Экологические отличия сказались на составе альгогруппировок: в эпилитных сообществах мы обнаружили 15 видов, а в хазмоэндолитных — 32. Отличался и доминирующий комплекс: в трещинах известняка обильно развивались *Gloeocapsa punctata* и *Ctenocladus circinnatus* (рис. 1, u-m), тогда как на поверхности валунов макроскопические налеты образовывали *Desmococcus olivaceus* (рис. 1, e, m) и *Trentepohlia* sp. (рис. 1, u, o). Последние два вида считаются типичными аэрофилами, выступающими основными компонентами обрастаний поверхности камней и коры деревьев в умеренной зоне (Hoffmann, 1989; Nienow, 1996). *Gloeocapsa punctata* — субаэрофит, характерный для влажных скал (Коваленко, 2009). *Ctenocladus circinnatus* известен из приморских экотопов и других наземных местообитаний, преимущественно с повышенной соленостью среды (Blinn, 1971; Liu et al., 2016), а также хазмоэндолитных сообществ (Arino et al., 1996).

К литофитону относятся также гиполитные альгосообщества, населяющие нижнюю поверхность обломков кварца, рассыпанных на глинистых склонах мыса. Данная группировка является переходной между эдафоном и литофитоном. Для местообитания характерны влажные и умеренно затененные условия. Здесь найдено 9 видов водорослей, большинство из которых (55,6%) цианопрокариоты; к числу

обильно вегетирующих в культурах можно отнести *Oculatella ucrainica* (рис.  $2, \theta$ ).

В целом, характерными чертами литофитона можно назвать высокое разнообразие цианопрокариот, особенно представителей порядка *Nostocales* и группы *Gloeocapsa* s. l., а также видов *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae* среди зеленых водорослей (см. табл. 1). Преобладание представителей этих таксономических групп типично для литофильных сообществ умеренной зоны (Михайлюк, 2013).

Как известно, биологические почвенные корочки образуются в местообитаниях, где отсутствуют высшие растения либо их покров сильно разрежен. Это могут быть аридные экосистемы, берега водоемов с мигрирующей береговой линией, а также ландшафты, в которых происходит активный эрозионный процесс (Büdel, 2002; Biological..., 2003, 2016). Два последних примера относятся и к мысу Казантип, где почвенные корочки отбирали с поверхности ракушечного песка и формировании глинистых обнажений. Основная роль В ИΧ принадлежала цианопрокариотам и эвкариотическим водорослям. Всего выявлено 54 вида из четырех отделов (см. табл. 1). Преобладали цианобактерии (42,6%) и зеленые водоросли (33,3%), среди последних заметно увеличилась доля представителей класса Chlorophyceae. Это преимущественно широко распространенные почвенные виды (Костіков та ін., 2001).

Корочки с поверхности ракушечного песка характеризовались большим разнообразием водорослей (45 видов, в среднем 13,5 видов на образец) по сравнению с глинистыми обнажениями (24 вида, 9,6 видов на образец). Таксономическая структура водорослей также имела некоторые отличия. На поверхности глинистых склонов доля диатомовых (16,6%) и стрептофитовых водорослей (12,5%) была в два раза выше, чем в корочках на песке (8,8 и 6,7 % соответственно). *Chlorophyta*, наоборот, в разрастаниях на поверхности ракушечного песка (35,6%) были представлены разнообразнее, чем на глине (29,2%), в основном благодаря представителям класса *Trebouxiophyceae*. Однако в целом, состав видов, обнаруженных в почвенных корочках, был во многом сходен: 62,5% водорослей с глинистых обнажений также найдены в корочках на песке (см. табл. 2).

Доминантами в исследованных почвенных корочках в основном выступали цианопрокариоты. Чаще всего это был *Microcoleus vaginatus* (рис.  $1, a, \delta$ ), наиболее типичный их компонент, распространенный в сходных условиях по всему миру (Biological..., 2003, 2016). Вместе с ним в образовании корочек принимали участие другие нитчатые цианобактерии: *Scytonema ocellatum*, *Hassallia byssoidea* (рис.  $1, \delta$ ), *Timaviella edaphica* (рис.  $2, \epsilon$ ), *Oculatella ucrainica* (рис.  $2, \epsilon$ ). В отдельных случаях макроскопические скопления образовывали *Nostoc commune* и *N. edaphicum*. На засоленных участках пересыпи Акташского озера к этому комплексу присоединялся *Coleofasciculus chthonoplastes* (рис.  $1, \epsilon, \epsilon$ ). Только раз в качестве доминанта почвенной корочки (с глинистой

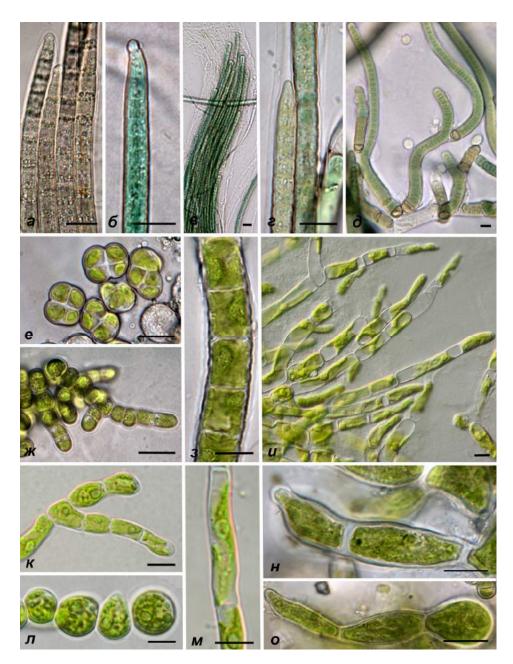


Рис. 1. Микрофотографии цианобактерий и водорослей, доминирующих в наземных альгосообществах мыса Казантип: a, b — b0 —

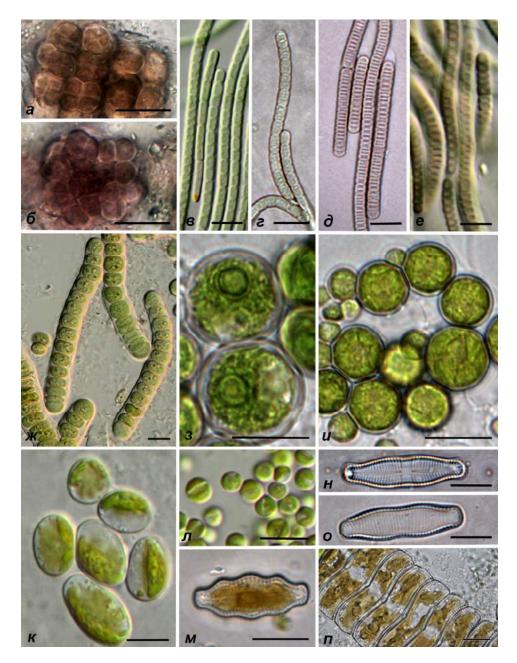


Рис. 2. Микрофотографии новых для флоры Украины, редких и интересных видов цианобактерий и водорослей, выявленных в наземных местообитаниях мыса Казантип: a,  $\delta$  — Gloeocapsopsis magma;  $\epsilon$  — Oculatella ucrainica;  $\epsilon$  — Timaviella edaphica;  $\epsilon$  — "Pseudophormidium" battersii;  $\epsilon$  — Roholtiella edaphica;  $\epsilon$  — Chlorococcum oleofaciens;  $\epsilon$  — Bracteacoccus cf. xerophilus;  $\epsilon$  — Interfilum paradoxum;  $\epsilon$  — Nannochloris sp.;  $\epsilon$  — Luticola nivalis;  $\epsilon$  — Achnanthes coarctata. Масштаб 10 мкм

осыпи) выступала стрептофитовая водоросль — *Klebsormidium mucosum* (рис. 1, 3). В целом, преобладание цианопрокариот и их доминирующая роль в почвенных корочках характерны для аридных регионов, испытывающих дефицит влаги (Lange et al., 1992; Büdel et al., 2009), в то время как присутствие в составе доминантов эвкариотических нитчатых водорослей, в частности, представителей рода *Klebsormidium*, более характерно для почвенных корочек регионов умеренной зоны с гумидным климатом (Lukešová, Komárek, 1987; Hoppert et al., 2004; Glaser et al., 2018). Водоросли этого рода были представлены в изученных местообитаниях довольно разнообразно (найдены 4 вида), за единственным исключением, описанным выше, они встречались в виде отдельных нитей.

Нитчатые цианобактерии и эвкариотические водоросли, часто совместно с протонемой мха, формируют каркас корочки, в котором поселяются одноклеточные водоросли из различных таксономических групп. Эти водоросли, как правило, не выступают доминантами и встречаются спорадически. Особенно высокое разнообразие таких форм характерно для почвенных корочек на ракушечном песке, вероятно, благодаря его пористой структуре, светлому цвету и большей доступности питательных веществ. Все это способствовало активному развитию зеленых водорослей из родов *Chlorococcum* Meneghini, *Chlorosarcinopsis* Herndon, *Elliptochloris* Tschermak-Woess, *Leptosira* Borzì, *Stichococcus* Nägeli и др. Выявлено также несколько видов *Bacillariophyta*, которые довольно часто встречались в корочках как на песке, так и на глине — это *Hantzschia amphioxys*, *Luticola nivalis* (рис. 2, м), *L. ventricosa*.

Сравнение полученного нами видового списка цианобактерий и водорослей мыса Казантип с литературными данными (Садогурская и др., 2006; Бондаренко, 2012а), показало, что лишь 10 видов цианобактерий (13,7% всего списка) ранее были найдены на данной территории. Это объясняется тем, что на мысе Казантип изучали морскую альгофлору бентали, тогда как нашим исследованием охвачены наземные биотопы данной территории. Таким образом, лишь некоторые виды, обитающие на каменистом побережье в переходных водно-наземных условиях, нами были выявлены повторно. Это 85,7% из списка Chroococcales, выявленных нами. Повторно обнаружены также некоторые типичные галотолерантные и наземные виды, образующие макроскопические разрастания: Coleophasciculus chthonoplastes и Hassallia byssoidea, и интересный представитель ложноветвящихся гомоцитных цианобактерий, характерный для засоленных наземных местообитаний -"Pseudophormidium" battersii (рис. 2,  $\partial$ , e), таксономическая принадлежность которого пока не ясна (см. ниже).

Выделенные из наземных местообитаний мыса Казантип 26 штаммов были изучены молекулярно-филогенетическими методами, что позволило уточнить их систематическое положение и провести более точную видовую идентификацию (рис. 3—10). Так, 14 штаммов цианопрокариот вошли в молекулярные клады, сформированные пред-

ставителями родов Microcoleus Desmazières ex Gomont (Oscillatoriales), Timaviella Sciuto et Moro, Oculatella Zammit, Billi et Albertano, "Phormidesmis" Turicchia, Ventura, Komárková & Komárek (Synechococcales, рис. 1), Nostoc, Hassallia Berkeley ex Bornet & Flahault/Tolypothrix Kützing ex É. Bornet & C. Flahault и Roholtiella Bohunická, Pietrasiak et Johansen (Nostocales, рис. 4). Наибольший флористический интерес представляют Roholtiella edaphica (рис. 2, ж) — новый род и вид для флоры Украины, а также Oculatella ucrainica (рис. 2, в) и О. kazantipica, новые для науки виды, о которых мы подробно писали ранее (Михайлюк и др., 2016; Vinogradova et al., 2017). К интересным находкам можно отнести также штамм KZ-16-2 (рис. 2,  $\partial$ , e), вошедший в кладу "*Phormidesmis*". Исходя из морфологических признаков, мы изначально идентифицировали этот штамм как морскую цианобактерию Plectonema battersii Gomont, которая ранее была найдена в морской литорали мыса Казантип (Садогурская и др., 2006). В результате ревизии порядка Oscillatoriales (Anagnostidis, Komárek, 1988) данный таксон отнесли к роду Leptolyngbya, а позднее (Anagnostidis, 2001) включили в род Pseudophormidium (Forti) Anagnostidis & Komárek. На филогенетическом дереве (см. рис. 3) штамм KZ-16-2 четко обозначил свою принадлежность к порядку Synechococcales. При этом он образовывал высоко поддержаную кладу с антарктическими штаммами, отнесенными к родам Phormidesmis и Pseudophormidium. Невзирая на некоторое морфологическое сходство с видами упомянутых родов, согласно нашим наблюдениям и литературным данным (Sciuto et аl., 2017), данная клада представляет собой еще не описанный род цианобактерий.

Еще один представитель рода *Plectonema* s. l., который часто встречается в наземных местообитаниях, в т. ч. мыса Казантип, ранее был по морфологическим признакам идентифицирован нами как *P. edaphicum* (Elenkin) Vaulina. Систематическое положение этого вида было уточнено в предыдущей работе (Виноградова, Михайлюк, 2018). Филогенетический анализ на основе последовательностей гена 16S *p*PHK (см. рис. 3) показал, что выделенные нами штаммы *P. edaphicum* (рис. 2, г) образуют хорошо поддержанную кладу с видами недавно описанного рода *Timaviella* (Sciuto et al., 2017), поэтому для *P. edaphicum* была предложена новая номенклатурная комбинация: *Timaviella edaphica* (Elenkin) О.М. Vynogr. et Mikhailyuk (Виноградова, Михайлюк, 2018). Более подробно мы остановимся на новых находках представителей рода *Timaviella* в нашей следующей публикации.

Два штамма, морфологически соответствующие *Microcoleus vaginatus* (рис.  $1, a, \delta$ ), вошли в кладу *Microcoleus* (*Oscillatoriales*), однако генетически они не идентичны, в т. ч. и по последовательности региона 16S-23S ITS. Как было показано ранее, клада *Microcoleus*, хотя и содержит морфологически близкие штаммы, представляет собой, вероятно, комплекс отдельных видов, окончательная ревизия которых пока не представлена (Strunecký et al., 2013). Утверждение о невозможности точно идентифицировать тот или иной вид на основе

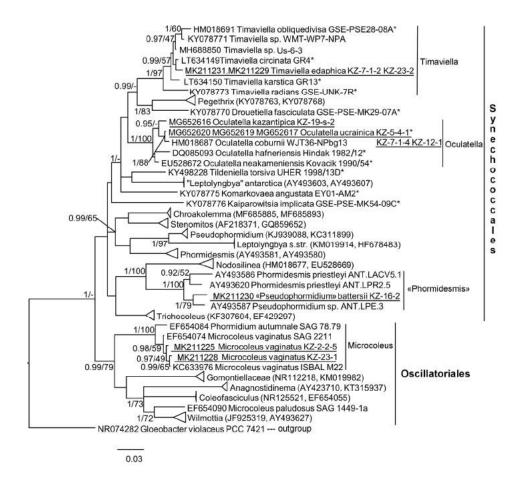


Рис. 3. Молекулярная филогения Synechococcales и Oscillatoriales (Cyanoprokaryota) на сравнения нуклеотидных последовательностей гена 16S Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Miscoe et al. (2016) и Sciuto et al. (2017)

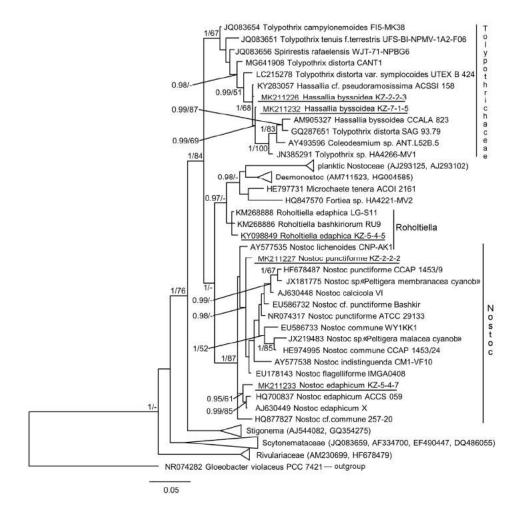


Рис. 4. Молекулярная филогения *Nostocales* (*Cyanoprokaryota*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена 16S *p*PHK. Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Hauer et al. (2014)

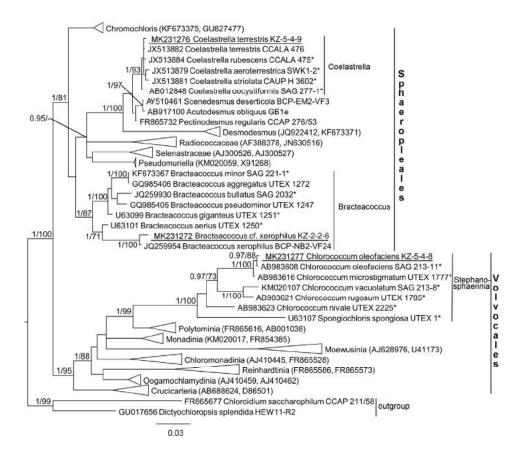


Рис. 5. Молекулярная филогения *Chlorophyceae* (*Chlorophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена 18S *p*PHK. Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов водорослей отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Nakada et al. (2008)

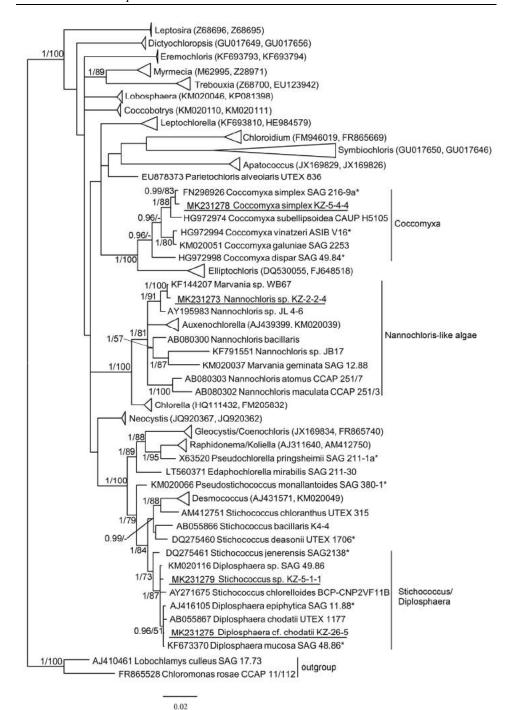


Рис. 6. Молекулярная филогения *Trebouxiophyceae* (*Chlorophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена 18S *p*PHK. Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Hodač et al. (2016)

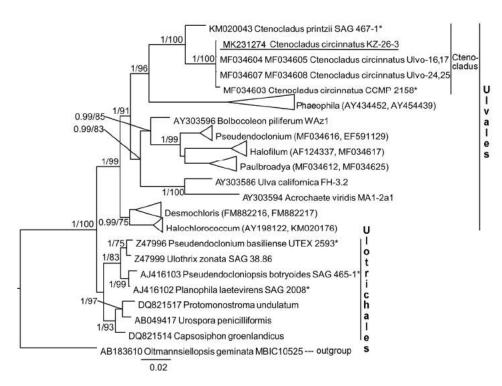


Рис. 7. Молекулярная филогения *Ulvophyceae* (*Chlorophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена 18S *p*PHK. Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов водорослей отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Darienko et al. (2017)

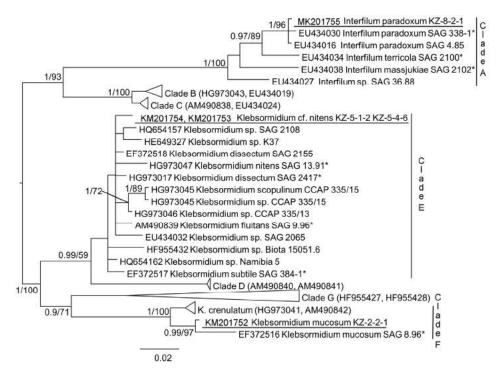


Рис. 8. Молекулярная филогения *Klebsormidiophyceae* (*Streptophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-1,2. Филогенетическое дерево построено Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов водорослей отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой. Определение клад согласно Rindi et al. (2011)

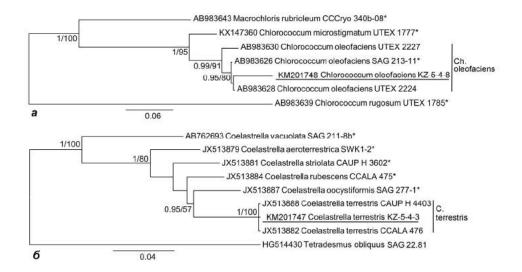


Рис. 9. Молекулярная филогения *Chlorococcum* (a) и *Coelastrella* (б) (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-1,2. Филогенетические деревья построены Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и BP выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов водорослей отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой

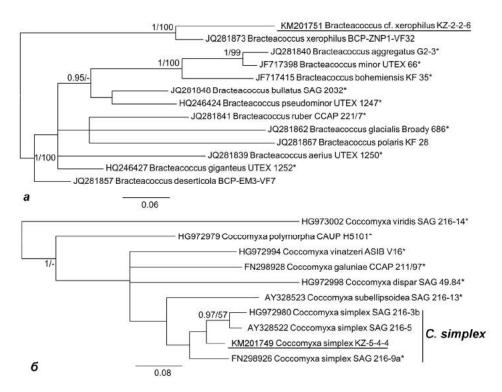


Рис. 10. Молекулярная филогения *Bracteacoccus* (*a*) (*Chlorophyceae*) и *Coccomyxa* (*б*) (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-2. Филогенетические деревья построены Байесовским методом с указанием значений Байесовской вероятности (Bayesian Posterior Probabilities (PP), слева) и поддержки бутстрепа при анализе максимального правдоподобия (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), справа). Показаны только значения PP выше 0.8 и ВР выше 50%. Оригинальные последовательности штаммов водорослей отмечены подчеркиванием, автентичные штаммы — звездочкой

молекулярных данных из-за отсутствия окончательной таксономической ревизии справедливо также для проанализированных штаммов родов *Nostoc* (Miscoe et al., 2016; Singh et al., 2016) и *Hassallia* (Hauer et al., 2014; Hentschke et al., 2016; см. рис. 4).

Проанализированные 8 штаммов зеленых водоростей вошли в клады, соответствующие родам *Chlorococcum*, *Bracteacoccus* Tereg, *Coelastrella* Chodat (*Chlorophyceae*, puc. 5), *Coccomyxa* Schmidle, *Diplosphaera* Bialosuknia/*Stichococcus*, *Nannochloris*-образных водорослей (*Trebouxiophyceae*, puc. 6) и *Ctenocladus* Borzì (*Ulvophyceae*, puc. 7). Для представителей первых четырех родов проведены дополнительные филогенетические анализы последовательностей ITS-1,2 или ITS-2, чтобы уточнить видовую принадлежность казантипских штаммов. В результате большинство из них определены как широко распространенные виды *Chlorococcum oleofaciens* (рис. 2, 3), *Coelastrella terrestris* и *Coccomyxa simplex* (Kaufnerová, Eliáš, 2013; Darienko et al., 2015; Kawasaki et al., 2015, puc. 9, 10).

Штамм KZ-2-2-6, отнесенный к роду *Bracteacoccus* (рис. 2, u), объединился в субкладу с редким недавно описанным видом В. xerophilus (Fučíková et al., 2012). Морфологически они похожи, имеют мелкие ПО размеру клетки, напоминая представителей Pseudomuriella Hanagata, но генетически хотя и близки, имеют отличия, в т. ч. в консервативной части ITS-2. Вероятно, это представители близких, но все же разных видов. Интересно, что штаммы В. xerophilus выделены из почвенных корочек пустынь Северной Америки, они образуют глубоко дивергирующую линию в филогении данного рода. Очевидно, штамм *Bracteacoccus*, изолированный с мыса Казантип, также представляет ксерофильный вид, характерной для засушливых почв.

Штаммы, включенные в клады Nannochloris-образных водорослей, и представителей Diplosphaera/Stichococcus, являются типичными широко распространенными наземными водорослями, идентификация которых на видовом, а зачастую и на родовом уровне, затруднена, поскольку исчерпывающие таксономические ревизии этих таксонов на основе молекулярных данных пока не проведены (Henley et al., 2004; Hodač et al., 2016). Интересно, что исследованный нами штамм KZ-2-2-4 (рис. 2, л) изначально был определен по морфологическим признакам как Mychonastes homosphaera (Skuja) Kalina & Puncochárová (= Chlorella homosphaera Skuja, Chlorella minutissima Fott et Nováková, Chlorophyceae, Chlorophyta). Данный представитель считается широко распространенным в наземных местообитаниях Украины (Костіков та ін., 2001), он отмечался неоднократно также нами (Михайлюк та ін., 2013). Однако молекулярные данные Михайлюк, показали принадлежность к группе Nannochloris-образных водорослей, относящихся к классу Trebouxiophyceae.

Штамм ульвофициевой водоросли оказался представителем интересного вида *Ctenocladus circinnatus* (*Ulvales*, рис. 1, u-m, 7). Ранее этот вид в Украине находили в обрастании валуна во влажном еловом

лесу в Карпатах (Масюк, 1998), а также, что сомнительно, в водохранилищах Днепровского каскада (Костикова и др., 1989). Молекулярные данные показали, что *С. circinnatus* является довольно распространенным в наземных засоленных местообитаниях юга Украины: солончаках Азово-Сивашского НПП (Херсонская обл.), солодях Куяльника, на кристаллах кварца о-ва Змеиный (Одесская обл.) (Darienko, Pröschold, 2017, см. рис. 7, штаммы Ulvo-16, 17, 24, 25). Ранее данные находки были идентифицированы как виды рода *Dilabifilum* Tschermak-Woess (Дарієнко, 2012; Vinogradova, Darienko, 2008a, b).

Четыре штамма стрептофитовых водорослей оказались представителями Klebsormidiophyceae (рис. 8) как обычными (Klebsormidium cf. nitens), так и интересными флористическими находками (K. mucosum и *Interfilum paradoxum*). *Klebsormidium mucosum* (рис. 1, з) – редкий для Украины вид, преимущественно обитающий в почвенных корочках засушливых местообитаний: на песках или степных почвах (Костіков та ін., 2001; Борисова и др., 2016). Формально наша находка *I. paradoxum* (рис. 2, к) является новой для флоры Украины (Борисова и др., 2016), однако есть вероятность, что данный вид находили и ранее, причем нередко, но при этом идентифицировали как *I. terricola* (J.B. Petersen) Mikhailyuk, Sluiman, Massalski, Mudimu, Demchenko, Kondratyuk. Существенным отличием обоих таксонов является наличие плотных остатков материнских оболочек у *I. paradoxum* и их полное заметного ослизнение c формированием слизистого поштрихованной структуры у *I. terricola* (Mikhailyuk et al., 2008). Пробы из мыса Казантип морфологически вполне соответствовали *I. terricola*, однако молекулярный анализ показал его однозначное определение как I. paradoxum. Вероятно, морфологические признаки, предложенные для разграничения двух видов, в будущем следует пересмотреть.

#### Заключение

Изучение наземных водорослей мыса Казантип методами прямого микроскопирования и постановки культур позволило получить первые сведения об их видовом составе и выявить особенности альгосообществ разного типа. Молекулярно-филогенетический анализ выделенных штаммов позволил уточнить систематическое положение и видовую идентификацию ряда выявленных таксонов.

Всего было найдено 73 вида из четырех отделов водорослей: *Cyanoprokaryota* (47,9%), *Chlorophyta* (31,5%), *Streptophyta* (6,8%), *Ochrophyta* (13,7%). Литофитон и почвенные корочки заметно отличались видовым разнообразием, систематической структурой и доминирующим комплексом водорослей.

В скальных альгосообществах выявлено 37 видов. Отмечено высокое разнообразие цианопрокариот, особенно представителей порядка Nostocales и группы Gloeocapsa s. l., а также видов Trebouxiophyceae и Ulvophyceae среди зеленых водорослей. Доминирующий комплекс

литофитона включал виды цианобактерий и зеленых водорослей, характерные для литофильных сообществ умеренной зоны.

В биологических корочках на поверхности ракушечного песка и глинистых обнажений найдено 54 вида. Цианобактерии лидировали как по числу видов (42,6% общего разнообразия), так и по количественному развитию. *Chlorophyta* (33,3%), были на втором месте по видовому разнообразию, однако не достигали заметного обилия. Видовой состав и таксономическая структура списка цианобактерий и водорослей корочек ракушечного песка и глинистых обнажений имели ряд отличий, связанных с физико-химическими особенностями субстрата.

Сравнение полученного нами видового списка с литературными данными показало, что лишь 13,7% выявленной нами альгофлоры уже были известны для данной территории, что связано с изучением преимущественно морской бентали мыса Казантип.

Привлечение данных молекулярно-филогенетического анализа для проверки результатов морфологической идентификации значительно повысило значимость полученных флористических данных, позволило выявить ряд редких таксонов, а также расширились наши знания о террестриальной альгофлоре Украины.

Выражаем благодарность сотрудникам Казантипского природного заповедника за помощь в проведении исследований. Работа частично поддержана фондом Александра фон Гумбольдта, Германия (Alexander von Humboldt Stiftung, Deutschland). Искренне благодарны также доктору Томасу Прешольду (Dr. Thomas Pryschold, University of Innsbruck, Austria) за разрешение использовать альгоспецифичные праймеры, разработанные им.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондаренко А.В. Микрофитобентос трёх районов украинского сектора Азовского моря. *Мор. экол. журн.* 2012а. 11(3): 25–32.
- Бондаренко А.В. Микроводоросли эпифитона донной растительности прибрежья Казантипского природного заповедника (Азовское море, Украина). В кн.: *Актуальные проблемы современной альгологии*: Тез. докл. IV Междунар. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.). Киев, 2012б. С. 35–37.
- Бондаренко А.В. *Микроводоросли бентоса крымского прибережья Азовского моря*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2017. 22 с.
- Борисова О.В., Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Флора водоростей України. Т. 12. Харофітові водорості. Вип. 2. Класи Мезостигматофіцієві, Клебсормідієфіцієві, Колеохетофіцієві, Харофіцієві. Київ, 2016. 281 с.
- Виноградова О.М. Синьозелені водорості ґрунтів Карадазького державного заповідника. Укр. бот. журн. 1989. 46(1): 40—45.
- Виноградова О.М. Синьозелені водорості Гірського Криму: Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1994. 371 с.
- Виноградова О.Н., Михайлюк Т.И. О таксономии и номенклатуре некоторых наземных представителей рода *Plectonema* s. l. 1. Kasyc *Plectonema edaphicum*. *Альгология*. 2018. 28(3): 237–254. https://doi.org/10.15407/alg.28.03.237

- Водоросли: Справочник. Под ред. С.П. Вассера. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Войцехович А.А. Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина). В кн.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Вип. 2. Київ: Фітосоціоцентр, 2008. С. 46—51.
- Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна). В кн.: *Збірник наукових праць, присв'ячених 95-річчю Карадазької наукової станції*. Севастополь: ЭКОСІ-Гідрофізика, 2009. С. 50–60.
- Дариенко Т.М. Почвенные водоросли заповедников Горного Крыма (Украина). Альгология. 2000. 10(1): 54–62.
- Дариенко Т.М., Михайлюк Т.И., Войцехович А.А. Водоросли-биодеструкторы памятников культуры Массандровского и Ливадийского дворцов (Крым, Украина). В кн.: *Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития*: Мат. III Междунар. науч.-практ. конф. Ишим: Изд-во ИГПИ им. ПП Ершова, 2008. С. 85–87.
- Дарієнко Т.М. Загальна характеристика та особливості видового складу водоростей позаводних місцезростань острова Зміїний (Чорне море, Україна). Укр. бот. журн. 2012. 69(1): 111–124.
- Коваленко О.В. Синьозелені водорості. В кн.: *Флора водороствей України*. Т. І. Спец ч., вип. 1. Порядок *Chroococcales*. Київ: Арістей, 2009. 387 с.
- Костиков И.Ю., Дариенко Т.М. О составе почвенных водорослей Горного Крыма (Украина). *Альгология*. 1996. 6(3): 285–294.
- Костикова Л.Е., Литвинова В.М., Скорик Л.В. Систематический список водорослей Днепра и водохранилиш днепровского каскада. В кн.: *Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ*. Киев: Наук. думка, 1989. С. 129—185.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлюк Т.І. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). Київ: Фітосоціоцентр, 2001. 300 с.
- Масюк Н.П. Первая находка редкого вида *Ctenocladus circinnatus* Borzi (*Chlorophyta*) в Украине. *Альгология*. 1998. 8(1): 87–92.
- Михайлюк Т.И. Водоросли наземных местообитаний Казантипского природного заповедника и его окрестностей (Крым). *Альгология*. 2014. 24(3): 345—349.
- Михайлюк Т.И. Наземные водоросли гранитных обнажений долин рек Украины. *Альгология*. 2013. 23(3): 248–268. https://doi.org/10.15407/alg.23.03.248
- Михайлюк Т.И., Виноградова О.Н., Глазер К., Карстен У. Новые таксоны для флоры Украины в контексте современных подходов к систематике *Cyanoprokaryota/Cyanobacteria*. *Альгология*. 2016. 26(4): 347—371. https://doi.org/10.15407/alg.26.04.347
- Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Дарієнко Т.М., Демченко Е.М., Войцехович А.О. *Лишайники*, *мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України*. Київ: Альтерпрес, 2011. 398 с.
- Приходькова Л.П. *Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины*. Київ: Наук. думка, 1992. 299 с.
- Садогурская С.А., Садогурский С.Е., Белич Т.В. Аннотированный список фитобентоса Казантипского природного заповедника. *Тр. Никит. бот. сада ННЦ*. 2006. 126: 190–208.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2009. Vol. 2. 413 p.; 2011. Vol. 3. 511 p.

- Akaike H. A new look at the statistical model identification. *Automat. Control, IEEE Trans. on Automat. Control*, 1974, 19: 716–723.
- Anagnostidis K. Nomenclatural changes in cyanoprokaryotic order *Oscillatoriales*. *Preslia*, Praha. 2001. 73: 359–376.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol., Suppl. (Algol. Stud. 50–53). 1988. 80(1–4): 327–472.
- Arino X., Hernández Mariné M., Saiz-Jimenez C. *Ctenocladus circinnatus* (*Chlorophyta*) in stuccos from archaeological sites of southern Spain. *Phycologia*. 1996. 35(3): 183–189. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-3183.1
- *Biological soil crusts: structure, function, and management.* Eds J. Belnap, O.L. Lange. Berlin: Springer, 2003. 503 p.
- Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Eds B. Weber, B. Büdel, J. Belnap. Cham (Switzerland): Springer Int. Publ., 2016. 549 p.
- Bischoff H.W., Bold H.C. Phycological studies. IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. *Univ. Texas Publ.* 1963. 6318: 1–95.
- Blinn D.W. Autecology of a filamentous alga, *Ctenocladus circinnatus* (*Chlorophyceae*), in saline environments. *Canad. J. Bot.* 1971. 49: 735–743.
- Bondarenko A.V. Microalgae of benthos of the coastal waters of Cape Kazantip (the Sea of Azov). *Актуальні проблеми ботаніки та екологіі*: Мат. Міжнар. конф. молод. учених (Щолкіне, 18–22 червня 2013 р.). Щолкіне, 2013. С. 31–32.
- Büdel B. Diversity and ecology of biological crusts. Progr. in Bot. 2002. 63: 386-404.
- Büdel B., Darienko T., Deutschewitz K., Dojani S., Friedl Th., Mohr K.I., Salisch M., Reisser W., Weber B. Southern African biological soil crust are ubiquitous and highly diverse in dryland, being restricted by rainfall frequency. *Microbiol. Ecol.* 2009. 57: 229–247.
- Chapin F.S. III, Walker B.H., Hobbs R.J., Hooper D.U., Lawton J.H., Sala O.E., Tilman D. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*. 1997. 277: 500–503.
- Darienko T., Gustavs L., Pröschold T. Toward a monograph of non-marine *Ulvophyceae* using an integrative approach (Molecular phylogeny and systematics of terrestrial *Ulvophyceae*. II). *Phytotaxa*. 2017. 324: 001–041.
- Darienko T., Gustavs L., Eggert A., Wolf W., Pröschold T. Evaluating the species boundaries of green microalgae (*Coccomyxa*, *Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) using integrative taxonomy and dna barcoding with further implications for the species identificationin environmental samples. *PLoS ONE*, 2015. 10(6): e0127838. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127838
- Elbert W., Weber B., Burrows S., Steinkamp J., Büdel B., Andreae M.O., Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nat. Geosci.* 2012. 5(7): 459–462.
- Ettl H. *Xanthophyceae*. 1. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart: Gustav Fischer, 1978. Bd 3. 530 p.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. 721 p.
- Fučíková K., Flechtner V.R., Lewis L.A. Revision of the genus *Bracteacoccus* Tereg (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) based on a phylogenetic approach. *Nova Hedw*. 2012. 96: 15–59.

- Glaser K., Baumann K., Leinweber P., Mikhailyuk T., Karsten U. Algal richness in BSCs in forests under different management intensity with some implications for P cycling. *Biogeosciences*. 2018. 15(13): 4181–4192.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. Worldwide electronic publication, Nat. Univ. Ireland, Galway, 2018. http://www.algaebase.org
- Hauer T., Bohunická M., Johansen J.R., Mares J., Berrendero-Gomez E. Reassessment of the cyanobacterial family *Microchaetaceae* and establishment of new families *Tolypothrichaeeae* and *Godleyaeeae. J. Phycol.* 2014. 50: 1089–1110.
- Henley W.J., Hironaka J.L., Guillou L., Buchheim M.A., Buchheim J.A., Fawley M.W., Fawley K.P. Phylogenetic analysis of the 'Nannochloris-like' algae and diagnoses of Picochlorum oklahomensis gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). Phycologia. 2004. 43(6): 641–652.
- Hentschke G.S., Johansen J.R., Pietrasiak N., Fiore M.F., Rigonato J., Sant'Anna C.L., Komárek J. Phylogenetic placement of *Dapisostemon* gen. nov. and *Streptostemon*, two tropical heterocytous genera (*Cyanobacteria*). *Phytotaxa*. 2016. 245: 129–143.
- Hodač L., Hallmann C., Spitzer K., Elster J., Faßhauer F., Brinkmann N., Lepka D., Diwan V., Friedl T. Widespread green algae *Chlorella* and *Stichococcus* exhibit polartemperate and tropical-temperate biogeography. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2016. 92: fiw122.
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats. Bot. Rev. 1989. 55(2): 77-105.
- Hoppert M., Reimer R., Kemmling A., Schröder A., Günzl B., Heinken T. Structure and reactivity of a biological soil crust from a xeric sandy soil in Central Europe. *Geomicrob. J.* 2004. 21: 183–191.
- Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. and Evol.* 2013. 30: 772–780.
- Kaufnerová V., Eliáš M. The demise of the genus *Scotiellopsis* Vinatzer (*Chlorophyta*). *Nova Hedw*. 2013. 97: 415–428.
- Kawasaki Y., Nakada T., Tomita M. Taxonomic revision of oil-producing green algae, *Chlorococcum oleofaciens* (*Volvocales*, *Chlorophyceae*), and its relatives. *J. Phycol.* 2015. 51: 1000–1016.
- Komárek J. *Cyanoprokaryota*. 3<sup>rd</sup> pt: *Heterocytous* Genera. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*, Berlin; Heidelberg: Elsevier, 2013. Bd 19/3. 1130 S.
- Komárek J., Anagnostidis K. *Cyanoprokaryota*. 2. *Oscillatoriales*. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. München: Elsevier Spectrum, 2005. Bd 19/2. 759 p.
- Komárek J., Fott B. *Chlorophyceae* (Grünalgen). Ordnung: *Chlorococcales*. In: *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süsswassers*. Stuttgart: Schweizer Bart Verlag-Bueh, 1983. Bd. 16/7. H. 1. 1044 S.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach. *Preslia*. 2014. 86(4): 295–235.
- Lange O.L., Kidron G.J., Büdel B., Meyer A., Kilian E., Abeliovich A. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the "biological soil crusts" covering sand dunes in the western Negev Desert. *Func. Ecol.* 1992. 6: 519–527.
- Liu B., Liu X., Hu Z., Zhu H., Liu G. Phylogenetic position and morphological observation of the *Ctenocladus circinnatus* Borzi, a rare green alga from Changtang Plateau, China. *Phytotaxa*. 2016. 260(1): 75–82.

- Lukešová A., Komárek J. Succession of soil algae on dumps from strip coal-mining in the Most region (Czechoslovakia). *Folia Geobot. Phytotax.* (Praha). 1987. 22: 355–362.
- Marin B., Klingberg M., Melkonian M. Phylogenetic relationships among the *Cryptophyta*: Analyses of nuclear-encoded SSU *r*RNA sequences support the monophyly of extant plastid-containing lineages. *Protist.* 1998. 149: 265–276.
- Marin B., Palm A., Klingberg M., Melkonian M. Phylogeny and taxonomic revision of plastid-containing Euglenophytes based on SSU *r*DNA sequence comparisons and synapomorphic signatures in the SSU *r*RNA secondary structure. *Protist.* 2003. 154: 99–145.
- Marin B., Nowack E.C.M., Melkonian M. A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. *Protist.* 2005. 156: 425–432.
- Mikhailyuk T.I., Sluiman H., Massalski A., Mudimu O., Demchenko E., Kondratyuk S., Friedl T. New streptophyte green algae from terrestrial habitats and an assessment of the genus *Interfilum* (*Klebsormidiophyceae*, *Streptophyta*). *J. Phycol.* 2008. 44: 1586–1603.
- Miscoe L.H., Johansen J.R., Vaccarino M.A., Pietrasiak N., Sherwood A.R. Novel cyanobacteria from caves on Kauai, Hawaii. *Bibl. Phycol.* 2016. 120: 75–152.
- Nakada T., Misawa K., Nozaki H. Molecular systematics of *Volvocales* (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) based on exhaustive 18S *r*RNA phylogenetic analyses. *Mol. Phyl. Evol.* 2008. 48: 281–291.
- Nienow J.A. Ecology of suberial algae. Nova Hedw. 1996. 112: 537-552.
- Pröschold T., Harris E.H., Coleman A.W. Portrait of a species: *Chlamydomonas reinhardtii*. *Genetics*. 2005. 170: 1601–1610.
- Rindi F., Mikhailyuk T.I., Sluiman H.J., Friedl T., López-Bautista J.M. Phylogenetic relationships in *Interfilum* and *Klebsormidium* (*Klebsormidiophyceae*, *Streptophyta*). *Mol. Phyl. Evol.* 2011. 58: 218–231.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003. 19: 1572–1574.
- Sciuto K., Moschin E., Moro I. Cryptic cyanobacterial diversity in the Giant Cave (Trieste, Italy): a new genus *Timaviella* (*Leptolyngbyaceae*). *Cryptogam. Algol.* 2017. 38(4): 285–323.
- Singh P., Shaikh Z.M., Gaysina L.A., Suradkar A., Samanta U. New species of *Nostoc* (Cyanobacteria) isolated from Pune, India, using morphological, ecological and molecular attributes. *Plant Syst. Evol.* 2016. 302(10): 1381–1394.
- Stanier R.Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order *Chroococcales*). *Bacteriol. Rev.* 1971. 35: 171–205.
- Strunecký O., Komárek J., Johansen J., Lukešová A., Elster J. Molecular and morphological criteria for revision of the genus *Microcoleus* (*Oscillatoriales*, *Cyanobacteria*). *J. Phycol*. 2013. 49: 1167–1180.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. and Evol.* 2013. 30: 2725–2729.
- Varshney P., Mikulic P., Vonshak A., Beardall J., Wangikar P.P. Extremophilic micro-algae and their potential contribution in biotechnology. *Biores. Technol.* 2015. 184: 363–372.
- Vinogradova O.N., Darienko T.M. Algae of Azovo-Syvashsky National Nature Park (Ukraine). *Int. J. Algae*. 2008a. 10(2): 1–14.
- Vinogradova O.M., Darienko T.M. Terrestrial algae of hypersaline environments of the Central Syvash islands (Kherson region, Ukraine). *Biologia*. 2008b. 63(6): 809–819.

- Vinogradova O.N., Mikhailyuk T.I., Glaser K., Holzinger A., Karsten U. New species of *Oculatella (Synechococcales, Cyanobacteria*) from terrestrial habitats of Ukraine. *Укр. бот. журн.* 2017. 74(6): 509–520. https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.509
- Voytsekhovich A., Beck A. Lichen photobionts of the rocky outcrops of Karadag massif (Crimean peninsula). *Symbiosis*. 2016. 68(1-3): 9-24.
- Wilmotte A., Van der Auwera G., De Wachter R. Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacterium *Chlorogloeopsis* HTF (*'Mastigocladus laminosus* HTF') strain PCC75 18, and phylogenetic analysis. *FEBS Lett.* 1993. 317: 96–100.

Поступила 26 февраля 2018 г. Подписал в печать С.П. Вассер

#### REFERENCES

Algae: Reference Book. Eds S.P. Wasser. Kiev: Naukova Dumka Press, 1989. [Rus.]

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Eds P.M. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2009. Vol. 2. 413 p.; 2011. Vol. 3. 511 p.

Akaike H. Automat. Control, IEEE Trans. on Automat. Control. 1974. 19: 716-723.

Anagnostidis K. Preslia (Praha). 2001. 73: 359-376.

Anagnostidis K., Komárek J. Arch. Hydrobiol. 1988. 80(1-4): 327-472.

Arino X., Hernández Mariné M., Saiz-Jimenez C. *Phycologia*. 35(3): 183–189, 1996. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-3183.1

Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Eds B. Weber, B. Büdel, J. Belnap, A. Cham. Switzerland: Springer Int. Publ., 2016.

Biological soil crusts: structure, function, and management. Eds J. Belnap, O.L. Lange. Berlin: Springer, 2003.

Bischoff H.W., Bold H.C. Univ. Texas Publ. 1963. 6318: 1-95.

Blinn D.W. Canad. J. Bot. 1971. 49: 735-743.

Bondarenko A.V. In: *Actual problems of modern algology*: Abstr. Int. Conf. Young Sci. (Scholkino, June 18–22, 2013). Scholkino, 2013. Pp. 31–32. [Rus.]

Bondarenko A.V. *Benthic microalgae of the Crimean coast of the Sea of Azov*: Ph.D. (Biol.). Abstract. Sevastopol, 2017. [Rus.]

Bondarenko A.V. Mor. Ecol. J. 2012a. 11(3): 25-32.

Bondarenko A.V. In: *Actual problems of modern algology*: IV Int. Conf. Kiev. 2012b. Pp. 35–37. [Rus.]

Borisova O.V., Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. Flora of algae of Ukraine. Vol. 12. Charophyta. Issue 2. Classes Mesostigmatophyceae, Klebsormidiophyceae, Coleochaetophyceae, Charophyceae. Kyiv, 2016. [Ukr.]

Büdel B. Progr. Bot. 2002. 63: 386-404.

Büdel B., Darienko T., Deutschewitz K., Dojani S., Friedl Th., Mohr K.I., Salisch M., Reisser W., Weber B. *Microbial Ecol.* 2009. 57: 229–247.

Chapin F.S. III, Walker B.H., Hobbs R.J., Hooper D.U., Lawton J.H., Sala O.E., Tilman D. *Science*. 1997. 277: 500–503.

Darienko T.M. Algologia. 2000. 10(1): 54-62.

- Darienko T.M., Mikhailyuk T.I., Voytsekhovich A.A. *Urboecosystems: problems and perspectives of development*: III Int. Conf. Ishim: P.P. Ershova Press, 2008. Pp. 85–87. [Rus.]
- Darienko T.M. Ukr. Bot. J. 2012. 69(1): 111-124.
- Darienko T., Gustavs L., Pröschold T. Phytotaxa. 2017. 324: 001-041.
- Darienko T., Gustavs L., Eggert A., Wolf W., Pröschold T. *PLoS ONE*. 2015. 10(6): e0127838. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127838
- Elbert W., Weber B., Burrows S., Steinkamp J., Büdel B., Andreae M.O., Pöschl U. *Nat. Geosci.* 2012. 5(7): 459–462.
- Ettl H. *Xanthophyceae*. 1. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 3. Stuttgart: Gustav Fischer, 1978.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart: Gustav Fischer, etc., 1995.
- Fučíková K., Flechtner V.R., Lewis L.A. Nova Hedw. 2012. 96: 15-59.
- Glaser K., Baumann K., Leinweber P., Mikhailyuk T., Karsten U. *Biogeosciences*. 2018. 15(13): 4181–4192.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. Worldwide electronic publication, Nat. Univ. Ireland, Galway, 2018. http://www.algaebase.org
- Hauer T., Bohunická M., Johansen J.R., Mares J., Berrendero-Gomez E. J. Phycol. 2014. 50: 1089–1110.
- Henley W.J., Hironaka J.L., Guillou L., Buchheim M.A., Buchheim J.A., Fawley M.W., Fawley K.P. *Phycologia*. 2004. 43(6): 641–652.
- Hentschke G.S., Johansen J.R., Pietrasiak N., Fiore M.F., Rigonato J., Sant'Anna C.L., Komárek J. *Phytotaxa*. 2016. 245: 129–143.
- Hodač L., Hallmann C., Spitzer K., Elster J., Faßhauer F., Brinkmann N., Lepka D., Diwan V., Friedl T. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2016. 92: fiw122.
- Hoffmann L. Bot. Rev. 1989. 55(2): 77-105.
- Hoppert M., Reimer R., Kemmling A., Schröder A., Günzl B., Heinken T. *Geomicrobiol. J.* 2004. 21: 183–191.
- Katoh K., Standley D.M. Mol. Biol. Evol. 2013. 30: 772-780.
- Katoh K., Toh H. Brief. in Bioinform. 2008. 9: 286-298.
- Kaufnerová V., Eliáš M. Nova Hedw. 2013. 97: 415-428.
- Kawasaki Y., Nakada T., Tomita M. J. Phycol. 2015. 51: 1000-1016.
- Komárek J. In: Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/3. Berlin, Heidelberg: Elsevier, 2013.
- Komárek J., Anagnostidis K. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/2. München: Elsevier Spectr., 2005.
- Komárek J., Fott B. In: *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süsswassers*. Bd 16/7. Stuttgart: Schweizer Bart Verlag-Bueh, 1983.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Preslia. 2014. 86(4): 295-235.
- Kostikova L. E., Litvinova V. M., Skoryk L.V. In: Vegetation and bacterial population of the Dnieper and its reservoirs. Kiev: Naukova Dumka Press, 1989. Pp. 129–185. [Rus.]
- Kostikov I.Yu., Darienko T.M. Algologia. 1996. 6(3): 285-294.
- Kostikov I.Yu., Romanenko P.O., Demchenko E.M., Darienko T.M., Mikhailyuk T.I. Kiev: Phytosociocenter, 2001. [Ukr.]
- Kovalenko O.V. *Flora of algae of Ukraine*. Vol. 1. *Cyanoprokaryota*. Issue 1. Order *Chroococcales*. Kyiv: Aristey, 2009. [Ukr.]

Lange O.L., Kidron G.J., Büdel B., Meyer A., Kilian E., Abeliovich A. *Functional Ecol.* 1992. 6: 519–527.

Liu B., Liu X., Hu Z., Zhu H., Liu G. Phytotaxa. 2016. 260(1): 75.

Lukešová A., Komárek J. Folia Geobot. & Phytotaxon, Praha. 1987. 22: 355-362.

Marin B., Klingberg M., Melkonian M. Protist. 1998. 149: 265-276.

Marin B., Nowack E.C.M., Melkonian M. Protist. 2005. 156: 425-432.

Marin B., Palm A., Klingberg M., Melkonian M. Protist. 2003. 154: 99-145.

Massjuk N.P. Algologia. 1998. 8(1): 87-92.

Mikhailyuk T.I. Algologia. 2014. 24(3): 345-349.

Mikhailyuk T.I., Kondratyuk S.Ya., Niporko S.O., Darienko T.M., Demchenko E.M., Voitsekhovich A.O. *Lichens, mosses and terrestrial algae of granites of Ukraine*. Kyiv: Alterpress, 2011. [Ukr.]

Mikhailyuk T.I., Sluiman H., Massalski A., Mudimu O., Demchenko E., Kondratyuk S., Friedl T. *J. Phycol.* 2008. 44: 1586–1603.

Mikhailyuk T.I. Int. J. Algae. 2013. 15(4): 311-330. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v15.i4.20

Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.N, Glaser K., Karsten U. *Int. J. Algae*. 2016. 18(4): 301–320. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i4.10

Miscoe L.H., Johansen J.R., Vaccarino M.A., Pietrasiak N., Sherwood A.R. *Phycologica*. 2016. 120: 75–152.

Nakada T., Misawa K., Nozaki H. Mol. Phylogen. and Evol. 2008. 48: 281-291.

Nienow J.A. Nova Hedw. 1996. 112: 537-552.

Prikhodkova L.P. Blue-green algae of soils from Steppe zone of Ukraine. Kiev: Naukova Dumka Press, 1992. [Rus.]

Prikhodkova L.P., Vinogradova O.M. Ukr. Bot. J. 1988. 45(5): 41-45.

Pröschold T., Harris E.H., Coleman A.W. Genetics. 2005. 170: 1601-1610.

Rindi F., Mikhailyuk T.I., Sluiman H.J., Friedl T., Lypez-Bautista J.M. *Mol. Phylog. and Evol.* 2011. 58: 218–231.

Ronquist F., Huelsenbeck J.P. Bioinformatics. 2003. 19: 1572-1574.

Sadogurskaya S.A., Sadogursky S.E., Belich T.V. Trudy Nikit. Bot. Sada. 2006. 126: 190-208.

Sciuto K., Moschin E., Moro I. Cryptogam. Algol. 2017. 38(4): 285-323.

Singh P., Shaikh Z.M., Gaysina L.A., Suradkar A., Samanta U. *Plant System. and Evol.* 2016. 302(10): 1381–1394.

Stanier R.Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. Bacteriol. Rev. 1971. 35: 171-205.

Strunecký O., Komárek J., Johansen J., Lukešová A., Elster J. J. Phycol. 2013. 49: 1167-1180.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. *Mol. Biol. and Evol.* 2013. 30: 2725–2729.

Varshney P., Mikulic P., Vonshak A., Beardall J., Wangikar P.P. *Biores. Technol.* 2015. 184: 363–372.

Vinogradova O.M. Ukr. Bot. J. 1989. 46(1): 40-45.

Vinogradova O.M. *Blue-green algae of Mountain Crimea*: Ph.D. (Biol.) Abstract. Kyiv, 1994. 371 p. [Ukr.]

Vinogradova O.M., Darienko T.M. *Biologia*. 2008a. 63(6): 809–819.

Vinogradova O.N., Darienko T.M. Int. J. Algae. 2008b. 10(2): 1-14.

Vinogradova O.N., Mikhailyuk T.I. *Int. J. Algae*. 2018. 20(3): 211–224. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v20.i3.10 Vinogradova O.N., Mikhailyuk T.I., Glaser K., Holzinger A., Karsten U. *Ukr. Bot. J.* 2017. 74(6): 509–520. https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.509.

Voytsekhovich A.A. In: *Actual problems of Botany and Ecology*: Coll. articles. Vol. 2. Kiev: Phytosociocentr Press, 2008. Pp. 46–51. [Rus.]

Voytsekhovich A.O., Mikhailyuk T.I., Darienko T.M. In: *Collection articles dedicated to 95 years of Karadag Science Station*. Sevastopol: ECOSI-Gidrophysica, 2009. Pp. 50–60. [Ukr.]

Voytsekhovich A., Beck A. Symbiosis. 2016. 68(1-3): 9-24.

Wilmotte A., Van der Auwera G., De Wachter R. FEBS Lett. 1993. 317: 96-100.

ISSN 0868-854 (Print)
ISSN 2413-5984 (Online). Algologia. 2018, 28(4): 363-386 https://doi.org/10.15407/alg28.04.363

Mikhailyuk T.1, Vinogradova O.1, Glaser K.2, Demchenko E.1. & Karsten U.2

<sup>2</sup>University of Rostock, Institute of Biol. Sci., Department of Appl. Ecology and Phycology, 3 Albert-Einstein-Strasse, Rostock D-18057, Germany

### DIVERSITY OF TERRESTRIAL ALGAE OF CAPE KAZANTIP (THE SEA OF AZOV, UKRAINE) AND SOME REMARKS ON THEIR PHYLOGENY AND ECOLOGY

The article summarizes the results of a study on terrestrial algae of Cape Kazantip, conducted during summer 2012 on the territory of the Kazantip Nature Reserve and its environs. Samples of biological soil crusts from the coquina beach and clay scree, as well as lithophytic algal communities, were studied by direct light microscopy with subsequent culturing. For a number of strains of cyanobacteria and eukaryotic algae, phylogenetic analyses based on the nucleotide sequence of the 16S/18S rRNA gene, as well as the 16S-23S ITS region/ITS-1,2 were performed. These data clarified species identity and taxonomic position, as well as to make a number of interesting floristic records, supplementing the algal flora of Ukraine with new taxa of the genera Oculatella Zammit, Billi et Albertano, Timaviella Sciuto et Moro, Roholtiella Bohunická, Pietrasiak et Johansen, Bracteacoccus Tereg, Interfilum Chodat. In total 73 species were identified from the divisions of Cyanoprokaryota (35), Chlorophyta (23), Streptophyta (5), Ochrophyta (10). Litophyton and soil crusts differed markedly in species diversity, taxonomic structure and the dominant algal complex. Only 30.1% of the identified species were found in both types of habitats, while 41 species occurred in rock communities. Here, a high diversity of cyanobacteria, especially representatives of the order Nostocales and Chroococcales, as well as Trebouxiophyceae and Ulvophyceae among green algae, were recorded. On limestone, in the chasmoendolitic communities dominant species were G. punctata Nägeli and Ctenocladus circinnatus Borzi while on the rock surface Desmococcus olivaceus (Pers. ex Ach.) J.R. Laundon and Trentepohlia sp. dominated. In the hypolithic communities on quartz, filamentous cyanobacteria prevailed. In biological crusts on the conquina and clay, 54 species were identified. Cyanobacteria were leading both in the number of species (42.6% of the total

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,

<sup>2</sup> Tereshchenkovskaya Str., Kiev 01004, Ukraine

diversity) and abundance. Species of genera *Microcoleus* Desmazières ex Gomont, *Coleofasciculus* Siegesmund, Johansen et Friedl, *Hassallia* Berkeley ex Bornet et Flahault, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault and some others dominated in the crusts studied. *Chlorophyta* (33.3%), among which the proportion of representatives of the class *Chlorophyceae* increased markedly, were the second in species diversity, but their abundance was low. Only once *Klebsormidium mucosum* (J.B. Petersen) Lokhorst (*Streptophyta*) dominated in a crust on the clay scree. Crusts from the conquina had wider representativeness of cyanobacteria and algae (45 species, an average of 13.5 species per sample) as compared with clay screes (24/9.6). Among species discovered in the present study only 13.7% were previously cited for this territory.

K e y w o r d s: cyanobacteria, microalgae, terrestrial communities, lithophyton, soil crusts, Cape Kazantip, new records, Ukraine, 16S/18S rRNA, 16S-23S ITS region/ITS-1,2