

Научная статья

УДК 582.21

DOI: 10.37102/0869-7698\_2022\_225\_05\_6

## Биоразнообразие цианобактерий и водорослей пирокластических отложений и почв вулканов юга Камчатки

Р.З. Аллагуватова✉, А.Ю. Никулин, В.Б. Багмет, Ш.Р. Абдуллин

*Резеда Зинуровна Аллагуватова*  
аспирант, ведущий инженер  
ФНЦ Биоразнообразия наземной  
биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия  
allaguvatova@yandex.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

*Вероника Борисовна Багмет*  
кандидат биологических наук, научный  
сотрудник  
ФНЦ Биоразнообразия наземной  
биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия  
chara1989@yandex.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

*Артур Юрьевич Никулин*  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
ФНЦ Биоразнообразия наземной  
биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия  
artyrozz@mail.ru  
<http://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

*Шамиль Раисович Абдуллин*  
доктор биологических наук, ведущий  
научный сотрудник  
ФНЦ Биоразнообразия наземной  
биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия  
crplant@mail.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-6946-2321>

**Аннотация.** В пробах почв и пирокластических отложений, отобранных на вулканах Авачинский, Вилючинский, Корякский и в седловине между Авачинским и Корякским вулканами, было выявлено 54 вида и внутривидовых таксона цианобактерий и водорослей из 5 отделов: Cyanobacteria – 3 вида (5,5 %), Bacillariophyta – 22 вида и внутривидовых таксона (40,7 %), Ochrophyta – 1 вид (1,8 %), Charophyta – 2 вида (3,7 %) и Chlorophyta – 26 видов (48,1 %). Доминировали представители amph.-форм, что говорит о повышенном увлажнении вулканического субстрата, отобранного на склоне и у подножия вулканов.

**Ключевые слова:** вулканический субстрат, фототрофные микроорганизмы, Авачинский, Вилючинский и Корякский вулканы

**Для цитирования:** Аллагуватова Р.З., Никулин А.Ю., Багмет В.Б., Абдуллин Ш.Р. Биоразнообразие цианобактерий и водорослей пирокластических отложений и почв вулканов юга Камчатки // Вестн. ДВО РАН. 2022. № 5. С. 75-87. [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_225\\_05\\_6](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_225_05_6).

**Благодарности.** Авторы выражают признательность А.А. Гончарову (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за ценные замечания при подготовке рукописи.

**Финансирование.** Исследование было выполнено при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00814 «Исследование биоразнообразия водорослей и цианобактерий вулканических почв и грунтов полуострова Камчатка с использованием полифазного метода» и в рамках выполнения государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9).

Original article

## Cyanobacteria and algae biodiversity of grounds and soils from south Kamchatka volcanoes

R.Z. Allaguvatova, A.Yu. Nikulin, V.B. Bagmet, Sh.R. Abdullin

*Rezeda Z. Allaguvatova*  
PhD student, Leading Engineer  
Federal Scientific Center of the East  
Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,  
Vladivostok, Russia  
allaguvatova@yandex.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

*Veronika B. Bagmet*  
Candidate of Sciences in Biology,  
Researcher  
Federal Scientific Center of the East  
Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,  
Vladivostok, Russia  
chara1989@yandex.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

*Arthur Yu. Nikulin*  
Candidate of Sciences in Biology,  
Senior Researcher  
Federal Scientific Center of the East  
Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,  
Vladivostok, Russia  
artyrozz@mail.ru  
<http://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

*Shamil R. Abdullin*  
Doctor of Sciences in Biology, Leading  
Researcher  
Federal Scientific Center of the East  
Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,  
Vladivostok, Russia  
crplant@mail.ru  
<http://orcid.org/0000-0002-6946-2321>

**Abstract.** 54 species and intraspecific taxa from 5 phyla: Cyanobacteria – 3 species (5.5 %), Bacillariophyta – 22 species and intraspecific taxa (40.7 %), Ochrophyta – 1 species (1 %), Charophyta – 2 species (3.7 %) and Chlorophyta – 26 species (48.1 %) were revealed during the study on biodiversity of cyanobacteria and algae in samples of pyroclastic deposits and soils from Avachinsky, Vilyuchinsky, Koryaksky volcanoes and saddle between Avachinsky and Koryaksky volcanoes. Representatives of amph.-forms dominated, which indicates an increased moistening of the volcanic substrate sampled on the slope and at the foot of the volcanoes.

**Keywords:** volcanic substrate, phototrophic microorganisms, Avachinsky, Vilyuchinsky and Koryaksky volcanoes

**For citation:** Allaguvatova R.Z., Nikulin A.Yu., Bagmet V.B., Abdullin Sh.R. Cyanobacteria and algae biodiversity of grounds and soils from south Kamchatka volcanoes. *Vestnik of the FEB RAS*. 2022;(5):75-87. (In Russ.). [http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698\\_2022\\_225\\_05\\_6](http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_225_05_6).

**Acknowledgments.** The authors are very thankful to A.A. Goncharov (Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity) for valuable discussions during preparation of manuscript.

**Funding.** The study was funded by the Russian Foundation for Basic Research, project number 20-04-00814 a «Study of biodiversity of algae and cyanobacteria of volcanic soils and grounds of

Kamchatka peninsula using a polyphasic approach» and research was carried out within the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme no. 121031000117-9).

## Введение

Микроорганизмы, населяющие безжизненные вулканические субстраты, запускают первичную автогенную сукцессию, способствуя накоплению органического вещества и переводя биогенные элементы в доступную для высших растений форму. Так как многие промышленные отвалы считаются аналогами вулканических шлаков и пеплов, понимание механизмов сукцессии вулканического субстрата, возможно, позволит решить вопрос рекультивации сельскохозяйственных земель и отвалов, образующихся при завершении хозяйственной деятельности человека [1]. Цианобактерии и водоросли вулканических грунтов выдерживают недостаток питательных элементов, дефицит влаги, повышенное ультрафиолетовое излучение и иссушение. Способность цианобактерий и водорослей выживать в данных условиях может быть использована при разработке искусственных экосистем в космобиологических исследованиях [2]. К адаптивным механизмам, позволяющим фотосинтезирующим микроорганизмам существовать на вулканах, относятся интенсивное образование слизистых чехлов, оберток и других видов оболочек, снижающих потерю воды; синтез каротиноидов для защиты от излучения и др. [3]. Выявление биохимических путей адаптации цианобактерий и водорослей вулканических местообитаний позволит получать из них ценные биологически активные вещества (пигменты, фенолы, флавоноиды, витамины и др.) при последующих биотехнологических исследованиях [4]. В связи с этим изучение биоразнообразия цианобактерий и водорослей вулканических грунтов и почв имеет большое фундаментальное и прикладное значение.

На территории России все действующие вулканы расположены на территории Курило-Камчатского вулканического пояса. Однако изучение цианобактерий и водорослей вулканов Камчатки проводилось лишь фрагментарно. Так, в результате исследования вулканических шлаков и пеплов, образовавшихся после Большого трещинного толбачинского извержения (БТТИ), было обнаружено 20 видов этих организмов [5]. При анализе проб почв вулканов Мутновский и Горелый был выявлен 21 вид цианобактерий и водорослей из 4 отделов: Cyanobacteria – 4, Chlorophyta – 15 (Chlorophyceae – 10, Trebouxiophyceae – 5), Charophyta – 1, Ochrophyta – 1 [6]. В грунтах лавовых пещер Погибшая и Гончарова, располагающихся на юго-восточном склоне влк. Горелый-3, найдено 16 видов фототрофных микроорганизмов [7]. Согласно предварительным данным, полученным при исследовании грунтов и почв влк. Шивелуч, было обнаружено 18 таксонов цианобактерий и водорослей, относящихся к 5 отделам: Cyanobacteria – 4, Bacillariophyta – 4, Ochrophyta – 2 (Eustigmatophyceae – 1, Xanthophyceae – 1), Charophyta – 1, Chlorophyta – 7 (Chlorophyceae – 2, Trebouxiophyceae – 5) [8]. Изучение проб, отобранных в окрестностях вулкана Авачинский (березняк вейниково-разнотравный, ольховник (тефровые пустоши), тополежник редкотравный), показало наличие 2 видов цианобактерий и 10 видов водорослей [9]. В целом биоразнообразие этих организмов в данных местообитаниях оказалось невысоким. С одной стороны, это связано, по-видимому, с экстремальными условиями,

с другой – с тем, что в большинстве исследований использовался традиционный подход, основанный на морфологической идентификации таксонов.

Целью данного исследования является изучение биоразнообразия цианобактерий и водорослей пирокластических отложений и почв вулканов Авачинский, Вилючинский, Корякский и седловины между Авачинским и Корякским вулканами с использованием полифазного подхода.

## Материалы и методы

Объектами изучения послужили вулканы Авачинский, Вилючинский, Корякский и седловина между Авачинским и Корякским вулканами (далее – Седловина). Авачинский – действующий стратовулкан андезитового состава. Последнее его извержение произошло 13 января 1991 г. [10]. В 2001 г. отмечен кратковременный и небольшой парогазовый выброс, содержащий пепел [11]. Основная постройка влк. Вилючинский формировалась во второй половине четвертичного оледенения, что подтверждается наличием следов ледниковой обработки. Однако предполагается, что вулкан проявлял активность и в послеледниковое время, о чем свидетельствуют хорошо сохранившиеся потоки на южных склонах. Вулкан сложен преимущественно андезитовыми лавами [12]. Корякский – типичный андезибазальтовый стратовулкан правильной формы. Согласно анализу динамики его активности за первое полугодие 2009 г., за 2010 г. и в историческом прошлом, предполагается, что его фумарольная деятельность сохранится на прежнем уровне [10]. Седловина – это долина р. Правая Седловинская протяженностью 19 км, покрытая слоем вулканокластических отложений, берущая начало от склонов влк. Корякский [13]. Предположительно, в области Седловины вулканическая деятельность отсутствует [14].

Материалом для настоящей статьи послужили пробы почв и пирокластических материалов с вулканов Авачинский (7 проб), Вилючинский (6), Корякский (8) и из Седловины (8), отобранные в августе 2020 г. с использованием классических методов [15]. Пробы тефры, литозема, слоисто-пепловой и слоисто-охристой почвы отбирали на площади 4–6 см<sup>2</sup>, с поверхностного слоя до глубины 5–8 см, массой не более 500 г, на высоте от 279 до 1152 м над ур. м. Для более полного выявления таксономического состава цианобактерий и водорослей накопительные культуры выращивались с использованием стерильной модифицированной среды Waris-H с силикатом [16] и модифицированной среды Bold с утроенным содержанием азота и добавлением витаминов [16]. Клональные культуры были выделены микропипеточным методом [16]. Видовую принадлежность определяли с использованием полифазного подхода, включая культуральный метод. В связи с этим численность видов, измеренная после культивирования, отличалась от отмеченной в исходных образцах [15]. Поэтому для определения баллов обилия видов была использована максимально простая шкала из трех степеней: 1 – редкий, 2 – частый, 3 – доминирующий. К доминирующим относили виды с наибольшей суммой баллов обилия.

Морфологию цианобактерий и водорослей исследовали на световом микроскопе Olympus BX 53, оснащенный оптикой Nomarski DIC, и сканирующем электронном микроскопе Merlin (Carl Zeiss). Для морфологических исследований диатомовых водорослей створки очищали путем кипячения в перекиси водорода, несколько раз промывали дистиллированной водой и помещали в среду Эляшева

[17] с показателем преломления 1,67–1,68. Для сканирующей электронной микроскопии материал сушили на латунных столиках и покрывали хромом. Для предварительной видовой идентификации цианобактерий и водорослей по морфологическим признакам были использованы сводки и определители [7, 8, 18, 19]. Систематика цианобактерий и водорослей дана согласно базе данных М.Д. и Г.М. Гюри Algae Base<sup>1</sup>.

ДНК выделяли методом Ц.С. Эхта с соавторами [20] с модификациями К.В. Киселева с соавторами [21]. Маркерные участки амплифицировали посредством полимеразной цепной реакции (ПЦР) с помощью набора Encyclo Plus PCR (Евроген) в амплификаторе T100 (Bio-Rad Laboratories). Для генотипирования представителей Chlorophyta и Charophyta амплифицировали высоковариабельный и информативный маркер – внутренний транскрибируемый спейсер ядерной рибосомной ДНК (ITS-регион ярДНК), используя праймеры Bd18SF (5'-TTTGTACACACCGCCCGTCGC-3') и ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Генотипировали цианобактерии по фрагменту гена 16S рРНК с применением праймеров 27F (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') и 1492R (5'-GGTTACCTTGTACGACTT-3') [18]. Для определения и подтверждения видовой принадлежности полученные последовательности сравнивали с имеющимися в Национальном центре биотехнологической информации США (NCBI) с помощью поиска BLAST<sup>2</sup>. В случае 99–100%-го сходства с последовательностями из NCBI принималась принадлежность цианобактерий и водорослей к тому же виду, при сходстве 97–98 % – к одному роду.

Система жизненных форм цианобактерий и водорослей дана по Э.А. Штине и М.М. Голлербаху [22].

Для флористического анализа применяли качественный коэффициент сходства Сьеренсена – Чекановского  $K = 2a / (b + c)$ , где  $a$  – число общих таксонов для двух исследований,  $b$  – число таксонов, характерных только для первого исследования,  $c$  – число таксонов, характерных только для второго исследования [15].

## Результаты и обсуждение

В 29 пробах с вулканов Авачинский, Вилючинский, Корякский и Седловины выявлено 54 вида и внутривидовых таксона цианобактерий и водорослей (табл. 1), относящихся к 5 отделам: Cyanobacteria – 3 вида (5,5 %), Bacillariophyta – 22 вида и внутривидовых таксона (40,7 %), Ochrophyta – 1 вид (1,8 %), Charophyta – 2 вида (3,7 %) и Chlorophyta – 26 видов (48,1 %). По классам выявленные организмы распределились следующим образом: Cyanophyceae – 3 вида (5,5 %), Bacillariophyceae – 21 вид и внутривидовой таксон (38,8 %), Coscinodiscophyceae – 1 вид (1,8 %), Eustigmatophyceae – 1 вид (1,8 %), Zygnematomphyceae – 1 вид (1,8 %), Klebsormidiophyceae – 1 вид (1,8 %), Chlorophyceae – 13 видов (24,1 %), Trebouxiophyceae – 13 видов (24,1 %).

<sup>1</sup> Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2021. – <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 18.10.2021).

<sup>2</sup> BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), 2021, National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine. – <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> (дата обращения: 14.03.2021).

Таблица 1

Таксономический состав цианобактерий и водорослей вулканов Авачинский, Вилючинский, Корякский и Седловины

№	Таксон	ЖФ	А	В	К	С
CYANOBACTERIA						
Сем. Leptolyngbyaceae						
1	<i>Stenomitos cf. rutilans</i> Miscoe & J.R. Johansen	P				+
2	<i>Phormidesmis cf. arctica</i> Raabová, L. Kovacik, Elster et Strunecký	P	+			+
Сем. Chlorogloeopsidaceae						
3	<i>cf. Chlorogloeopsis fritschii</i> (A.K. Mitra) A.K. Mitra et D.C. Pandey	CF				+
BACILLARIOPHYTA						
Сем. Bacillariaceae						
4	<i>Nitzschia fonticola</i> (Grun.) Grun.	amph.	+			
5	<i>Hantzschia calcifuga</i> E. Reichardt et Lange-Bert.	amph.				+
Сем. Pinnulariaceae						
6	<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	amph.	+			+
7	<i>P. sinistra</i> Kram.	amph.				+
8	<i>P. curtispinulosa</i> H. Lange-Bert., K. Kram. et Rumrich	hydr.				+
Сем. Naviculales incertae sedis						
9	<i>Chamaepinnularia submuscicola</i> (Krasske) Lange-Bert.	hydr.			+	
10	<i>Ch. sp.</i>	B			+	
Сем. Stauroneidaceae						
11	<i>Stauroneis cf. incerta</i> A.Cl.	hydr.	+	+		
12	<i>S. sikkimensis</i> N. Wadmare, S. Roy, Kociolek et B. Karthick	B	+			+
Сем. Neidiaceae						
13	<i>Neidium hercynicum</i> A. Mayer	hydr.	+			
14	<i>N. alpinum</i> Hust.	hydr.				+
Сем. Diadesmidaceae						
15	<i>Humidophila arcuata</i> (Lange-Bert.) R.L. Lowe, Kociolek, J.R. Johansen, Van de Vijver, Lange-Bert. et Kopalová	amph.	+			+
Сем. Naviculaceae						
16	<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Cl.	amph.	+			+
Сем. Eunotiaceae						
17	<i>Eunotia arcus</i> Ehr.	amph.	+			+
18	<i>E. curtagrunowii</i> Nörpel-Schempp et Lange-Bert.	amph.	+	+		+
19	<i>E. paludosa</i> Grun.	amph.	+	+		+
20	<i>E. rhomboidea</i> Hust.	amph.		+		
21	<i>E. neocompacta</i> var. <i>vixcompacta</i> Lange-Bert.	hydr.	+	+		+
22	<i>E. incisa</i> W. Sm. ex W. Greg.	hydr.				+
23	<i>Amphorotia curvata</i> D.M. Williams et G. Reid	hydr.	+			+
Сем. Fragilariaceae						
24	<i>Fragilaria vaucheriae</i> (Kütz.) J.B. Petersen	hydr.				+
Сем. Aulacoseiraceae						
25	<i>Aulacoseira nivalis</i> (W. Smith) J. English et Potapova	hydr.			+	
OCHROPHYTA						
Сем. Eustigmataceae						
26	<i>Vischeria magna</i> (J.B. Petersen) Kryvenda, Rybalka, Wolf et Friedl	X	+	+	+	+
CHAROPHYTA						
Сем. Klebsormidiaceae						
27	<i>Klebsormidium cf. nitens</i> (Kütz.) Lokhorst	H		+		+

№	Таксон	ЖФ	А	В	К	С
Сем. Mesotaeniaceae						
28	<i>Mesotaenium</i> sp.	amph.	+			
CHLOROPHYTA						
Сем. Bracteacoccaceae						
29	<i>Bracteacoccus bullatus</i> Fučíková, Flechtner et Lewis	Ch			+	
30	<i>B. cf. minor</i> (Schmidle ex Chod.) Petrová	Ch	+			+
Сем. Scenedesmaceae						
31	<i>Coelastrella terrestris</i> (Reisigl) Hegewald et N. Hanagata	Ch	+	+	+	+
32	<i>C. aeroterrestica</i> Tschalkner, Gärtner et Kofler	Ch	+	+	+	+
Сем. Selenastraceae						
33	<i>Chlorolobion cf. lunulatum</i> Hind.	amph.				+
Сем. Radiococcaceae						
34	<i>Neocystis mucosa</i> M. Krienitz, C. Bock, Nozaki et Wolf	amph.	+	+	+	
35	<i>N. cf. brevis</i> (Vischer) Kostikov et Hoffmann	C			+	+
Сем. Chromochloridaceae						
36	<i>Chromochloris zofingiensis</i> (Dönz) Fučíková et L.A. Lewis	amph.	+	+	+	+
Сем. Chlamydomonadaceae						
37	<i>Chloromonas cf. fonticola</i> (R. Brabez) Gerloff et Ettl	amph.				+
38	<i>Chlamydomonas cf. oviformis</i> Pringsheim	hydr.	+			
Сем. Chlorococcaceae						
39	<i>Chlorococcum cf. hypnosporum</i> Starr	amph.				+
40	<i>Tetracystis vinazeri</i> Ettl et Gärtner	amph.	+			
Сем. Chlorosarcinaceae						
41	<i>cf. Desmotetra stigmatica</i> (T.R. Deason) T.R. Deason et G.L. Floyd	Ch				+
Сем. Trebouxiaceae						
42	<i>Parietochloris pseudoalveolaris</i> (T.R. Deason et Bold) Shin Watan. et G.L. Floyd	Ch			+	
43	<i>P. cf. pseudoalveolaris</i> (T.R. Deason et Bold) Shin Watan. et G.L. Floyd	Ch	+	+		+
44	<i>Lobosphaera incisa</i> (Reisigl) Karsten et al.	C		+		+
Сем. Prasiolales incertae sedis						
45	<i>Elliptochloris cf. subsphaerica</i> (Reisigl) Ettl et Gärtner	Ch	+	+	+	+
46	<i>E. cf. reniformis</i> Darienko et Pröschold	Ch	+	+	+	+
Сем. Stichococcaceae						
47	<i>Deuterostichococcus cf. epilithicus</i> Pröschold et Darienko	Ch	+		+	+
48	<i>Pseudostichococcus monallantoides</i> L. Moewus	Ch				+
Сем. Coccomyxaceae						
49	<i>Coccomyxa subellipsoidea</i> E. Acton	amph.		+		
50	<i>C. cf. subellipsoidea</i> E. Acton	amph.	+		+	+
51	<i>C. onubensis</i> Garbayo et al. ex J.L. Fuentes et al.	amph.	+			
52	<i>cf. C. viridis</i> Chod.	amph.	+		+	+
Сем. Trebouxiophyceae incertae sedis						
53	<i>Eremochloris kamchatica</i> Abdullin et A. Gontcharov	Ch	+	+		+
Сем. Chlorellaceae						
54	<i>Micractinium</i> sp.	amph.				+
Всего видов			30	20	34	18
Число видов в одной пробе			5-17	2-11	2-18	3-9

Примечание. Здесь и в табл. 3: А – Авачинский, В – Вилючинский, К – Коряжский вулканы, С – Седловина.

ЖФ – жизненная форма, Р – нитевидные цианобактерии, не образующие значительной слизи, CF – микроскопические талломы азотфиксирующих цианобактерий, способные давать слизистые

разрастания на поверхности почвы, amph. – водоросли и цианобактерии, обитающие в условиях повышенного увлажнения субстрата, hydr. – микрорфототрофы, предпочитающие водные местообитания, В – подвижные клетки диатомовых водорослей, живущие в самых поверхностных слоях влажной почвы или в слизи других водорослей, Х – одноклеточные желтозеленые и многие зеленые водоросли, предпочитающие условия жизни среди почвенных частиц, УН – нитевидные зеленые и желтозеленые, неустойчивые против засухи и сильного нагревания, С – одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовать обильную слизь, Ch – одноклеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли, обитающие в толще почвы, но при благоприятной влажности дающие разрастания и на поверхности почвы [22].

Наибольшее число таксонов было выявлено в пробах вулканов Корякский и Авачинский, а наименьшее – в пробах влк. Вилючинский и Седловины (табл. 1). Возможно, это связано со слабой фумарольной активностью вулканов Авачинский и Корякский, которая способствует таянию снежников на склоне вулканов и, соответственно, повышению влажности в точках отбора проб, создавая тем самым благоприятные условия для жизнедеятельности цианобактерий и водорослей.

Число видов цианобактерий и водорослей в пробах пирокластических материалов и почв исследованных вулканов изменялось от 2 до 18 (табл. 1). Верхняя граница биоразнообразия довольно высока, что, вероятно, объясняется относительно большим временем, прошедшим с момента последнего извержения вулканов (Вилючинский – вторая половина четвертичного оледенения, Авачинский – 1991 г., Корякский – 2009–2010 гг.) [10, 12], за которое произошло образование почв, экосистем с высшими растениями и, в результате, относительное увеличение биоразнообразия фототрофных микроорганизмов. Тогда как, например, на влк. Шивелуч, извергавшегося лишь за год до отбора образцов, число видов цианобактерий и водорослей в пробе было меньше – от 1 до 6, при этом почвы и высшие растения отсутствовали, а субстрат был представлен пирокластическими отложениями [8].

Во всех пробах с исследованных вулканов и Седловины встречались и доминировали виды *Elliptochloris* cf. *reniformis* (30 баллов), *E.* cf. *subsphaerica* (22), *Vischeria magna* (28), *Coelastrella aeroterrestica* (16), *Chromochloris zofingiensis* (14 баллов). Кроме того, во всех пробах встречалась *Coelastrella terrestris* и доминировали *Neocystis mucosa* и *Parietochloris* cf. *pseudoalveolaris* (по 13 баллов).

Анализ систематической структуры таксономического состава [23] показал, что наибольшая насыщенность семейств родами наблюдается в классе Cyanophyceae; наибольшая насыщенность семейств видами, а также видами и внутривидовыми таксонами, – в классах Bacillariophyceae и Trebouxiophyceae (табл. 2). По насыщенности родов видами и внутривидовыми таксонами доминировали представители Bacillariophyceae. Классы Coscinodiscophyceae, Eustigmatophyceae, Klebsormidiophyceae и Zygnematomphyceae характеризуются наименьшей насыщенностью семейств родами, видами, внутривидовыми таксонами. Согласно А.И. Толмачеву [23] систематическая структура, при которой на долю небольшого количества ведущих классов приходится наибольшая часть таксонов, говорит об «однобокости» развития биоразнообразия и показывает экстремальный характер условий населяемой территории.

В спектре экобиоморф цианобактерий и водорослей (amph<sub>22</sub>Ch<sub>12</sub>hydr<sub>11</sub>B<sub>2</sub>C<sub>2</sub>P<sub>2</sub>X<sub>1</sub>H<sub>1</sub>CF<sub>1</sub>) доминируют амфибиальные формы, которые составляют 40,7 % всего таксономического состава. На содоминанты – представители Ch- и hydr.-формы – совместно приходится 42,6 % таксономического состава.



Систематическая структура таксономического состава цианобактерий  
и водорослей исследуемых вулканов

Класс	Число таксонов					Пропорции флоры				
	п.	с.	р.	в.	в. + в.в.т.	р./с.	в./с.	(в. + в.в.т.)/с.	в./р.	(в. + в.в.т.)/р.
Суанопhyceae	2	2	3	3	3	1,5	1,5	1,5	1,0	1,0
Bacillariophyceae	4	9	11	20	21	1,2	2,2	2,3	1,8	1,9
Cocinodiscophyceae	1	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Eustigmatophyceae	1	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Klebsormidiophyceae	1	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Zygnematomphyceae	1	1	1	1	1	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Chlorophyceae	2	8	10	13	13	1,2	1,6	1,6	1,3	1,3
Trebouxiophyceae	4	6	8	13	13	1,3	2,2	2,2	1,6	1,6
Всего:	16	29	36	53	54	1,2	1,8	1,9	1,5	1,5

Примечание. п. – порядки, с. – семейства, р. – роды, в. – виды, в.в.т. – внутривидовые таксоны.

К жизненной Ch-форме относятся одноклеточные и колониальные зеленые водоросли, не имеющие никаких морфологических приспособлений к выживанию, но отличающиеся лабильностью питания, в частности способностью к гетеротрофии, и стойкостью протопласта [22]. Росту и развитию ведущих экобиоморф (amph., Ch, hydr.), вероятно, способствуют кратковременные повышения уровня влажности грунтов и почв вследствие обильных осадков и значительная инсоляция поверхности субстрата.

Доминирующие представители класса Bacillariophyceae приурочены к почвам под куртинами кедрового и ольхового стлаников у подножия вулканов Авачинский, Корякский и к почве под альпийским лугом у подножия влк. Вилючинский. Эти местообитания, вероятно, характеризуются повышенной влажностью, богатством питательных элементов и наличием сомкнутого пространства, служащего защитой от воздействия ветра, что позволяет диатомовым водорослям выживать и создавать устойчивые сообщества. Небольшое количество или отсутствие цианобактерий (в пробах влк. Вилючинский и Седловины) можно объяснить стадией сукцессии вулканического субстрата, для которой характерно увеличение доли зеленых водорослей и уменьшение численности цианобактерий вследствие изменения химического состава почв и грунтов. Содоминирование представителей классов Chlorophyceae и Trebouxiophyceae является подтверждением данных Э.А. Штины с соавторами [5] о важной роли одноклеточных зеленых водорослей в заселении вулканических местообитаний.

Некоторые выявленные виды цианобактерий и водорослей впервые найдены на территории России (11 %) и российского Дальнего Востока (13 %). К первым относятся *Chamaepinnularia submuscicola*, *Pinnularia curtispinulosa*, *Stauroneis sikkimensis*, *Humidophila arcuata*, *Tetracystis vinatzeri*, *Coccomyxa onubensis*. Ко вторым – *Hantzschia calcifuga*, *Eunotia rhomboidea*, *E. neocompacta* var. *vixcompacta*, *Aulacoseira nivalis*, *Pseudostichococcus monallantoides*, *Fragilaria vaucheriae*, *Coelastrella terrestris*. Это позволяет дополнить данные по биогеографии этих видов.

При сравнении таксономического состава цианобактерий и водорослей пирокластических отложений и почв для вулканов Вилючинский и Авачинский, влк. Вилючинский и Седловины, вулканов Корякский и Авачинский было получено среднее сходство (табл. 3). Это объясняется, по-видимому, сходным

Таблица 3  
Сходство таксономического состава цианобактерий и водорослей грунтов и почв исследуемых вулканов по коэффициенту Сьеренсена – Чекановского

	А	К	С
В	56,3	35,0	43,0
К	78,0		
С	26,3	18,2	

географическим положением, похожими биотопами и условиями среды в точках отбора проб.

Низкие показатели коэффициента сходства были получены при сравнении видового состава цианобактерий и водорослей Седловины и вулканов Корякский и Авачинский (табл. 3), что объясняется отличием экологических характеристик микроместообитаний, в которых отбирались пробы. Большинство проб Седловины приурочено к горно-тундровым сообществам с сомкнутым мохово-лишайниковым покровом.

Пробы с вулканов Авачинский и Корякский приурочены к тэфровым пустошам с отдельными куртинами растений в условиях повышенного увлажнения и освещенности.

Одним из основных факторов, определяющих, по-видимому, величину коэффициента сходства, является промежуток времени, прошедший с момента последнего извержения вулкана до отбора проб, что в свою очередь влияет на экологические условия местообитаний, в частности на наличие почвы и высших растений. При сравнении таксономического состава цианобактерий и водорослей грунтов и почв вулканов Авачинский, Вилючинский, Корякский и Седловины с результатами предыдущих исследований [5–9] были получены очень низкие значения коэффициента сходства. Такой результат объясняется, скорее всего, различием в подходе, используемом для идентификации видов фототрофных микроорганизмов, а также различиями в возрасте вулканов и экологических характеристиках местообитаний.

## Выводы

1. В 29 пробах почв и пирокластических отложений вулканов Вилючинский, Авачинский, Корякский и Седловины выявлено 54 вида и внутривидовых таксона цианобактерий и водорослей. Доминирование представителей класса *Vacillariophyceae*, вероятно, говорит о благоприятных условиях существования для данной группы организмов, в частности повышенном уровне влажности в точках отбора проб, что позволяет выживать и создавать устойчивые сообщества диатомовым и другим группам водорослей, а также цианобактериям. Эту гипотезу подтверждает и доминирование представителей amph.-форм (*Hantzschia calcifuga*, *Eunotia arcus*, *E. curtagrunowii*, *E. rhomboidea* и др.).

2. Виды цианобактерий и водорослей, впервые обнаруженные на территории России, составляют 11 % от всего выявленного таксономического состава, а на территории российского Дальнего Востока – 13 %. Новые находки позволяют расширить представления о географии и экологических особенностях исследуемых видов.

3. Сравнение таксономического состава цианобактерий и водорослей вулканических почв показало средние величины коэффициента сходства Сьеренсена – Чекановского для вулканов Вилючинский и Авачинский, влк. Вилючинский и Седловины, вулканов Корякский и Авачинский, и также низкие показатели для Седловины и вулканов Авачинский и Корякский. Вероятно, на величину

коэффициента сходства влияют такие факторы, как время, прошедшее с момента последнего извержения вулкана до отбора проб, и, соответственно, экологические условия местообитаний, в частности наличие почвы и высших растений.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Кузякина Т.И. Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов на активных вулканах и в гидротермах (остров Кунашир, Курильские острова; Камчатка). Владивосток: Дальнаука, 2004. 251 с. – <https://www.dissercat.com/content/ekologiya-i-geokhimicheskaya-deyatelnost-mikroorganizmov-na-aktivnykh-vulkanakh-i-v-gidroter>.

2. Escobar C.M., Nabyty J.A. Past, present, and future of closed human life support ecosystems – A review // Proc. 47th Intern. Conf. on Environmental Systems (ICES-2017). July 16–20, 2017. Charleston, 2019. 2017. – [https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES\\_2017\\_311.pdf](https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES_2017_311.pdf) (дата обращения: 02.06.2022).

3. Fermani P., Mataloni G., de Vijver B.V. Soil microalgal communities on an antarctic active volcano (Deception Island, South Shetlands) // Polar Biol. 2007. Vol. 30. P. 1381–1393. – <https://link.springer.com/article/10.1007/s00300-007-0299-6> (дата обращения: 25.05.2018).

4. Guihéneuf F., Khan A., Tran L.-S.P. Genetic engineering: a promising tool to engender physiological, biochemical, and molecular stress resilience in green microalgae // Front. Plant Sci. 2016. Т. 7. – <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00400/full> (дата обращения: 30.05.2022).

5. Штина Э.А., Андреева В.М., Кузякина Т.И. Заселение водорослями вулканических субстратов // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 8. С. 33–42. – [http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19920808&rid=pdf\\_0005124](http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19920808&rid=pdf_0005124) (дата обращения: 02.06.2022).

6. Gaysina L.A., Elias M., Gontcharov A.A. Biodiversity of algae and cyanobacteria in volcanic soils near Mutnovsky and Gorely volcanoes (Kamchatka peninsula) // 1st Intern. Conf. on North East Asia Biodiversity: Abstr. September 17–21, 2018. Vladivostok: Yamaika LLC, 2018. P. 137–139.

7. Abdullin Sh.R. Cyanobacteriae and algae of lava tubes in Kamchatka, Russia // Cave and Karst Science. 2013. Vol. 40, N 3. P. 141–144.

8. Аллагуватова Р.З., Бармет В.Б., Никулин А.Ю., Абдуллин Ш.Р., Гончаров А.А. К флоре цианобактерий и водорослей вулканических почв и грунтов вулкана Шивелуч // Вопр. соврем. альгологии. 2021. № 2. С. 135–138.

9. Кунсбаева Д.Ф., Аллагуватова Р.З., Гришин С.Ю., Абдуллин Ш.Р., Гайсина Л.А. Изучение биоразнообразия цианобактерий и водорослей некоторых вулканов Камчатки // Экобиотех 2019: материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием. Уфа, 1–4 октября 2019 г. Город Уфа: Уфим. ин-т биологии УФИЦ РАН, 2019. С. 205–206.

10. Действующие вулканы Камчатки. В 2-х т. Т. 2 / отв. ред. С.А. Федотов, Ю.П. Масуренков. М.: Наука, 1991. 415 с. – <http://www.knigakamchatka.ru/science/uchenyh/active-volcanoes-of-kamchatka.html>

11. Сеньюков С.Л., Нуждина И.Н., Дрознина С.Я., Кожевникова Т.Ю. Сейсмичность Авачинского вулкана в 1994–2005 гг. // Геофизический мониторинг Камчатки: материалы конф. Петропавловск-Камчатский, 17–18 января 2006 г. Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 101–105.

12. Апрельков С.Е. Вулкан Вилочинский на Камчатке (Некоторые сведения о его геологическом строении) // Бюл. вулканол. станций. 1963. № 34. С. 44–47.

13. Каталог ледников СССР. Т. 20. Камчатка: ч. 2-4: Бассейны рек Тихого океана (Охотское и Берингово моря) / отв. ред. В.Н. Виноградов. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 76 с. – <https://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga-katalog-lednikov-sssr-tom-20-chasti-2-4.pdf> (дата обращения: 13.04.2022).

14. Кулаков И.Ю. Сейсмическая томография вулканов Камчатки // Геология и геофизика. 2021. Б/н. С. 11–20. – <https://www.sibran.ru/upload/iblock/66a/66adbe0592ffe67025b871ebf2a8969e.pdf>

15. Кузяхметов Г.Г., Дубовик И.Е. Методы изучения почвенных водорослей. Уфа: Башкир. ун -т, 2001. 56 с.

16. Algal Culturing Techniques / ed. R.A. Andersen. N. Y.: Elsevier Academic Press, 2005. 578 p. – <https://www.elsevier.com/books/algal-culturing-techniques/andersen/978-0-12-088426-1> (дата обращения: 19.10.2020).

17. Эльяшев А.А. О простом способе приготовления высокопреломляющей среды для диатомового анализа: Тр. НИИ геологии Арктики. 1957. Вып. 4. С. 74–75.

18. Аллагуватова Р.З., Никулин А.Ю., Никулин В.Ю., Багмет В.Б., Шохрина В.В., Стерлягова А.С., Гайсина Л.А., Абдуллин Ш.Р. Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России // Биота и среда природных территорий. 2021. № 2. С. 3–14. DOI: 10.37102/2782-1978\_2021\_2\_1.

19. Куликовский М.С., Глущенко А.М., Генкал С.И., Кузнецов И.В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.

20. Echt C.S., Erdahl L.A., McCoy T.J. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa // Genome. 1992. Vol. 35. P. 84–87. – <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1572530/> <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1572530/> (дата обращения: 19.10.2020).

21. Kiselev K.V., Dubrovina A.S., Tyunin A.P. The methylation status of plant genomic DNA influences PCR efficiency // J. Plant Physiol. 2015. Vol. 175. P. 59–67. – <https://www.biosoil.ru/files/publications/00012499.pdf> (дата обращения: 19.10.2020).

22. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

23. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

## REFERENCES

1. Kuzyakina T.I. Ekologiya i geokhimicheskaya deyatel'nost' mikroorganizmov na aktivnykh vulkanakh i v gidrotermakh (ostrov Kunashir, Kuril'skiye ostrova; Kamchatka) = [Ecology and geochemical activity of microorganisms on active volcanoes and in hydrothermal waters]. Vladivostok: Dalnauka; 2004. 251 p. (In Russ.). – <https://www.dissercat.com/content/ekologiya-i-geokhimicheskaya-deyatelnost-mikroorganizmov-na-aktivnykh-vulkanakh-i-v-gidroter>.

2. Escobar C.M., Nability J.A. Past, Present, and future of closed human life support ecosystems – A Review. In: *Proc. 47th Intern. Conf. on Environmental Systems (ICES-2017)*. July 16–20, 2017. Charleston, 2019. 2017. – [https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES\\_2017\\_311.pdf](https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES_2017_311.pdf) [https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES\\_2017\\_311.pdf](https://ttu-ir.tdl.org/bitstream/handle/2346/73083/ICES_2017_311.pdf) (available from: 02.06.2022).

3. Fermani P., Mataloni G., de Vijver B.V. Soil microalgal communities on an antarctic active volcano (Deception Island, South Shetlands). *Polar Biol.* 2007;30:1381-1393. – <https://link.springer.com/article/10.1007/s00300-007-0299-6> (available from: 25.05.2018).

4. Guihéneuf F., Khan A., Tran L.-S.P. Genetic engineering: a promising tool to engender physiological, biochemical, and molecular stress resilience in green microalgae. *Front. in Plant Sci.* 2016;7. – <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00400/full> (available from: 30.05.2022).

5. Shtina E.A., Andreeva V.M., Kuzyakina T.I. Zaselenie vodoroslyami vulkanicheskikh substratov = [Algae colonization of volcanic substrates]. *Botanicheskii Zhurnal.* 1992;77(8):33-41. (In Russ.). – [http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19920808&rid=pdf\\_0005124](http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19920808&rid=pdf_0005124).

6. Gaysina L.A., Elias M., Gontcharov A.A. Biodiversity of algae and cyanobacteria in volcanic soils near Mutnovsky and Gorely volcanoes (Kamchatka peninsula). In: *Abstr. the 1st Intern. Conf. on North East Asia Biodiversity*. September 17–21, 2018. Vladivostok; 2018. P. 137-139. – <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36562013&selid=370870027>.

7. Abdullin Sh. Cyanobacteriae and algae of lava tubes in Kamchatka, Russia. *Cave and Karst Sci.* 2013;40(3):141-144. – <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=219975988>.

8. Allaguvatova R.Z., Bagmet V.B., Nikulin A.Yu., Abdullin Sh.R., Gontcharov A.A. K flore tsianobakteriy i vodorosley vulkanicheskikh pochv i gruntov vulkana Shiveluch = [Materials to cyanobacterial and algal flora from volcanic soils of Shiveluch volcano]. *Iss. Modern Algology.* 2021;(2):135-138. (In Russ.). – <https://www.elibrary.ru/contents.asp?id=47402318&selid=474023379>.

9. Kunsbaeva D.F., Allaguvatova R.Z., Grishin S.Yu., Abdullin Sh.R., Gaysina L.A. Izucheniye bioraznoobraziya tsianobakterii i vodoroslei nekotorykh vulkanov Kamchatki = [Study of the biodiversity of cyanobacteria and algae of some volcanoes in Kamchatka]. In: *EkoBiotekh 2019: Materialy VI Vserossiiskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem*. Ufa, 1–4 oktyabrya 2019 g. = [Proc. VI All-Russian conf. with international participation EcoBioTech, Ufa, October 1–4, 2019]. Ufa: Ufa Institute of Biology; 2019. P. 205-206. (In Russ.). – <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=4111714210>.

10. Fedotov S.A., Masurenkov Yu.P. (responsible eds.). Deistvuyushchiye vulkany Kamchatki = [Active volcanoes of Kamchatka]. Vol. 2. Moscow: Nauka; 1991. 415 p. (In Russ.). – <http://www.knigakamchatka.ru/science/uchenyh/active-volcanoes-of-kamchatka.html11>.

11. Senyukov S.L., Nuzhdina I.N., Droznina S.Ya., Kozhevnikova T.Yu. Seismichnost' Avachinskogo vulkana v 1994–2005 gg. = [Seismicity of Avachinsky Volcano in 1994–2005]. In: *Geofizicheskii monitoring Kamchatki: materialy konf. Petropavlovsk-Kamchatskiy, 17–18 yanvarya 2006 g.* = [Proceedings of Conf. Petropavlovsk-Kamchatsky, January 17–18, 2006]. Petropavlovsk-KamchatskyGS RAS;2006. P. 101-105. (In Russ.). – <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25046371&selid=2504815812>.
12. Aprelkov S.E. Vulkan Vilyuchinskii na Kamchatke (Nekotoryye svedeniya o yego geologicheskom stroenii) = [Vilyuchinsky Volcano in Kamchatka (Some information about its geological structure)]. *Byulleten' Vulkanologicheskikh Stantsii*. 1963;(34):44-47. (In Russ.). – [https://www.elibrary.ru/title\\_about.asp?id=2613513](https://www.elibrary.ru/title_about.asp?id=2613513).
13. Vinogradov V.N. (responsible ed.). Katalog lednikov SSSR = [Catalog of glaciers of the USSR. Kamchatka]. Vol. 20, pt 2-4. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1968. 76 p. (In Russ.). – <https://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga-katalog-lednikov-sssr-tom-20-chasti-2-4.pdf> (available from: 13.04.2022).
14. Kulakov I.Yu. Seysmicheskaya tomografiya vulkanov Kamchatki = [Seismic tomography of Kamchatka volcanoes]. *Geology and Geophysics*. 2021. P. 11-20. (In Russ.). – <https://www.sibran.ru/upload/iblock/66a/66adbe0592ffe67025b871ebf2a8969e.pdf>15.
15. Kuz'yakhmetov G.G., Dubovik I.Ye. Metody izucheniya pochvennykh vodoroslei = [Soil algae studying methods]. Ufa, 2001. 56 p. (In Russ.). – <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=2508785516>.
16. Andersen R.A. (ed.). Algal culturing techniques. New York: Elsevier Academic Press; 2005. 578 p. – <https://www.elsevier.com/books/algal-culturing-techniques/andersen/978-0-12-088426-1><https://www.elsevier.com/books/algal-culturing-techniques/andersen/978-0-12-088426-1> (available from: 19.10.2020).
17. El'yashev A.A. O prostom sposobe prigotovleniya vysokoprelomlyayushchei sredy dlya diatomovogo analiza = [A simple method for preparing a highly refracting medium for diatom analysis]. In: *Trudy NII geologii Arktiki*. 1957;(4):74-76. (In Russ.).
18. Allaguvatova R.Z., Nikulin A.Yu., Nikulin V.Yu., Bagmet V.B., Shokhrina V.V., Sterlyagova A.S., Gaysina L.A., Abdullin Sh.R. Novye dannye o tsianobakteriyakh i vodoroslyakh Dal'nego Vostoka Rossii = [New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East]. *Biota i sreda prirodnykh territorii*. 2021; (2):3-14. (In Russ.). DOI: 10.37102/2782-1978\_2021\_2\_1.
19. Kulikovskii M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. Opredelitel' diatomovykh vodorosley Rossii = [Identification Book of Diatoms from Russia]. Yaroslavl: Filigran; 2016. 804 p. (In Russ.). – <https://search.rsl.ru/ru/record/01008916235>.
20. Echt C.S., Erdahl L.A., McCoy T.J. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa. *Genome*. 1992;35:84-87. – <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1572530/><https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1572530/> (available from: 19.10.2020).
21. Kiselev K.V., Dubrovina A.S., Tyunin A.P. The methylation status of plant genomic DNA influences PCR efficiency. *J. Plant Physiol*. 2015;175:59-67. – <https://www.biosoil.ru/files/publications/00012499.pdf><https://www.biosoil.ru/files/publications/00012499.pdf> (available from: 19.10.2020).
22. Shtina E.A., Gollerbakh M.M. Ekologiya pochvennykh vodoroslei = [Ecology of soil algae]. Moscow: Nauka; 1976. 143 p. (In Russ.).
23. Tolmachev A.I. Vvedenie v geografiyu rastenii = [Introduction to plant geography]. Leningrad: Leningrad State Univ. Publ. House; 1974. 244 p. (In Russ.). – [https://biblioclub.ru/index.php?page=book\\_red&id=47546&sr=1](https://biblioclub.ru/index.php?page=book_red&id=47546&sr=1).