

Xu, C., Wei, M., Chen, J., Zhu, C., Li, J., Xu, X., Wang, W., Zhang, Q., Ding, A., Kan, H., Zhao, Z., & Mellouki, A. Profile of inhalable bacteria in PM_{2.5} at Mt. Tai, China: Abundance, community, and influence of air mass trajectories. In: Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019 (168), pp. 110–119.

I.S. Andreeva, A.S. Safatov, L.I. Puchkova, E.K. Emelyanova,
G.A. Buryak, S.E. Olkin, I.K. Reznikova, O.V. Ohlopkova
Koltsovo, Novosibirsk, Russia

CULTURABLE MICROORGANISMS IN HIGH-ALTITUDE ATMOSPHERIC AEROSOL SAMPLES COLLECTED ABOVE NORTHERN SIBERIA BY AIRCRAFT SOUNDING

Abstract. To contribute to the comprehensive study of atmospheric pollution in Siberia, aircraft sounding was carried out in Northwestern Siberian along the following route: Novosibirsk – Surgut – Igarka – Novosibirsk. This work was aimed at studying the quantity and representation of culturable microorganisms and other biogenic components of the atmosphere at altitudes up to 8,000 m. The air samples were collected to impingers (flow rate 50 ± 5 L/min) where 50 ml of Hanks' solution (ICN Biomedicals) was used as the sorbing liquid and applied on the fibrous filters. The concentration of biogenic material was recorded, and the concentration and diversity of culturable microorganisms were determined in total protein samples. It was found that the samples of atmospheric air contained 158 mesophilic and psychophilic microorganisms represented by such genera as Micrococcus, Staphylococcus, Bacillus, Nocardia, Arthrobacter, and Rhodococcus. Also, Actinomycete, yeast and fungal cultures were also isolated. Non-sporiferous bacteria were widely presented at all altitudes. Enzymatic activity of the isolated microorganisms and a number of pathogenicity factors present were investigated. The data on quantity and representation of culturable microorganisms and other biogenic components at altitudes up to 8000 m in Northwestern Siberia were obtained for the first time. It is a significant contribution to the study of the atmosphere of this region. The patterns of the observed biodiversity of microorganisms, associated with the sampling altitude or geographic location, should be determined in further research.

Key words: atmosphere; bioaerosol; atmospheric aerosol; culturable microorganism; enzymatic activity; Siberia; Eurasia; North.

About the authors: Irina Sergeevna Andreeva¹, Candidate of Biological Sciences (PhD), Associate Professor, Leading Researcher; Alexander Sergeevich Safatov², Doctor of Technical Sciences, Head of Department; Larisa Ivanovna Puchkova³, Candidate of Biological Sciences (PhD), Leading Researcher; Elena Konstantinovna Emelyanova^{4,5}, Candidate of Biological Sciences (PhD), Senior Researcher, Associate Professor at the Department of Hygiene and Ecology; Galina Alekseevna Buryak⁶, Researcher; Sergei Evgenyevich Olkin⁷, Leading Researcher; Irina Konstantinovna Reznikova⁸, Senior Researcher; Olesya Viktorovna Ohlopkova⁹, Junior Researcher.

Place of employment: ^{1-4,6-9}State Research Center of Virology and Biotechnology "Vector" of Rospotrebnadzor; ⁵Novosibirsk State Medical University.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта YAK-Sib 2017 (CNRS, France) и Государственного задания Роспотребнадзора 14/18.

Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Буряк Г.А., Олькин С.Е., Резникова И.К., Охлопкова О.В. Культивируемые микроорганизмы в высотных пробах аэрозолей воздуха севера Сибири в ходе самолетного зондирования атмосферы // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2019. № 2. С. 3–11.

Andreeva I.S., Safatov A.S., Puchkova L.I., Emelyanova E.K., Buryak G.A., Olkin S.E., Reznikova I.K., Ohlopkova O.V. Culturable microorganisms in high-altitude atmospheric aerosol samples collected above northern Siberia by aircraft sounding // Bulletin of Nizhnevartovsk State University. 2019. No. 2. P. 3–11.

УДК: 579.243, 581.14

Е.Ю. Езунова, М.Ю. Шарипова, Ш.Р. Абдуллин
г. Уфа, Россия

ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕХ ШТАММОВ ЦИАНОБАКТЕРИЙ *NOSTOC CF. PUNCTIFORME* VAUCH

Аннотация. Представлены результаты исследования жизненного цикла трех штаммов (Пк20ж, Чх55 и Св31ж) нитчатой азотфиксирующей цианобактерии *Nostoc cf. punctiforme* Vauch. Широкое распространение данных микроорганизмов, высокий адаптационный потенциал, неприхотливость к условиям искусственного культивирования, высокие темпы роста и особенности физиолого-биохимических процессов (способность к оксигенному фотосинтезу, азотфиксации и др.) определяют успешность их выбора в качестве биотехнологического объекта. Исследование свойств вида *Nostoc cf. punctiforme* и его дальнейшее возможное использо-

вание в различных областях биотехнологии может затрудниться из-за специфического и малоизученного жизненного цикла. Изучение жизненного цикла проходило с помощью метода «висячей капли», а также при прямом микроскопировании культур цианобактерий, инокулированных в свежую питательную среду Громова № 6. Было выявлено, что все штаммы цианобактерий проходят несколько этапов развития: образование гормогониев (*st. oscillatorioideus* (вторичные гормогонии), 2-е сутки), прорастание гормогониев (*st. oscillatorioideus* (осцилляториеподобное состояние), *st. cylindrospermoideus* (цилиндроспермоподобное состояние), *st. anabaenoideus* (анабеноподобное состояние); 2–5-е сутки), переходный этап от нитчатых стадий к колониальным (*st. angulato-flexuosus* (зигзаговидные трихомы), 5–17-е сутки), и колониальный (*st. punctiforme*, с 14-х суток и более месяца; *st. sphaericus*, *st. stratosus*). Время прохождения стадий развития в лабораторной гетерогенной популяции по сравнению с развитием изолированных гормогониев увеличивается на 2-3 дня, при этом размножение вторичными гормогониями может начаться на любом этапе жизненного цикла. Также у трех штаммов выявлен различный характер образования гетероцист. Полученные результаты свидетельствуют о влиянии условий культивирования на протекание жизненного цикла и о внутривидовой изменчивости штаммов, выделенных из разных местообитаний.

Ключевые слова: *Nostoc*; цианобактерии; штамм; жизненный цикл; стадия развития.

Сведения об авторах: Елена Юрьевна Егупова¹, лаборант кафедры биохимии и биотехнологии; Марина Юрьевна Шарипова², доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и общей биологии; Шамиль Раисович Абдуллин³, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории ботаники.

Место работы: ^{1,2}ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет», ³ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН

Контактная информация: ^{1,2}450076, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Заки Валиди, д. 32; ¹egupowaelena@yandex.ru.

Цианобактерии являются наиболее сложно морфологически и генетически устроенными организмами среди прокариотов. Это обуславливает их широкое распространение и высокий адаптационный потенциал по отношению к негативным биотическим и абиотическим факторам окружающей среды. Кроме того, неприхотливость к условиям искусственного культивирования и высокие темпы роста, особенности физиолого-биохимических процессов (способность к оксигенному фотосинтезу, фиксации молекулярного азота и др.) (Громов 1976), частое обнаружение цианобактерий в симбиотических взаимоотношениях определяют необходимость выявления и поддержания их биоразнообразия, а также успешность выбора в качестве биотехнологического объекта. Однако для решения теоретических и прикладных задач биологии, биотехнологии и экологии необходимо более полное понимание биологических особенностей цианобактерий, в частности, морфологического разнообразия популяций, данных по которым в настоящее время всё еще недостаточно.

Известно, что нитчатые и колониальные цианобактерии в естественных и лабораторных популяциях чаще всего находятся в разных возрастных состояниях (*status*), которые морфологически зачастую очень сильно отличаются друг от друга, но являются сходными со зрелыми особями представителей других родов цианобактерий. Так, в работе Н.В. Кондратьевой (1975) у индивидов рода *Nostoc* Vauch. наблюдаются *status oscillatorioideus*, *st. cylindrospermoideus*, *st. anabaenoideus*, *st. angulato-flexuosus*, *st. punctiforme*, *st. sphaericus*, *st. strato-*

sus. Возрастное состояние *st. oscillatorioideus* характеризуется расползанием прямых или слегка изогнутых гормогониев, удлиняющихся и собирающихся в пучки, где они располагаются относительно параллельно; *st. cylindrospermoideus* – прорастанием и увеличением в ширину гормогониев, прямыми осцилляториеподобными нитями с терминальными гетероцистами; *st. anabaenoideus* – подобно *st. cylindrospermoideus*, но с интеркалярными гетероцистами; *st. angulato-flexuosus* – возникновением зигзаговидных нитей с расширенными клетками, появлением косых перегородок и зачатков колониальной слизи; *st. punctiforme* – точковидными микроскопическими колониями, образующимися из зигзаговидных нитей, окруженных колониальной слизью; *st. sphaericus* – шаровидными и полушаровидными колониями до 5 мм в диаметре; *st. stratosus* – повторным разделением и слиянием нитей и колоний, относящихся к предыдущим этапам развития (Кондратьева, Кислова 1992). Морфологические преобразования, происходящие в течение жизненного цикла, ведут к проявлению полного комплекса признаков, свойственных определенным видам (Schüßler et al. 1997). Понимание закономерностей чередования стадий развития позволит точнее идентифицировать таксономическую принадлежность цианобактерий, так как зачастую разные стадии морфологически очень сильно отличаются друг от друга (Вассер и др. 1989), а также наиболее эффективно использовать их в сфере биотехнологической промышленности (Кокшарова 2008) или биоиндикации (Шкундина и др. 2010). Последнее обусловлено тем, что на внутривидовое разно-

образии цианобактерий могут оказывать влияние те или иные экологические факторы, в результате чего могут произойти изменения жизненного цикла (Vecerra-Absalon, Tavera 2009).

Nostoc – род нитчатых азотфиксирующих цианобактерий, обладающих сложным жизненным циклом с дифференцированием клеток на гетероцисты, акинеты и гормогонии, способных к образованию ассоциаций, сообществ и биопленок с участием различных микроорганизмов. Представителей рода можно найти в почве, на влажных скалах, на дне водоемов (как пресных, так и соленых), редко в морских местообитаниях (Голлербах и др. 1953; Komarek 2013), а также в экстремальных, в частности, в пещерах (Abdullin, Sharipova 2004; Абдуллин 2005; Абдуллин, Миркин 2015). Целью данной работы является изучение жизненного цикла трех штаммов цианобактерии *Nostoc* sp., выявление особенностей и длительности их стадий развития, морфологических преобразований, образования гетероцист.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили штаммы цианобактерий Пк20ж (выделен из грунта пещеры Геологов-2, Пермский край), Св31ж (выделен из грунта пещеры Северная, Свердловская область) и Чх55 (выделен из грунта пещеры под висячим камнем, г. Уфа). Для выделения альгологически чистых культур применяли стандартные микробиологические методы (Шарипова, Дубовик, 2012). Штаммы культивировались в жидкой минеральной среде Громова № 6 при комнатной температуре и освещенности 760 лк с периодичным пересевом раз в два месяца. Для изучения жизненного цикла использовали два метода. Метод «висячей капли» (Сиренко и др. 1975): в каплю помещали несколько гормогониев цианобактерии (гормогонии – многоклеточные фрагменты трихомов цианобактерий, служащие для размножения и способные к передвижению). Второй метод: инокуляция 30-дневных культур цианобактерий (0,5 г сырой биомассы на 30 мл среды) в жидкую питательную среду Громова № 6 в чашки Петри. Дальнейшее культивирование проходило при комнатной температуре и естественном освещении. Ежедневные наблюдения в течение месяца проводили при помощи микроскопа Levenhuk, данные обрабатывали с использованием программы Levenhuk Tour View. Наблюдения проводили в не менее чем 3 биологических повторностях в чашках Петри и препарате «висячая капля», где было просмотрено не менее 100 трихомов.

Систематическую принадлежность цианобактерий устанавливали с помощью молекулярно-генетического анализа. Штаммы цианобактерий собирали во время экспоненциальной фазы роста и концентрировали центрифугированием. Общая геномная ДНК была выделена согласно Echt et al. (1992) с некоторыми модификациями (Kiselev et al. 2015). Для амплификации гена 16S рРНК и соответствующей области внутреннего транскрибированного спейсера (ITS) 16S–23S использовали следующие праймеры: праймер 1 ITS-340R (5'-CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC-3') согласно Wilmotte et al. (1993) и праймер 2 CYA359F (5'-GGG GAA TTT TCC GCA ATG GGG-3') согласно Nübel et al. (1997), как ранее подробно описано Boyer et al. (2001). ПЦР-амплификацию проводили с помощью T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, Inc., США). Продукты ПЦР очищали реагентом для очистки продуктов ПЦР ExoSAP-IT (Affymetrix Inc., США) и секвенировали в обоих направлениях в Инструментальном центре биотехнологии и геномной инженерии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН с использованием генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, США) с набором для секвенирования BigDye Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, Maryland, USA) и теми же праймерами, которые использовались для ПЦР.

Последовательности были собраны с помощью пакета Staden v.1.4 (Bonfield et al. 1995) и выровнены вручную в программе SeaView (Galtier et al. 1996).

Результаты и обсуждение

Результаты поиска BLAST показали, что штамм Пк20ж генетически наиболее близок в GenBank к штамму *Nostoc* sp. CALU 907 (KX424439.1), штамм Св31ж – к штамму *Nostoc* sp. CMT-1BRIN-NPC12 clone E2 (MH427677.1), штамм Чх55 – к штамму Uncultured *Nostoc* sp. clone UK104 (JQ007802.1). Таким образом, все три штамма являются видами рода *Nostoc*. С помощью определителей (Голлербах и др. 1951; Komarek 2013) на основании морфологических особенностей штаммы были определены как *Nostoc cf. punctiforme*.

Отправной точкой изучения жизненного цикла штаммов *Nostoc cf. punctiforme* стало выделение, перенос в висячую каплю и в чашки Петри и дальнейшее наблюдение гормогониев, массовое образование которых вызывается обычно значительным изменением условий среды (например, увеличение в окружающей среде количества питательных веществ). Поэтому для их получения небольшое количество биомассы цианобактерий инокулировали в

свежую минеральную среду Громова № 6, после чего уже на 2–3 день у всех трех штаммов наблюдали образование гормогониев (*st. oscillatorioideus*). Так как трихомы цианобактерий в процессе роста переплетаются между собой беспорядочным образом, было решено отдельно в «висячей капле» проследить развитие трех гормогониев штамма Пк20ж (рис. 1).

В последующие дни (2–5-е сутки) происходило прорастание гормогониев, при котором

трихомы утратили способность к движению, начали активно делиться в длину, клетки трихомов расширялись (не всегда равномерно по всей длине нити).

Уже на 5-е сутки было отмечено появление первых косых перегородок и зигзаговидное искривление нити (переход к *st. angulato-flexuosus*). На 6-е сутки стадия проявилась более отчетливо (рис. 2), при этом образования гетероцист не наблюдалось.

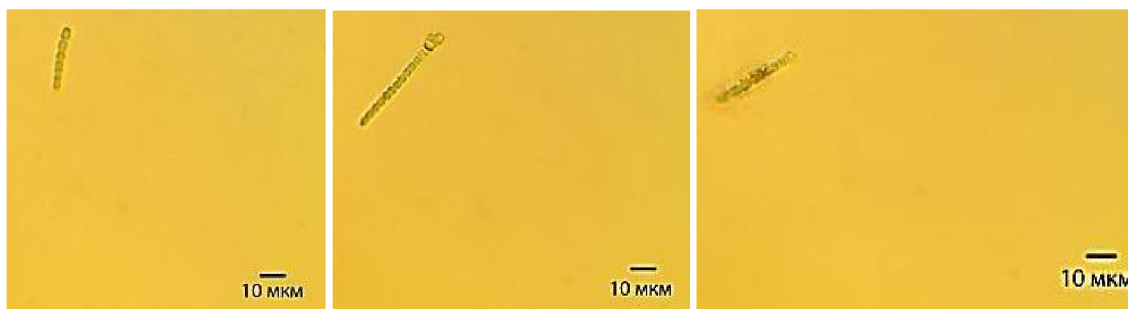


Рис. 1. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. oscillatorioideus*, 2-е сутки

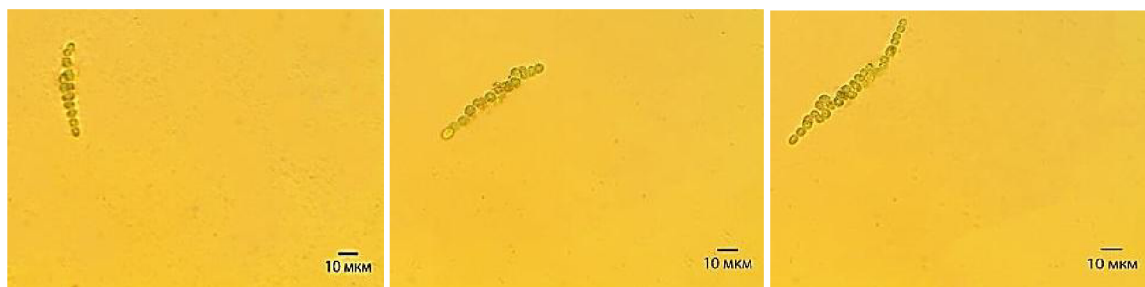


Рис. 2. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. angulato-flexuosus*, 6-е сутки

Далее также происходило удлинение трихомов с последующим расширением вегетативных клеток, искривлением нитей и поперечным делением клеток. На 8-е сутки на участках нитей, где происходило наибольшее сгущение клеток, можно было заметить начало образования первичного влагиалища вокруг трихома (рис. 3). Это свидетельствует о начале перехода к следующей стадии развития – *st. punctiforme*. К этой стадии относят точковидные микроскопические колонии, образующиеся из зигзаговидных нитей, вокруг которых возникли влага-

лица, затем превращающиеся в колониальную слизь (Кондратьева, Кислова 1992).

Через две недели с начала эксперимента стадия *st. punctiforme* стала ярко выраженной (рис. 4). Однако, несмотря на то, что на 15-е сутки микроколонии приобрели более четкие границы, их рост и формирование на этом не закончились, и к 19-му дню две из трех колоний приобрели почти шаровидную форму, тогда как третья проявила тенденцию к образованию кружевовидной колонии, стала более рыхлой и начала распадаться на отдельные трихомы (рис. 5).



Рис. 3. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – переход со *st. angulato-flexuosus* к *st. punctiforme*, 8-е сутки

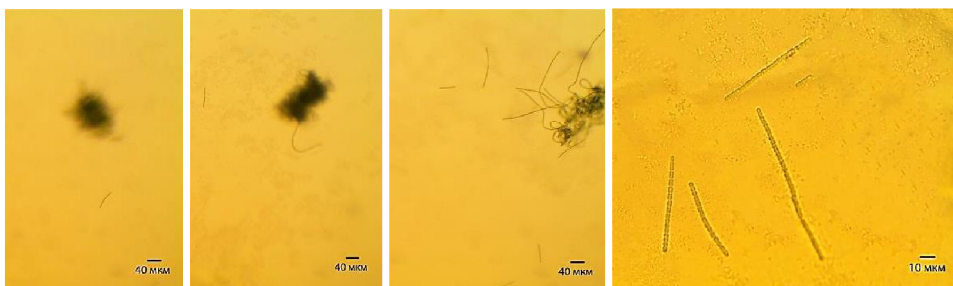
Рис. 4. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. punctiforme*, 15-е суткиРис. 5. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. punctiforme*, 19-е сутки

Как известно, размножение у цианобактерий со сложным жизненным циклом может происходить не только у особей, находящихся на конечных стадиях развития, но и на промежуточных и даже начальных стадиях (Вассер и др. 1989). Так и в нашем случае, с 19-го дня на стадии *st. punctiforme* начался процесс образования вторичных гормогониев, проходящий явно интенсивнее в третьей колонии (рис. 6).

Через три недели (22-е сутки наблюдений) все три микроскопические колонии приобрели кружевидную форму, причем у двух из них наблюдался четко оформившийся сферический центр, из которого в разные стороны

выходили многочисленные переплетенные трихомы разной длины (рис. 7).

Через месяц наблюдения можно было заметить, что как вышедшие из колоний вторичные гормогонии, так и направленные в разные стороны трихомы колоний развиваются морфологически в той же последовательности, и в тех же временных рамках, что и первоначально отобранные особи (рис. 8). К этому моменту диаметр микроколоний достиг 150 мкм в диаметре, еще не произошло перехода из *st. punctiforme* в *st. sphaericus*, которая характеризуется различными глазами шаровидными и полусферическими колониями до 3,5 мм в диаметре.

Рис. 6. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. punctiforme*, образование вторичных гормогониев, 19-е суткиРис. 7. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – *st. punctiforme*, 22-е сутки

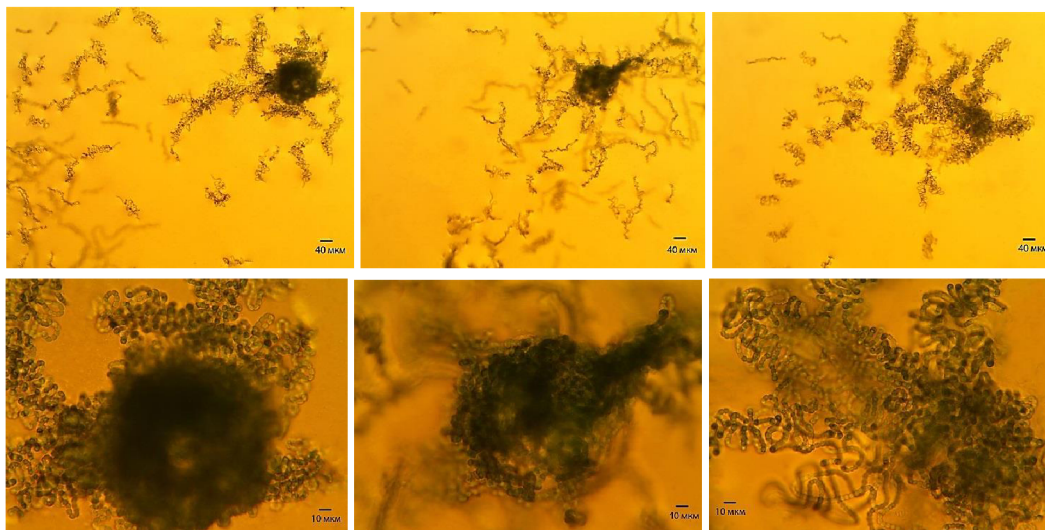


Рис. 8. *Nostoc cf. punctiforme*. Пк20ж – st. punctiforme, 31-е сутки

Можно предположить, что выявленные нами периоды смены возрастных стадий характерны в целом для многих представителей рода *Nostoc* и часто зависят от экологических факторов. Так, например, известно, что появление st. punctiforme (Кондратьева 1989) в жизненном цикле *Nostoc linckia* Vorn. ex Vorn. et Flah. было отмечено на 5–8-е сутки при высоком уровне освещенности и на 23–25-е сутки при низком (в нашем случае на 15-е при естественном комнатном освещении).

Также было исследовано развитие цианобактерий в чашках Петри со свежей жидкой питательной средой Громова № 6, для чего были использованы культуры штаммов цианобактерий Пк20ж, Св31ж и Чх55 в возрасте 1 месяца, в количестве 0,5 г биомассы на чашку. При этом филаменты цианобактерий находились в разных возрастных состояниях (st. oscillatorioideus, st. cylindrospermoideus, st. anabaenoides, st. angulato-flexuosus, st. punctiforme). Бы-

ло выявлено, что процесс смены стадий развития штаммов в чашках Петри отставал по времени в сравнении с таковым в препарате «висячая капля» на 2–3 дня, при этом морфологически и морфометрически прохождение разных стадий совпадало. Так, стадия st. angulato-flexuosus была отмечена на 8-е сутки (рис. 9), а st. punctiforme – на 17-е (рис. 10). При st. punctiforme отмечено образование беспорядочного переплетения зигзаговидных трихомов, из которого через месяц наблюдений формировались центры микроколоний.

При проведении опыта в чашках Петри появление вторичных гормогониев наблюдали уже со 2–3-го дня наблюдения. Возможно, помимо изначальной возрастной разнородности, это связано с наличием достаточного количества питательных веществ и стремлением популяции наиболее полно занять жизненное пространство.



Рис. 9. *Nostoc cf. punctiforme*. – st. angulato-flexuosus, 8-е сутки
Слева – штамм Св31ж, справа – штамм Чх55

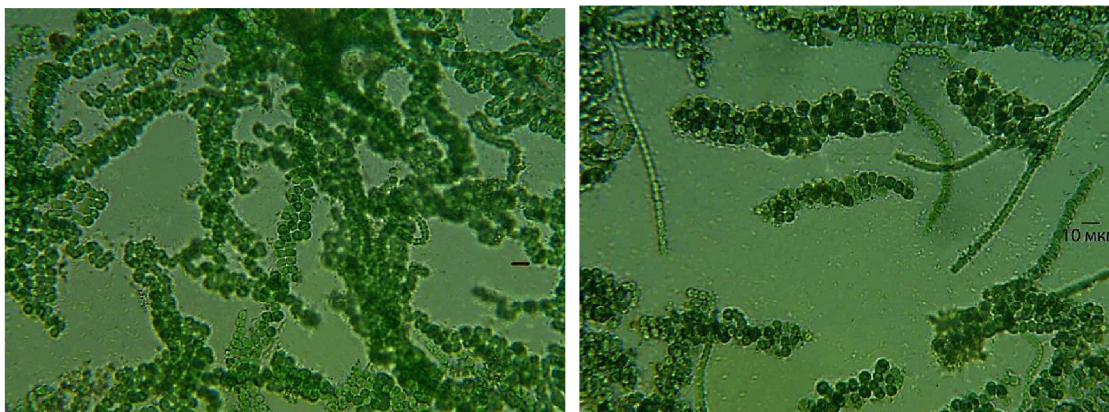


Рис. 10. *Nostoc cf. punctiforme*– *st. punctiforme*, 17-е сутки
Слева – штамм Св31ж, справа – штамм Чх55

Также у штамма Чх55 на 4-е сутки эксперимента было выявлено наличие стадий *st. cylindrospermoides* и *st. anabaenoides* (доминирования индивидов, находившихся в этих двух состояниях, не было). Первая характеризуется прямыми осцилляториеподобными нитями с терминальными гетероцистами, а вторая – с интеркалярными (рис. 11). При этом первая гетероциста у штамма Пк20ж в препарате «висячая капля» появилась лишь на 15-е сутки, а у штамма Св31ж подобной дифференциации клеток вовсе не наблюдалось. Известно, что образование гетероцист зачастую связано с ограни-

ченным наличием связанного азота в среде (Meeks et al. 2002). Однако все три штамма находились в одинаковых условиях (температура, освещенность, состав питательной среды), в связи с чем можно предположить, что подобное различие объясняется внутривидовой изменчивостью, отмеченной у цианобактерий на популяционном, клеточном и субклеточном уровнях (Баулина 2005). Так как все штаммы выделены из разных местообитаний, то различия в их клеточной дифференцировке могут служить адаптацией к местным факторам окружающей среды (Паламарь-Мордвинцева, Царенко 2010).



Рис. 11. *Nostoc cf. punctiforme*. Чх55 – *st. cylindrospermoides* (слева) и *st. anabaenoides* (справа)

Таким образом, в процессе исследования жизненного цикла штаммов цианобактерии *Nostoc cf. punctiforme* было выявлено:

1. Все штаммы проходят несколько этапов развития: образование гормогониев (*st. oscillatorioides*, 1-е сутки), их прорастание – удлинение, увеличение ширины клеток и появление гетероцист (*st. oscillatorioides*, *st. cylindrospermoides* и *st. anabaenoides*; 2–5-е сутки), переходный этап от нитчатых стадий к колониальным – косое или продольное деление клеток, появление зачатков колониальной слизи (*st. angulato-flexuosus*, 5–7-е сутки), колониальную стадию – характерный этап для цианобак-

терий рода *Nostoc*, образование микро- и макроколоний (*st. punctiforme*, с 14-х суток и более месяца; *st. sphaericus*, *st. stratosus*).

2. Время прохождения стадий развития в гетерогенной популяции сдвигается в сторону увеличения на 2–3 дня по сравнению с развитием изолированных гормогониев. В связи с этим изучение реакции вида на изменение условий окружающей среды и подбор оптимальных условий культивирования позволит в дальнейшем максимально полно использовать его в биотехнологических целях, в частности, при создании биопрепаратов для применения в сельском хозяйстве, при биотестировании и биоиндикации.

3. Различный характер образования гетероцист у трех исследованных штаммов служит, вероятно, проявлением внутривидовой изменчивости цианобактерии *Nostoccf. punctiforme*.

Полученные нами данные помогут в отборе перспективных штаммов для биотехнологии и в дальнейшем могут использоваться при

проведении различных физиолого-биохимических исследований (например, при определении образуемых цианобактериями вторичных метаболитов), результаты которых могут, вероятно, отличаться на разных этапах развития данных микроорганизмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин Ш. Р. 2005. Цианобактерии и водоросли пещеры Шульган-Таш (Каповой): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа.
- Абдуллин Ш. Р., Миркин Б. М. 2015. Синтаксономия цианобактериально-водорослевых ценозов пещер России и некоторых сопредельных государств // Растительность России 27, 3–23.
- Баулина О. И. 2005. Ультраструктурная пластичность цианобактерий: Дис. ... д-ра биол. наук. М.
- Водоросли. Справочник. 1989 / Под ред. С.П. Вассер. Киев: Наукова думка.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. 1953. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М.: Советская наука.
- Громов Б. В. 1976. Ультраструктура синезеленых водорослей. Л.: Наука.
- Кокшарова О. А. 2008. Цианобактерии: перспективные объекты научного исследования и биотехнологии // Успехи современной биологии 7, 3–20.
- Кондратьева Н. В. 1975. Морфогенез и основные пути эволюции гормоногиевых водорослей. Киев: Наукова думка.
- Кондратьева Н. В., Кислова О. А. 1992. Жизненные циклы *Nostoc* Vauch. (Cyanophyta), общие сведения // Альгология 2(4), 123–126.
- Кондратьева Н. В. 1989. Морфология популяций прокариотических водорослей. Киев: Наукова думка.
- Определитель синезеленых водорослей СССР. 1951 / Под ред. М.М. Голлербах. Л.: Наука.
- Паламарь-Мордвинцева Г. М., Царенко П. М. 2010. Биогеография водорослей Украины, ее особенности, проблемы и перспективы // Альгология 3, 253–280.
- Сиренко Л. А., Сакевич А. И., Осипов Л. Ф., Лукина Л. Ф., Кузьменко М. И., Козицкая В. Н. 1975. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. Киев: Наукова думка.
- Шарипова М. Ю., Дубовик И. Е. 2012. Современные методы альгологии: Учеб. пособие. Уфа: Изд-во БашГУ.
- Шкундина Ф. Б., Дубовик И. Е., Киреева Н. А., Шарипова М. Ю., Никитина О. А., Турьянова Р.Р., Гуламанова Г. А., Ядыкина М. Г., Полева А. О., Климина И. П., Смирнова Н. Г., Гареева А. М. 2010. Использование водорослей и цианопрокариот для мониторинга территорий городов республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН 12(1-4), 1183–1187.
- Abdullin Sh. R., Sharipova M. Yu. 2004. Studies of algae in the Shulgan-Tash (Kapova) Cave, South Ural, Russia // Cave and Karst Science 31(2), 83–86.
- Becerra-Absalon I., Tavera R. 2009. Life cycle of *Nostoc sphaericum* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in tropical wetlands // Nova Hedwigia 88(1-2), 117–128.
- Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program. Nucl Acids Res 23:4992–4999. URL: <https://doi.org/10.1093/nar/23.24.4992>.
- Boyer S. L., Flechtner V. R., Johansen J. R. 2001. Is the 16S–23S rRNA internal transcribed spacer (ITS) region a good tool for use in molecular systematics and population genetics? A case study in cyanobacteria. // Molecular Biology and Evolution 18, 1057–1069. URL: <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003877>.
- Echt C. S., Erdahl L. A., McCoy T. J. 1992. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa // Genome 35(1), 84–87.
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. 1996. Seaview and phylo-win: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny // Computer Applications in the Biosciences 12, 543–548.
- Kiselev K. V., Dubrovina A. S., Tyunin A. P. 2015. The methylation status of plant genomic DNA influences PCR efficiency // Journal of plant physiology 175, 59–67.
- Komarek J. 2013. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (3). Cyanoprokaryota. III. Heterocytousgenera. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Meeks J. C., Campbell E. L., Summers M. L., Wong F. C. 2002. Cellular differentiation in the cyanobacterium *Nostoc sp.* // Archives Microbiology 178(6), 395–403.
- Nübel U., Garcia-Pichel F., Muyzer G. 1997. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria // Applied and Environmental Microbiology 63, 3327–3332.
- Schüßler A., Meyer T., Gehrig H., Kluge M. 1997. Variations of lectin binding sites in extracellular glycoconjugates during the life cycle of *Nostoc sp.*, a potentially endosymbiotic cyanobacterium // European Journal of Phycology 32(3), 233–239.

Wilmotte A., Van der Auwera G., De Wachter R. 1993. Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacterium *Chlorogloeopsis* HTF (*Mastigocladus laminosus* HTF') strain PCC7518, and phylogenetic analysis // FEBS Letters 317, 96–100. URL: [http://dx.doi.org/10.1016/0014-5793\(93\)81499-P](http://dx.doi.org/10.1016/0014-5793(93)81499-P).

REFERENCES

- Abdullin, Sh.R. Tsianobakterii i vodorosli peshchery Shulgan-Tash (Kapovoj) [Cyanobacteria and algae of the Shulgan-Tash cave (Kapova)]: Author's abstract of thesis for Candidate Degree in biological sciences. Ufa, 2005. (In Russian).
- Abdullin, Sh.R., & Mirkin B.M. Sintaksonomiya cianobakterialno-vodoroslevykh cenozov peshcher Rossii i nekotorykh sopredelnykh gosudarstv [Syntaxonomy of cyanobacteria- algae cenoses of caves of Russia and some adjacent states]. In: Rastitelnost Rossii, 2015 (27), 3–23. (In Russian).
- Baulina, O.I. Ultrastrukturnaya plastichnost cianobakterij [Ultrastructural flexibility of cyanobacteria]: Author's abstract of thesis for Candidate Degree in biological sciences. Moscow, 2005. (In Russian).
- Vodorosli. Spravochnik [Algae: A Reference Book]. Ed. by S.P. Vasser. Kiev: Naukova dumka, 1989. (In Russian).
- Gollerbakh, M.M., Kosinskaya E.K., & Polyanskij V.I. Opredelitel presnovodnykh vodoroslej SSSR. Vypusk 2. Sinezelenye vodorosli [Field Guide to Freshwater Algae of the USSR. Volume 2. Blue-Green Algae]. Moscow: Sovetskaya Nauka, 1953. (In Russian).
- Gromov, B.V. Ultrastruktura sine-zelenykh vodoroslej [Ultrastructure of Blue-Green Algae]. Leningrad: Nauka, 1976. (In Russian).
- Koksharova, O.A. Tsianobakterii: perspektivnye obekty nauchnogo issledovaniya i biotekhnologii [Cyanobacteria: Promising objects of scientific research and biotechnology]. In: Uspekhi sovremennoj biologii 2008 (7), 3–20. (In Russian).
- Kondratyeva, N.V. Morfogenez i osnovnye puti ehvolyucii gormogonievnykh vodoroslej [Morphogenesis and Main Evolutionary Pathways of Hormogonium Algae]. Kiev: Naukova dumka, 1975. (In Russian).
- Kondratyeva, N.V., & Kislova, O.A. Zhiznennye cikly NostocVauch.(Cyanophyta), obshchie svedeniya [Life cycles of Nostoc Vauch. (Cyanophyta): General information]. In: Algologiya, 1992 (2), issue4, pp. 123–126. (In Russian).
- Kondratyeva, N.V. Morfologiya populyacij prokarioticheskikh vodoroslej [Morphology of Prokaryotic Algae Populations]. Kiev: Naukova dumka, 1989. (In Russian).
- Opredelitel sine-zelenykh vodoroslej SSSR [Field Guide to Algae of the USSR] Ed. by M.M. Gollerbakh. Leningrad: Nauka, 1951. (In Russian).
- Palamar-Mordvintseva, G.M., & Tsarenko, P.M. Biogeografiya vodoroslej Ukrainy, ee osobennosti, problemy i perspektivy [Biogeography of the algae of Ukraine, its features, problems and prospects]. In: Algologiya, 2010 (3), pp. 253–280. (In Russian).
- Sirenko, L.A., Sakevich, A.I., Osipov, L.F., Lukina, L.F., Kuzmenko, M.I., & Kozitskaya, V.N. Metody fiziologo-biohimicheskogo issledovaniya vodoroslej v gidrobiologicheskoy praktike [Methods of physiological and biochemical research of algae in hydrobiological practice]. Kiev: Naukova dumka, 1975. (In Russian).
- Sharipova M.Yu., & Dubovik I.E. Sovremennyye metody algologii: Uchebnoe posobie [Modern Methods of Algology: A Handbook]. Ufa: Izdatelstvo BashGU, 2012. (In Russian).
- Shkundina, F.B., Dubovik, I.E., Kireeva, N.A., Sharipova, M.Yu., Nikitina, O.A., Turyanova, R.R., Gulamanova, G.A., Yadykina, M.G., Poleva, A.O., Klimina, I.P., Smirnova, N.G., & Gareeva, A.M. Ispolzovanie vodoroslej i cianoprokariot dlya monitoringa territorij gorodov respubliki Bashkortostan [Using Algae and Cyanoprokaryotes for monitoring the territories of the cities of the Republic of Bashkortostan]. In: Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN, 2010 (12), issue 1-4, pp. 1183–1187. (In Russian).
- Abdullin, Sh.R., & Sharipova, M.Yu. Studies of algae in the Shulgan-Tash (Kapova) Cave, South Ural, Russia. In: Journal of Cave and Karst Studies, 2004 (31), issue 2, pp. 83–86.
- Becerra-Absalon, I., & Tavera, R. Life cycle of *Nostoc sphaericum* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in tropical wetlands. In: Nova Hedwigia, 2009 (88), issue1-2, pp. 117–128.
- Bonfield, J.K., Smith, K.F., & Staden, R. A new DNA sequence assembly program. In: Nucleic Acids Research, 1995 (23), pp. 4992–4999. Retrieved from: <https://doi.org/10.1093/nar/23.24.4992>.
- Boyer, S.L., Flechtner, V.R., & Johansen, J.R. Is the 16S–23S rRNA internal transcribed spacer (ITS) region a good tool for use in molecular systematics and population genetics? A case study in cyanobacteria. In: Molecular Biology and Evolution, 2001 (18), pp. 1057–1069. Retrieved from: <http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003877>.
- Echt, C.S., Erdahl, L.A., & McCoy, T.J. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa. In: Genome, 1992 (35), issue1, pp. 84–87.
- Galtier, N., Gouy, M., & Gautier, C. Seaview and phylo-win: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. In: Computer Applications in the Biosciences, 1996 (12), pp. 543–548.
- Kiselev, K.V., Dubrovina, A.S., & Tyunin, A.P. The methylation status of plant genomic DNA influences PCR efficiency. In: Journal of Plant Physiology, 2015 (175), pp. 59–67.

Komárek, J. Cyanoprokaryota: 3rd Part: Heterocystous Genera. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19 (3). Ed. by B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl. Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum, 2013, pp. 1–1130.

Meeks, J.C., Campbell, E.L., Summers, M.L., & Wong F.C. Cellular differentiation in the cyanobacterium *Nostoc* sp. In: Archives of Microbiology, 2002, pp. 395–403.

Nübel, U., Garcia-Pichel, F., & Muyzer, G. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria. In: Appl. Environ. Microbiol., 1997 (63), pp. 3327–3332.

Schüßler, A., Meyer, T., Gehrig, H., & Kluge, M. Variations of lectin binding sites in extracellular glycoconjugates during the life cycle of *Nostoc* sp., a potentially endosymbiotic cyanobacterium. In: European Journal of Phycology, 1997 (32), issue3, pp. 233–239.

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 PCC7518, and phylogenetic analysis. In: FEBS Letters, 1993 (317), pp. 96–100. Retrieved from: [http://dx.doi.org/10.1016/0014-5793\(93\)81499-P](http://dx.doi.org/10.1016/0014-5793(93)81499-P).

E.Yu. Egupova, M.Yu. Sharipova, Sh.R. Abdullin
Ufa, Russia

A STUDY OF LIFE CYCLE FEATURES OF THREE STRAINS OF CYANOBACTERIA *NOSTOC CF. PUNCTIFORME* VAUCH

Abstract. The article presents the study of the life cycle of three strains (Pk20j, Ch55 and Sv31j) of filamentous nitrogen-fixing cyanobacteria *Nostoc cf. punctiforme* Vauch. The wide distribution, high adaptation potential, tolerance to the artificial cultivation conditions, high growth rates and peculiar features of physiological and biochemical processes (propensity for oxygenate photosynthesis, nitrogen fixation, etc.) make these microorganisms a convenient biotechnological object of research. Although *Nostoc cf. punctiforme* can find use in various fields of biotechnology, its life cycle is still poorly understood. The methods of the study were the pendent drop method and the microscope observation of bacterial cultures inoculated into fresh Gromov's medium No. 6. It was found that all the strains of cyanobacteria passed through several stages of development: the formation of hormogonia (status oscillatorioideus or secondary hormogonia, day 2), the germination of hormogonia (status oscillatorioideus, status cylindropermoideus and status anabaenoideus, days 2–5), the transition from filaments to colonies (status angulato-flexuosus, days 5–17), and the formation of colonies (status punctiforme, from day 14 to more than a month; status sphaericus, status stratosus). The time of development in the laboratory heterogeneous population increases by 2–3 days as compared with the development of isolated hormogonia. The reproduction by secondary hormogonia can begin at any stage of the life cycle. Also, the three strains demonstrated different patterns of heterocyst formation. The obtained results indicate that cultivation conditions affect the life cycle of cyanobacteria and strains, isolated from different habitats, have intraspecific variability.

Keywords: *Nostoc*; cyanobacteria; strain; life cycle; development stage.

About the authors: Elena Yuryevna Egupova¹, Department of Biochemistry and Biotechnology; Marina Yuryevna Sharipova¹, Doctor of Biological Sciences, Professor at the Department of Physiology and General Biology; Shamil Raisovich Abdullin², Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Botany.

Place of employment: ¹Bashkir State University; ²Federal Scientific Center of the East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences.

Егупова Е.Ю., Шарипова М.Ю., Абдуллин Ш.Р. Изучение особенностей жизненного цикла трех штаммов цианобактерий *Nostoc cf. punctiforme* Vauch // Вестник Нижневартковского государственного университета. 2019. № 2. С. 11–20.

Egupova E.Yu., Sharipova M.Yu., Abdullin Sh.R. A study of life cycle features of three strains of cyanobacteria *Nostoc cf. punctiforme* Vauch // Bulletin of Nizhnevartovsk State University. 2019. No. 2. P. 11–20.

УДК 582.29

С.М. Алвердиева
г. Баку, Азербайджан

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТОВАТЫХ ЛИШАЙНИКОВ АЗЕРБАЙДЖАНА

Аннотация. В результате обобщения лихенологических данных по листоватым лишайникам Азербайджана определен уровень их видового разнообразия. Установлено, что все лишайники этой группы относятся к трем классам: Eurotiomycetes, Lecanoromycetes и Lichenomycetes отдела Ascomycota. Они представлены 166 видами, включающими 8 порядков: *Caliciales*, *Candelariales*, *Lecanorales*, *Peltigerales*, *Teloschistales*, *Umbilicariales*, *Verrucariales*, *Lichinales*, 15 семейств: *Candelariaceae*, *Collemaaceae*, *Lecanoraceae*, *Lobariaceae*, *Nephromataceae*, *Pannariaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae*, *Peltylaceae*, *Physciaceae*, *Placynthiaceae*, *Stereocaulaceae*, *Teloschistaceae*, *Umbilicariaceae*, *Verrucariaceae* и 51 род. Из них восемь видов: *Anaptychia elbur-*