

Первые данные о биоразнообразии цианобактерий (Cyanobacteria) в литоральных альго-бактериальных сообществах озер полуострова Стурнес (оазис Холмы Ларсеманн, Восточная Антарктида)

С. В. Смирнова^{1,2}, Н. В. Величко²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Автор для переписки: Н. В. Величко, n.velichko@spbu.ru

Резюме. В статье впервые представлены данные о разнообразии цианобактерий, обнаруженных в прибрежной зоне шести различных озер п-ова Стурнес оазиса Холмы Ларсеманн (Восточная Антарктида). С помощью методов световой микроскопии выявлено 27 морфовидов цианобактерий. Результаты изложены в виде аннотированного списка с подробным описанием морфологии. Кроме того, дана общая характеристика изученных сообществ, определена их структура и состав доминирующих в них морфовидов.

Ключевые слова: Cyanobacteriota, Cyanoprokaryota, Cyanophyta, альго-бактериальные сообщества, морфовиды, Земля Принцессы Елизаветы, Антарктика.

First data on the biodiversity of cyanobacteria in algal-bacterial communities in the littoral of lakes of the Stornes Peninsula (Larsemann Hills oasis, East Antarctica)

S. V. Smirnova^{1,2}, N. V. Velichko²

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

²St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: N. V. Velichko, n.velichko@spbu.ru

Abstract. The first data on the diversity of cyanobacteria found in the littoral zone of six different lakes on the Stornes Peninsula in the Larsemann Hills oasis (East Antarctica) are presented. Examination of samples by light microscopy revealed 27 cyanobacterial morphospecies. An annotated list with detailed morphological description of the morphospecies is given. In addition, a general characteristic of the algal-bacterial communities is provided, their composition and the dominant species are determined.

Keywords: Cyanobacteriota, Cyanoprokaryota, Cyanophyta, algal-bacterial communities, morphospecies, Princess Elizabeth Land, Antarctica.

Континентальные водоемы Антарктиды являются примером уникальной экосистемы, сложившейся в силу географической изолированности и климатических особенностей. В настоящее время изучение этих водоемов вызывает большой интерес и является актуальным в связи с потенциальным исчезновением их биоты на фоне потепления климата и увеличения антропогенной нагрузки на регион (Strugnell *et al.*, 2022). Микроорганизмы являются основной формой жизни

антарктических водоемов, в которых они успешно выживают в экстремальных условиях благодаря способности формировать сложные альго-бактериальные консорциумы в виде бентосных матов и прибрежных биопленок. Оксигенные фототрофные бактерии (цианобактерии), входящие в состав таких сообществ, часто выступают в качестве формирующего их структурного компонента, а также основного первичного продуцента органического вещества (Ellis-Evans *et al.*, 1998; Sabbe *et al.*, 2004; Taton *et al.*, 2006, 2008; Gupta, 2021; Velichko *et al.*, 2021).

Состав прибрежных водорослевых сообществ, включая таксономическое разнообразие входящих в них цианобактерий, наиболее полно может быть изучен с помощью комплексного подхода, включающего микроскопические, метагенетические, культуральные, а также молекулярно-филогенетические методы анализа. Однако многие исследователи отмечают трудности как с выделением изолятов цианобактерий в лабораторные культуры, так и с их последующим изучением молекулярно-генетическими методами (Rippka *et al.*, 1979; Komárek *et al.*, 2008; Cornet *et al.*, 2018). В частности, трудно изолируемыми считаются некоторые коккоидные и плеврокапсовые формы, в то время как нитчатые гомоцитные цианобактерии успешнее культивируются в лабораторных условиях (Gordon *et al.*, 2000; Nadeau *et al.*, 2001; Casamatta *et al.*, 2005; Jungblut *et al.*, 2005; Taton *et al.*, 2006, 2011). В связи с этим, изучение водорослевых сообществ необходимо начинать с описания состава, структуры и морфологических особенностей образующих его видов, которые в дальнейшем следует идентифицировать с помощью культуральных и молекулярно-генетических методов.

Оазис Холмы Ларсеманн расположен на юго-восточном берегу залива Прюдс (Земля принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) и занимает площадь 40 км². В состав этой территории входят два крупных полуострова (Брокнес и Стурнес), четыре небольших мыса и около 130 прибрежных островков. Полуостров Стурнес расположен в западной части оазиса, его площадь составляет около 21 км². Он отличается уникальными геологическими и минералогическими характеристиками, кроме того, в плиоценовых морских отложениях на северо-востоке полуострова обнаружено множество хорошо сохранившихся фораминифер, диатомовых и моллюсков (Stornes..., 2014). Две круглогодичные станции: российская Прогресс, китайская Чжуншань и одна сезонная австрало-румынская Лоу-Раковица, имеющиеся на территории оазиса, расположены на п-ове Брокнес, а индийская станция Бхарати — на небольшом полуострове в заливе Квилти. В связи с этим, большая часть логистических потоков расположена в отдалении от п-ова Стурнес, он редко посещается людьми, что способствует сохранению его экосистем в первозданном виде. Северо-западная часть полуострова входит в состав особо охраняемой территории Антарктики — Antarctic Specially Protected Area, ASPA (Larsemann..., 2021).

Дневные температуры оазиса в период антарктического лета (с декабря по февраль) нередко превышают +4 °С, а среднемесячная температура немного выше 0 °С. В год выпадает около 250 мм осадков. В течение большей части летнего

периода дуют сильные кatabатические (стоковые) ветра. Летом берега окружены массивными полями пакового льда, а фьорды и заливы редко освобождаются от ледового покрова. На п-ове Стурнес снежный покров, как правило, глубже и держится дольше, чем на п-ове Брокнес, что связано с господствующими северо-восточными ветрами и наличием у берегов п-ова Стурнес многолетнего морского льда, который удерживается островами (Stornes..., 2014).

На территории оазиса расположено около 150 континентальных водоемов, большая часть которых оттаивает (или частично оттаивает) в период с декабря по февраль (Gillieson *et al.*, 1990) и прогревается в среднем до 7–8 °С (Burgess *et al.*, 1988). Большинство озер имеет удельную электропроводность ниже 1000 мкСм/см; самые низкие значения были зафиксированы вблизи кромки континентального льда, самые высокие — в озерах, расположенных вблизи океана, особенно на прибрежных островах или в местах, подверженных воздействию заплеска морской воды. Озера на п-ове Стурнес имеют более низкую концентрацию растворенных солей, чем озера на других полуостровах и прибрежных островах, что согласуется с предположением о более поздней дегляциации полуострова. Значения pH водоемов варьируют от 6 до 8, большинство водоемов имеют нейтральные значения (Gillieson *et al.*, 1990).

В силу суровости климата наземная флора оазиса бедна и представлена отдельными пятнами мхов, лишайников, наземными водорослями — гиполитами и хазмолитами (обитающими под камнями или в их трещинах) (Stornes..., 2014; личные наблюдения авторов). Альгофлора водоемов обильна и представлена как планктонными, так и бентосными видами. В бентосных сообществах наиболее таксономически разнообразны представители филы Cyanobacteria. Совместно с эукариотическими водорослями (среди которых наиболее значительную роль играют диатомовые, десмидиевые и зеленые) и гетеротрофными бактериями они образуют альго-бактериальные биопленки и маты (Larsemann..., 2021).

Альгофлора пресноводных водоемов оазиса привлекала внимание исследователей начиная с конца прошлого века. Vinocur и Pizarro (Vinocur, Pizarro, 1995) составили подробный список перифитонных микроорганизмов, включающий 43 вида цианобактерий, среди которых доминирующими являются представители рода *Phormidium* Kütz. ex Gomont Ellis-Evans *et al.* (1998) отмечали, что в составе изученных ими матов доминировали представители родов *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont, *Microcystis* Lemmerm., *Phormidium*, а также эукариотические водоросли *Mougeotia* sp. и *Chlorella* sp.

Другая группа исследователей изучала влияние абиотических факторов на видовой состав бентосных матов с доминированием цианобактерий в водоемах оазиса Холмы Ларсеманн и островов Бёлинген (Sabbe *et al.*, 2004). Ими было обнаружено 33 цианобактериальных морфотипа, однако все нитчатые формы шириной менее 2.5 мкм были определены как *Leptolyngbya* spp. Исследования

показали, что удельная электропроводность и морфометрические параметры озера (глубина, площадь поверхности, площадь водосбора) являются основными факторами, влияющими на таксономическое разнообразие водорослей.

Полифазный подход к изучению биоразнообразия антарктических цианобактерий впервые применили Taton *et al.* (2006). Они исследовали цианобактерии бентосных матов 23 озер Восточной Антарктиды (в том числе оазиса Холмы Ларсеманн), объединяя их морфологическое описание с данными молекулярно-генетического анализа. Полученные 59 штаммов были ими объединены в 12 морфовидов, из которых семь являются нитчатыми гомоцитными представителями и пять — гетероцитными. Исследователи отметили, что генотипическое разнообразие (21 филотипов) оказалось выше морфологического разнообразия (12 морфовидов). Определение таксонов до вида на основе данных молекулярно-генетического анализа на момент написания статьи было затруднено, так как в базы данных было внесено не так много валидно описанных видов цианобактерий, особенно выделенных из Антарктических биотопов.

В 2011 г. из материала литоральных матов трех озер оазиса Холмы Ларсеманн (в том числе озера Прогресс) были выделены в лабораторные культуры 5 штаммов, на основе которых с применением полифазного подхода описан новый род цианобактерий с типовым видом *Plectolyngbya hodgsonii* Taton *et al.* (Taton *et al.*, 2011).

Кроме того, были опубликованы две работы, посвященные водорослям вневодных субстратов оазиса (Das, Singh, 2017, 2021), а также несколько флористических работ, в которых их идентификация основывалась только на морфологических признаках (Gupta, 2021; Bhakta *et al.*, 2022).

Основные типы альго-бактериальных сообществ водоемов оазиса Холмы Ларсеманн были упомянуты в обзорной работе, посвященной проблемам изучения цианобактерий Антарктики (Velichko *et al.*, 2021). Систематических исследований биоразнообразия альгофлоры водоемов п-ова Стурнес до сих пор не проводилось.

Цель данной работы — анализ морфологических признаков цианобактерий альго-бактериальных сообществ п-ова Стурнес и определение состава доминирующих в них морфовидов.

Материал и методы

В работе были использованы образцы альго-бактериальных сообществ, собранные в прибрежной зоне (на глубине до 0.5 м) шести водоемов п-ова Стурнес 23 I 2017 и 17 II 2017 в ходе сезонных исследовательских работ 62-ой Российской Антарктической экспедиции научными сотрудниками БИН РАН Т. В. Сафроновой и С. В. Смирновой. Большинство исследованных образцов было собрано в небольших озерах (не более 10 м глубиной), которые к концу февраля частично или полностью покрываются льдом (Fig. 2A, 3A). Один из исследованных водоемов в атласе озер оазиса (Gillieson *et al.*, 1990) имеет название бухта Тюленят

(Pup Lagoon), однако на момент нашего посещения водоем был отделен от моря полоской суши около трех метров шириной (Fig. 3A). Пробы были отобраны в стерильные пластиковые контейнеры, снабженные индивидуальной ложкой, и зафиксированы 4% раствором формалина. Если сообщество выглядело внешне однородным, то отбирали только один образец из водоема, а из различающихся по внешнему виду участков сообщества образцы собирали в отдельные контейнеры. В результате было собрано восемь проб (Fig. 1, табл. 1).

В день сбора (перед фиксацией формалином) пробы просматривали в световом микроскопе (СМ) в живом виде. Световые микрофотографии цианобактерий из фиксированных проб сделаны на СМ Zeiss AxioImager A1 с применением контраста Номарского и системы документации изображения AxioCam MRc5. Случаи изменения природной окраски или структуры внутриклеточного содержимого после фиксирования образцов оговорены в тексте.

Из каждого образца было изготовлено минимум по два микропрепарата. Бальная оценка обилия приведена по Вислоуху (Wysłouch, 1921) в расчете на один микропрепарат при увеличении 100× (подсчитывался весь микропрепарат). К доминантам отнесены виды с относительным обилием в шесть баллов (в массе), к субдоминантам — от четырех (часто) до пяти баллов (очень часто).

Под морфотипом мы понимаем совокупность морфологически сходных между собой экземпляров, под морфовидом — морфотип, охарактеризованный на основе морфологических и экологических признаков и отнесенный к одному из ранее описанных родов или видов.

Результаты и обсуждение

Характеристика альго-бактериальных сообществ

Собранные нами в прибрежной зоне образцы альго-бактериальных сообществ имели вид темно-серых (иногда зеленоватых с нижней стороны) пленок с гладкой или слегка бугристой поверхностью несколько миллиметров толщиной (Fig. 2B) и/или кустовидных колоний до 1 см высотой (Fig. 2C).

Во всех исследованных нами образцах доминировали цианобактерии. Кроме них были отмечены диатомовые водоросли (со сравнительно высоким относительно других проб обилием в пробе 432) — *Craticula* cf. *zizix* (VanLand.) Guiry, *Humidophila* cf. *perpusilla* (Grunow) R. L. Lowe et al., *Pinnularia* cf. *borealis* Ehrenb., *Pinnularia* cf. *microstauron* (Ehrenb.) Cleve. Встречались единичные клетки десмидиевых водорослей рода *Cosmarium* Corda ex Ralfs, нити зеленых водорослей рода *Oedogonium* Link ex Hirn. Одноклеточные зеленые водоросли (cf. *Scotinosphaera* sp. и другие) были отмечены во всех пробах, но особенно обильны оказались в 437-ом образце.

Образец 229 — Альго-бактериальное сообщество в виде тонкой темно-серой биопленки около 4 мм толщиной на поверхности песка и камней. Доминирующие морфовиды биопленки: *Scytonema* sp., *Stigonema* sp. и *Leptolyngbya* sp. 1;

Описание образцов, места и условий сбора проб на литорали
Description of samples and sampling locations¹

Образец	Название водоема	Место сбора и состояние водоема	Тип сообщества	Координаты точки сбора пробы (WGS 84)	t, °C	pH*	σ_t , мкСм/см*
229	Безымянное озеро № 1 (LH 16/17)*	Юго-западная часть п-ова Стурнес; поверхность частично покрыта льдом	Темно-серые литоральные биопленки	69°25.248'S, 76°04.587'E	1.5	6.16	145
412	Небольшое безымянное озеро № 2 (LH 19)	Западный мыс п-ова Стурнес; поверхность частично покрыта льдом	Темно-серые литоральные биопленки	69°25.080'S, 76°03.740'E	1.5	6.92	411
423	Небольшое безымянное озеро в бухте Тюленят (LH 23)	Северо-западная часть западного мыса п-ова Стурнес у морского берега; поверхность частично покрыта льдом	Темно-серые литоральные биопленки и кустовидные колонии	69°24.427'S, 76°03.301'E	3	7.00	399
429	Небольшое безымянное озеро № 3	Западная часть п-ова Стурнес; поверхность полностью покрыта льдом	Кустовидные колонии	69°24.538'S, 76°05.740'E	1.5	нд	нд
430			Темно-серые литоральные биопленки				
431	Небольшое озеро Феррис (LH 11)	Западная часть п-ова Стурнес; поверхность частично покрыта льдом	Темно-серые литоральные биопленки	69°24.498'S, 76°05.293'E	2	5.96	69
432			Кустовидные колонии				
437	Небольшое безымянное озеро № 4 (LH 5)	Северная часть п-ова Стурнес, близ берега моря; поверхность частично покрыта льдом	Серо-коричневые сверху и зеленоватые снизу литоральные биопленки	69°23.924'S, 76°05.656'E	1.5	6.66	140

Примечание: * — Обозначения водоемов (указаны в скобках), значения pH и удельной электропроводности приведены по Gillieson *et al.* (1990), нд — нет данных.

¹ Электронное приложение доступно в конце страницы статьи на сайте журнала / Electronic supplement is available at the end of the article page on the journal website (<https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.2.A43>).

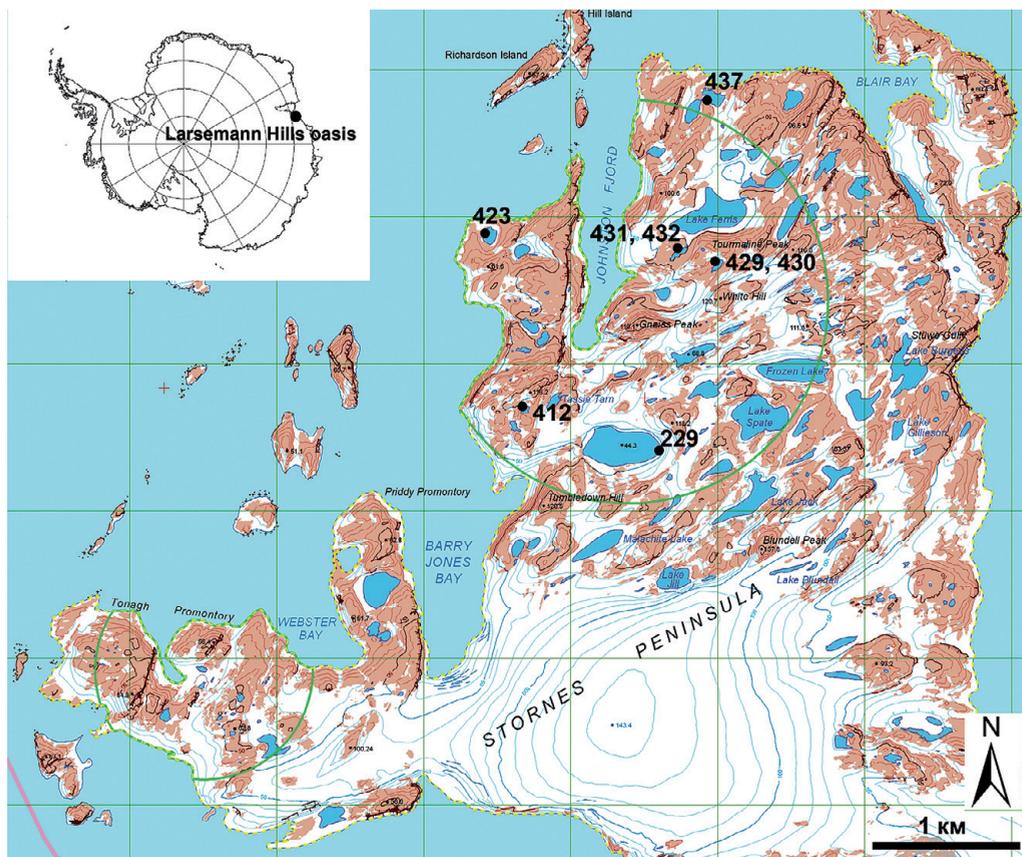


Fig. 1. Полуостров Стурнес, оазис Холмы Ларсеманн / Larsemann Hills oasis, Stornes Peninsula.

Точки отбора проб отмечены номерами. Зеленой линией ограничены особо охраняемые территории Антарктики / Sampling sites are marked with numbers. Green line delimits Antarctic Specially Protected Areas.

субдоминанты: *Gloeocapsa* cf. *sanguinea* (C. Agardh) Kütz. (Fig. 2D, 4I), *Phormidesmis* cf. *nigrescens* (Komárek) Raabová et al. Также чаще, чем в других образцах, встречается cf. *Cyanothece* sp.

Образец 412 – Альго-бактериальное сообщество в виде тонкой темно-серой биопленки до 2 мм толщиной на поверхности песка и камней. Доминирующим морфовидом биопленки является *Phormidesmis* cf. *nigrescens*; субдоминантами – *Gloeocapsopsis* sp. 1 и *Leptolyngbya* sp. 1 (Fig. 2E).

Образец 423 – Альго-бактериальное сообщество в виде темно-серой биопленки до 5 мм толщиной на поверхности песка с кустовидными колониями на ее поверхности. Доминирующим морфовидом биопленки является *Dichothrix* sp.; субдоминанты – *Calothrix* sp., *Gloeocapsa* sp. 3 и *Leptolyngbya* sp. 1 (Fig. 3B), также встречались скопления округлых колоний *Nostoc* sp. 3 (Fig. 3C).

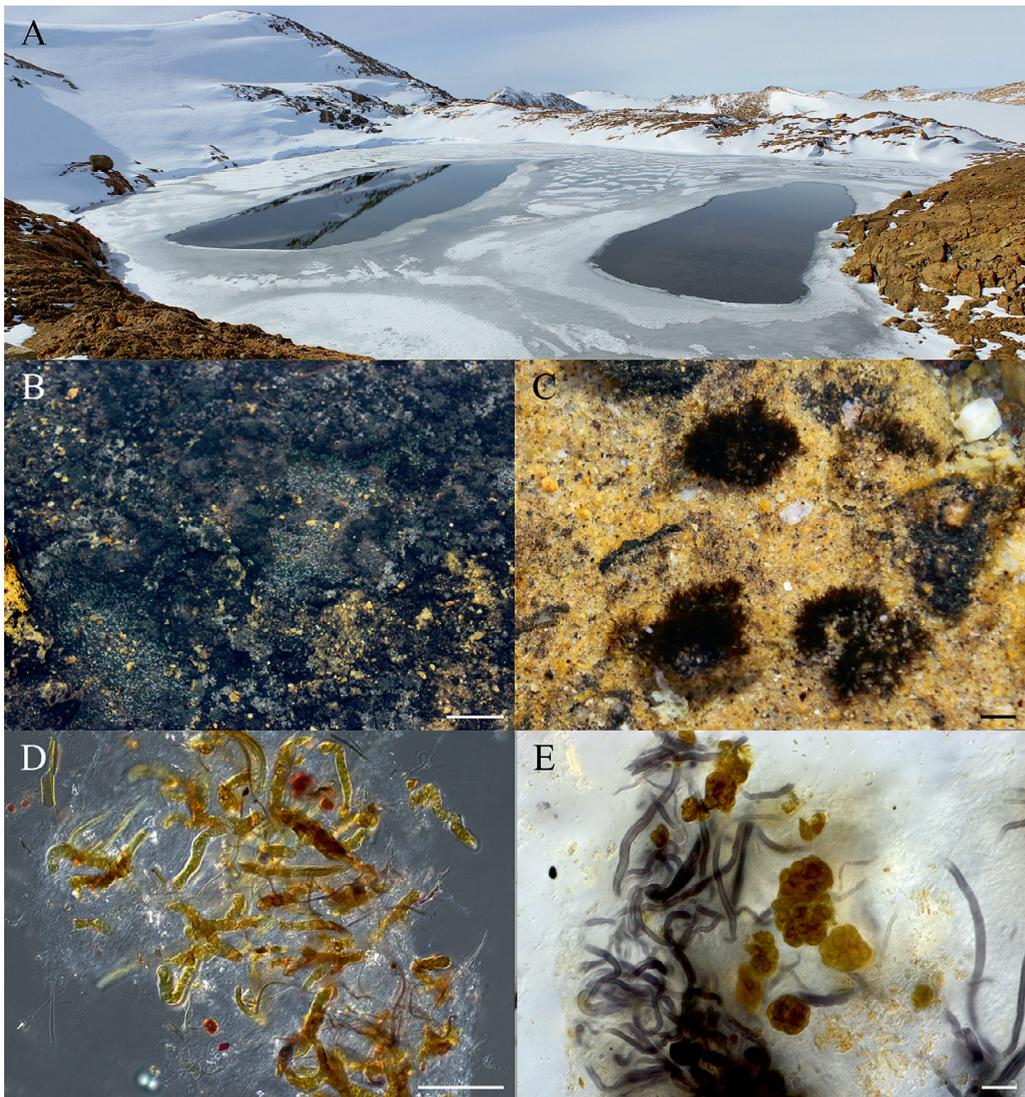


Fig. 2. Озеро безымянное № 2 и примеры альго-бактериальных сообществ полуострова Стурнес / Nameless Lake № 2 and examples of algal-bacterial communities on the Stornes Peninsula.

A – общий вид безымянного озера № 2 / general view of the nameless lake № 2; B – темносерые литоральные биопленки / dark grey littoral biofilms; C – кустовидные колонии / bushy colonies; D – альго-бактериальное сообщество с доминированием *Stigonema* sp., *Gloeocapsa* cf. *sanguinea*, *Phormidesmis* cf. *nigrescens* / algal-bacterial community with the dominance of *Stigonema* sp., *Gloeocapsa* cf. *sanguinea*, *Phormidesmis* cf. *nigrescens*; E – альго-бактериальное сообщество с доминированием *Phormidesmis* cf. *nigrescens*, *Gloeocapsopsis* spp. / algal-bacterial community with the dominance of *Phormidesmis* cf. *nigrescens*, *Gloeocapsopsis* spp.

Масштабные линейки / Scale bars: B, C – 1 cm, D – 100 μ m, E – 10 μ m.

Образец 429 — Альго-бактериальное сообщество в виде кустовидных колоний около 1 см высотой (Fig. 2C). Доминирующие морфовиды: *Dichothrix* sp., *Calothrix* sp.; субдоминанты: *Leptolyngbya* sp. 1, *Phormidesmis* cf. *nigrescens*, *Nostoc* sp. 3.

Образец 430 — Альго-бактериальное сообщество в виде тонкой темно-серой биопленки на поверхности песка. Доминирующий морфовид — *Calothrix* sp.; субдоминанты — *Leptolyngbya* sp. 1, *Nostoc* sp. 3 и *Phormidesmis* cf. *nigrescens*.

Образец 431 — Альго-бактериальное сообщество в виде тонкой темно-серой биопленки 1–2 мм толщиной на поверхности песка. Доминирующий морфовид — *Phormidesmis* cf. *nigrescens*; субдоминанты — *Leptolyngbya* sp. 1 и *Nostoc* sp. 3. Также отличительной особенностью сообщества являются ярко окрашенные скопления *Gloeocapsa* cf. *cordae* Guiry, *Gloeocapsa* cf. *sanguinea*, *Gloeocapsopsis* sp. 2.

Образец 432 — Альго-бактериальное сообщество в виде кустовидных колоний *Dichothrix* sp. около 1 см толщиной, с участием отмеченных в образце 431 двух видов *Gloeocapsa* Kütz. (Fig. 3D).

Образец 437 — Альго-бактериальное сообщество представлено биопленкой до нескольких мм толщиной, сверху — серо-коричневой, снизу — зеленоватой, состоящей преимущественно из нитей *Leptolyngbya* sp. 1 с субдоминантами *Nostoc* sp. 3 и эукариотическими зелеными водорослями (cf. *Scotinosphaera* sp. и др.) (Fig. 3E). Кроме того, в биопленке встречаются участки с преобладанием *Phormidesmis* cf. *nigrescens* или *Calothrix* sp.

Необходимо отметить, что во всех изученных образцах встречены *Leptolyngbya* sp. 1 и *Phormidesmis* cf. *nigrescens*, которые выступают в качестве основного компонента, формирующего биопленки на литорали рассмотренных в данной статье водоемов. Часто им сопутствуют разнообразные виды рода *Gloeocapsa* s. l. и *Nostoc* s. l.

Описание морфовидов цианобактерий, отмеченных в альго-бактериальных сообществах

Всего было выявлено 27 различных морфотипов, которые мы отнесли к определенным родам и видам на основе их морфологических признаков. Среди них 14 одноклеточных, 4 нитчатых с гомоцитными трихомами, и 9 нитчатых гетероцитных форм (табл. 2). Точное определение описываемых в работе таксонов затруднено, так как для их идентификации дополнительно необходимо провести молекулярно-филогенетический анализ. Далее мы приводим описание таксонов².

cf. **Aphanocapsa** sp. (Fig. 4G). Колонии шаровидные или бесформенные, до 60 мкм в диам., колониальная слизь бесцветная. Клетки голубовато-зеленые, шаровидные, без собственных слизистых оболочек, 1.7–2.0 мкм в диам. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, безымянные озера № 1 и № 4.

² Таксоны приведены в алфавитном порядке.

Таблица 2 / Table 2

Встречаемость морфовидов в образцах с указанием оценки обилия в баллах /
Occurrence of morphospecies in the samples with abundance score estimation

Морфовид / Morphospecies	Образец / Sample							
	229	412	423	429	430	431	432	437
cf. <i>Aphanocapsa</i> sp.	3	–	3	–	–	–	–	2
cf. <i>Asterocapsa</i> sp.	–	3	–	1	1	2	2	–
<i>Calothrix</i> sp.	–	–	5	6	6	3	2	3
<i>Chroococcus</i> sp.	–	–	1	–	–	–	1	–
cf. <i>Cyanophanon</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>Cyanothece</i> sp.	3	–	–	1	1	1	–	1
<i>Dichothrix</i> sp.	–	–	6	6	–	–	6	1
<i>Gloeocapsa</i> cf. <i>cordae</i>	–	–	–	–	–	4	3	–
<i>Gloeocapsa</i> cf. <i>sanguinea</i>	4	–	–	1	–	3	1	–
<i>Gloeocapsa</i> sp. 1	–	1	–	2	3	–	3	–
<i>Gloeocapsa</i> sp. 2	–	2	3	2	–	2	3	–
<i>Gloeocapsa</i> sp. 3	–	1	4	2	2	3	3	–
cf. <i>Gloeocapsa</i> sp. 4	–	1	2	–	–	–	1	–
<i>Gloeocapsa</i> sp. 5	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Gloeocapsopsis</i> sp. 1	–	4	–	–	–	–	–	–
<i>Gloeocapsopsis</i> sp. 2	–	3	–	–	–	3	–	–
<i>Hassallia</i> sp.	–	–	–	2	–	–	–	–
<i>Leptolyngbya</i> sp. 1	6	4	5	4	5	4	2	6
<i>Leptolyngbya</i> sp. 2	–	–	–	–	–	3	2	–
<i>Nostoc</i> sp. 1	–	2	–	–	–	–	–	–
<i>Nostoc</i> sp. 2	–	–	3	–	–	–	–	–
<i>Nostoc</i> sp. 3	–	–	4	4	5	4	2	4
<i>Nostoc</i> sp. 4	–	–	3	–	–	–	–	–
<i>Oscillatoria</i> sp.	2	–	–	1	2	–	–	–
<i>Phormidesmis</i> cf. <i>nigrescens</i>	4	6	3	4	4	6	2	3
<i>Scytonema</i> sp.	6	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stigonema</i> sp.	6	–	–	–	–	–	–	–

Примечание / Note: Оценки обилия в баллах (по Wyslouch, 1921) / Abundance score estimation (according to Wyslouch, 1921): 6 – в массе / highly abundant, 5 – очень часто / very frequent, 4 – часто / frequent, 3 – нередко / infrequent, 2 – редко / rare, 1 – очень редко / sporadic. (–) – вид не встречен / species not found.

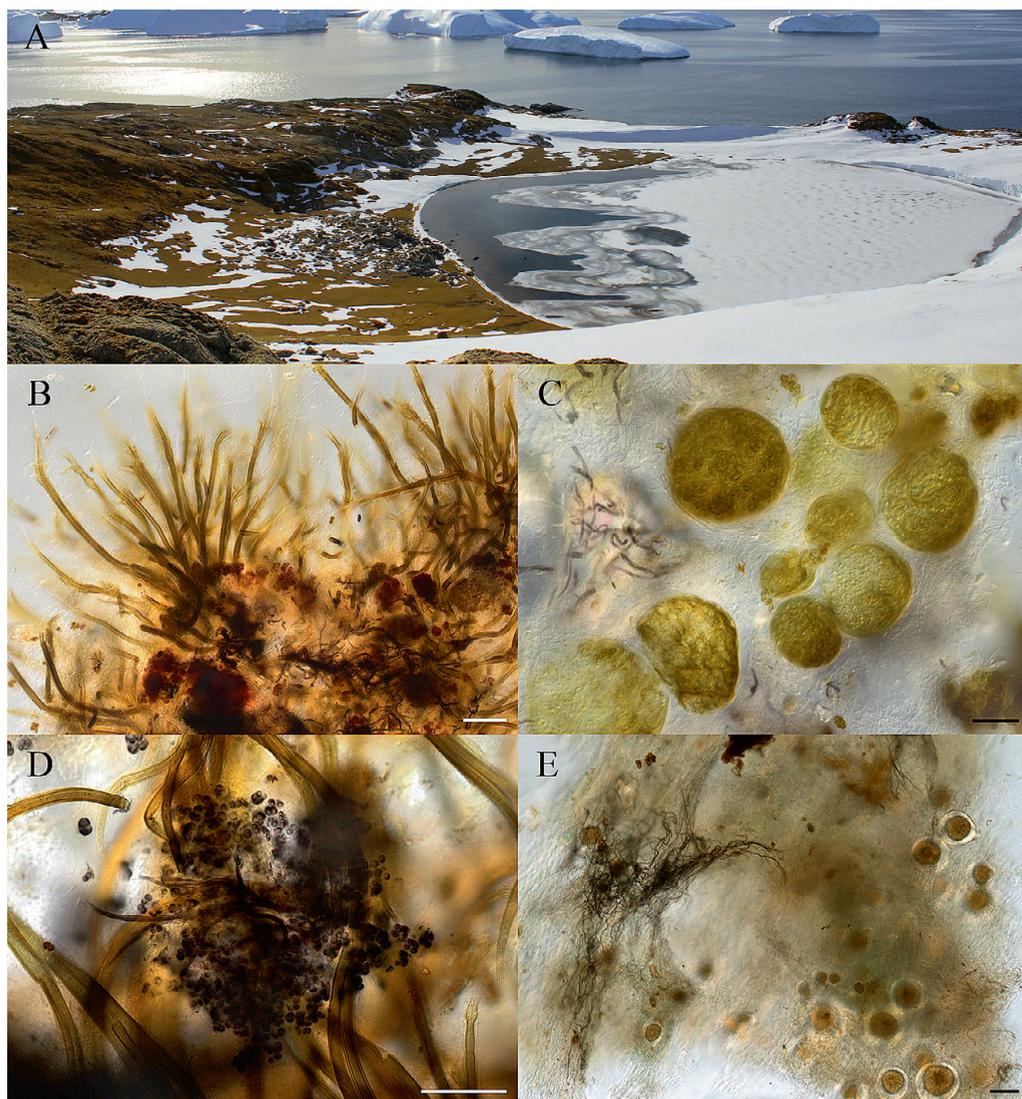


Fig. 3. Бухта Тюленят и примеры морфовидов цианобактерий альго-бактериальных сообществ полуострова Стурнес / Pup Lagoon and examples of cyanobacterial morphospecies of algal-bacterial communities on the Stornes Peninsula.

A – бухта Тюленят / Pup Lagoon; B – кустовидные колонии *Calothrix* sp. с включениями колоний *Gloeocapsa* cf. *sanguinea* и нитей *Phormidesmis* cf. *nigrescens* / bushy colonies of *Calothrix* sp. with the addition of *Gloeocapsa* cf. *sanguinea* and *Phormidesmis* cf. *nigrescens*; C – шаровидные колонии *Nostoc* sp. / spherical colonies of *Nostoc* sp.; D – кустовидная колония *Dichothrix* sp. и скопление *Gloeocapsa* cf. *cordae* / bushy colony of *Dichothrix* sp. and aggregation of *Gloeocapsa* cf. *cordae*; E – биопленки, состоящие из нитей *Leptolyngbya* spp. с cf. *Scotinosphaera* sp. / biofilms with *Leptolyngbya* spp. and cf. *Scotinosphaera* sp.

Масштабные линейки / Scale bars: B – 50 μ m, C–E – 100 μ m.

cf. **Asterocapsa** sp. (Fig. 4J, K). Клетки субшаровидные, обычно одиночные или в свободных неправильных группах, редко по две или несколько в одной оболочке, 4.5–5.5(7) мкм в диам. Оболочка плотная, темно-фиолетовая до черной, с зернистой поверхностью. Содержимое клеток голубовато-зеленое или сероватое, однородное или с гранулой. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянные озера № 2, № 3.

Calothrix sp. (Fig. 4B). Кустовидные колонии до 300 мкм выс. Чехлы толстые, слоистые, желто-коричневые, воронковидные в апикальной части. Трихомы у основания расширены, к концу непрерывно утончаются, оканчиваются терминальным волоском, не перетянуты или слабо перетянуты у поперечных стенок. Клетки сине-зеленые или оливковые, длина клеток в основании трихомов короче ширины, затем они постепенно удлиняются, 3.7–4.8 × 8.0–10.0 мкм; гетероциты полушаровидные, 4.8–6.0 × 7.5–9.5 мкм. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянные озера № 3 и № 4.

Морфологически сходен с *Calothrix elsteri* Komárek et al., но отличается меньшей шириной трихомов.

Chroococcus sp. (Fig. 4L). Колонии до 30 мкм в диам., оболочка бесцветная. Клетки голубовато-зеленые, шаровидные, полушаровидные или полигональные после деления, 2.8–4.1 мкм в диам. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис.

cf. **Cyanophanon** sp. (Fig. 4H). Клетки располагаются поодиночке или небольшими колониями, покрытыми бесцветной слизью; оливковые, овальные или палочковидные, 4.1–7.5 × 1.5–1.8 мкм. Отмечен в водоеме безымянное озеро № 4.

По строению колоний сходен с родом *Aphanothece* Nägeli, но был отнесен нами к роду *Cyanophanon* Geitler благодаря способности к асимметричному делению. Сходный морфотип был выделен нами в альгологически чистую культуру из прибрежного сообщества небольшого водоема оазиса Холмов Ларсеманн (п-ов Брокнес). В работе, посвященной альго-бактериальным сообществам водоемов оазиса Ширмахера, данный морфотип был определен как *Aphanothece* cf. *caldariorum* P. G. Richt. (Smirnova et al., 2020), но при последующем изучении у него были отмечены асимметрично делящиеся клетки. В работе Komárek (2013), посвященной пресноводным цианобактериям морской части Антарктики и островов северо-западного моря Уэдделла, был описан морфовид *Anathece* sp., способный к асимметричному делению, который тоже имеет сходные размеры и морфологию.

Cyanothece sp. (Fig. 4O). Клетки одиночные, овальные, ярко-сине-зеленые, без видимых слизистых оболочек, 36–41 × 24–26 мкм. Клеточное содержимое живых клеток с продольной исчерченностью (керитомией), которая исчезает после фиксации препарата формалином. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянные озера № 1, № 3.

Морфотип сходен с *Cyanothece ohtanii* Komárek.

Dichothrix sp. (Fig. 4A). Колонии кустовидные, до 10 мм выс., чехлы толстые, слоистые, желто-коричневые, воронковидные расширенные в апикальной части. Трихомы у основания расширены, к концу постепенно утончаются,

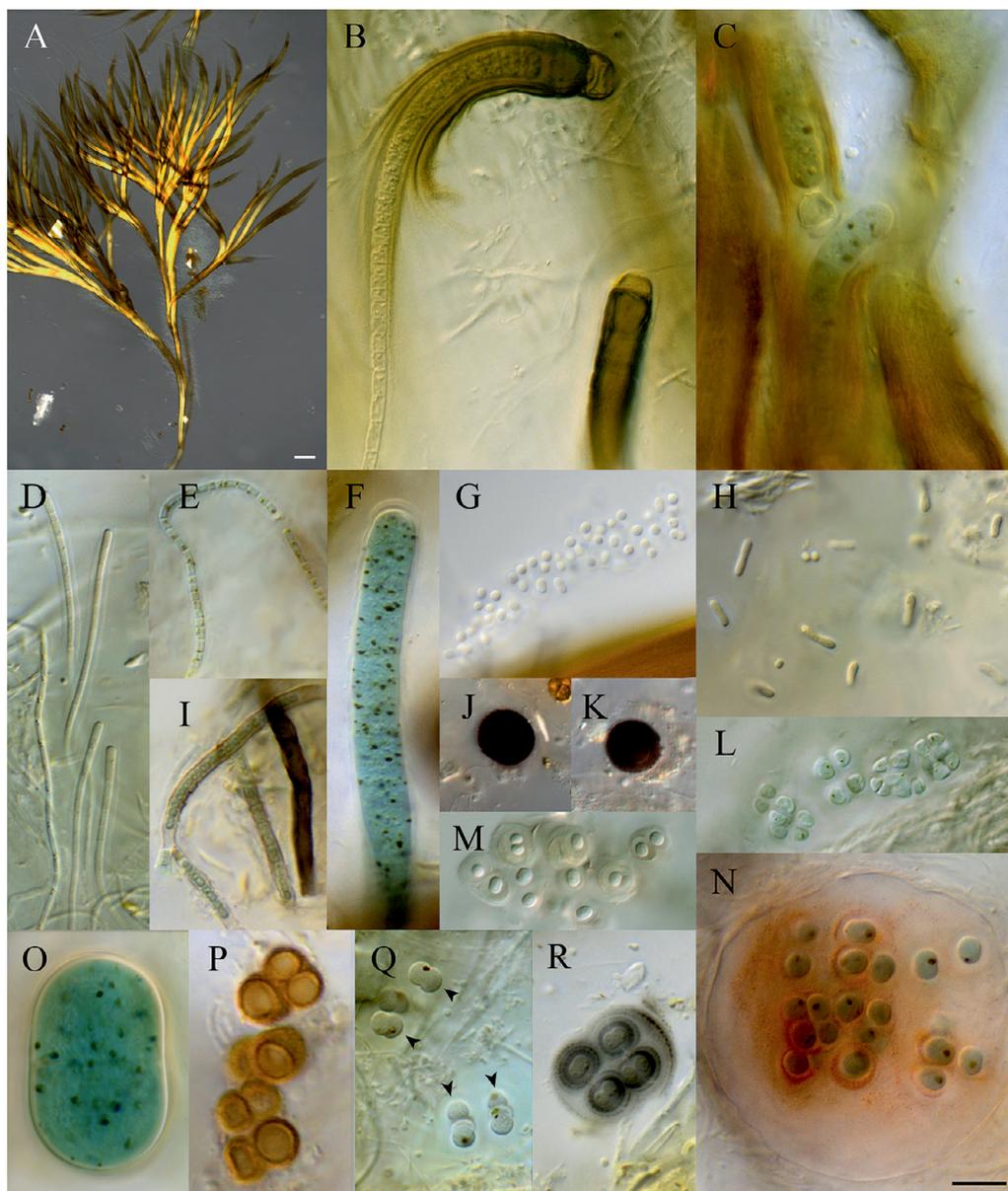


Fig. 4. Световые микрофотографии морфовидов цианобактерий / Light micrographs of cyanobacterial morphospecies.

A – *Dichothrix* sp.; B – *Calothrix* sp.; C – *Hassallia* sp.; D – *Leptolyngbya* sp. 1;
 E – *Leptolyngbya* sp. 2; F – *Oscillatoria* sp.; G – *Aphanocapsa* sp.; H – cf. *Cyanophanon* sp.; I –
Phormidesmis cf. *nigrescens*; J, K – cf. *Asterocapsa* sp.; L – *Chroococcus* sp.; M – *Gloeocapsa* sp. 1;
 N – *Gloeocapsa* cf. *sanguinea*; O – *Cyanothece* sp.; P – *Gloeocapsa* sp. 4; Q – *Gloeocapsa* sp. 5;
 R – *Gloeocapsa* cf. *cordae*.

Масштабные линейки / Scale bars: A – 100 µm, B–N – 10 µm.

заканчиваются терминальным волоском, не перетянуты или (реже) перетянуты у поперечных стенок. Клетки цилиндрические или бочкообразные, $2.0-8.0 \times 7.0-7.5$ мкм; гетероциты шаровидные или овальные $7.5-10.0$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянные озера № 3, № 4.

Gloeocapsa cf. **cordae** (Fig. 4R). Колонии до 630 мкм в диам., состоящие из субколоний, с черноватыми слоистыми оболочками с зернистой поверхностью. Клетки сине-зеленые, $2.8-3.5$ мкм в диам. Отмечен в оз. Феррис.

Gloeocapsa cf. **sanguinea** (Fig. 4N). Колонии до 140 мкм в диам., состоят из отдельных клеток в оболочке или субколоний. Общая оболочка обычно гладкая, бесцветная; отдельные оболочки многослойные, красные или оранжевые, с зернистой поверхностью. Клетки сине-зеленые, $3.9-4.5$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянные озера № 1, № 3.

Gloeocapsa sp. 1 (Fig. 4M). Колонии до 70 мкм в диам., состоящие из субколоний. Слизистые оболочки обычно гладкие, бесцветные или слегка коричневатые, иногда слабослоистые. Клетки шаровидные, голубовато-зеленые, $2.3-2.5$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянные озера № 2, № 3.

Gloeocapsa sp. 2 (Fig. 5A). Колонии до 700 мкм в диам. Клетки желто-коричневые или оливковые, шаровидные или субшаровидные, $2.7-3.1$ мкм в диам., с толстыми (обычно шире диаметра клетки) желто-коричневыми многослойными слизистыми оболочками. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянные озера № 2, № 3.

Строением слизистых оболочек сходен с *Gloeocapsa tornensis* Skuja.

Gloeocapsa sp. 3 (Fig. 5B). Колонии до 650 мкм в диам., с бесцветной или желтоватой колониальной слизью. Клетки сине-зеленые, шаровидные, $2.1-3.1$ мкм в диам., окруженные (обычно попарно) бледно-желтыми (реже — желто-коричневыми), гомогенными или слабослоистыми оболочками. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянные озера № 2, № 3.

Морфотип сходен с описанным в работе Komárek (2014) видом *Chlorogloea antarctica* Komárek, однако, радиальных рядов клеток, характерных для рода *Chlorogloea* Wille в наших образцах не наблюдалось, поэтому он был отнесен к роду *Gloeocapsa*.

cf. **Gloeocapsa** sp. 4 (Fig. 4P). Колонии до 300 мкм в диам. Клетки бледные, голубовато-зеленые, шаровидные или субшаровидные, с индивидуальной красно-коричневой оболочкой с зернистой поверхностью, $3.5-5.5$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянное озеро № 1.

Возможно, этот морфотип относится к роду *Asterocapsa* H.-J.°Chu.

Gloeocapsa sp. 5 (Fig. 4Q). Колонии до 40 мкм в диам. Слизистая оболочка гладкая, расплывчатая, бесцветная. Клетки шаровидные или субшаровидные, сине-зеленые или фиолетовые, $4.0-4.6$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянное озеро № 4.

Морфологически сходен (формой колоний и размерами клеток) с описанным ранее в работе Komárek (2013) *Eucapsis austro-alpina* Komárek, но отличается

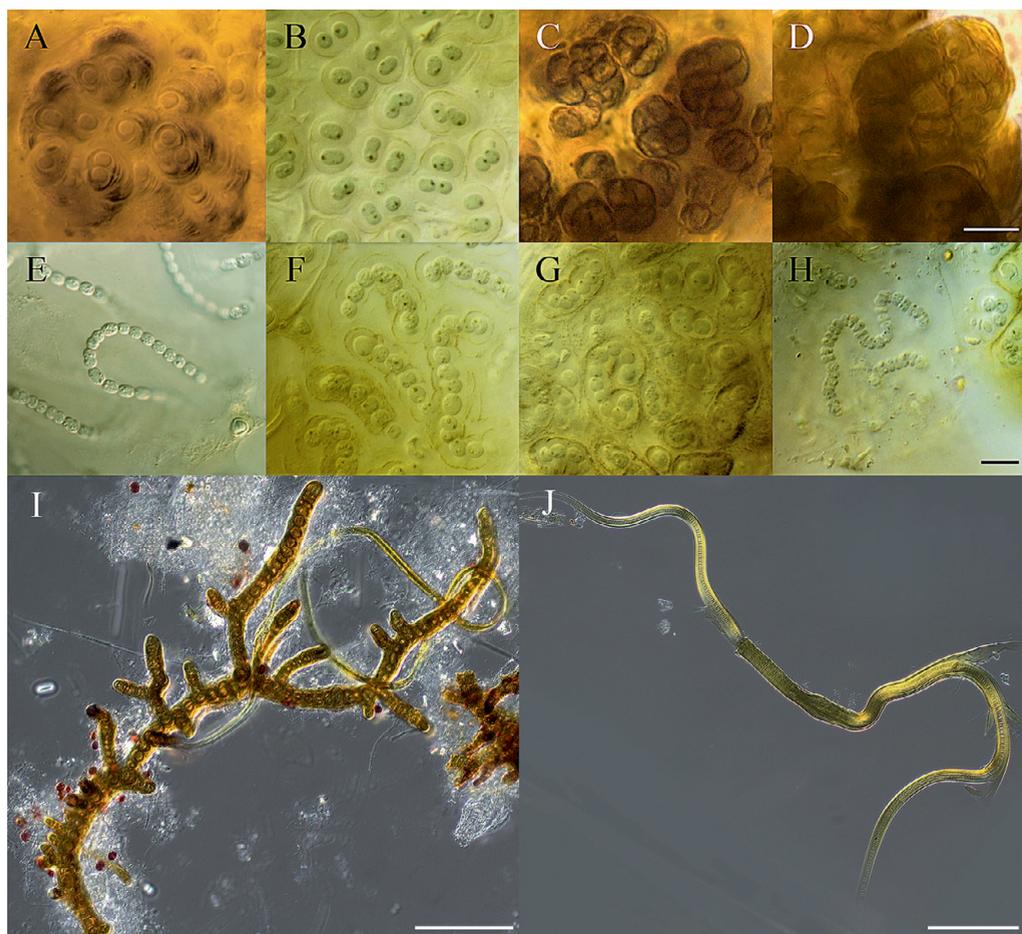


Fig. 5. Световые микрофотографии морфотипов цианобактерий / Light micrographs of cyanobacterial morphotypes.

A – *Gloeocapsa* sp. 2; B – *Gloeocapsa* sp. 3; C – *Gloeocapsopsis* sp. 1; D – *Gloeocapsopsis* sp. 2;
 E – *Nostoc* sp. 1; F – *Nostoc* sp. 2; G – *Nostoc* sp. 3; H – *Nostoc* sp. 4; I – *Stigonema* sp.;
 J – *Scytonema* sp.

Масштабные линейки / Scale bars: A–D, E–H – 10 μm, I, J – 100 μm.

клеточным содержанием (наличием гранулы и отсутствием видимой хроматоплазмы).

***Gloeocapsopsis* sp. 1** (Fig. 5C). Колонии бесформенные, до нескольких мм в диам., с интенсивно окрашенными коричневыми оболочками. Клетки субшаровидные, 4,5 мкм в диам. Отмечен в безымянном озере № 2.

***Gloeocapsopsis* sp. 2** (Fig. 5D). Колонии бесформенные, до нескольких мм в диам., со слоистыми интенсивно окрашенными коричневыми оболочками. Клетки субшаровидные, 2 мкм в диам. Отмечен в водоемах: оз. Феррис, безымянное озеро № 2.

Hassallia sp. (Fig. 4C). Нити ветвящиеся, до 18 мкм толщ. Чехлы толстые, слоистые, желто-коричневые. Трихомы не перетянуты или слабо перетянуты у поперечных перегородок, клетки цилиндрические, их длина короче ширины, $3.0-4.0 \times 6.0-6.5$ мкм, гетероциты шаровидные или овальные, 7.0×6.5 мкм. Отмечен в безымянном озере № 3.

Сходен с *Hassallia andreassenii* Komárek et al. (Komárek et al., 2012), но отличается более узкими трихомами.

Leptolyngbya sp. 1 (Fig. 4D). Нити прямые или изогнутые, не перетянутые у поперечных перегородок. Слизистый чехол бесцветный, 2.0–3.6 мкм шир. Трихомы иногда слегка расширяются к концу. Клетки цилиндрические, $4.0-13.8 \times 0.7-1.2(1.8)$ мкм. Содержимое клеток голубовато-зеленое или оливковое, обычно имеет по крупной грануле с обеих сторон у поперечных перегородок. Отмечен во всех исследованных водоемах.

Размерами и пропорциями клеток морфовид сходен с *Shackletoniella antarctica* (W. West et G. S. West) Strunecky et al. (Strunecky et al., 2020), однако отличается наличием гранул и утолщенными концами трихомов.

Leptolyngbya sp. 2 (Fig. 4E). Нити прямые или изогнутые, не перетянутые у поперечных перегородок, 2.0–2.5 мкм шир. Слизистый чехол тонкий, бесцветный. Клетки цилиндрические, изодиаметрические или их длина больше ширины, $1.5-2.4 \times 1.0-1.5$ мкм. Содержимое клеток голубовато-зеленое, иногда с гранулами. Отмечен в оз. Феррис.

Nostoc sp. 1 (Fig. 5E). Колонии сферические, до нескольких мм в диам., колониальная слизь бесцветная. Клетки сине-зеленые или оливковые, субшаровидные или овальные, $2.8-5.0 \times 2.8-3.4$ мкм, гетероциты шаровидные, $3.5-5.0$ мкм в диам. Отмечен в безымянном озере № 2.

Nostoc sp. 2 (Fig. 5F). Колонии бесформенные, до 1 мм в диам. Колониальная слизь желто-коричневого цвета. Нити обычно с индивидуальной желто-коричневой оболочкой. Клетки сине-зеленые или оливковые, округлые, $4.4-5.0$ мкм в диам., гетероциты шаровидные, 5–6 мкм в диам. Отмечен в бухте Тюленят.

Nostoc sp. 3 (Fig. 5G). Колонии сферические, до нескольких мм в диам., колониальная слизь желто-коричневого цвета. Нити обычно с индивидуальной желто-коричневой оболочкой. Клетки сине-зеленые или оливковые, округлые, $4.9-5.4$ мкм в диам., гетероциты шаровидные, $5.0-5.2$ мкм в диам. Отмечен в водоемах: бухта Тюленят, оз. Феррис, безымянные озера № 3, № 4.

Nostoc sp. 4 (Fig. 5H). Колонии бесформенные. Клетки сине-зеленые или оливковые, бочкообразные, их длина меньше ширины, $1.8-3.0 \times 3.2-3.4$ мкм; гетероциты шаровидные, $3.0-3.5$ мкм в диам. Отмечен в бухте Тюленят.

Oscillatoria sp. (Fig. 4F). Трихомы ярко-сине-зеленые, не перетянутые или очень слабо перетянутые у поперечных стенок, клетки дисковидные, $3.0-3.9 \times 8.9$ мкм. Иногда встречаются тонкие слизистые оболочки. Отмечен в безымянных озерах № 1, № 3.

Phormidesmis cf. nigrescens (Fig. 4I). Нити прямые или изогнутые, перетянутые у поперечных стенок. Чехлы толстые, плотные, черноватые или коричневые, 2.8–3.0 мкм шир. Клетки сине-зеленые, изодиаметрические или длина их больше или меньше ширины, $1.0\text{--}1.7 \times 1.5\text{--}1.6$ мкм. Отмечен во всех исследованных водоемах.

Scytonema sp. (Fig. 5J). Нити ветвящиеся, прямые или изогнутые, 8–11 мкм шир. Слизистые чехлы толстые, слоистые, желто-коричневые. Трихомы неветвящиеся. Клетки и гетероциты $2.5\text{--}4.0 \times 5.0\text{--}5.5$ мкм. Отмечен в безымянном озере № 1.

Stigonema sp. (Fig. 5I). Нити ветвящиеся, прямые или изогнутые, до 25 мкм шир. Слизистые чехлы толстые, слоистые, желто-коричневые. Трихомы ветвящиеся. Клетки изодиаметрические или длина их больше или меньше ширины, $4.0\text{--}10.0 \times 2.5\text{--}4.5$ мкм, гетероциты субшаровидные, 3.5–7.0 мкм в диам. Отмечен в безымянном озере № 1.

Необходимо отметить, что в целом разнообразие сообществ прибрежной зоны шести исследованных озер п-ова Стурнес по внешнему виду и таксономическому составу соответствовало тому, что мы наблюдали на мелководьях в других частях оазиса Холмы Ларсеманн, в частности, на п-ове Брокнес и соседствующим с ним небольшим п-ове Стинеар (собственные неопубликованные данные). В то же время, исследованные нами сообщества значительно отличаются по таксономическому составу от сообществ эфемерных водоемов, которые обычно населяют исключительно нитчатые формы цианобактерий — представители родов *Oscillatoria* s. l. и *Phormidium* s. l. или эукариотические водоросли (обычно зигнемовые и зеленые), а также от водоемов, расположенных в непосредственной близости от территории станций и испытывающих постоянное антропогенное воздействие (Velichko *et al.*, 2021; собственные данные).

Довольно много отмеченных нами морфовидов имеют общие морфологические признаки с теми, что Komárek ранее описал в своих работах, посвященных цианобактериям пресных водоемов и наземных экотопов Южных Шетландских островов и северной части о-ва Джеймс Росс (Komárek, 2013, 2014; Komárek *et al.*, 2008, 2012, 2015).

Примечательно, что местообитания, в которых Komárek с соавторами обнаружили большинство этих морфовидов — мелкие водоемы и прибрежные зоны озер, — сходны с исследованными в нашей работе. Необходимо отметить, что по внешнему виду и структуре доминантных морфотипов образцы описанных нами сообществ похожи на встречающиеся на приполярных и полярных территориях северного полушария (Davydov, 2021a, b). Однако для уточнения их таксономического положения и установления филогенетического родства между морфовидами цианобактерий, обнаруженными в Арктике и Антарктике, необходимо провести их молекулярно-филогенетический анализ.

Сравнение таксономического состава альгофлоры водоемов оазиса Холмы Ларсеманн с ранее описанным для оазиса Ширмахера (Земля Королевы Мод,

Восточная Антарктида) (Smirnova *et al.*, 2020), показало, что их литоральные сообщества отличаются как по внешнему виду, так и по структуре, видовому богатству, а также составу субдоминантов. В ручьях, лужах и побережьях озер оазиса Ширмахера было выявлено три самых распространенных типа мелководных сообществ (Smirnova *et al.*, 2020). В обоих оазисах на мелководьях были обнаружены тонкие (до одного миллиметра толщиной) темные биопленки, состоящие из нитей *Phormidesmis* cf. *nigrescens*, *Leptolyngbya* spp. и колоний рода *Gloeocapsopsis* Geitler ex Komárek (с темно-коричневыми слизистыми оболочками), с редкими кустовидными колониями *Dichothrix* sp. Однако видовой состав таких биопленок из экотопов оазиса Ширмахера, как правило, ограничивался этими пятью видами; богатства морфотипов разнообразно окрашенных одноклеточных цианобактерий, как и представителей порядка Nostocales с интенсивно окрашенными желто-коричневыми чехлами, отмеченного в водоемах оазиса Холмы Ларсеманн, в них не наблюдалось. Два других распространенных типа сообществ мелководий оазиса Ширмахера: розовые биопленки (с доминированием *Stenomitos frigidus* (F. E. Fritsch) Miscoe et J. R. Johansen и *Leptolyngbya* cf. *perelegans* Anagn. et Komárek, *Wilmottia murrayi* (W. West et G. S. West) Strunecký et al., *Phormidium* cf. *corium* Gomont ex Gomont) и оливковые биопленки (состоящие почти исключительно из *Oscillatoria sancta* Kütz. ex Gomont) отличались по внешнему виду и составу доминантов от сообществ оазиса Холмы Ларсеманн еще сильнее.

Заключение

В статье впервые описан состав доминантных видов цианобактерий и структура прибрежных альго-бактериальных сообществ шести различных озер п-ова Стурнес (оазис Холмы Ларсеманн, Восточная Антарктида). Выявлено и описано 27 морфовидов цианобактерий, часть из которых сходна с морфотипами, ранее отмеченными другими авторами в различных оазисах Антарктики.

Морфовиды *Leptolyngbya* sp. 1 и *Phormidesmis* cf. *nigrescens* отмечены нами во всех изученных образцах и широко распространены в разных водорослевых сообществах и водоемах Антарктиды. Полагают, что, нитчатые гомотитные формы цианобактерий являются одним из основных структурных компонентов, формирующих волокнистую часть прибрежных матов и биопленок антарктических водоемов (Sabbe *et al.*, 2004; Velichko *et al.*, 2021). Кроме того, значительную роль в них играют представители порядка Nostocales (обычно обладающими темноокрашенными слизистыми чехлами). Среди субдоминантов отмечены одноклеточные представители цианобактерий. Определение их систематического положения до уровня вида пока затруднено, так как для их идентификации требуются выделение в лабораторные культуры и молекулярно-филогенетический анализ.

Проведенное нами исследование впервые выполнено на уникальном природном материале образцов литоральных биопленок п-ова Стурнес и послужит основанием для дальнейшего более глубокого изучения антарктических альго-бактериальных сообществ.

Благодарности

За организацию работ и постоянную помощь выражаем искреннюю благодарность начальнику станции Прогресс 62-й РАЭ А. В. Миракину. За помощь при отборе проб в окрестностях станции Прогресс благодарим Т. В. Сафронову (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), А. А. Евдокимова и Ю. А. Дворникова (гидро-экологическая группа ААНИИ), сотрудников зимовочного состава 62-й РАЭ А. В. Теплякова, А. В. Семенова, А. И. Зыля и В. А. Панфилова. Микрофотографии были сделаны на оборудовании ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Исследование проводилось при поддержке гранта РФФИ №22-24-00590.

References / Литература

- Bhakta S., Rout T. K., Karmakar D., Pawar C., Padhy P. K. 2022. Trace elements and their potential risk assessment on polar ecosystem of Larsemann Hills, East Antarctica. *Polar Science* 31(6): 100788. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2022.100788>
- Burgess J., Gillieson D., Spate A. 1988. On the thermal stratification of freshwater lakes in the Snowy Mountains, Australia, and the Larsemann Hills, Antarctica. *Journal of the Australian and New Zealand Association for the Advancement of Science* 19: 147–149.
- Casamatta D. A., Johansen J. R., Vis M. L., Broadwater S. T. 2005. Molecular and morphological characterization of ten polar and near-polar strains within the Oscillatoriales (Cyanobacteria). *Journal of Phycology* 41(2): 421–438. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04062.x>
- Cornet L., Bertrand A. R., Hanikenne M., Javaux E. J., Wilmotte A., Baurain D. 2018. Metagenomic assembly of new (sub)polar Cyanobacteria and their associated microbiome from non-axenic cultures. *Microbial Genomics* 4(9): e000212. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000212>
- Das S. K., Singh D. 2017. *Chroococcidiopsis*, a cryptoendolithic cyanobacterium from Larsemann Hills, East Antarctica. *Nelumbo* 59(1): 105–109. <https://doi.org/10.20324/nelumbo/v59/2017/115982>
- Das S. K., Singh D. 2021. Epiphytic algae on the bryophytes of Larsemann Hills, East Antarctica. *National Academy Science Letters* 44(2): 161–165. <https://doi.org/10.1002/9781119787754.ch10>
- Davydov D. A. 2021a. Cyanobacterial diversity of Svalbard Archipelago. *Polar Biology* 44(2): 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02931-3>
- Davydov D. A. 2021b. Cyanobacterial diversity of the Northern Polar Ural Mountains. *Diversity* 13(11): 607. <https://doi.org/10.3390/d13110607>
- Ellis-Evans J. C., Laybourn-Parry J., Bayliss P. R., Perriss S. J. 1998. Physical, chemical and microbial community characteristics of lakes of the Larsemann Hills, Continental Antarctica. *Archiv für Hydrobiologie* 141(2): 209–230. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/141/1998/209>
- Gillieson D., Burgess J., Spate A., Cochrane A. 1990. An atlas of the lakes of the Larsemann Hills, Princess Elizabeth Land, Antarctica. *Australian National Antarctic Research Expeditions Research Notes* 74: 1–73.
- Gordon D. A., Priscu J. C., Giovannoni S. 2000. Origin and phylogeny of microbes living in permanent Antarctic lake ice. *Microbial Ecology* 39(3): 197–202. <https://doi.org/10.1007/s002480000016>
- Gupta P. 2021. First report of diversity of cyanobacteria of Broknes Peninsula of Larsemann Hills, East Antarctica. *Cryptogamie, Algologie* 42(15): 241–251. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2021v42a15>
- Jungblut A.-D., Hawes I., Mountfort D., Hitzfeld B., Dietrich D. R., Burns B. P., Neilan B. A. 2005. Diversity within cyanobacterial mat communities in variable salinity melt

- water ponds of McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Environmental Microbiology* 7(4): 519–529. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00717.x>
- Komárek J. 2013. Phenotypic and ecological diversity of freshwater coccoid cyanobacteria from maritime Antarctica and islands of NW Weddell Sea. I. Synechococcales. *Czech Polar Reports* 3(2): 130–143. <https://doi.org/10.5817/CPR2013-2-14>
- Komárek J. 2014. Phenotypic and ecological diversity of freshwater coccoid cyanobacteria from maritime Antarctica and Islands of NW Weddell Sea. II. *Czech Polar Reports* 4(1): 17–39. <https://doi.org/10.5817/CPR2014-1-3>
- Komárek J., Elster J., Komárek O. 2008. Diversity of the cyanobacterial microflora of the northern part of James Ross Island, NW Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology* 31(7): 853–865. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0424-1>
- Komárek J., Genuário D. B., Fiore M. F., Elster J. 2015. Heterocytous cyanobacteria of the Ulu Peninsula, James Ross Island, Antarctica. *Polar Biology* 38(4): 475–492. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1609-4>
- Komárek J., Nedbalová L., Hauer T. 2012. Phylogenetic position and taxonomy of three heterocytous cyanobacteria dominating the littoral of deglaciated lakes, James Ross Island, Antarctica. *Polar Biology* 35(5): 759–774. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1123-x>
- Larsemann Hills, East Antarctica*. 2021. Antarctic Specially Managed Area No. 6. Management Plan. *Antarctic Treaty Consultative Meeting XLIII Final Report*. Vol. 2. Buenos Aires: 19–53.
- Nadeau T., Milbrandt E. C., Castenholz R. W. 2001. Evolutionary relationships of cultivated Antarctic oscillatoriids (Cyanobacteria). *Journal of Phycology* 37(4): 650–654. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.037004650.x>
- Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B., Herdman M., Stanier R. Y. 1979. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. *Microbiology* 111(1): 1–61. <https://doi.org/10.1099/00221287-111-1-1>
- Sabbe K., Hodgson D. A., Verleyen E., Taton A., Wilmotte A., Vanhoutte K., Vyverman W. 2004. Salinity, depth and the structure and composition of microbial mats in continental Antarctic lakes. *Freshwater Biology* 49(3): 296–319. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01186.x>
- Smirnova S. V., Chaplygina O. Y., Luknitskaya A. F. 2020. Algal communities of the waterbodies of Schirmacher Oasis, East Antarctica. *Arctic and Antarctic Research* 66(2): 198–216. [Смирнова С. В., Чаплыгина О. Я., Лукницкая А. Ф. 2020. Сообщества водорослей водоемов оазиса Ширмахера, Восточная Антарктида. *Проблемы Арктики и Антарктики* 66(2): 198–216]. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2020-66-2-198-216>
- Stornes, Larsemann Hills, Princess Elizabeth Land*. 2014. Antarctic Specially Protected Area No. 174. Management Plan. *Antarctic Treaty Consultative Meeting XXXVII Final Report*. Buenos Aires: 185–197.
- Strugnell J. M., McGregor H. V., Wilson N. G., Meredith K. T., Chown S. L., Lau S. C. Y., Robinson S. A., Saunders K. M. 2022. Emerging biological archives can reveal ecological and climatic change in Antarctica. *Global Change Biology* 28(22): 6483–6508. <https://doi.org/10.1111/gcb.16356>
- Strunecky O., Raabova L., Bernardova A., Ivanova A. P., Semanova A., Crossley J., Kaftan D. 2020. Diversity of cyanobacteria at the Alaska North Slope with description of two new genera: *Gibliniella* and *Shackletoniella*. *FEMS Microbiology Ecology* 96(3): fiz189. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz189>
- Taton A., Grubisic S., Ertz D., Hodgson D. A., Piccardi R., Biondi N., Tredici M. R., Mainini M., Losi D., Marinelli F. *et al.* 2006. Polyphasic study of Antarctic cyanobacterial strains. *Journal of Phycology* 42(6): 1257–1270. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00278.x>
- Taton A., Hoffmann L., Wilmotte A. 2008. Cyanobacteria in microbial mats of Antarctic lakes (East Antarctica) – a microscopical approach. *Algological Studies* 126: 173–208. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2008/0126-0173>

- Taton A., Wilmotte A., Šmarda J., Elster J., Komárek J. 2011. *Plectolyngbya hodgsonii*: a novel filamentous cyanobacterium from Antarctic lakes. *Polar Biology* 34(2): 181–191. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0868-y>
- Velichko N., Smirnova S., Averina S., Pinevich A. 2021. A survey of Antarctic microbiota, with the emphasis on diversity, environment adaptations, and ecotypes in cyanobacteria. *Hydrobiologia* 848(11): 2627–2652. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04588-9>
- Vinocur A., Pizzaro H. 1995. Periphyton flora of some lotic and lentic environments of Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Polar Biology* 15(6): 401–414. <https://doi.org/10.1007/BF00239716>
- Wysłouch S. M. 1921. Towards knowledge of microorganisms of the Neva Bay. *Izvestiya Rossiiskogo gidrologicheskogo instituta* 1–3: 83–96. [Вислоух С. М. 1921. К познанию микроорганизмов Невской губы. *Известия Российского гидрологического института* 1–3: 83–96].