

## Водорості біологічних ґрунтових кірочок приморських дюн Дунайського біосферного заповідника (Одеська область, Україна)

Михайлюк Т.І.<sup>1</sup>, Виноградова О.М.<sup>1</sup>, Глазер К.<sup>2</sup>, Рибалка Н.А.<sup>3</sup>,  
Демченко Е.М.<sup>1</sup>, Карстен У.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,  
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна

<sup>2</sup>Університет м. Росток, Інститут біологічних наук, відділ прикладної екології та  
фікології, Альберт Ейніштейн штрассе, 3, Росток D-18057, Німеччина

<sup>3</sup>Георг Август Університет м. Геттінген, Альбрехт-фон-Галлер Інститут наук про  
рослини, відділ експериментальної фікології і колекції культур водоростей (SAG),  
Ніколаусбергер веґ, 18, Геттінген 37073, Німеччина

t-mikhailyuk@ukr.net

Надійшла до редакції 18.08.2020. Після доопрацювання 13.11. 2020. Підписана до друку 14.12.2020.  
Опублікована 22.03.2021

**Реферат.** Вивчено видове різноманіття водоростей, що утворюють ґрунтові кірочки на поверхні піщаних дюн, на березі Чорного моря в околицях с. Приморське Кілійського р-ну Одеської обл. (Україна). Зразки відбирали на трьох ділянках узбережжя: Катранівській косі, Жебріянській бухті та Жебріянському пасмі. Дві останні ділянки належать до території Дунайського біосферного заповідника. Зразки досліджено методом прямого мікроскопіювання з наступною постановкою культур. Всього ідентифіковано 60 видів з відділів *Chlorophyta* (32 види), *Cyanoprokaryota* (16), *Streptophyta* (7) та *Ochrophyta* (5). У досліджених кірочках домінували ціанобактерії і стрептофітові водорості родів *Microcoleus* Desmazières ex Gomont, *Coleofasciculus* M.Siegesmund et al., *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault, *Hassallia* Berkeley ex Bornet & Flahault, *Klebsormidium* P.C.Silva et al. та ін. Для низки штамів ціанобактерій і евкаріотичних водоростей був проведений філогенетичний аналіз за ділянкою нуклеотидної послідовності гена 16S/18S рРНК, а також регіону 16S-23S ITS/ITS-1,2. Це дозволило уточнити їх видову приналежність і систематичне положення, а також здійснити низку цікавих таксономічних та флористичних знахідок. У результаті описано нові для науки рід і види (*Streptosarcina arenaria* Mikhailyuk & Lukešová та *Tetrademus arenicola* Mikhailyuk & P.Tsarenko; 2 роди (*Nodosilinea* R.B.Perkerson & D.A.Casamatta і *Pleurastrorsarcina* H.J.Sluiman & P.C.J.Blommers), 4 види відмічені як нові для флори України (*Nodosilinea epilithica* Perkerson & Casamatta, *Pseudomuriella aurantiaca*

© Михайлюк Т.І., Виноградова О.М., Глазер К., Рибалка Н.А.,  
Демченко Е.М., Карстен У., 2021

(W.Vischer) N.Hanagata, *Pleurochloris meiringensis* Vischer і *Pleurastrorarcina terriformae* Darienko et al.). Порівняння результатів цього дослідження з отриманими щодо ґрунтових кірочок приморських піщаних дюн мису Казантип (Азовське море) і двох островів Балтійського моря (Німеччина) показало, що основними факторами, які визначають видовий склад водоростей, є склад і текстура піску, а також кліматичні особливості регіону дослідження.

Ключові слова: ціанобактерії, водорості, біологічні ґрунтові кірочки, піщані дюни, Чорне море, Україна, 16S/18S рПНК, регіон 16S-23S ITS/ITS-1,2

## Вступ

Біологічні ґрунтові кірочки (БГК) відіграють важливу роль в екосистемах, де водний дефіцит лімітує розвиток вищих рослин, а основними продуцентами виступають ціанобактерії та водорості. БГК сприяють утриманню вологи у ґрунті, зменшують її ерозію і забезпечують надходження вуглецю та азоту (Belnap et al., 2016). В аридних областях БГК займають значні площі і характеризуються якісною і кількісною перевагою ціанобактерій. Відомо, що в пустелях і напівпустелях вони формують до 70% рослинного покриву (Büdel et al., 2016). У помірних широтах БГК не настільки поширені, вони трапляються у місцезростаннях, де в них є конкурентна перевага перед судинними рослинами. Прикладом таких місцезростань є піщані дюни. Показано, що характер і структура водоростевих кірочок на поверхні піску та піщаних ґрунтів дуже близькі до БГК аридних регіонів, проте домінантами в них поряд з ціанобактеріями часто виступають евкаріотичні водорості (Hoppert et al., 2004; Schulz et al., 2016).

Піщані дюни – специфічні місцезростання рослин. Вони характеризуються суттєвим дефіцитом вологи, органічних речовин, мікро- та макроелементів (особливо лімітовані азот, фосфор і калій), нагадуючи цим екосистему пустель (Maun, 2009). Пісок, як субстрат, характеризується високою пористістю, що призводить до його низької вологоутримуючої здатності і значної варіабельності температури поверхні протягом доби та в різні сезони року. Прибережні піщані дюни є відкритими місцезростаннями, які зазнають активного впливу сонця, вітру, а також моря, тому їхня поверхня характеризується високою інсоляцією, температурою, сухістю та певним ступенем засолення субстрату (Maun, 2009). Сукупність цих факторів призводить до формування специфічної розрідженої рослинності піщаних дюн, одним з невід’ємних компонентів якої є БГК.

Дослідження водоростей та ціанобактерій БГК прибережних піщаних дюн є досить спорадичними і висвітлені в низці робіт (Boyko et al., 1984; Van den Acker, Jungerius, 1985; De Winder, 1990; Kostikov, Rybchinskiy, 1995; Pluis, 1990; Smith et al., 2004; Andreyeva, 2005). Нами вони вивчалися на приморських дюнах Балтійського (Німеччина) та Азовського (Україна) морів (Mikhailyuk et al., 2016, 2018a, b, 2019b, c, 2020;

Schulz et al., 2016; Vinogradova et al., 2017; Mikhailyuk et al., 2019a; Rybalka et al., 2020).

Дунайський біосферний заповідник (ДБЗ) в Одеській обл. України був створений з метою збереження унікальних природних комплексів дельти Дунаю, яким властиве високе біорізноманіття. Характерною ознакою території заповідника є процес безперервного дельтоутворення, який супроводжується появою нових ділянок суходолу – кіс, островів і т.ін. (Khromov, Likhosha, 2003). Їхній вік коливається від кількох тисячоліть до кількох десятиліть. На сході заповідник частково охоплює узбережжя Жебріянської бухти, яка являє собою затоку Чорного моря. Над бухтою розташоване піщане Жебріянське пасмо – залишок древньої смуги морських дюн. У минулому тут були напівпустельні ландшафти; наразі пасмо переважно вкрите штучними насадженнями сосни з розрідженим трав'яним покривом. У північно-східній частині бухти-затоки знаходиться Катранівська коса – вузька піщана смуга, що простягається в море на кілька кілометрів. Ця територія не є заповідною.

Альгофлористичне вивчення дельти Дунаю продовжується вже кілька десятиліть, але його ціллю завжди були водні об'єкти (Algae..., 2006, 2009, 2011, 2014). Відомості про наземні водорості Одеської обл. дуже обмежені (Prihodkova, 1992; Kostikov et al., 2001; Vinogradova, 2016). У ДБЗ та його околицях фікологічні дослідження наземних екосистем не проводили.

Метою нашої роботи було вивчення різноманіття водоростей БГК, що розвиваються в приморських ектопах Кілійської дельти Дунаю, з особливою увагою до їхньої систематики та екології.

#### Матеріали та методи

Місця дослідження, відбір проб. Матеріалом для дослідження були зразки БГК, які розвивалися на поверхні піщаних дюн приморських ділянок ДБЗ і його околиць (Кілійський р-н, Одеська обл.). Зразки відбирали в районі с. Приморське на Катранівській косі, Жебріянському пасмі та по берегу Жебріянської бухти. Схема відбору проб на території ДБЗ та його околиць представлена на рис. 1. Ґрунтовий покрив вивчених ділянок утворений на алювіальних наносах кварцитовим піском з незначною домішкою ракушняка. Завдяки періодичному впливу моря на ґрунті виникають плями локального засолення. Рослинний покрив розріджений, на підвищених ділянках утворений переважно псамофітними ценозами; трапляються злаково-полинні асоціації, іноді – мохові дернини на піску. В депресіях, де періодично застоюється вода, формуються ценози засолено-лучної рослинності. На Жебріянському пасмі, завдяки штучним насадженням *Pinus pallasiana* D.Don., також є елементи лісової рослинності (Danube..., 2003).

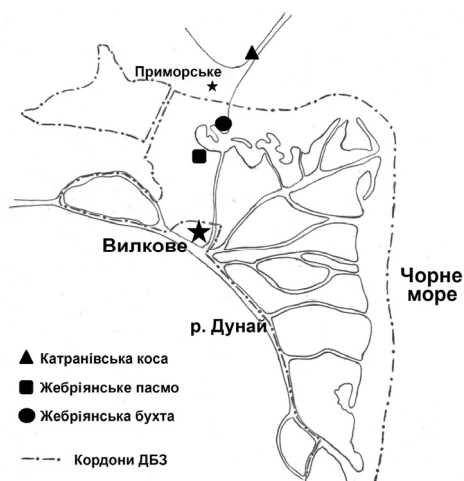


Рис. 1. Карта-схема дельти Дунаю з місцями відбору зразків БГК

Фрагменти БГК відбирали скальпелем, по можливості, у непошкоджену стані вміщували в паперові коробочки або чашки Петрі. В лабораторії зразки висушували та зберігали в темряві. Одночасно з відбором альгологічного матеріалу були відібрані проби піску для фізико-хімічного аналізу. Визначали структуру (процент крупно-, середньо-, дрібнозернистого піску, глини й мулу) та клас ґрунту за гранулометричним складом, рН, електропровідність, а також процентний вміст  $\text{CaCO}_3$ . Процедура аналізу ґрунтових зразків детально описана раніше (Schulz et al., 2016).

Умови культивування, виділення штамів, світлова мікроскопія. Подальшу обробку відібраних зразків проводили в лабораторії прикладної екології та фікології університету м. Росток (Німеччина). Для отримання накопичувальних культур фрагменти БГК висівали на поверхню агаризованого середовища Болда (1N BBM) (Bischoff, Bold, 1963). Культури вирощували в стандартних лабораторних умовах: з 12-годинним чергуванням світлової та темної фаз при освітленні  $25 \text{ мкмоль фотонів} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  і температурі  $20 \pm 5 \text{ }^\circ\text{C}$ . Дослідження накопичувальних культур починали на третій тиждень культивування. Альгологічно чисті культури виділяли, використовуючи стереомікроскоп Olympus ZS40 (Токіо, Японія), з подальшим очищенням від інших організмів шляхом багаторазових пересівів. Очищені штами ціанобактерій культивували на середовищі BG-11 (Stanier et al., 1971), евкаріотичних водоростей – на середовищі 3N BBM (Bischoff, Bold, 1963) за вказаних вище умов. Ідентифікацію та морфологічне вивчення виділених культур здійснювали за допомогою світлових мікроскопів Olympus IX70 і BX51 з диференційною інтерференційною оптикою Номарського (DIC). Мікрофотографії були отримані з використанням приєднаних до мікроскопів камер ColorView II і Olympus UC30 і опрацьовані за допомогою програмного забезпечення analySIS і cellSens Entry.

Молекулярні дослідження. Для низки штамів ціанобактерій і зелених водоростей був проведений філогенетичний аналіз за ділянкою нуклеотидної послідовності гена 16S/18S рРНК, а також регіону 16S-23S ITS ціанобактерій або ITS-1,2 зелених водоростей. Геномна ДНК екстрагована за допомогою спеціального набору DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) з використанням інструкцій його виробника. Нуклеотидні послідовності гена 16S/18S рРНК разом з регіоном 16S-23S ITS/ITS-1,2 ампліфіковані за допомогою набору Taq PCR Mastermix Kit (Qiagen GmbH) у термоциклері T gradient Thermoblock (Biometra, Germany) в умовах, описаних нами раніше (Mikhailyuk et al., 2016). Для ціанобактерій використовували праймери SSU-4-forw і ptLSU C-D-rev (Marin et al., 2005), для зелених водоростей – комбінацію праймерів EAF3 і ITS055R (Marin et al., 1998, 2003) та альгоспецифічних праймерів G800R і G500F (Darienko et al., 2019). Продукти ПЛР були очищені з використанням набору Qiagen PCR purification kit (Qiagen GmbH) згідно до інструкцій його виробника. Очищені продукти ПЛР секвеновані на комерційній основі компанією Qiagen з використанням праймерів SSU-4-forw, Wil 6, Wil 12, Wil 14, Wil 5, Wil 9, Wil 16 і ptLSU C-D-rev (Wilmotte et al., 1993; Marin et al., 2005) для ціанобактерій; G800R, 536R, 920F, 920R, 1400R, 1400F, GF, GR і ITS2F (White et al., 1990; Lane, 1991; Goff, Moon, 1993; Hoef-Emden, Melkonian, 2003; Marin et al., 2003; Darienko et al., 2019) для зелених водоростей. Отримані послідовності зібрані та відредаговані за допомогою програмного забезпечення Geneious (версія 8.1.8; Biomatters) і депоновані в GenBank під інвентарними номерами MT885329, MT887222, MT887223, MT885332–MT885334, MT901369–MT901381.

Для кількох штамів жовтозелених водоростей, виділених з БГК дельти Дунаю та узбережжя Балтійського моря (Німеччина), проаналізовані послідовності гена *rbcL* на базі університету м. Геттінген. Робота з цими штамми детально описана в статті, присвяченій жовтозеленим водоростям приморських піщаних місцезростань (Rybalka et al., 2020). Інформація про використані праймери та умови секвенування наведена в більш ранній роботі (Rybalka et al., 2009).

Для порівняння з оригінальними штамми були використані нуклеотидні послідовності ціанобактерій та еукаріотичних водоростей з бази даних GenBank, а також програма BLASTn (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>) для пошуку близьких послідовностей. Множинне вирівнювання нуклеотидних послідовностей здійснено за допомогою веб-сервера MAFFT (версія 7, Katoh, Standley, 2013) з наступним редагуванням вручну в програмі BioEdit (версія 7.2). Вирівнювання для філогенії по ділянці 16S-23S ITS/ ITS-1,2 виконано вручну в BioEdit, з урахуванням вторинної структури РНК даного регіону (див. нижче). Еволюційна модель, яка найбільше підходить до наявних сукупностей даних, була обрана за найменшим індексом AIC (Akaike, 1974), вирахованим у програмі MEGA (версія 6, Tamura et al., 2013). Філогенетичні дерева побудовані в програмі MrBayes 3.2.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) з використанням

еволюційної моделі GTR+G+I з 5,000,000 генерацій. Два прогони з чотирьох марківських ланцюгів за методом Монте-Карло виконані одночасно з деревами, що відбиралися кожні 500 генерацій. Розділення частот між прогонами в кінці обчислення становило менше 0,01. Древа, відібрані до того, як показник правдоподібності досяг насичення, були пізніше відбраковані. Надійність топології дерев підтверджена аналізом максимальної правдоподібності (ML), виконаним у програмі GARLI 2.1.

Для моделювання та візуалізації вторинної структури ділянки 16S-23S ITS ціанобактерій або деяких спіралей 18S рРНК і ITS-2 зелених водоростей використані онлайн сервіси mfold (Zuker, 2003) та Pseudoviewer (Byun, Han, 2009).

Ідентифікація видів, систематичне положення, статистичний аналіз. Види ідентифікували з використанням визначників і монографій (Tsarenko, 1990; Komárek, Anagnostidis, 2005; Kovalenko, 2009; Komárek, 2013; Ettl, Gärtner, 2014), а також статей, присвячених питанням філогенії деяких проблемних груп (Fučíková et al., 2011, 2012, 2014; Darienko et al., 2019; Barcaytė et al., 2018; Pröschold, Darienko, 2020; та ін.).

Систематичне положення виявлених видів ціанопрокаріот наведено за Komárek et al. (2014), з урахуванням пізніших таксономічних перетворень (Guiry, Guiry, 2020). Евкаріотичні водорості подані за системою, прийнятою у зведеннях «Водорості ґрунтів України» (Kostikov et al., 2001) та «Algae of Ukraine» (2006, 2009, 2011, 2014) з урахуванням змін у сучасному трактуванні *Chlorophyta* s.l. (Guiry, Guiry, 2020).

Домінуючі види виявляли за результатами прямого мікроскопіювання, відносну рясність виду оцінювали за шкалою Стармаха (Algae..., 1989). Частоту трапляння (F) визначали як відношення кількості зразків, у яких був виявлений вид, до загальної кількості вивчених зразків. Порівняння видового складу водоростей БГК досліджених піщаних дюн з іншими локалітетами проводили з використанням коефіцієнта флористичної спільності Сьоренсена-Чекановського (Shmidt, 1980). Для з'ясування кореляції видового складу водоростей і параметрів ґрунту проведено статистичний аналіз PerMANOVA. Його виконано в програмі R Version 3.6.1, з командою Adonis з пакету Vegan, із використанням індексу відмінності Брая-Куртіса та залученням тест пермутації з 1000 пермутацій.

### **Результати та обговорення**

За результатами прямого мікроскопіювання та культурального вивчення БГК приморських дюн ДБЗ і його околиць було ідентифіковано 60 видів з 4 відділів і 8 класів водоростей (табл. 1). Представники відділу *Chlorophyta* становлять більше половини (53,3%) видового складу, на другому місці ціанобактерії – 26,7%. Відділи *Streptophyta* (11,7%) і *Ochrophyta* (8,3%) представлені менш різноманітно у вивчених місцезростаннях. На рівні класів водоростей переважали *Cyanophyceae* (26,7%), *Trebouxiophyceae* (28,3%) та *Chlorophyceae* (25,0%).

Таблиця 1. Видовий склад водоростей біологічних ґрунтових кірочок приморських дюн Дунайського біосферного заповідника (ДБЗ) та його околиць (1 – Катранівська коса, 2 – Жебріянське пасмо, 3 – Жебріянська бухта), Казантипського природного заповідника (КПЗ) та островів Балтійського моря (Рюген: 4 – Глове, 5 – Прора, 6 – Баабє; Уздом: 7 – Карлсхаген, 8 – Цемпін)

Таксон*	ДБЗ			КПЗ	Балтійські острови					
	1	2	3		Рюген			Уздом		
					4	5	6	7	8	
CYANOBACTERIA										
CHROOCOCCALES										
<i>Chroococcus helveticus</i> Nägeli	+		+							+
<i>Chroococcus minor</i> (Kützing) Nägeli				+						
SYNECHOCOCCALES										
<i>Leptolyngbya</i> cf. <i>boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek							+			+
<i>Leptolyngbya fragilis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek				+						
<i>Leptolyngbya henningsii</i> (Lemmermann) Anagnostidis				+						
<i>Leptolyngbya</i> cf. <i>lagerheimii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek				+						
<i>Leptolyngbya</i> cf. <i>nostocorum</i> (Bornet ex Gomont) Anagnostidis & Komárek				+						
<i>Nodosilinea epilithica</i> Perkinson & Casamatta	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Oculatella kazantipica</i> O.Vinogradova & Mikhailyuk				+						
<i>Oculatella ucrainica</i> O.Vinogradova & Mikhailyuk				Д						
<i>Phormidesmis</i> sp.	+	+					Д	+	+	
<i>Stenomitos</i> sp.	+	+					Д	Д	Д	
<i>Timaviella edaphica</i> (Elenkin) O.Vinogradova & Mikhailyuk	+	+		Д						
<i>Timaviella</i> sp.					+	+	+	+	+	Д
OSCILLATORIALES										
<i>Coleofasciculus chthonoplastes</i> (Thuret ex Gomont) M.Siegesmund et al.	Д			Д						
<i>Coleofasciculus</i> sp.					+	Д				
<i>Hormoscilla pringsheimii</i> Anagnostidis & Komárek										+
<i>Lyngbya</i> cf. <i>aestuarii</i> Liebman ex Gomont	+	+	+							
<i>Lyngbya</i> sp.					Д	Д				
<i>Microcoleus autumnalis</i> (Gomont) Strunecky et al.		+	Д							
<i>Microcoleus vaginatus</i> Gomont ex Gomont	Д	Д	Д	Д	+	Д	+	Д	+	
<i>Microcoleus</i> sp.						+	+	+	+	
<i>Phormidium</i> cf. <i>corium</i> Gomont				+			+			
<i>Phormidium</i> cf. <i>paulsenianum</i> J.B.Petersen		+								
NOSTOCALES										
<i>Calothrix</i> cf. <i>elenkinii</i> Kossinskaja							+	+		

<i>Desmonostoc muscorum</i> (C.Agardh ex Bornet et Flahault) Hrouzek et Ventura				+					
<i>Hassallia byssoidea</i> Hassall ex Bornet & Flahault	+	+		Д					
<i>Hassallia</i> sp.								+	+
<i>Nostoc</i> cf. <i>commune</i> Vaucher ex Bornet & Flahault	+	+	Д	Д				Д	Д
<b><i>Nostoc edaphicum</i></b> Kondrateva	+	Д	Д	Д	+	+	+	Д	Д
<i>Nostoc</i> cf. <i>linckia</i> Bornet ex Bornet & Flahault	+	+	+		+		+	+	+
<i>Nostoc</i> cf. <i>microscopicum</i> Carmichael ex Bornet et Flahault				+					
<i>Nostoc punctiforme</i> Hariot	+	+	+	+					
<i>Nostoc</i> sp.								+	+
<i>Roholtiella edaphica</i> Bohunická et Lukesová				+					
<i>Scytonema ocellatum</i> Lyngbye ex Bornet & Flahault		+		Д					
<i>Tolypothrix</i> cf. <i>fasciculata</i> Gomont				+					
<i>Tolypothrix</i> sp.								+	
<i>Wollea</i> sp.								Д	Д
CHLOROPHYTA									
CHLOROPHYCEAE									
<i>Actinochloris sphaerica</i> Korschikov		+				+			
<i>Bracteacoccus aggregatus</i> Tereg					+	+			
<b><i>Bracteacoccus bullatus</i></b> Fucíková, Flechtner & L.A.Lewis			+						
<i>Bracteacoccus</i> cf. <i>minor</i> (Schmidle ex Chodat) Petrová		+	+	+					
<i>Carteria</i> cf. <i>crucifera</i> Korshikov ex Pascher						+		+	
<b>“<i>Chlamydomonas</i>”</b> cf. <i>hydra</i> H.Ettl		+	+						
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>moewusii</i> Gerloff								+	
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>reisigii</i> H.Ettl						+			
<i>Chlorococcum oleofaciens</i> Trainor & Bold				+		+	+		
<i>Chlorolobion lunulatum</i> Hindák	+				+	+		+	+
<i>Chlorolobion</i> sp.						+			
<i>Chloromonas actinochloris</i> T.Pröschold et al.			+			+			+
<i>Chloromonas</i> cf. <i>augustae</i> (Skuja) Pröschold et al.						+			
<i>Chloromonas</i> sp.					+	+			
<i>Chlorosarcinopsis arenicola</i> Groover & Bold				+					
<i>Coelastrella aeroterrestica</i> Tchaikner et al.							+		
<i>Coelastrella terrestris</i> (Reisigl) Hegewald et Hanagata				+					
<i>Coelastrella</i> sp.	+			+					
<i>Heterochlamydomonas callunae</i> (Ettl) Mikhailyuk & Demchenko								+	
<b><i>Heterotetracystis</i></b> sp.	+		+						
<i>Lobochlamys</i> cf. <i>culleus</i> (Ettl) Pröschold et al.							+		+
<b><i>Lobochlamys</i></b> sp.		+		+	Д	Д	+		



<i>Monoraphidium</i> cf. <i>pusillum</i> (Printz) Komárková-Legnorová			+		+		+	+	+
<b><i>Pseudomuriella aurantiaca</i></b> (W. Vischer) N. Hanagata	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Pseudomuriella</i> sp.				+					
<i>Radiosphaera</i> sp.			+						
<i>Spongiochloris</i> cf. <i>incrassata</i> S. Chantanachat & Bold			+				+		+
<i>Spongiochloris spongiosa</i> (Vischer) R.C. Starr							+		
<i>Spongiochloris</i> sp.						+		+	
<b><i>Tetracystis pampae</i></b> R.M. Brown & Bold	+								
<i>Tetracystis</i> cf. <i>sarcinalis</i> R.M. Brown & Bold						+	+	+	
<i>Tetracystis</i> sp.								+	
<b><i>Tetrademus arenicola</i></b> Mikhailyuk & P. Tsarenko	+		+		+	Д	+	+	+
<i>Tetrademus</i> sp.							+	+	+
TREBOUXIOPHYCEAE									
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck			+	+	+	+	+	+	+
<i>Chloroidium ellipsoideum</i> (Gerneck) Darienko et al.			+	+				+	
<i>Chloroidium</i> sp.						+			
<i>Coccomyxa simplex</i> Mainx				+		+	+	+	
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Persoon ex Acharius) J.R. Laundon				+					
<b><i>Diplosphaera chodatii</i></b> Bialosuknia		+	+	+	+				+
<b><i>Diplosphaera</i> sp.</b>		+				+			
<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (Reisigl) H. Ettl & G. Gärtner	+	+	+		+	+			+
<i>Eremochloris sphaerica</i> Fuciková et al.								+	
<i>Geminella interrupta</i> Turpin									+
<i>Gloeocystis</i> cf. <i>vesiculosa</i> Nageli		+							
<i>Koliella</i> sp.						+			
<b><i>Leptosira</i> cf. <i>erumpens</i></b> (Deason & Bold) Lukešová		+		+				+	
<i>Myrmecia</i> cf. <i>biatorellae</i> J.B. Petersen		+	+						+
<i>Myrmecia</i> sp.			+			+			
<b><i>Nannochloris</i> sp.</b>		+		+					
<i>Neocystis</i> cf. <i>curvata</i> (P.A. Broady) I. Kostikov et al.		+							
<i>Neocystis</i> sp.				+					
<b><i>“Parietochloris”</i> cf. <i>cohaerens</i></b> (R.D. Groover & Bold) Watanabe & G.L. Floyd			+						
<b><i>“Parietochloris”</i> cf. <i>ovoidea</i></b> Mikhailyuk & Demchenko		+	+						
<b><i>Pleurostrosarcina terriformae</i></b> Darienko et al.		+							
<i>Podohedra bicaudata</i> Geitler								+	
<i>Pseudostichococcus</i> cf. <i>monallantoides</i> L. Moewus							+		

<i>Stichococcus cf. bacillaris</i> Nageli			+		+	+		+	+
<i>Stichococcus</i> sp.				+					
<b><i>Trebouxia cf. aggregata</i></b> (Archibald) G.Gärtner			+						
<i>Xerochlorella dichotoma</i> (H.P.Ling & R.D.Seppelt) Mikhailyuk & P.M.Tsarenko								+	
<b><i>Xerochlorella minuta</i></b> (J.B.Petersen) Mikhailyuk & P.M.Tsarenko		+	+		+				+
ULVOPHYCEAE									
<i>Desmochloris cf. halophila</i> (Guillard, Bold & McEntee) Watanabe et al.					+				
STREPTOPHYTA									
CHLOROKYBOPHYCEAE									
<i>Chlorokybus atmophyticus</i> Geitler		+							+
KLEBSORMIDIOPHYCEAE									
<i>Interfilum paradoxum</i> Chodat & Topali	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Klebsormidium crenulatum</i> (Kützing) Lokhorst	+	Д	Д		+				Д
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kützing) P.C.Silva et al.	Д	+	Д		Д	Д	Д	+	+
<i>Klebsormidium fluitans</i> (F.Gay) Lokhorst					+				
<i>Klebsormidium mucosum</i> (J.B.Petersen) Lokhorst								Д	
<i>Klebsormidium cf. nitens</i> (Kützing) Lokhorst				+	+	+	+		
<b><i>Klebsormidium cf. subtile</i></b> (Kützing) Mikhailyuk et al.	+		+	+		+		+	
<i>Klebsormidium</i> sp.					+				
<b><i>Streptosarcina arenaria</i></b> Mikhailyuk & Lukešová	+								
ZYGNEMATOPHYCEAE									
<b>"<i>Cylindrocystis</i>" cf. <i>brebissonii</i></b> (Ralfs) De Bary	+	+	+						
<i>Cylindrocystis crassa</i> De Bary					+	+			+
OCHROPHYTA									
EUSTIGMATOPHYCEAE									
<i>Vischeria helvetica</i> (Vischer & Pascher) D.J.Hibberd				+			+	+	
<i>Vischeria magna</i> (J.B.Petersen) Kryvenda et al.				+			+	+	+
XANTHOPHYCEAE									
<i>Bumilleriopsis cf. peterseniana</i> Vischer & Pascher									+
<i>Heterococcus</i> sp. 1			+						
<i>Heterococcus</i> sp. 2		+							
<b><i>Pleurochloris meiringensis</i></b> Vischer			+			+		+	
<i>Xanthonema cf. bristolianum</i> (Pascher) P.C.Silva					+	+	+	+	+
<i>Xanthonema exile</i> (Klebs) P.C.Silva					+			+	

BACILLARIOPHYCEAE									
<i>Achnanthes coarctata</i> (Brébisson ex W.Smith) Grunow	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Hantzschia abundans</i> Lange-Bertalot					+		+		
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Luticola cohnii</i> (Hilse) D.G.Mann					+	+	+	+	+
<i>Luticola nivalis</i> (Ehrenberg) D.G.Mann				+					
<i>Luticola ventricosa</i> (Kützing) D.G.Mann				+					
<i>Pinnularia intermedia</i> (Lagerstedt) Cleve					+	+	+	+	+
<i>Pinnularia cf. intermedia</i> (Lagerstedt) Cleve							+	+	+
<i>Staurophora</i> sp.						+	+		+
* Напівжирним шрифтом відмічені види, оригінальні штами яких були вивчені молекулярно-філогенетичними методами. Д – види, домінуючі в альгогрупуваннях. <sup>1</sup> Список видів островів Балтики складено за нашими попередніми публікаціями (Schulz et al., 2016; Mikhailyuk et al., 2019a, c). Із діатомових включено лише невелику частину видів із наведених у Schulz et al., 2016. Це види, які найбільш рясно розвивалися у кірочках (за даними мікроскопічного вивчення зразків та накопичувальних культур).									

Родовий спектр альгофлори приморських дюн складала 49 родів, з яких переважна більшість (83,7%) була представлена одним видом. Сім родів (*Microcoleus* Desmazières ex Gomont, *Bracteacoccus* Tereg, *Diplosphaera* Bialosuknia, *Myrmecia* Printz, *Parietochloris* Watanabe & G.L.Floyd та *Heterococcus* Chodat) мали по 2 види кожний. Найбагатшими родами у досліджених місцезростаннях були *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault (4 види) і *Klebsormidium* P.C.Silva, Mattox & W.H.Blackwell (3 види).

Показники трапляння виявлених видів коливалися в значних межах. Двадцять два види (36,7%) були виявлені тільки в одному зразку, причому їхня частка була неоднаковою в різних відділах: найрідкіснішими були жовтозелені водорості, усі вони знайдені лише раз. Найпоширенішими у досліджених місцезростаннях виявилися представники роду *Klebsormidium*: *K. flaccidum* (F = 90%) і *K. crenulatum* (F = 80%). Ці види, а також *Microcoleus vaginatus* (F = 60%) входили в домінуючий комплекс БГК на всіх вивчених ділянках. Також субдомінантами в деяких пробах виступали види *Nostoc* – *N. cf. commune* і *N. edaphicum*, а також *Microcoleus autumnalis* і *Coleofasciculus chthonoplastes*. Часто траплялися *Lyngbya cf. aestuarii* (F = 80%), *Nodosilinea epilithica*, *Nostoc edaphicum* (F = 70% для кожного), *Diplosphaera chodatii* та *Hantzschia amphioxys* (F = 60,0% для кожного).

Вивчені ділянки мали деякі відмінності щодо видового багатства і систематичної структури альгофлори піщаних дюн (табл. 1). Якщо співставити загальну кількість видів, виявлених на кожній з ділянок, із середньою кількістю видів на зразок, то виходить наступний розподіл: Катранівська коса – 28/18, Жебріяньське пасмо – 37/15 та Жебріяньська

бухта – 38/16,5. Таким чином, БГК з Катранівської коси відрізнялися найбільшим видовим різноманіттям на зразок. Вірогідно, це пов'язано з тим, що тільки на цій ділянці їх відбирали не лише серед розрідженої псамофітної рослинності, але й у пониженнях з ознаками засолення. В систематичній структурі альгофлори коси ціанобактерії відігравали провідну роль (46,4%), частки зелених (25%) і стрептофітових (21,4%) водоростей були суттєво нижчими. Серед *Chlorophyta* переважали види класу *Chlorophyceae* (85,7%). Відділ *Ochrophyta* (7,1%) був представлений лише діатомеями; жовтозелені водорості в зразках БГК із цієї ділянки не виявлені. Домінантом приморських БГК на косі була матоутворююча ґрунтова ціанобактерія *Microcoleus vaginatus* і широко поширений у наземних місцезростаннях *Klebsormidium flaccidum*, до яких у місцях із плямами засолення в якості субдомінанту приєднувався галофіл *Coleofasciculus chtonoplastes*. Решта видів розвивалася в незначних кількостях. Згадані особливості пов'язані з більш суворими умовами, порівняно з іншими вивченими ділянками. Вузька смуга піску, оточена морем, з пологим ландшафтом і вкрита лише розрідженою трав'яною рослинністю, в більшій мірі, ніж континентальні ділянки, зазнає впливу прямої сонячної радіації, температурних коливань, водного дефіциту й повітряно-крапельного та хвильового засолення. Як відомо, переважання ціанобактерій у систематичній структурі кірочок і їхня домінуюча роль у БГК характерні для аридних місцезростань, які відчувають дефіцит вологи (Büdel, 2002).

На підвищеному Жебріянському пасмі ціанобактерії, залишаючись досить різноманітними (37,8%), поступилися першим місцем у систематичній структурі альгофлори зеленим водоростям (43,2%). *Streptophyta* (13,5%) та *Ochrophyta* (5,4%) відігравали супутню роль. Цікаво, що, на відміну від попередньої ділянки, значну частку відділу зелених водоростей (68,8%) представники класу *Trebouxiophyceae*. Домінантом БГК на піску під соснами, де трав'яна рослинність була відсутньою і спостерігалися лише слабкі ознаки розвитку мохів, у деяких випадках був також *Microcoleus vaginatus*, проте часто в цій ролі виступала стрептофітова водорість *Klebsormidium crenulatum*. Відмічено досить рясний розвиток ціанобактерії *Nostoc edaphicum*; також незначні скупчення ниток *Microcoleus autumnalis* і *Hassallia byssoidea*. Решта видів траплялися в БГК у незначних кількостях.

На дюнах Жебріянської бухти БГК формували переважно зелені водорості (53,8%), частка ціанобактерій була вдвічі меншою (23,1%), а *Streptophyta* (12,8%) і *Ochrophyta* (10,3%) представлені майже однаково. Цікаво, що на цій ділянці внесок класів *Chlorophyceae* (47,6%) і *Trebouxiophyceae* (52,4%) у систематичну структуру був близьким. У домінуючий комплекс прибережних БГК входили ціанобактерії *Microcoleus vaginatus*, *M. autumnalis*, *Nostoc edaphicum*, *N. cf. commune* та види *Klebsormidium* (*K. flaccidum* і *K. crenulatum*). Присутність у складі домінантів стрептофітових водоростей свідчить про менш напружені екологічні умови порівняно з піщаною косою.

Спільними для всіх трьох ділянок були 14 видів, з яких 50% склали ціанобактерії. Якщо оцінювати специфіку видового складу БГК кожної з ділянок за часткою видів, які були відмічені тільки на одній з них, то їхній відсоток є найменшим на Катранівській косі: з 28 видів тільки 5 (17,8%) не знайдені на інших досліджених ділянках (див. табл. 1). Серед загальної кількості видів, виявлених на кожній з двох інших ділянок (Жебріянському пасмі та узбережжі Жебріянської бухти), приблизно рівні частки (32,4 і 33,3% відповідно) склали види, знайдені тільки на одній з них. У переважній більшості це зелені водорості, деякі *Streptophyta*, а також види *Xanthophyceae*. Серед них є рідкісні та нові таксони, про які детальніше буде сказано нижче.

Двадцять три штами, виділені з БГК приморських дюн ДБЗ, були вивчені молекулярно-філогенетичними методами, що дозволило уточнити їхнє систематичне положення та провести точнішу видову ідентифікацію.

Так, три штами ціанобактерій увійшли до молекулярних клад, сформованих представниками родів *Microcoleus* (*Oscillatoriales*), *Nodosilinea* R.V.Perkerson & D.A.Casamatta (*Synechococcales*) та *Nostoc* (*Nostocales*, рис. 2).

Найбільший флористичний інтерес являє знахідка представника нового для України роду *Nodosilinea* (рис. 4, *a*). Морфологічний опис виділеного штаму та результати філогенетичного аналізу за нуклеотидною послідовністю гена 16S рРНК опубліковані раніше (Mikhailyuk et al., 2016). Додаткові дослідження нуклеотидного складу ділянки 16S-23S ITS показали, що наш штаму має високу схожість з референтним штамом виду *N. epilithica* Kovácsik 1998/7 (рис. 5, *a*).

Порівняння вторинної структури інформативних геліксів цієї ділянки (не наведено) нашого та референтного штаму показало лише незначні відмінності. *Nodosilinea epilithica* було описано за матеріалами, виділеними з біологічних плівок, виявлених на стіні будинку в Італії, а також з обростання вологої кам'яної стіни фонтанчика для пиття в Греції, тому спочатку його вважали субаерофітним епілітом (Perkerson et al., 2011).

Пізніше з'явилися дані, що суттєво розширили екологічні і, особливо, географічні рамки цього виду. *Nodosilinea epilithica* виявили в Арктиці (Центральний Свалбард, Норвегія) на субстратах антропогенного походження (Raabova et al., 2016), а також у культурах, виділених із каштанового ґрунту сухих степів Волгоградської обл. Росії (Temraleeva, Dronova, 2016).

Близькі за молекулярною структурою штами знайдені в БГК високогірних холодних пустель Західних Гімалаїв (Čapková et al., 2016). Нами цей вид був також виділений з БГК дюн Балтійського узбережжя Німеччини (Mikhailyuk et al., 2019b). Як видно з рис. 2 і 3, німецькі штами (Ru-6-11 і Us-2-1) та український штаму *N. epilithica* мають високий ступінь подібності за послідовністю 16S рРНК і ділянкою 16S-23S ITS.

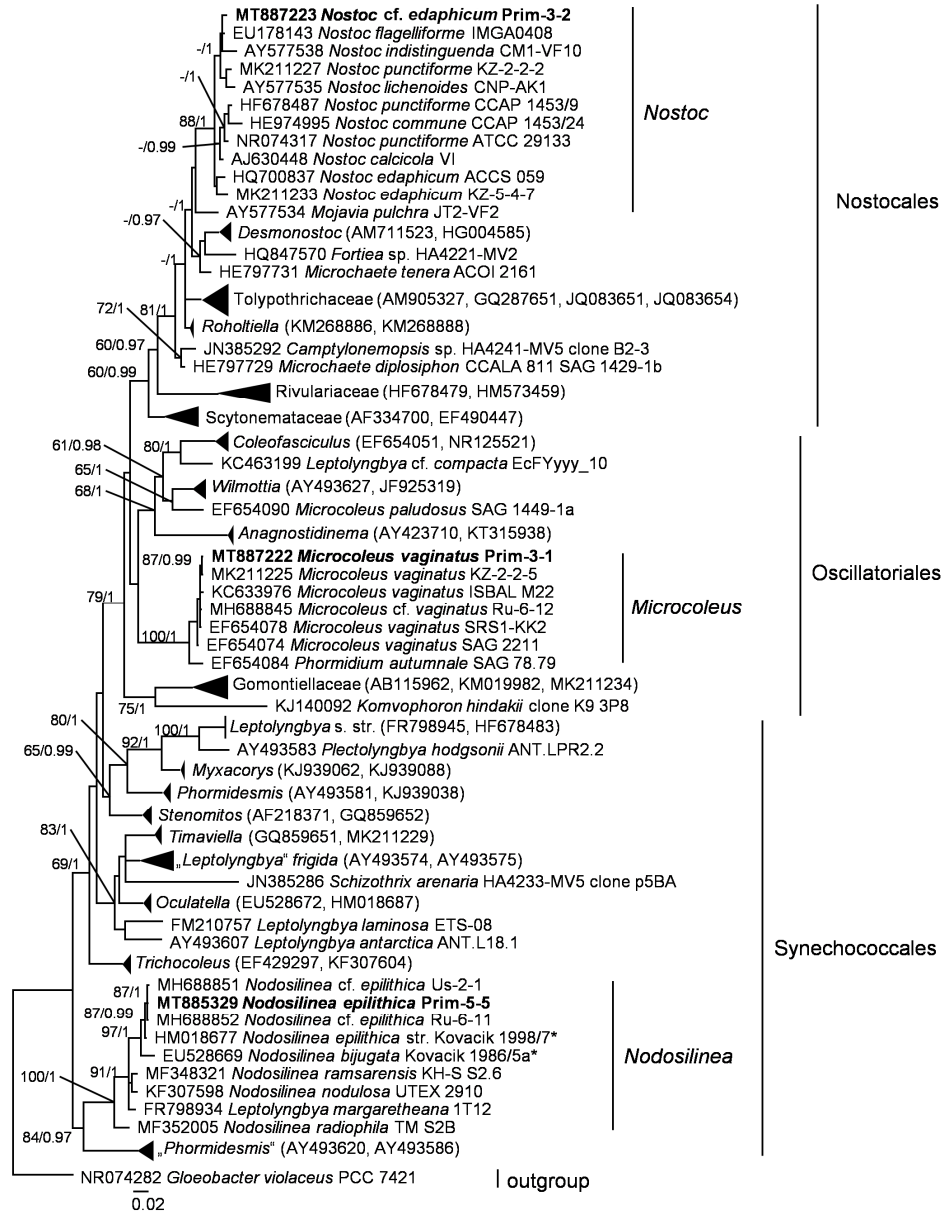


Рис. 2. Молекулярна філогенія *Cyanoprokaryota* (*Synechococcales*, *Oscillatoriales* і *Nostocales*) на основі порівняння нуклеотидних послідовностей гена 16S рРНК. Філогенетичні дерева на рис. 2–8 побудовані Байєсівським методом зі значеннями Байєсівської ймовірності (Bayesian Posterior Probabilities (PP), справа) та підтримки бутстрепа при аналізі максимальної правдоподібності (Maximum Likelihood bootstrap support (BP), зліва). Вказані тільки значення PP вище 0,8 і BP вище 50%. Послідовності штамів, що належать до даного дослідження, відмічені напівжирним шрифтом, автентичні штамми – зірочкою

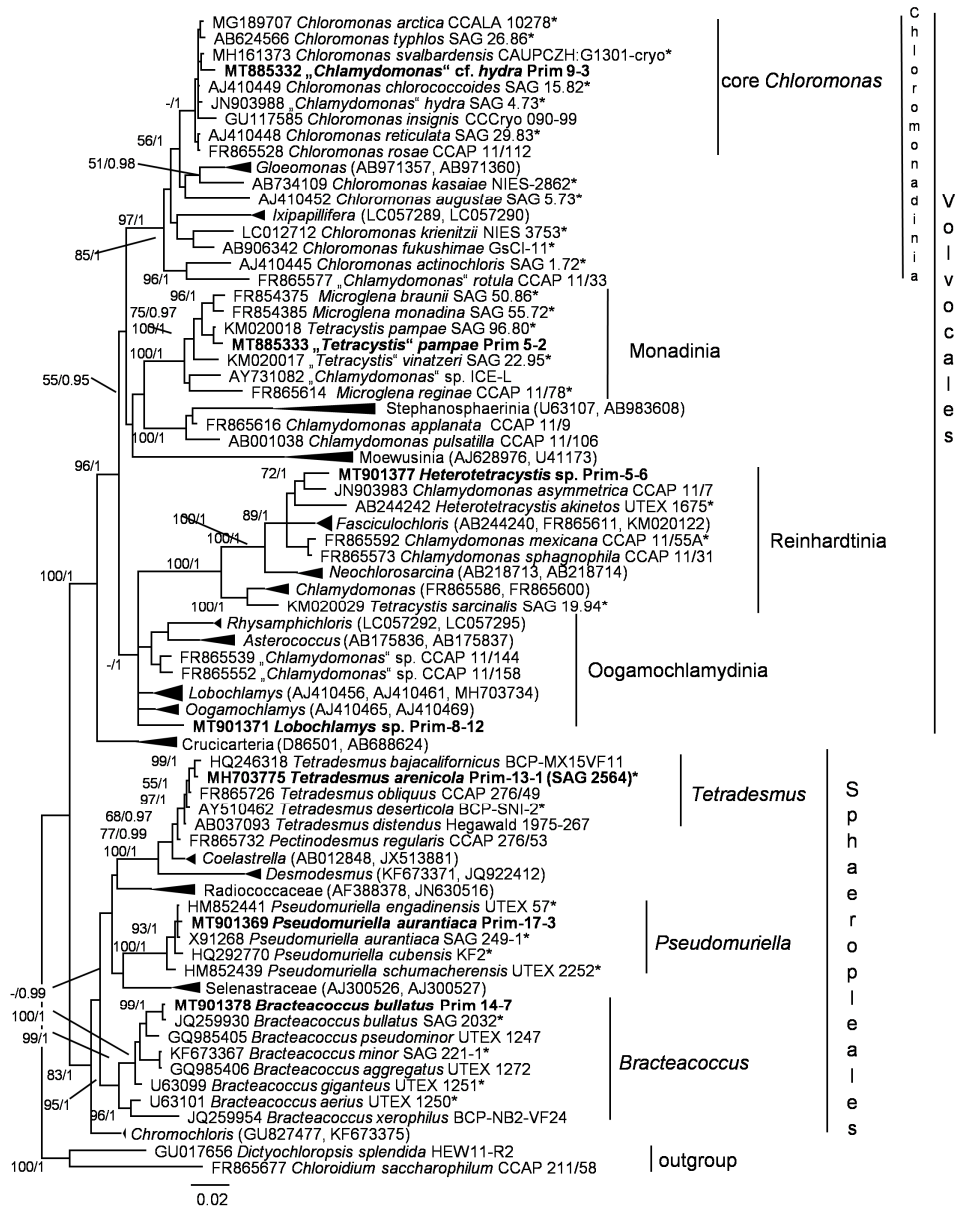


Рис. 3. Молекулярна філогенія *Chlorophyceae* (*Chlorophyta*) на основі порівняння нуклеотидних послідовностей гена 18S рРНК

Що стосується евкаріотичних водоростей, то вивчені проби з ДБЗ та його околиць дозволили описати нові для науки таксони і зробити низку цікавих флористичних знахідок. Штами зелених водоростей класу *Chlorophyceae* увійшли до молекулярних клад *Chloromonadina*, *Reinhardtinia*, *Oogamochlamydia*, *Monadinia* (*Volvocales*), а також *Bracteacoccus*, *Pseudomuriella* N.Hanagata і *Tetradismus* G.M.Smith (*Sphaeropleales*, рис. 3).

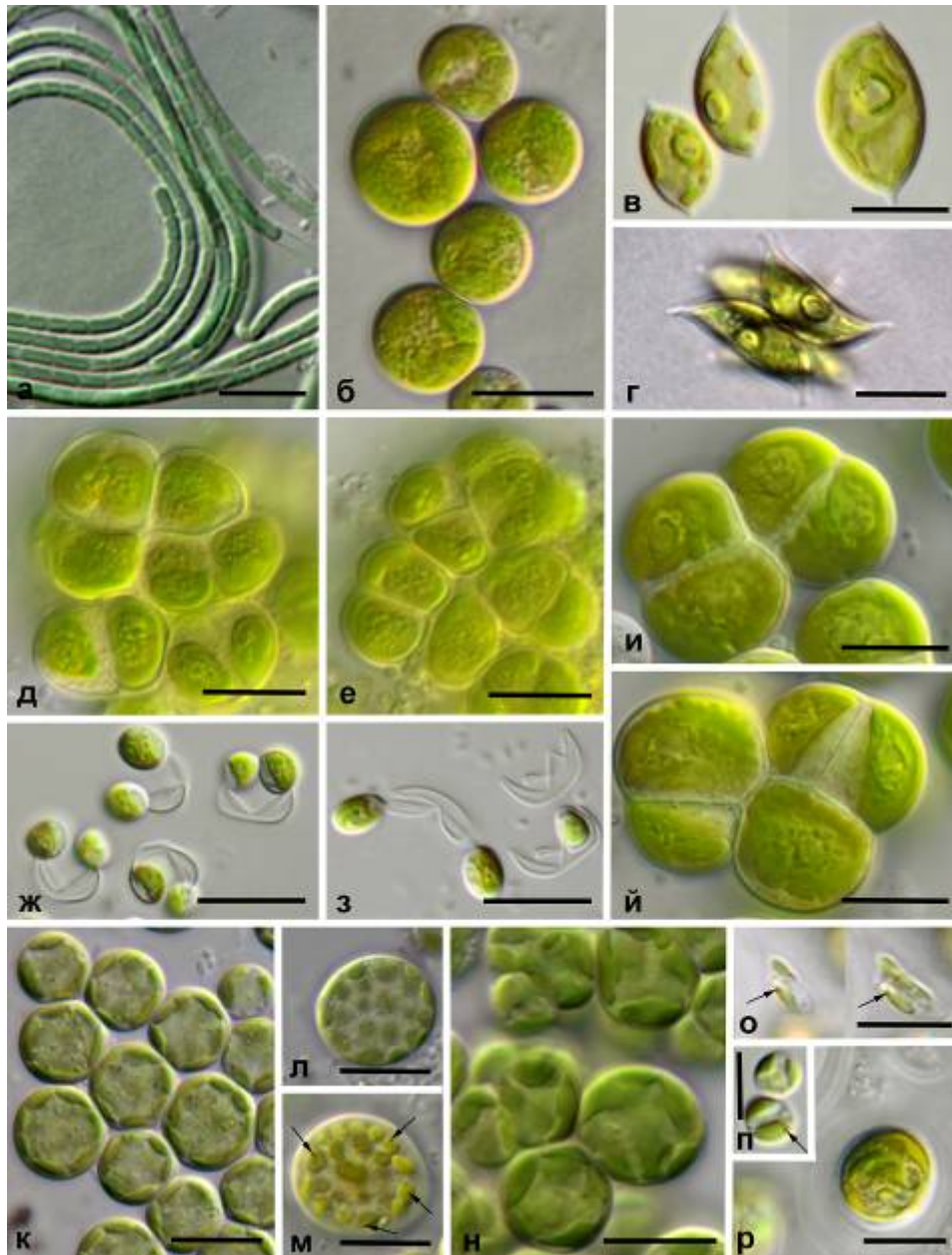


Рис. 4. Нові для флори України та рідкісні види ціанобактерій і водоростей з біологічних ґрунтових кірочок Дунайського біосферного заповідника: *a* – *Nodosilinea epilithica*; *б* – *Pseudomuriella aurantiaca*; *в, г* – *Tetrademus arenicola* (одноклітинна стадія у культурі (*в*) та об'ємні скручені 4-клітинні ценобії в природних пробах (*г*)); *д, е* – *Pleurostrosarcina terriformae*; *ж, з* – *Xerochlorella minuta*; *и, й* – *Streptosarcina arenaria*; *к-р* – *Pleurochloris teiringensis* (український штам (*н*) у порівнянні зі штамом з піщаних дюн Балтійського моря (Ru-s-4-1, *к-м, о-р*), вегетативні клітини (*к, л, н*), зооспорангій (*м*), зооспори (*о*), гемізооспори (*п*), стара вегетативна клітина з шаруватим слизом (*р*). Стрілки вказують стигму. Масштаб: 10 мкм (*а-н, р*), 5 мкм (*о, п*)



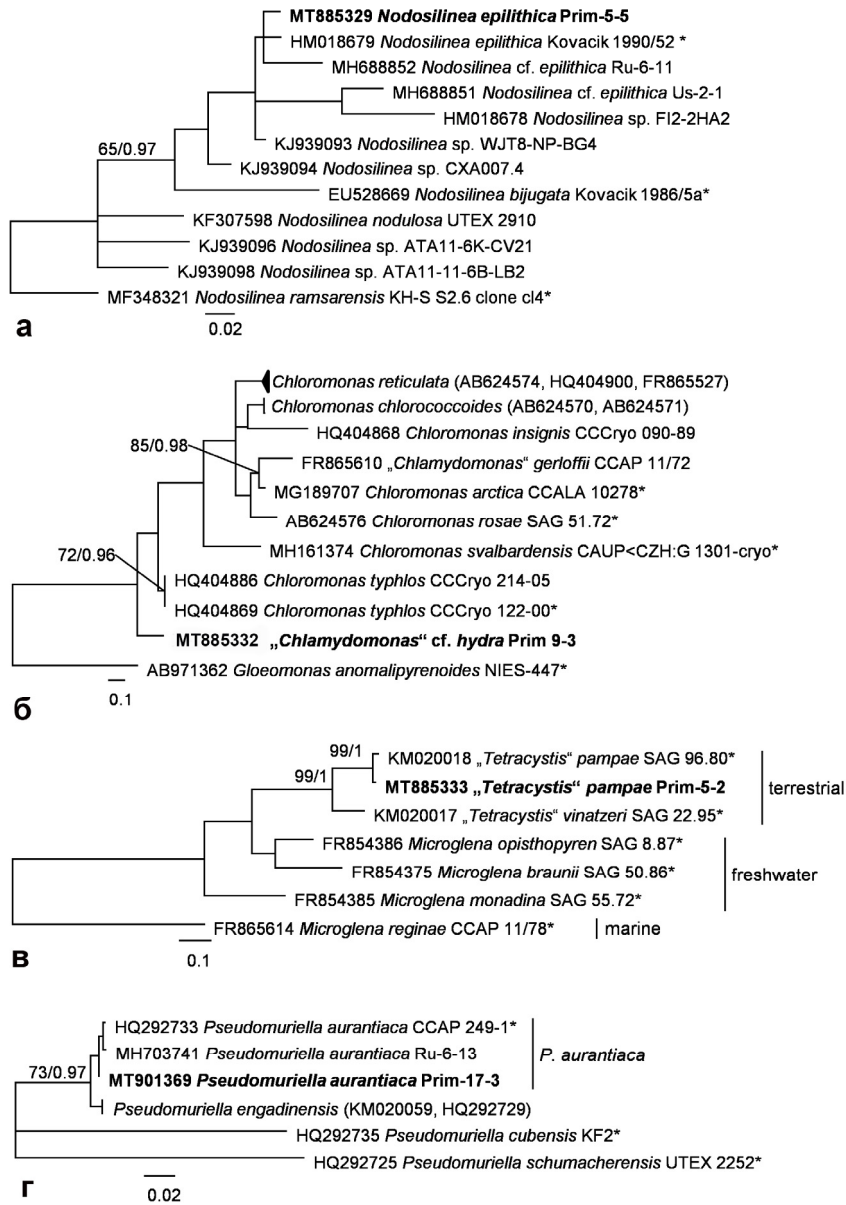


Рис. 5. Молекулярна філогенія на основі порівняння нуклеотидних послідовностей ділянок, що містять регіон ITS: *Nodosilinea*, 16S-23S ITS (а), *Chloromonas*, ITS-2 (б), *Microglena*, ITS-1-5.8S рРНК-ITS-2 (в) та *Pseudomuriella*, ITS-1-5.8S рРНК-ITS-2 (г)

Дослідження нуклеотидної послідовності ділянки ITS деяких із цих штамів дозволило визначити їх до виду: "*Chlamydomonas*" cf. *hydra*, "*Tetracystis*" *pampae* і *Pseudomuriella aurantiaca* (рис. 5, б–г), а також описати новий вид *Tetrademus arenicola* (Mikhailyuk et al., 2019b).

Штам *Chloromonas Gobi* має філогенетичну подібність (18S рРНК філогенія) із кількома видами цього роду, які входять до групи власне

*Chloromonas* (core *Chloromonas* згідно з роботою Varcyté et al. (2018), у т.ч. з типовим штамом морфологічно близького виду "*Chlamydomonas*" *hydra* (рис. 3 та 6, з). Філогенія за ділянкою ITS-2 показала, що цей штам утворює окрему лінію (рис. 5, б). На жаль, порівняння з послідовністю ITS-2 "*Chlamydomonas*" *hydra* неможливе через відсутність цих даних, тому ми визначили даний штам як "*Chlamydomonas*" cf. *hydra*. Він є рідкісним, в Україні був знайдений у лісовому ґрунті Канівського природного заповідника (Костіков та ін., 2001) та в забрудненій калюжі в Києві (Lilitskaya, 2004).

"*Tetracystis*" *pampaе* досить часто трапляється в ґрунтах України (Kostikov et al., 2001, рис. 6, u). Він зареєстрований у Поліссі, Лісостепу, рідше – у Карпатах і Криму. Крім факту молекулярного визначення даного представника, цікаво, що він, ймовірно, належить до нещодавно перевідкритого роду *Microglena* Ehrenberg (Demchenko et al., 2012). Хоча на даний момент до цього роду відносяться прісноводні та солонуватоводні види з монадною організацією клітини, його різноманіття, ймовірно, ширше. Він може включати криофільні *Chlamydomonas*-подібні представники (Liu et al., 2006; Eddie et al., 2008) і деякі наземні види, що традиційно відносять до роду *Tetracystis* R.M.Brown & Bold (Fulnečková et al., 2012; Demchenko et al., 2013).

*Pseudomuriella aurantiaca* ймовірно є широко поширеним видом з неявною *Bracteacoccus*-подібною морфологією (рис. 9, б), був описаний як *Muriella aurantiaca* Vischer і пізніше перенесений у *Pseudomuriella* N.Hanagata на основі молекулярних даних (Fučíková et al., 2011).

Формально є новим для України видом і родом, хоча, на нашу думку, траплявся й раніше в ґрунтах та наземних місцезростаннях і частково визначався як морфологічний вид *Muriella terrestris* J.B. Petersen (Kostikov et al., 2001; Mikhailyuk et al., 2011; Darienko, 2012).

Представник *Tetradesmus* попередньо був визначений (Tsarenko, 1990) як широко поширений вид *T. obliquus* (Turpin) M.J.Wynne (= *Acutodesmus obliquus* (Turpin) Hegewald & Hanagata). Подальше вивчення цього штаму і кількох штамів з приморських дюн Балтійського моря (Німеччина) з використанням комплексного підходу дозволило описати новий для науки вид – *Tetradesmus arenicola* Mikhailyuk & P.Tsarenko (Mikhailyuk et al., 2019b, рис. 4 в, з).

У накопичувальній культурі водорість утворювала скручені 4-клітинні ценобії (рис. 4, з), які при подальшому культивуванні часто розпадалися на окремі клітини (рис. 4, в). Вже після опису нового таксону нами було знайдено повідомлення про знахідку морфологічно подібної водорості в ґрунтах Данії (Petersen, 1932), Знахідка була визначена як сумнівний вид *Scenedesmus tetradesmiformis* (Wolosz.) Chodat із приміткою, що згаданий вид є мешканцем планктону, тоді як виявлена нами водорість розвивалася за наземних умов. Тепер ми цілком можемо припустити, що вона належить до описаного нами виду з роду *Tetradesmus*, який є характерним для ґрунтів Європи.



Рис. 6. Рідкісні та цікаві флористичні знахідки ціанобактерій та водоростей з біологічних ґрунтових кірочок Дунайського біосферного заповідника: а, б – *Chroococcus helveticus* (фарбування слизової обгортки метиленовим синім (б)); в – *Timaviella edaphica*; г – *Phormidium* cf. *paulsenianum*; д – *Hassallia byssoidea*; е, ж – *Heterotetracystis* sp. (покраска слизу метиленовим синім (ж)); з – “*Chlamydomonas*” cf. *hydra*; и – “*Tetracystis*” *rampae* (поодинокі клітини (вгорі) та тетради (знизу)); й – *Bracteacoccus bullatus*; к – *Leptosira* cf. *erumpens*; л – *Trebouxia* cf. *aggregata*. Стрілки вказують стигму. Масштаб: 10 мкм (а, б, е-л), 5 мкм (в, г)

Цікавою також є знахідка представника роду *Bracteacoccus*. Хоча нам не вдалося отримати послідовність ITS для оригінального штаму, наведене молекулярне дерево на основі 18S рРНК (рис. 3) дозволяє визначити його як *Bracteacoccus bullatus*. Автентичний штам цього виду був виділений з ґрунтів Німеччини, інші досліджені штами свідчать про його широке поширення в наземних місцезростаннях Євразії, Північної Америки та полярних регіонів (Свалбард і Антарктида) (Fučíková et al., 2012). В Україні вид був виявлений двічі – у ґрунтах під насадженнями *Robinia pseudoacacia* L. в Дніпропетровській і Запорізькій областях (Mamaeva et al., 2018; Maltsev et al., 2020). Цей вид є криптичним, тобто мало відрізняється морфологічно від інших представників *Bracteacoccus* із середніми розмірами клітин (рис. 10, *й*), тому точна його ідентифікація можлива лише з використанням молекулярних методів.

Точне визначення штамів, що увійшли до клад *Reinhardtinia* і *Oogamochlamydia* (згідно до роботи Nakada et al., 2008), на даний момент неможливе. Перший з них, ймовірно, являє собою один з видів роду *Heterotetracystis* E.R.Cox & T.R.Deason (рис. 3; 6, *е, ж*), таксономічна ревізія якого на основі комплексного підходу поки що не здійснена. Види цього роду є рідкісними знахідками в ґрунтах України, переважно з гірських регіонів (Kostikov et al., 2001). Штам із клади *Oogamochlamydia*, попередньо визначений нами як *Lobochlamys* sp. (рис. 3), очевидно, є новим для науки родом, для опису якого необхідні поглиблені дослідження. Згадана класа *Chlorophyceae* з прісноводно-наземною екологією на сьогодні включає 6 чітко окреслених родів (Watanabe, Nakada, 2018) і наявність нових, ще не описаних ліній, вказує на те, що її різноманіття ще не вичерпане.

Досліджені штами зелених водоростей класу *Trebouxiophyceae* віднесені до родів *Diplosphaera*, *Nannochloris* Naumann, "*Parietochloris*", *Leptosira* Borzi, *Trebouxia* Puymaly, *Xerochlorella* Fučíková, P.O.Lewis & L.A.Lewis та *Pleuraestrosarcina* H.J.Sluijman & P.C.J.Blommers (рис. 7).

Представники перших двох родів є звичайними широко поширеними наземними водоростями. Завдяки нещодавній таксономічній ревізії *Stichococcus*-подібних водоростей (Pröschold, Darienko, 2020) один зі штамів *Diplosphaera* вдалося визначити до виду *Diplosphaera chodatii* (рис. 8, *й*), тоді як для другого поки що точне визначення неможливе – *Diplosphaera* sp. Визначення іншого широко поширеного представника, *Nannochloris* sp., є проблематичним через відсутність відповідної таксономічної ревізії на основі молекулярних даних (рис. 7).

Цікавою є також знахідка *Leptosira* (рис. 6, *к*) і "*Parietochloris*" (рис. 8, *д-ж*). Ці водорості не є тривіальними, представники "*Parietochloris*" мають бути віднесені до роду *Lobosphaera* Reisi (Neustupa et al., 2011). Проте відповідні ревізії цих таксонів поки що не проведені, тому точне визначення до виду на основі молекулярних даних неможливе. Цікавою є знахідка "*Parietochloris*" cf. *ovoidea*, оскільки цей вид був описаний нами з гранітних відслонень півдня України відносно нещодавно

(Mikhailyuk et al., 2003) і вважається рідкісним. Однак відсутність даних щодо послідовності ITS автентичного штаму не дозволяє бути впевненим у його визначенні.

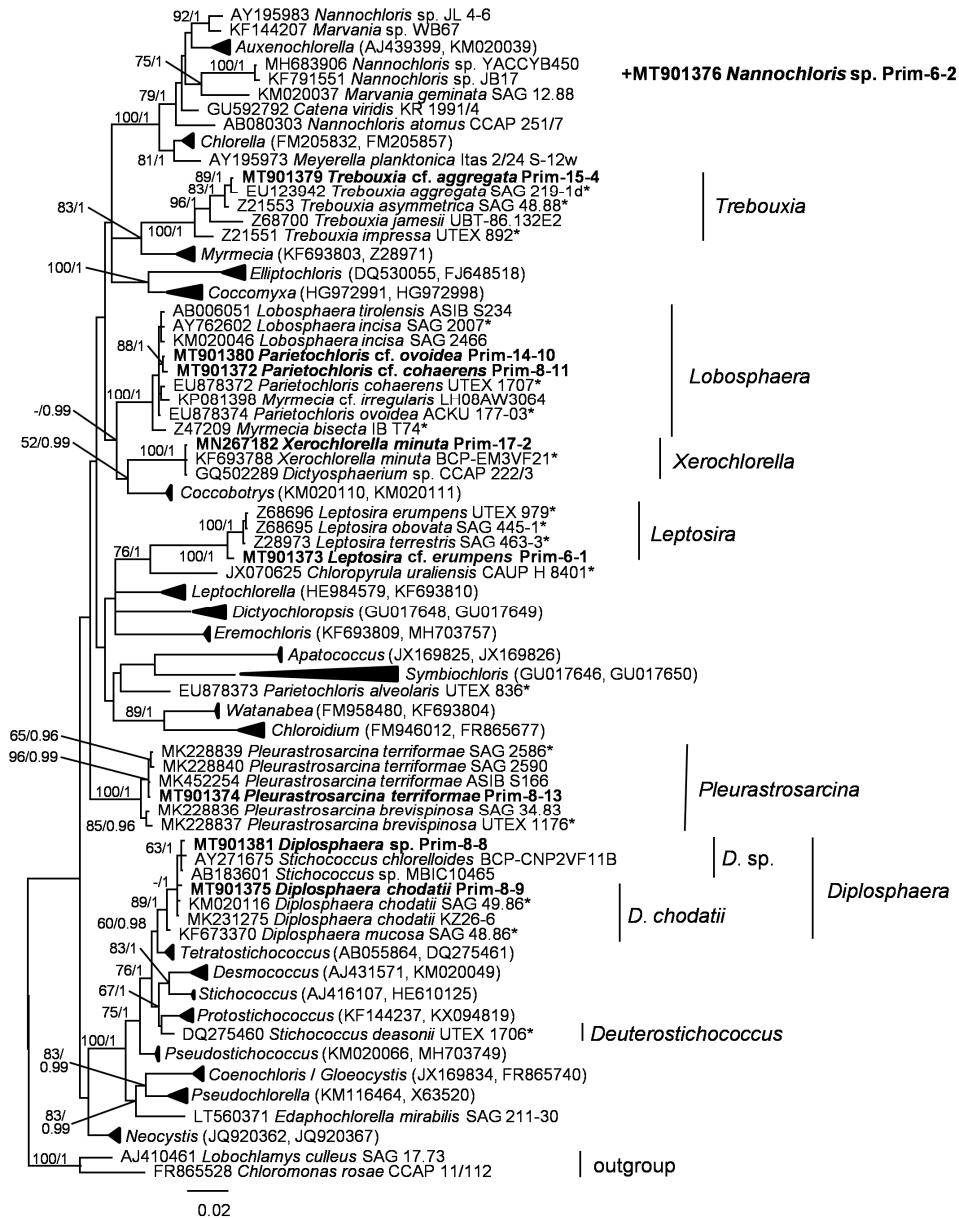


Рис. 7. Молекулярна філогенія *Trebouxiophyceae* (*Chlorophyta*) на основі порівняння нуклеотидних послідовностей гена 18S рPHK

*Trebouxia* cf. *aggregata* (рис. 6, л) була ідентифікована за послідовністю 18S рРНК, оскільки у нашому сиквенсі ділянка ITS відсутня. Цей вид є цікавою флористичною знахідкою. Більшість видів *Trebouxia* – типові фотобіонти лишайників, деякі види також зрідка трапляються у вільноживучому стані (Voytsekhovich et al., 2011). *Trebouxia aggregata* на території України була виявлена у степовій зоні: в ґрунтах та тріщинах мармурових колон античного м. Ольвія (Kostikov et al., 2001) і на гранітних відслоненнях, де розвивалася як хазмоендоліт та епіфіт слані лишайника (Mikhailyuk et al., 2011).

Штам, визначений нами як *Xerochlorella minuta* (рис. 4, ж, з), також є цікавою знахідкою. Фактично він є широко поширеним наземним видом *Dictyosphaerium minutum* J.B.Petersen (= *D. chlorelloides* (Nauman) Komárek & Perman), виявленим раніше в українській флорі. Детальне вивчення нещодавно описаного монотипного роду *Xerochlorella* (Fučíková et al., 2014) засвідчило, що він є раніше описаним ґрунтовим видом *Dictyosphaerium minutum* (Mikhailyuk et al., 2020).

Також було встановлено, що *D. minutum* не є генетично спорідненим з морфологічно подібним прісноводним видом *D. chlorelloides*, з яким його раніше об'єднали (Komárek, Perman, 1978) і перевели до роду *Chlorella* Beyerinck на основі вивчення лише одного прісноводного штаму (Bock et al., 2011). Цей вид був неодноразово виявлений в наземних місцезростаннях України (як *D. chlorelloides*): на кам'янистих відслоненнях Національного природного заповідника «Кам'яні Могили» (Darienko, Hoffmann, 2003) і Національного природного парку «Подільські Товтри» (Darienko, 2008), а також на гранітних відслоненнях долин річок Південний Буг, Тетерев та Рось (Mikhailyuk et al., 2011; Mikhailyuk, 2013).

Найцікавішою знахідкою серед требуксієфіцієвих водоростей є *Pleurostrosarcina terriformae* – новий рід і вид для флори України. Водорість має пакетоподібну морфологію і попередньо була визначена як вид роду *Apatococcus* F.Brand (рис. 4, д, е).

Молекулярно-філогенетичний аналіз за геном 18S рРНК показав близьку спорідненість штаму з рідкісним родом *Pleurostrosarcina*, а нещодавня таксономічна ревізія цих водоростей дозволила провести ідентифікацію до виду (Darienko et al., 2019). Нам не вдалося отримати якісну послідовність ITS для оригінального штаму, проте філогенія на основі 18S рРНК (рис. 5) дозволяє визначити його як *P. terriformae*.

Вторинна структура гелікса V9, рекомендованого як одна з консервативних ділянок 18S рРНК (Darienko et al., 2019), нашого штаму та автентичного *P. terriformae* – ідентичні. Ці водорості є рідкісними представниками, типовими для аридних наземних місцезростань. *Pleurostrosarcina terriformae* було знайдено в БГК пустель Чилі (Південна Америка), а також у ґрунті прибережної зони в Хорватії (Darienko et al., 2019). Наша знахідка цього виду в БГК піщаних дюн також підтверджує аридний характер цього місцезростання.



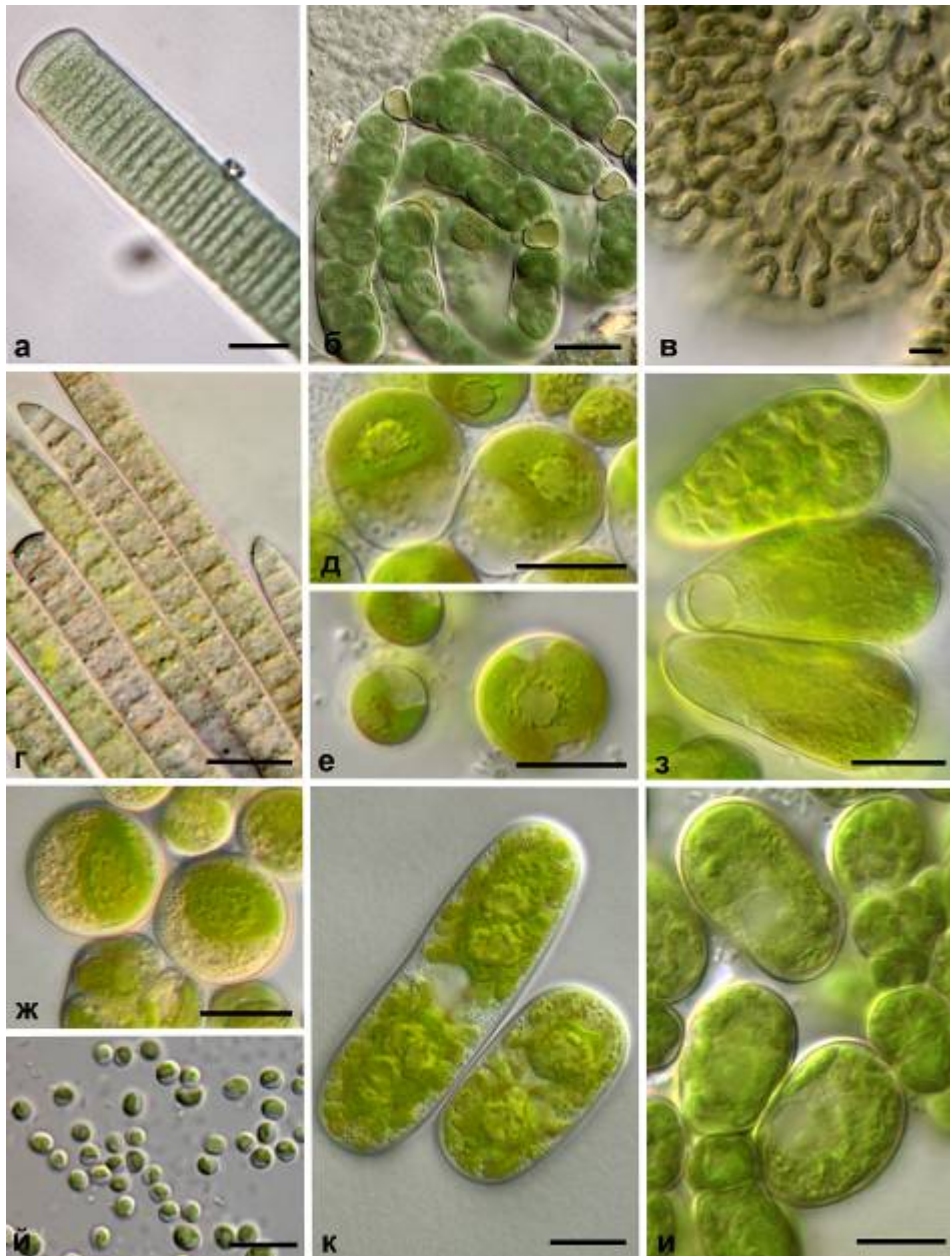


Рис. 8. Домінуючі та з високою частотою трапляння ціанобактерії і водорості в ґрунтових біологічних кірочках Дунайського біосферного заповідника: а – *Lyngbya* cf. *aestuarii*; б – *Nostoc* cf. *edaphicum*; в – *Nostoc* cf. *commune*; г – *Microcoleus vaginatus*; д, е – *Parietochloris* cf. *ovoidea* (вигляд з вузького полюсу клітини, видно дволопате́вий хлоропласт (е)); ж – *Parietochloris* cf. *cohaerens*; з – *Myrmecia* cf. *biatorellae*; и – *Myrmecia* sp.; й – *Diplosphaera chodatii*; к – “*Cylindrocystis*” cf. *brebissonii*. Масштаб 10 мкм

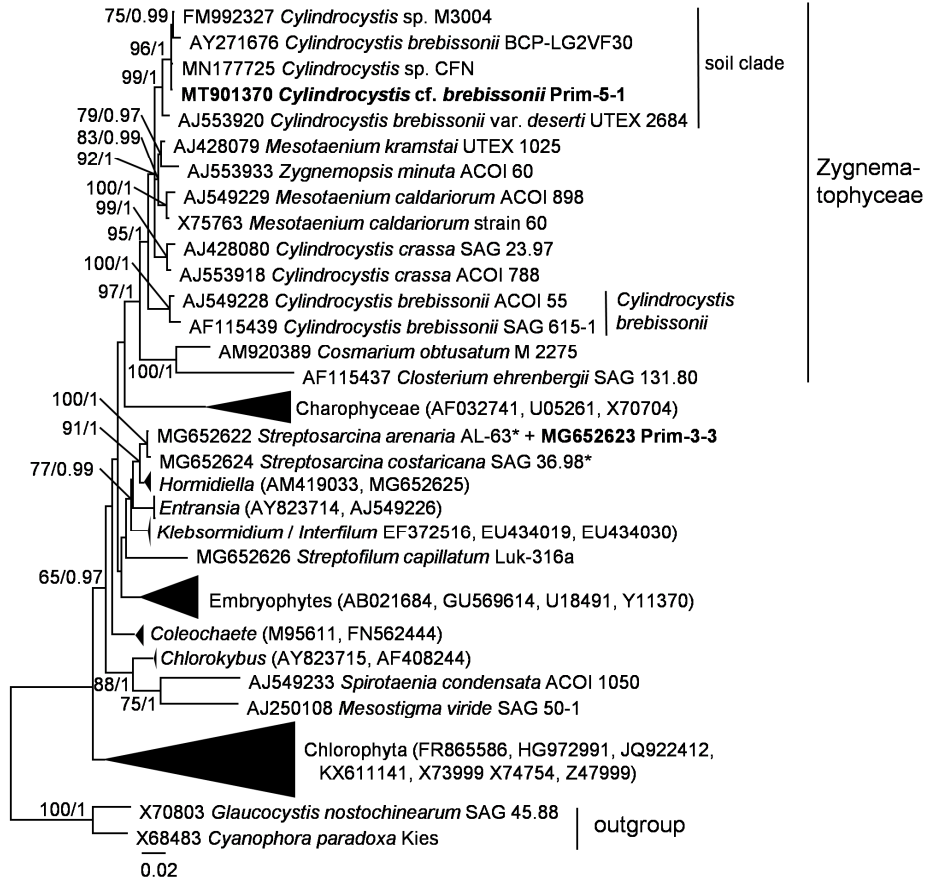


Рис. 9. Молекулярна філогенія *Streptophyta* на основі порівняння нуклеотидних послідовностей гена 18S рРНК

Вивчені штами стрептофітових водоростей віднесені до родів “*Cylindrocystis*” Meneghini ex De Bary та *Klebsormidium*, один із штамів описаний як новий рід *Streptosarcina* Mikhailiuk & Lukešová. Згідно з ITS філогенії, штамп *Klebsormidium* виявився представником найчисленнішої класи E (Mikhailiuk et al., 2015) та, ймовірно, є широко поширеним видом *Klebsormidium* cf. *subtile* (рис. 10).

Штамп кон’югуючої водорості морфологічно дуже близький до *Cylindrocystis brebissonii* (рис. 11, κ). Проте молекулярне дослідження кон’югуючих водоростей, а також робота щодо арктичних представників роду *Cylindrocystis* (Gontcharov, Melkonian, 2010; Barcytė et al., 2018) показали, що даний вид – це прісноводна водорість, характерна також для льодовиків. Ґрунтові представники, морфологічно близькі до *C. brebissonii*, утворюють монофілетичну лінію, що є окремим, поки не описаним родом (рис. 9).



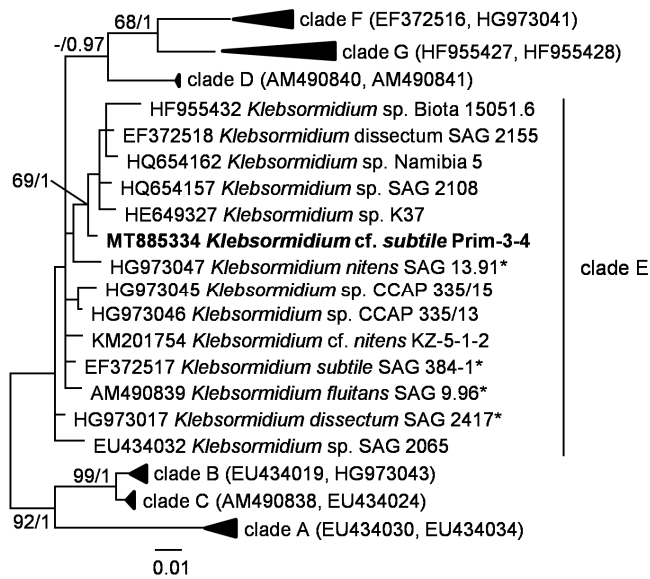


Рис. 10. Молекулярна філогенія *Klebsormidiales* на основі порівняння нуклеотидних послідовностей регіону ITS-1-5.8S рРНК-ITS-2

Водорість, морфологічно близька до *Interfilum* Chodat, що утворювала міцні пакети (рис. 4, *u, й*), виявилася незалежною лінією всередині класу *Klebsormidiophyceae* (рис. 10). Поглиблене дослідження цього та кількох інших штамів дозволило описати новий рід *Streptosarcina* з двома видами – *S. arenaria* і *S. costaricana* Mikhailyuk & Lukešová (Mikhailyuk et al., 2018b). У ДБЗ був виявлений перший згаданий вид, крім цього місцезростання він також знайдений у піщаному ґрунті Словаччини.

Штам кокоїдної жовтозеленої водорості виявився ідентичним двом іншим штамам з БГК піщаних дюн узбережжя Балтійського моря (Німеччина) за послідовністю гена *rbcL* (рис. 11). Морфологічно ці штами також виглядали досить однотипно. Український штам вирізнявся тим, що вегетативні клітини водорості утворювали нещільні пакетоподібні скупчення (рис. 4, *н*), тоді як клітини німецьких штамів розташовувалися поодиночці (рис. 4, *к, л*). Філогенія на основі гена *rbcL* показала, що ці штами є цікавим видом – *Pleurochloris meiringensis* (рис. 11), новим для флори України.

Морфологічні ознаки вегетативних клітин досліджених штамів і будова зооспор цілком відповідають його діагнозу (Ettl, Gärtner, 2014). Зооспори були індуковані в культурі одного з досліджених штамів (Ru-s-4-1) шляхом вирощування на безазотному середовищі та витримування культури в темряві протягом кількох днів. Вони мали два нерівних субапикальних джгутики, *Cryptomonas*-подібну морфологію, два пластинчасті хлоропласти, один з яких зі стигмою (рис. 4, *м, о*).

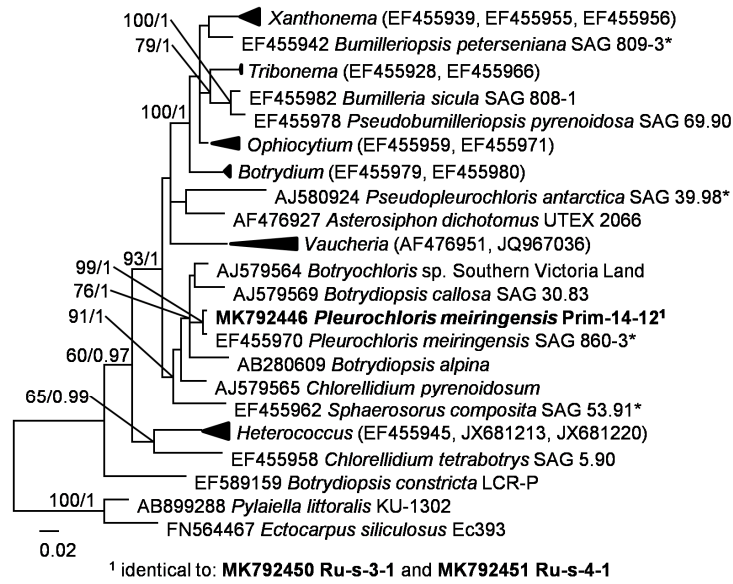


Рис. 11. Молекулярна філогенія *Xanthophyceae* на основі порівняння нуклеотидних послідовностей гена *rbcL*

Ці ознаки зооспор, а також агрегації вегетативних клітин українського штаму є типовими для *P. meiringensis* (Ettl, Gärtner, 2014). Іноді в культурі утворювалися гемізооспори – дрібні нерухомі клітини зі стигмами (рис. 4, *n*). Єдина відмінність досліджених штамів від видового діагнозу – це наявність шаруватого слизу в старій культурі (рис. 4, *p*). Проте, ймовірно, присутність/відсутність слизу не є філогенетично важливою ознакою при розділенні родів і видів, що було показано та обговорено раніше на прикладі зелених водоростей (Darienکو et al., 2015). Описано цей вид зі Швейцарії (плівка у розщелині скелі), пізніше виявлений у ґрунтах Швейцарії, Хорватії, Італії (Ettl, Gärtner, 2014). Очевидно, він є досить поширеним видом, а обмежена кількість знахідок, можливо, пояснюється неправильним визначенням як *Botrydiopsis* Borzi, *Gloeobotrys* Pascher або окремих стадій у життєвому циклі *Mischococcus* Nägeli (Vinogradova, Mikhailiuk, 2009; Mikhailiuk et al., 2011). Попередні відомості щодо українського та німецького штамів цього виду були опубліковані в іншій нашій роботі (Rybalka et al., 2020).

Цікаво порівняти результати даного дослідження з матеріалами, отриманими при вивченні БГК приморських дюн мису Казантип в Азовському морі (Mikhailiuk et al., 2018a) та двох островів Балтійського моря (Schulz et al., 2016; Mikhailiuk et al., 2019a, b). Важливо, що в усіх трьох випадках дослідження були методично уніфіковані та проведені з використанням комплексного підходу. Мис Казантип і ДБЗ розташовані на півдні України, в степовій зоні, клімат тут помірно континентальний,

засушливий, із середньорічною кількістю опадів 400 і 350 мм відповідно, а найменшою в літній період. Острови Уздом та Рюген у Балтійському морі біля берегів Німеччини характеризуються більш вологими і прохолодними умовами: клімат океанічний континентальний перехідний, середньорічна кількість опадів 500–600 мм, найменша – в лютому. В усіх трьох випадках БГК розвивалися на приморських дюнах, але структура та хімічний склад піску мали деякі відмінності (табл. 2).

Таблиця 2. Деякі фізико-хімічні параметри піску з приморських дюн вивчених ділянок ДБЗ (1 – Катранівська коса, 2 – Жебріянське пасмо, 3 – Жебріянська бухта), мису Казантип (пересип Акташського озера) та островів Балтійського моря, Німеччина (Рюген: 4 – Глове, 5 – Прора, 6 – Баабе; Уздом: 7 – Цемпін, 8 – Карлсхаген)

Показник	ДБЗ			Мис Казантип	о-в Рюген			о-в Уздом	
	1	2	3		4	5	6	7	8
pH	6,9	6,3	6,5	6,4	7,2	7,2	7,3	7,1	7,5
Електропровідність (мкСм см <sup>-1</sup> )	41,1	61,9	37,3	188,3	41,5	32,5	21	15,5	17
CaCO <sub>3</sub> (%)	3,2	5,3	2,4	83,5	11,1	5,6	1,5	0,7	0,8
Крупнозернистий пісок (%)	0,1	0,2	0	59,1	0,5	5,2	0,3	0	0
Середньозернистий пісок (%)	89,5	90,4	89,6	33,4	83,2	89	75	79,7	7,8
Дрібнозернистий пісок (%)	9,8	9,1	9,9	3,6	12,8	2,5	22,6	16,7	89,2
Мул і глина (%)	0,6	0,3	0,5	3,9	3,5	3,4	2	3,6	3
Клас за грануло- метричним складом	Середній пісок			Середній піщаний крупний пісок	Середній пісок	Дрібний піщаний середній пісок		Дріб- ний пісок	

На узбережжі Чорного та Балтійського морів субстратом для БГК слугував середньозернистий кварцевий морський пісок. На м. Казантип прибережні пляжі вкриті ракушняковим піском із часточками більшого розміру, що виникли в результаті руйнування древніх кальцитів і мушель моллюсків. Як видно з табл. 2, кислотність субстрату в усіх випадках була близькою до нейтральної, але pH піску українських ділянок зміщена у бік слабкокислої реакції. За електропровідністю, вмістом CaCO<sub>3</sub> та гранулометричним складом піски Казантипу різко відрізняються від двох інших територій: вони складаються з більших часточок, значно засоленіші та з високим вмістом карбонатів.

Характеристики піску ДБЗ (середні значення зернистості, електропровідності та вмісту карбонатів) найбільше схожі з такими о-ва Рюген (локалітети Глове і Прора). Пісок о-ва Уздом та одного з локалітетів

Рюгена (Баабе) дрібнозернистий, характеризується низькою електропровідністю та вмістом карбонатів. Ми проаналізували систематичну структуру і співставили списки знайдених видів БГК, щоб виявити можливий вплив згаданих відмінностей на їхній склад.

Систематична структура водоростей БГК узбереж, що порівнюються, представлена в табл. 3. У всіх випадках вона включає чотири відділи: *Cyanoprokaryota*, *Chlorophyta*, *Streptophyta* та *Ochrophyta*.

Таблиця 3. Систематична структура водоростей біологічних ґрунтових кірочок приморських дюн дельти Дунаю, мису Казантип та островів у Балтійському морі біля берегів Німеччини

Таксон	Кількість видів, %		
	Дельта Дунаю	Мис Казантип	Балтійські острови
<b>CYANOPROKARYOTA</b>	<b>26,7</b>	<b>44,4</b>	<b>23,3</b>
<i>Chroococcales</i>	1,7	2,2	1,2
<i>Synechococcales</i>	6,7	15,6	5,8
<i>Oscillatoriales</i>	8,3	6,7	7,0
<i>Nostocales</i>	10,0	20,0	9,3
<b>CHLOROPHYTA</b>	<b>53,3</b>	<b>35,6</b>	<b>50,0</b>
<i>Chlorophyceae</i>	25,0	15,6	27,9
<i>Trebouxiophyceae</i>	28,3	20,0	20,9
<i>Ulvophyceae</i>	0	0	1,2
<b>STREPTOPHYTA</b>	<b>11,7</b>	<b>6,7</b>	<b>11,6</b>
<i>Chlorokybophyceae</i>	1,7	0	1,2
<i>Klebsormidiophyceae</i>	8,3	6,7	9,3
<i>Zygnematomphyceae</i>	1,7	0	1,2
<b>OCHROPHYTA</b>	<b>8,3</b>	<b>13,3</b>	<b>15,1</b>
<i>Eustigmatophyceae</i>	0	4,4	3,3
<i>Xanthophyceae</i>	5,2	0	4,7
<i>Bacillariophyceae</i>	3,4	8,9	8,1
<b>Усього видів, од. (%)</b>	<b>60(100)</b>	<b>45(100)</b>	<b>86/100</b>

Незважаючи на те, що територіально та за кліматичними показниками ДБЗ і Казантип значно ближчі між собою, ніж з островами Балтійського моря, за систематичною структурою водоростей чорноморські БГК мають більше спільного з німецькими. Це стосується провідної ролі зелених водоростей (на м. Казантип перше рангове місце займали ціанобактерії), вищого різноманіття стрептофітових, присутності в спектрі жовтозелених водоростей (див. табл. 3), а також домінуючих в БГК видів водоростей.

Так, на м. Казантип це виключно ціанобактерії (види родів *Microcoleus*, *Coleofasciculus* M.Siegesmund et al., *Hassallia* Berkeley ex Bornet & Flahault, *Nostoc*, *Scytonema* C.Agardh ex Bornet & Flahault та ін.), тоді як на дюнах ДБЗ і Балтійських островів, крім ціанобактерій, домінантами були також стрептофітові (*Klebsormidium*) і деякі зелені (*Lobochlamys* T.Pröschold et al., *Tetrademus*) водорості (див. табл. 1). Спільними для балтійських та чорноморських дюн виявилися також деякі види водоростей, ймовірно, типові для кварцевого піску – нещодавно описаний вид *Tetrademus arenicola*, цікаві види – *Nodosilinea epilithica*, *Actinochloris sphaerica*, *Chlorolobion lunulatum*, *Monoraphidium* cf. *pusillum*, *Pseudomuriella aurantiaca*, *Xerochlorella minuta*, *Klebsormidium crenulatum* і *Pleurochloris meiringensis*.

Порівняння видового складу водоростей БГК піщаних дюн усіх досліджуваних локалітетів з використанням коефіцієнта флористичної спільності Сьоренсена-Чекановського показало, що всі вони згрупувалися за територіальною приналежністю (рис. 12).

Острови Балтійського моря та ДБЗ утворили окремі кластери, подібність яких проявляється на рівні 38,5%; м. Казантип виявився найсвоєріднішим.

Таким чином, склад водоростей БГК ДБЗ, згідно з даним аналізом, проявляє більшу подібність з віддаленими Балтійськими островами, ніж з територіально близьким мисом Казантип. Причиною цього, ймовірно, є особливості складу та структури піску. Цікаво, що видовий склад водоростей окремих локалітетів Балтійських островів також показав схожість за тим самим принципом: один з кластерів утворений Баабе (о-в Рюген), Карлсхаген і Цемпін (о-в Уздом) з дрібнозернистим піском, який характеризується низькою електропровідністю і вмістом карбонатів, другий – утворений Пророю та Глове (о-в Рюген) із середньозернистим піском і вищими значеннями електропровідності та вмісту карбонатів (див. рис. 12). Ця тенденція подібності видового складу водоростей БГК Балтійських дюн вже відмічалася раніше (Schulz et al., 2016).

Статистичний аналіз кореляції видового складу водоростей БГК і параметрів піску досліджених піщаних дюн показав, що статистично достовірною є кореляція між класом піску за гранулометричним аналізом і середньорічною кількістю опадів/середньорічною температурою регіону дослідження (табл. 4). Деяку кореляцію також проявляє рН піску, але статистична достовірність цього параметру в нашій вибірці низька.

Отже, за нашими даними, на розподіл водоростей у БГК приморських піщаних дюн впливають характеристики і склад піску, а також географічні особливості регіону дослідження.

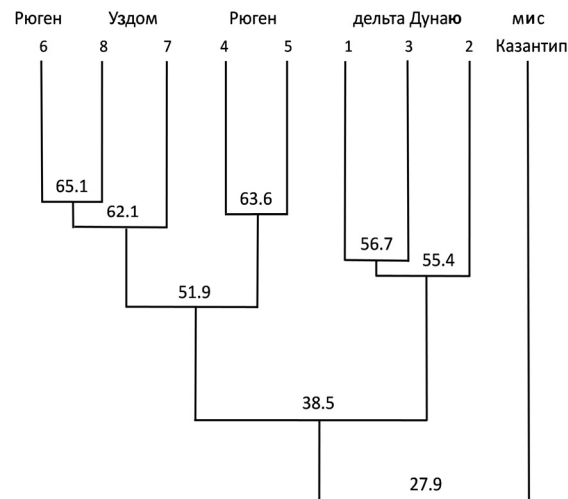


Рис. 12. Дендрит флористичної спільності видового складу біологічних ґрунтових кірочок приморських дюн Дунайського біосферного заповідника (1 – Катранівська коса; 2 – Жебріяньське пасмо; 3 – Жебріяньська бухта), мису Казантип та островів Балтійського моря (Рюген: 4 – Глове, 5 – Прора, 6 – Баабе; Уздом: 7 – Карлсхаген, 8 – Цемпін), побудований на основі коефіцієнта флористичної спільності Сьоренсена-Чекановського. Значення коефіцієнта (%) вказані біля гілок

Таблиця 4. Аналіз РегМанова по виявленню кореляції видового складу водоростей і параметрів ґрунту досліджених регіонів

Показник	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R2	Pr (> F)	КД
Клас піску за гранулометричним складом	3	0,6773	0,22577	4,53	0,51392	0,001	***
Середньорічна кількість опадів/ середньорічна температура	1	0,34071	0,34071	6,8365	0,25853	0,001	***
pH	1	0,10287	0,10287	2,064	0,07805	0,096	°
Електропровідність	1	0,09735	0,09735	1,9533	0,07387	0,14	
Інші параметри	2	0,09968	0,04984	0,07563			
Всього	8	1,3179	1				

Примітка. Коди достовірності (КД): \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ , °  $p < 0.1$ .

### Заключення

Вивчено видове різноманіття водоростей, що утворюють біологічні ґрунтові кірочки на поверхні піщаних дюн, на березі Чорного моря в околицях с. Приморське Кілійського р-ну Одеської обл. (Україна). Зразки відбирали на трьох ділянках узбережжя: Катранівській косі, Жебріяньській

бухті та Жебріянському пасмі, дві останні ділянки належать до території Дунайського біосферного заповідника. Всього було ідентифіковано 60 видів з відділів *Chlorophyta* (32), *Суанопрокaryota* (16), *Streptophyta* (7) і *Ochrophyta* (5). У досліджених кірочках домінували ціанобактерії та стрептофітові водорості родів *Microcoleus*, *Coleofasciculus*, *Nostoc*, *Hassallia*, *Klebsormidium* та ін. Для низки штамів ціанобактерій та еукаріотичних водоростей був також проведений філогенетичний аналіз за ділянкою нуклеотидної послідовності гена 16S/18S рРНК, і регіону 16S-23S ITS/ITS-1,2. Це дозволило уточнити їхню видову приналежність і систематичне положення, а також здійснити низку цікавих таксономічних і флористичних знахідок, поповнивши альгофлору України новими таксонами. Зокрема, два з них описані як нові для науки рід і види (*Streptosarcina arenaria* та *Tetradesmus arenicola*), 2 роди (*Nodosilinea* і *Pleurastrorsarcina*) та 4 види – нові для флори України (*Nodosilinea epilithica*, *Pseudomuriella aurantiaca*, *Pleurochloris meiringensis* і *Pleurastrorsarcina terriformae*). Кілька таксонів є рідкісними та цікавими водоростями: *Heterotetracystis* sp., *Tetracystis pampae*, “*Chlamydomonas*” cf. *hydra*, *Bracteacoccus bullatus*, *Trebouxia* cf. *aggregata*, *Parietochloris* cf. *ovoideus* та *Xerochlorella olmiae*.

Порівняльний аналіз із залученням результатів вивчення БГК приморських піщаних дюн мису Казантип в Азовському морі та двох островів Балтійського моря (Німеччина) показав, що найбільш подібними за видовим складом водоростей виявилися локалітети, складені кварцевим піском – дюни Дунайської дельти та островів Балтики, тоді як дюни мису Казантип, складені ракушняковим піском, найсвоєрідніші. Основними факторами, які визначають видовий склад водоростей біологічних ґрунтових кірочок приморських дюн, є склад та текстура піску, а також кліматичні особливості регіону дослідження.

*Робота підтримана фондом Олександра фон Гумбольдта, Німеччина (Alexander von Humboldt Stiftung, Deutschland) та Німецьким науковим фондом (DFG), пріоритетна програма 1991 ‘Taxon-OMICS’ (Project RY 173/1-1).*

### Список літератури

- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *Automat. Control, IEEE Trans. Automat. Control.* 19: 716–723.
- Algae: Reference Book.* 1989. Ed. S.P. Wasser. Kyiv: Naukova Dumka Press. 608 p. [*Водорості: Справочник.* 1989. Под ред. С.П. Вассера. Киев: Наук. думка. 608 с.].
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography.* 2006, 2009, 2011, 2014. Vol. 1–4. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G.

- Andreyeva V.M. 2005. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 38: 3–7. [Андреева В.М. 2005. Неподвижные зеленые водоросли (*Chlorophyta*) из почв правобережья р. Ортины (устье р. Печоры). *Новости систематики низших растений*. 38: 3–7].
- Barcytė D., Hodač L., Nedbalová L., Elster J. 2018. *Chloromonas svalbardensis* n. sp. with insights into the phylogroup *Chloromonadinia* (*Chlorophyceae*). *J. Eukar. Microbiol.* 65: 882–892.
- Belnap J., Weber B., Büdel B. 2016. Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. *Ecol. Stud.* 226: 3–15.
- Bischoff H.W., Bold H.C. 1963. Phycological studies. IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. *Univ. Texas Publ.* 6318: 1–95.
- Bock C., Krienitz L., Pröschold T. 2011. Taxonomic reassessment of the genus *Chlorella* (*Trebouxiophyceae*) using molecular signatures (barcodes), including description of seven new species. *Fottea*. 11: 293–312.
- Boyko M.F., Voytyuk Yu.A., Kondratyuk S.Ya., Kostikov I.Yu. 1984. *Problems of general and molecular biology*. 3: 78–82. [Бойко М.Ф., Войтюк Ю.А., Кондратюк С.Я., Костиков И.Ю. 1984. Участие бессосудистых растений в демутиации днепровских песков. *Проблемы общей и молекулярной биологии*. 3: 78–82].
- Büdel B. 2002. Diversity and ecology of biological crusts. *Progr. Bot.* 63: 386–404.
- Büdel B., Dulić T., Darienko T., Rybalka N., Friedl T. 2016. Cyanobacteria and algae of biological soil crusts. *Ecol. Stud.* 226: 55–81.
- Byun Y., Han K. 2009. PseudoViewer3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots. *Bioinformatics*. 25: 1435–1437.
- Čapková K., Haufer T., Rehakova K., Doležal J. 2016. Some Like it High! Phylogenetic Diversity of High-Elevation Cyanobacterial Community from Biological Soil Crusts of Western Himalaya. *Microbial Ecol.* 71(1): 113–123.
- Danube Biosphere Reserve. Plant world*. 2003. Eds D.V. Dubyna, Yu.R. Shelyag-Sosonko, O.I. Zhmud. Kyiv: Phytosociocentr. 458 p. [Дунайський біосферний заповідник. Рослинний світ. Ред. Д.В. Дубина, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, О.І. Жмуд. Київ: Фітосоціоцентр. 458 с.].
- Darienko T.M. 2008. In: *Actual problems of Botany and Ecology*: Coll. articles. Vol. 2. Kyiv: Phytosociocenter. Pp. 13–20. [Дарієнко Т.М. 2008. Перші відомості про наземні водорості національного природного парку «Подільські Товтри». В кн.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: Зб. наук. праць*. Вип. 2. Київ: Фітосоціоцентр. С. 13–20].
- Darienko T.M. 2012. *Ukr. Bot. J.* 69(1): 111–124. [Дарієнко Т.М. 2012. Загальна характеристика та особливості видового складу водоростей позагородних місцезростань острова Зміїний (Чорне море, Україна). *Укр. бот. журн.* 69(1): 111–124].
- Darienko T., Hoffmann L. 2003. Algal growth on cultural monuments in Ukraine. *Biologia* (Bratislava). 58: 575–587.
- Darienko T., Gustavs L., Eggert A., Wolf W., Pröschold T. 2015. Evaluating the species boundaries of green microalgae (*Coccomyxa*, *Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) using integrative taxonomy and dna barcoding with further implications for the species identification in environmental samples. *PLoS ONE*. 10(6): e0127838.



- Darienko T., Kang W., Orzechowski A. K., Pröschold T. 2019. *Pleurastrorsarcina terriformae*, a new species of a rare desert trebouxiophycean alga discovered by an integrative approach. *Extremophiles*. 23: 573–586.
- Demchenko E., Mikhailyuk T., Coleman A.W., Pröschold T. 2012. Generic and species concepts in *Microglena* (previously the *Chlamydomonas monadina* group) revised using an integrative approach. *Eur. J. Phycol.* 47: 264–290.
- Demchenko E., Leya T., Coleman A.W., Pröschold T. 2013. In: *BioSyst. EU 2013 Global systematics!*: Mat. V Int. conf. (Viena, 18–22 Feb., 2013). Viena. Pp. 46–47.
- De Winder B. 1990. *Ecophysiological strategies of droughttolerant phototrophic microorganisms in dune soils*. PhD. (Biol.) Abstract. Amsterdam.
- Eddie B., Krembs C., Neuer S. 2008. Characterization and growth response to temperature and salinity of psychrophilic, halotolerant *Chlamydomonas* sp. ARC isolated from Chukchi Sea ice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 107–117.
- Ettl H., Gärtner G. 2014. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen*. 2<sup>nd</sup> ed. Munich: Spektrum Akad. Verlag. 773 p.
- Fučíková K., Rada J.C., Lewis L.A. 2011. The tangled taxonomic history of *Dictyococcus*, *Bracteacoccus* and *Pseudomuriella* (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) and their distinction based on a phylogenetic perspective. *Phycologia*. 50(4): 422–429.
- Fučíková K., Flechtner V.R., Lewis L.A. 2012. Revision of the genus *Bracteacoccus* Tereg (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) based on a phylogenetic approach. *Nova Hedw.* 96: 15–59.
- Fučíková K., Lewis P.O., Lewis L.A. 2014. Widespread desert affiliation of Trebouxiophyceae algae (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*) including discovery of three new desert genera. *Phycol. Res.* 62(4): 294–305.
- Fulnečková J., Hasíková T., Fajkus J., Lukešová A., Eliáš M., Sýkorová E. 2012. Dynamic evolution of telomeric sequences in the green algal order *Chlamydomonadales*. *Genome Biol. Evol.* 4: 248–264.
- Goff L.J., Moon D.A. 1993. PCR amplification of nuclear and plastid genes from algal herbarium specimens and algal spores. *J. Phycol.* 29: 381–384.
- Gontcharov A.A., Melkonian M. 2010. Molecular phylogeny and revision of the genus *Netrium* (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*): *Nucleotaenium* gen. nov. *J. Phycol.* 46: 346–362.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase*. World. electron. publ., Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Hoef-Emden K., Melkonian M. 2003. Revision of the genus *Cryptomonas* (*Cryptophyceae*): a combination of molecular phylogeny and morphology provides insights into a long-hidden dimorphism. *Protist.* 154: 371–409.
- Hoppert M., Reimer R., Kemmling A., Schröder A., Günzl B., Heinken T. 2004. Structure and reactivity of a biological soil crust from xeric sandy soil in Central Europe. *Geomicrobiology*. 21: 183–191.
- Katoh K., Standley D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Mol. Biol. Evol.* 30: 772–780.
- Khromov S.S., Likhosha L.V. 2003. *ONU Bull.* 8(11): 138–150. [Хромов С.С., Лихоша Л.В. 2003. Значення піщаних хвиленакатних пасом у сучасному стані Кілійської дельти Дунаю. *Вісн. ОНУ.* 8(11): 138–150].
- Komárek J., Perman J. 1978. Review of the genus *Dictyosphaerium* (*Chlorococcales*). *Algol. Stud.* 20: 233–297.

- Komárek J. 2013. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/3. Berlin, Heidelberg: Elsevier. 1130 p.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. In: *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/2. München: Elsevier Spectrum. 759 p.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach. *Preslia*. 86(4): 295–235.
- Kostikov I.Yu., Rybchinskiy O.V. 1995. *Algologia*. 5(4): 363–374. [Костиков И.Ю., Рыбчинский О.В. 1995. Наземные альгогруппировки псамофитного сукцессионного ряда острова Шелестов (Каневский заповедник, Украина). *Альгология*. 5(4): 363–374].
- Kostikov I.Yu., Romanenko P.O., Demchenko E.M., Darienko T.M., Mikhailyuk T.I. Rybchinskiy O.V., Solonenko A.M. 2001. *The soil algae from Ukraine (history and methods of investigation, classification system, floristics)*. Kyiv: Phytosociocenter. 300 p. [Костиков И.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т. М., Михайлюк Т.І., Рыбчинський О.В., Солоненко А.М. 2001. *Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори)*. Київ: Фітосоціоцентр. 300 с.].
- Kovalenko O.V. 2009. In: *Flora of algae of Ukraine*. Issue I, pt 2. Kyiv: Aristei. 387 p. [Коваленко О.В. 2009. In: *Флора водоростей України. Синьозелені водорості*. Т. I, вип. 1. Kyiv: Арістей. 387 с.].
- Lane D.J. 1991. In: *Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics*. New York: John Wiley & Sons. Pp. 115–175.
- Lilitskaya G.G. 2004. *Algologia*. 14(3): 348–358. [Лилицкая Г.Г. 2004. Зеленые жгутиковые водоросли малых водоемов г. Киева и его окрестностей. 2. *Chlamydomonadaceae (Chlorophyceae)*. *Альгология*. 14(3): 348–358].
- Liu C., Huang X., Wang X., Zhang X., Li G. 2006. Phylogenetic studies on two strains of Antarctic ice algae based on morphological and molecular characteristics. *Phycologia*. 45: 190–198.
- Maltsev Y.I., Maltseva I.A., Maltseva S.Yu., Kulikovskiy M.S. 2020. Biotechnological potential of a new strain of *Bracteacoccus bullatus* (*Sphaeropleales, Chlorophyta*) as a promising producer of omega-6 polyunsaturated fatty acids. *Rus. J. Plant Physiol.* 67(1): 185–193.
- Mamaeva A., Petrushkina M., Maltsev Y., Gusev E., Kulikovskiy M., Filimonova A., Sorokin B., Zotko N., Vinokurov V., Kopitsyn D., Petrova D., Novikov A., Namsaraev Z., Kuzmin D. 2018. Simultaneous increase in cellular content and volumetric concentration of lipids in *Bracteacoccus bullatus* cultivated at reduced nitrogen and phosphorus concentrations. *J. Appl. Phycol.* 30: 2237–2246.
- Marin B., Klingberg M., Melkonian M. 1998. Phylogenetic relationships among the *Cryptophyta*: analyses of nuclearencoded SSU rRNA sequences support the monophyly of extant plastid-containing lineages. *Protist*. 149: 265–276.
- Marin B., Palm A., Klingberg M., Melkonian M. 2003. Phylogeny and taxonomic revision of plastid-containing Euglenophytes based on SSU rDNA sequence comparisons and synapomorphic signatures in the SSU rRNA secondary structure. *Protist*. 154: 99–145.
- Marin B., Nowack E.C.M., Melkonian M. 2005. A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. *Protist*. 156: 425–432.
- Maun A.M. 2009. *The biology of coastal sand dunes*. New York: Oxford Univ. Press. 288 p.

- Mikhailyuk T. 2013. Terrestrial algae from the granite outcrops of river valleys of the Ukraine. *Int. J. Algae*. 15(4): 311–330. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v15.i4.20>
- Mikhailyuk T., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. 2003. *Parietochloris ovoideus* sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*), a new aerophyte alga from Ukraine. *Algol. Stud.* 110: 1–16.
- Mikhailyuk T.I., Kondratyuk S.Ya., Nyporko S.O., Darienko T.M., Demchenko E.M., Voitsekhovich A.O. 2011. *Lichens, mosses and terrestrial algae of granites of Ukraine*. Kyiv: Alterpress. 398 p. [Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Дарієнко Т.М., Демченко Е.М., Войцехович А.О. 2011. *Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України*. Київ: Альтерпрес. 398 с.].
- Mikhailyuk T., Glaser K., Holzinger A., Karsten U. 2015. Biodiversity of *Klebsormidium* (*Streptophyta*) from alpine biological soil crusts (Alps, Tyrol, Austria, and Italy). *J. Phycol.* 51(4): 750–767.
- Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.N., Glaser K., Karsten U. 2016. New Taxa for the Flora of Ukraine, in the Context of Modern Approaches to Taxonomy of *Cyanoprokaryota/Cyanobacteria*. *Int. J. Algae*. 18(4): 301–320. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i4.10>
- Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.N., Glaser K., Demchenko E., Karsten U. 2018a. Diversity of Terrestrial Algae of Cape Kazantip (the Sea of Azov, Ukraine) and Some Remarks on their Phylogeny and Ecology. *Int. J. Algae*. 20(4): 313–338. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v20.i4.10>
- Mikhailyuk T., Lukešová A., Glaser K., Holzinger A., Obwegeser S., Nyporko S., Friedl T., Karsten U. 2018b. New taxa of Streptophyte algae (*Streptophyta*) from terrestrial habitats revealed using an integrative approach. *Protist.* 169(3): 406–431.
- Mikhailyuk T.I., Glaser K., Karsten U. 2019a. In: *II International scientific conference «Cyanoprokaryota/Cyanobacteria: Systematic, Ecology, Distribution»: Abstracts*. (Syktyvkar, 16–21 Sept., 2019). Syktyvkar. Pp. 203–206. [Михайлюк Т.І., Глазер К., Карстен У. 2019а. Роль цианобактерій в формуванні біологічних ґрунтових кірочок приморських піщаних дюн (Балтійське море, Німеччина). В кн.: *II Міжнародна наукова школа-конференція «Цианопрокаріоти/цианобактерії: систематика, екологія, розповсюдження»*: Мат. докл. (Сыктывкар, 16–21 сент. 2019 г.). Сыктывкар. С. 203–206].
- Mikhailyuk T., Glaser K., Tsarenko P., Demchenko E., Karsten U. 2019b. Composition of biological soil crusts from sand dunes of the Baltic Sea coast, in the context of an integrative approach to the taxonomy of microalgae and cyanobacteria. *Eur. J. Phycol.* 54: 263–290.
- Mikhailyuk T., Vinogradova O., Holzinger A., Glaser K., Samolov E., Karsten U. 2019c. New record of the rare genus *Crinalium* Crow (*Oscillatoriales*, *Cyanobacteria*) from sand dunes of the Baltic Sea, Germany: epitypification and emendation of *Crinalium magnum* Fritsch et John based on an integrative approach. *Phytotaxa*. 400(3): 165–179.
- Mikhailyuk T., Holzinger A., Tsarenko P., Glaser K., Demchenko E., Karsten U. 2020. *Dictyosphaerium*-like morphotype in terrestrial algae: what is *Xerochlorella* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*)? *J. Phycol.* 56: 671–686.
- Nakada T., Misawa K., Nozaki H. 2008. Molecular systematics of *Volvocales* (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses. *Mol. Phyl. Evol.* 48: 281–291.

- Neustupa J., Eliáš M., Škaloud P., Němcová Y., Šejnohová L. 2011. *Xylochloris irregularis* gen. et sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*), a novel subaerial coccoid green alga. *Phycologia*. 50: 57–66.
- Perkerson R.B. III, Johansen J.R., Kováčik L., Brand J., Kastovsky J., Casamatta D.A. 2011. An unique pseudanabaenalean (Cyanobacteria) genus *Nodosilinea* gen. nov. based on morphological and molecular data. *J. Phycol.* 47: 1397–1412.
- Petersen J.B. 1932. The algal vegetation of Hammer Bakker. *Bot. Tidskr. (Lund)*. 42: 1–48.
- Pluis J.L.A., de Winder B. 1990. Natural stabilization. *Catena Suppl.* 18: 195–208.
- Prikhodkova L.P. 1992. *Blue-green algae of soils of Steppe zone of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka. 299 p. [Приходькова Л.П. 1992. *Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины*. Київ: Наук. думка. 299 с.].
- Pröschold T, Darienko T. 2020. The green puzzle *Stichococcus* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*): New generic and species concept among this widely distributed genus. *Phytotaxa*. 441 (2): 113–142.
- Raabová L., Elster J., Kováčik L. 2016. Phototrophic microflora colonizing substrates of man-made origin in Billefjorden Region, Central Svalbard. *Czech Polar Rep.* 6(1): 21–30.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 19: 1572–1574.
- Rybalka N., Andersen R.A., Kostikov I., Mohr K.I., Massalski A., Olech M., Friedl T. 2009. Testing for endemism, genotypic diversity and species concepts in Antarctic terrestrial microalgae of the *Tribonemataceae* (*Stramenopiles*, *Xanthophyceae*). *Environ. Microbiol.* 11: 554–565.
- Rybalka N., Mikhailuyuk T., Darienko T., Dultz S., Blanke M., Friedl T. 2020. Genotypic and phylogenetic diversity of new isolates of terrestrial *Xanthophyceae* (*Stramenopiles*) from maritime sandy habitats. *Phycologia*. 59(6): 506–514. <https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1802950>
- Schulz K., Mikhailuyuk T., Dreßler M., Leinweber P., Karsten U. 2016. Biological soil crusts from coastal dunes at the Baltic Sea: cyanobacterial and algal biodiversity and related soil properties. *Microbiol. Ecol.* 71: 178–193.
- Shmidt V.M. 1980. *Statistical methods in comparative floristics*. Leningrad: Leningr. Univ. Press. 176 p. [Шмидт В.М. 1980. *Статистические методы в сравнительной флористике*. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та. 176 с.].
- Smith S.M., Abed R.M.M., Garcia-Pichel F. 2004. Biological soil crusts of sand dunes in Cape Cod National Seashore, Massachusetts, USA. *Microb. Ecol.* 48: 200–208.
- Stanier R.Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. 1971. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order *Chroococcales*). *Bacteriol. Rev.* 35: 171–205.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30: 2725–2729.
- Temraleeva A.D., Dronova S.A. 2016. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 50: 125–141. [Темралеева А.Д., Дронова С.А. 2016. Первая находка почвенной цианобактерии *Nodosilinea epilithica* (*Synechococcales*, *Cyanobacteria*) в России. *Новости системат. низш. раст.* 50: 125–141].

- Tsarenko P.M. 1990. *Short identification manual of chlorococcal algae of Ukrainian SSR*. Kyiv: Naukova Dumka. 208 p. [Царенко П.М. 1990. *Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР*. Київ: Наук. думка. 208 с.]
- Van den Acker J.A.M., Jungerius P.D. 1985. The role of algae in the stabilization of coastal dune blowouts. *Earth Surf. Proc. Land*. 10: 189–192.
- Vinogradova O.M. 2016. *Chornomor. Bot. J.* 12(1): 85–94. [Виногорова О.М. 2016. Цианобактеріальні водорості прибережних солонців Куяльницького лиману. *Чорномор. бот. журн.* 12(1): 85–94].
- Vinogradova O.N., Mikhailyuk T.I. 2009. Algal flora of the caves and grottoes of the National Nature Park “Podilsky Tovtry” (Ukraine). *Int. J. Algae*. 11(3): 289–304. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v11.i3.80>
- Vinogradova O.N., Mikhailyuk T.I., Glaser K., Holzinger A., Karsten U. 2017. New species of *Oculatella* (*Synechococcales*, *Cyanobacteria*) from terrestrial habitats of Ukraine. *Ukr. Bot. J.* 74(6): 509–520.
- Voytsekhovich A.A., Mikhailyuk T.I., Darienko T.M. 2011. *Algologia*. 21(1): 3–26. [Войцехович А.А., Михайлюк Т.И., Дариенко Т.М. 2011. Фотобионты лишайников: разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом. *Альгология*. 21(1): 3–26]. <http://algologia.co.ua/pdf/21/1/alg-2011-21-1-003.pdf>
- Watanabe S., Nakada T. 2018. *Gymnomonas nepalensis* gen. et sp. nov. for the naked flagellate strain ‘Nepal’, formerly identified as *Dunaliella lateralis* (*Volvocales*, *Chlorophyceae*). *Phycol. Res.* 66: 167–172.
- White T.J., Bruns T., Lee S., Teylor J. 1990. In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. London: Acad. Press. Pp. 315–322.
- Zuker M. 2003. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nucl. Acids Res.* 31: 3406–3416.

Підписав до друку П.М. Царенко

Mikhailyuk T.I.<sup>1</sup>, Vinogradova O.M.<sup>1</sup>, Glaser K.<sup>2</sup>, Rybalka N.<sup>3</sup>, Demchenko E.M.<sup>1</sup>, Karsten U.<sup>2</sup> 2021. **Algae of biological soil crusts from sand dunes of the Danube Delta biosphere reserve (Odesa Region, Ukraine)**. *Algologia*. 31(1): 25–62.

<sup>1</sup> M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,

2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

<sup>2</sup> University of Rostock, Institute of Biol. Sci., Department of Appl. Ecology and Phycology,

3 Albert-Einstein-Strasse, Rostock D-18057, Germany

<sup>3</sup> Experimental Phycology and Culture Collection of Algae (SAG), Albrecht-von-Haller-

Institute for Plant Sci., Georg August University Göttingen, 18 Nikolausberger Weg,

Göttingen 37073, Germany

The species composition of algae from biological soil crusts (biocrusts) on the surface of sand dunes (Black Sea coast, Primorske, Izmail District, Odesa Region, Ukraine) was investigated. Samples were collected from three coastal localities: Katranivska Spit, Zhebryianska Bay and Zhebryianska Ridge. The latter two localities are in the territory of the Danube Delta Biosphere

Reserve. The samples were investigated by direct microscopy, followed by a culture approach. 60 species from *Chlorophyta* (32), *Cyanobacteria* (16), *Streptophyta* (7) and *Ochrophyta* (5) were identified. Representatives of the cyanobacterial genera *Microcoleus* Desmazières ex Gomont, *Coleofasciculus* M.Siegesmund, J.R.Johansen & T.Friedl, *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault, *Hassallia* Berkeley ex Bornet & Flahault, and streptophytes from the genus *Klebsormidium* P.C.Silva, Mattox & W.H.Blackwell dominated in the studied biocrusts. Phylogenetic analyses based on 16S/18S rRNA as well as 16S-23S ITS/ITS-1,2 regions were undertaken for some strains of cyanobacteria and eukaryotic algae. As a result, species identification and their position in respective phylogeny was refined, as well as aiding the discovery of some interesting and rare species. New genera and species were described (*Streptosarcina arenaria* Mikhailyuk & Lukešová and *Tetrademus arenicola* Mikhailyuk & P.Tsarenko); with two genera (*Nodosilinea* R.B.Perkerson & D.A.Casamatta and *Pleurastrasarcina* H.J.Sluiman & P.C.J.Blommers) and four species reported for the first time for the flora of Ukraine (*Nodosilinea epilithica* Perkerson & Casamatta, *Pseudomuriella aurantiaca* (W.Vischer) N.Hanagata, *Pleurochloris meiringensis* Vischer, *Pleurastrasarcina terriformae* Darienko, W.J.Kang, Orzechowski & Pröschold). Comparison of the results from this study with similar investigations at Cape Kazantip (Sea of Azov, Ukraine) and at two islands of the Baltic Sea (Rügen, Usedom, Germany) revealed that sand composition and texture, as well as climate type of the respective region, are the main factors determining species composition of algae and cyanobacteria in biocrusts of maritime dunes.

**Key words:** cyanobacteria, eukaryotic algae, biological soil crusts, sand dunes, species composition, taxonomy, ecology, 16S/18S rRNA, 16S-23S ITS/ITS-1,2, secondary structure, Danube Delta, Black Sea, Ukraine