МИКРОБИОЛОГИЯ, 2024, том 93, № 5, с. 501–518

ОБЗОРЫ

УДК 57.06

ТАКСОНОМИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ: ЭПОХА ПЕРЕМЕН

© 2024 г. А. В. Пиневич[a, *] и С. Г. Аверина[a]

[a]*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034, Россия*
**e-mail: Pinevich.A@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.
После доработки 24.04.2024 г.
Принята к публикации 29.04.2024 г.

До середины 1970-х годов цианобактерий считали водорослями несмотря на то, что отсутствие клеточного ядра (по современным представлениям, один из признаков прокариотов) отличало их от остальных членов этой таксономической группы. Затем, когда бактерии были отождествлены с прокариотами, синезеленые водоросли были переквалифицированы в цианобактерий, и бактериологи начали изучать их культивируемые штаммы микробиологическими методами. Но, поскольку цианобактерии не подчинялись бактериальному кодексу (ICNB), разработка их таксономии, особенно в части номенклатуры, столкнулась с проблемами, которые оставались нерешенными до начала 2010-х годов. Происходящие перемены связаны с общим прогрессом таксономии прокариотов при взрывообразном накоплении данных секвенирования генов 16S рРНК, особенно у некультивируемых объектов. Достижения таксономии цианобактерий в области описания: I) на основе полифазного подхода опубликованы новые таксоны рангом от вида до порядка; II) опубликованы таксоны “темновых” цианобактерий с несколькими типами нефототрофного метаболизма; III) опубликованы таксоны цианобактерий с красно-смещенными хлорофиллами *d* и *f*. Достижения в области номенклатуры: IV) таксоны, валидно опубликованные согласно ботаническому кодексу (ICN), впредь считаются таковыми согласно прокариотному кодексу (ICNP); V) в ICNP введен ранг филы, и на основе валидной публикации типового рода *Cyanobacterium* gen. nov. по правилам ICN легитимировано название филы цианобактерий – *Cyanobacteriota*; VI) благодаря созданию параллельного кодекса SeqCode, согласно которому номенклатурным типом служит последовательность геномной ДНК, имена некультивируемых таксонов (*Candidatus*) могут приобрести номенклатурный статус. Достижения в области классификации: VII) реконструировано эволюционное древо оксигенных фототрофов и их родственников; VIII) создана филогеномная система порядков и семейств; IX) разрабатывается экогеномная классификация, основанная на анализе геномов и данных об их экологическом распространении. Предстоит решить задачу по ограничению таксономической избыточности цианобактерий и продолжить разработку концепции их вида.

Ключевые слова: молекулярная филогения, номенклатурный тип, полифазный подход, таксономия цианобактерий, фила, чистая культура, ICN, ICNP, SeqCode, *Vampirovibrionia*

DOI: 10.31857/S0026365624050019

ВВЕДЕНИЕ

Со второй половины 1970-х гг. синезеленых водорослей стали рассматривать как цианобактерии и изучать микробиологическими методами (Stanier, Cohen-Bazire, 1977). Однако разработке их таксономии помешало различие правил двух кодексов номенклатуры – ботанического и бактериального. Так что в данном плане эти прокариоты оказались в двойственном положении (Komárek, 2006). Маргинальный статус не соответствовал степени их изученности, тем более не отражал их исключительного места в мире прокариотов и биосфере в целом – по распространению, численности, вкладу в глобальный метаболизм, функции виновника кислородной катастрофы и роли предка хлоропласта.

Проблемы таксономии цианобактерий, особенно в части номенклатуры, не находили решения вплоть до начала 2010-х годов. Ключевые перемены произошли на фоне общего прогресса таксономии прокариотов вследствие лавинообразного накопления данных 16S-филогении и результатов метагеномных исследований некультивируемых объектов.

Поскольку развитию таксономии цианобактерий посвящено множество публикаций, в том

числе обзорного плана, настоящий обзор сосредоточен только на наиболее релевантных сообщениях. Следует также отметить, что вопросы таксономии цианобактерий не часто рассматривались в свете общих проблем таксономии прокариотов, и предлагаемая статья актуализирует эту задачу.

QUID CYANOBACTERIUM EST

Цианowые (греч. *kianeos* и лат. *cyaneus* синий), или синезеленые (blue-green) водоросли последовательно классифицировались как Myxophyceae K. Wallroth, 1833 / Phycochromaceae G. Rabenhorst, 1865 / Cyanophyceae J. Sachs, 1874 / Schizophyceae F. Cohn, 1879 / Cyanophyta F. Steinecke, 1931. Хотя они всегда воспринимались как группа, отличающаяся от остальных объектов альгологии (Fritsch, 1945), решающее понимание этого отличия было достигнуто только в свете концепции, давшей ответ на классический вопрос микробиологии *что такое бактерия*? (лат. quid est bacterium): бактерия это прокариот и vice versa (Stanier, van Niel, 1962). С той поры цианowых прокариотов стали интерпретировать как одну из групп бактерий.

Путь от цианowых водорослей к цианобактериям. Во второй половине 1870-х годов Фердинанд Юлиус Кон (см. Drews, 2000) предложил рассматривать способ размножения цианowых водорослей – дробление (дочерние особи образуются путем деления материнской клетки либо фрагментацией трихома) – как признак таксона высокого ранга. Поэтому он отнес их к классу Schizophyceae (S[c]hi.zo′phy.ce[a]e; греч. *shizo* дробиться; греч. *phycos* водоросль). Аналогичным образом, бесцветным морфологическим аналогам Schizophyceae он отвел класс Schizomyceae (S[c]hi.zo′my.ce[a]e; греч. *mykes* гриб). Рассматривая эти таксоны как сестринские, он объединил их в отдел Schizophyta (S[c]hi.zo′phy.ta; греч. *phyton* растение). Ближе к концу XIX в. эту концепцию приняли другие ведущие ботаники (De Bary, 1885; Fischer, 1897). В системе растений начала XX в. уже фигурировал класс Bacteriata (Schizophyta Cohn) с подклассами Bacteriomorpha Gobi (не фотосинтезирующие) и Cyanomorpha Gobi (Schizophyceae Cohn) (см. Гоби, 1916). Во второй подкласс также вошли бесцветные, или апохлоротические (лат. *apo-* отсутствие; греч. *chloros* зеленый; бесхлорофилльные) цианowые водоросли. По поводу последних высказывались эволюционные гипотезы: в частности, нитчатых бактерий *Beggiatoa* и *Leptothrix* считали бесцветными водорослями (Fischer, 1897). Однако лишь во второй половине XX в. исследователи из Пастеровского Института в Париже (Stanier et al., 1971) пришли к выводу, что цианowые водоросли – не растения, а бактерии, образующие хлорофилл и выделяющие кислород как побочный продукт окисления воды.

История термина. Термин *синезеленые* [*фото*] *бактерии* и иерархический ряд – класс “Blue-green photobacteria” / отдел “Phototrophic prokaryotes” / царство *Procaryotae* были впервые использованы во вступительной статье к 8-му изданию Определителя бактерий Берги (Murray, 1974). Любопытно, что Роджер Эйт Стениер, обосновавший “цианобактериальную” концепцию синезеленых водорослей, некоторое время продолжал называть их не *цианобактериями* (cyanobacteria; Stanier, 1977), а *цианофитами* (cyanophytes). Ботаники решительно выступили против данной концепции и особенно против самого термина (см. Geitler, 1979). Задним числом можно предположить, что термин *синезеленые бактерии* (см. выше), по аналогии с терминами *пурпурные бактерии* (purple bacteria) и *зеленые бактерии* (green bacteria), не вызвал бы такой реакции. Так или иначе, сочетание специфического названия ботанического таксона (циано-) с обозначением микробиологических объектов (-бактерии) символично: оно отражает паритет и преемственность двух дисциплин в изучении этих микроорганизмов.

С изменением взгляда на значение клеточной организации для таксономии цианowых водорослей/цианобактерий к их изучению были привлечены микробиологические методы, основанные на культивировании и физиолого-биохимическом, а позднее и молекулярно-генетическом анализе (Stanier, Cohen-Bazire, 1977). С начала 1980-х гг. бактериологи применяют к цианобактериям полифазный подход (см. ниже); альгологи следуют их примеру и все чаще используют термин *цианобактерии* вместо термина *синезеленые водоросли*, постепенно отказываясь от еще недавно популярного термина *цианопрокариоты* (см. Komárek et al., 2014).

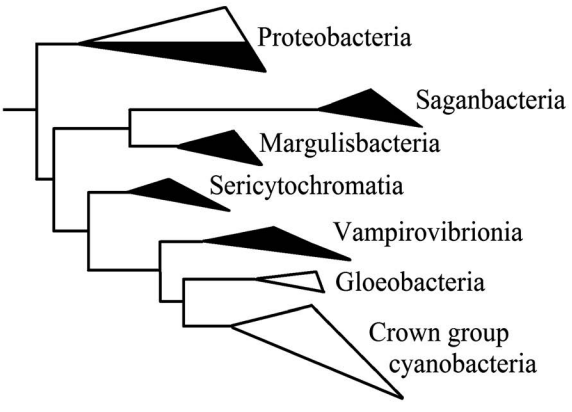

Рис. 1. Общая схема эволюционного древа цианобактерий и родственных филотипов, реконструированного с учетом сходства последовательностей гена 16S рРНК (Pinevich, Averina, 2021). Белые и черные треугольники, соответственно, фотосинтезирующие и не фотосинтезирующие филотипы.

Филогения цианобактерий. В конце 1970-х гг. было показано, что цианобактерии образуют один из крупных стволов домена *Bacteria* – филу *Cyanobacteria* (Bonen et al., 1979; Castenholz, 2001). По последним данным (см. Pinevich, Averina, 2021), близкими родственниками цианобактерий являются некультивируемые объекты – представители фил *Candidatus* Sericytochromatia, *Ca*. Margulisbacteria и *Ca*. Saganbacteria (рис.1).

Согласно имеющимся данным, фила *Cyanobacteria* состоит из классов *Oxyphotobacteria* (фотосинтезирующие, "light") и *Vampirovibrionia* (не фотосинтезирующие, "dark"), хотя в редких случаях вывод об их совместной кластеризации находит оппонентов (Garcia-Pichel et al., 2020). В классе *Oxyphotobacteria* имеются два подкласса. Один из них, или *группа кроны древа* (crown group; Shih et al., 2017), содержит неархаичных цианобактерий; помимо них к нему относятся цианеллы (облигатные эндосимбионты протистов *Glaucocystophyceae*), а также хлоропласты *Chlorophyceae*, *Charophyceae* и зеленых растений. Это так называемые "первичные хлоропласты", произошедшие от представителей самой ранней клады группы кроны древа (в нее входит современный вид *Gloeomargarita lithophora*; Ponce-Toledo et al., 2016). К другому подклассу, *Gloeobacteria*, относятся архаичные цианобактерии (Rahmatpour et al., 2021); в отличие от остальных *Oxyphotobacteria* у них нет тилакоидов.

Темновые цианобактерии. В настоящее время способность к фототрофии обнаружена у представителей восьми бактериальных фил (*Acidobacteria*, *Bacteroidetes–Chlorobi–Fibrobacteres*, *Candidatus* Eremiobacterota (WPS-2), *Chloroflexi*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes* и *Proteobacteria*). Причем в одну и ту же филу наряду с фототрофными ("световыми") входят хемотрофные ("темновые") представители (Cardona, 2015; Ward et al., 2019). До недавнего времени единственным исключением считались облигатно фототрофные цианобактерии, хотя с конца XIX в. нитчатых цианобактерий водорослей и по морфологии почти не отличающихся от них бесцветных бактерий *Leptothrix* и *Beggiatoa* считали эволюционными родственниками. Такая точка зрения просуществовала до начала 1980-х гг. (см. Reichenbach, 1981), пока ее не опровергли данные молекулярно-филогенетического анализа (Reichenbach et al., 1986). В частности, оказалось, что *Leptothrix*, *Sphaerotilus* и *Vitreoscilla* относятся не к филе *Cyanobacteria*, а к классу *Betaproteobacteria* (Kämpfer, Spring, 2005; Spring, Kämpfer, 2005; Strohl, 2005a). В свою очередь, выяснилось, что *Beggiatoa* и *Leucothrix* принадлежат к классу *Gammaproteobacteria* (Bland, Brock, 2005; Strohl, 2005b). Наконец, было установлено, что *Herpetosiphon* (*Lewinella*) и *Saprospira* входят в филу *Bacteroidetes* (Lewin, 2011; Sly, Fegan, 2011).

Тем не менее допускалась возможность существования в филе *Cyanobacteria* не нитчатых, а одноклеточных нефотосинтезирующих представителей (Пиневич, 1991). Таким объектом оказался хищный вибрион, которого сначала отнесли к роду *Bdellovibrio* (фила *Proteobacteria*) как новый вид *B. chlorellavorus* (Громов, Мамкаева, 1972). Позднее, поскольку механизм хищничества (эктопаразитизм) и жертва (*Chlorella* spp.) этой бактерии были другими, чем у типового вида *B. bacteriovorus* (Williams et al., 2005), ее переименовали в *Vampirovibrio chlorellavorus* (Gromov, Mamkaeva, 1980) и без 16S-идентификации отнесли к протеобактериям. Высушенный образец смешанной культуры *V. chlorellavorus* и *C.*

Таблица 1. Цианобактерии класса *Vampirovibrionia* (по: Pinevich, Averina, 2021)

Порядок, индекс филотипа	Вид	Размер генома	Тип метаболизма	Подвижность	Экологическая ниша
Vampirovibrionales, SM1D11	*Vampirovibrio chlorellavorus*	~3 Мб	Микроаэробное дыхание или брожение	Имеется	Хищнический эпибиоз с *Chlorella vulgaris*, *C. kessleri* или *C. sorokiniana*
Ca. Gastranaerophilales, YS2	*Ca*. Gastranaerophilus phascolarctosicola, *Ca*. G. termiticola	~2 Мб	Брожение	Имеется или отсутствует	Кишечник млекопитающих или термитов
Ca. Obscuribacterales, mle1-12	*Ca*. Obscuribacter phosphatis	~5 Мб	Брожение или дыхание (аэробное или нитратное); диазотрофия	Отсутствует	Очистные сооружения; грунтовые воды
Ca. Caenarcaniphilales, ACD20	*Ca*. Caenarcanum bioreactoricola	~2 Мб	Брожение	Отсутствует	Анаэробные биореакторы

vulgaris 40 лет (!) хранился в коллекции ATCC, пока при выполнении Living Tree Project не выяснилось, что вампировибрион на самом деле относится к филе *Cyanobacteria* (Di Rienzi et al., 2013). Вид *V. chlorellavorus* стал типовым для нового класса *Vampirovibrionia*, содержащего порядки *Vampirovibrionales*, *Ca*. Gastranaerophilales, *Ca*. Obscuribacterales и *Ca*. Caenarcaniphilales (Pinevich, Averina, 2021; табл. 1).

Эволюция метаболизма цианобактерий. По-видимому, в основании древа *Cyanobacteria* находились объекты, осуществлявшие брожение (Matheus Carnevali et al., 2019). Позднее представители класса *Oxyphotobacteria* сменили тип метаболизма на дыхательный, используя bc_1-комплекс (хинол-цитохром *c*-оксидоредуктазу, или комплекс III) в качестве центрального звена ЭТЦ. Альтернативный сценарий, согласно которому общий предок *Cyanobacteria* и сестринских фил уже имел bc_1-комплекс, исходит из двух соображений. Во-первых, высокое сходство bc_1-комплекса бактерий и архей свидетельствует о том, что он использовался на заре эволюции биоэнергетики (Schütz et al., 2000). Во-вторых, при возникновении фотосинтетического аппарата более поздний модуль (реакционный центр/антенна) присоединился к ранее существовавшей ЭТЦ (Xiong, Bauer, 2002).

Как известно, факультативно аноксигенные цианобактерии обладают рудиментарной способностью окислять сульфид (Arieli et al., 1994), а поскольку основу глобальной эволюции дыхательного метаболизма составляла литотрофия (Thauer, 2007), есть предположение, что в современной биосфере могли сохраниться цианобактерии-хемосинтетики (Pinevich, Averina, 2021).

ИНСТРУМЕНТАРИЙ ТАКСОНОМИИ ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Таксономия (систематика) – это научная дисциплина, отображающая элементы разнообразия живых объектов с помощью таких инструментов, как *описание*, *номенклатура* и *классификация*. Практическим приложением таксономии служит *идентификация*.

Термины “таксономия” и “систематика” обычно считают синонимами; в данном случае использован первый из них. Реже встречаются другие трактовки обоих терминов, а также термина “классификация”. Например, таксономию определяют как теорию и практику классификации, а систематику – как изучение разнообразия организмов и всех форм их взаимоотношений, в том числе филогенетических (см. Prakash et al., 2007). Или: таксономия – это рабочая версия систематики (см. Dvořák et al., 2015) и т. д.

Описание

Общая характеристика признаков и методов, используемых при описании цианобактерий. Описание и классификация прокариотов не являются областью формального регулирования (в отличие от номенклатуры). Возможности описания и его верификации определяются уровнем развития методологии, причем оцениваются как стандартные, так и специфические признаки.

В настоящее время для описания прокариотов, в частности, цианобактерий, используется универсальный метод, названный *полифазным подходом* (см. Vandamme et al, 1996; Prakash et al., 2007). Изначально (Colwell, 1970) так были названы получение и анализ многоуровневой системы информации – от молекулярной до экологической. В случае цианобактерий полифазный подход своеобразен: среди фенотипических признаков ведущее место занимают морфологические и морфометрические (см. Anand et al., 2019); их чрезмерная детализация привела к избытку новых таксонов (см. ниже).

Морфология и ультраструктура. Природный спектр морфологических признаков цианобактерий сужается в культурах (Geitler, 1979), хотя это и не уникальная особенность данной группы. Тем не менее культивируемые штаммы воспроизводимо обнаруживают ряд дискретных признаков – на уровне особи, в агрегатах и колониях. У одноклеточных форм это размер и конфигурация, способ деления (бинарное или множественное), а также образование капсулы или чехла; для нитчатых – пропорции, размер и форма клеток (особенно концевых), сужение нити, тип ветвления, образование слизистого покрова или чехла, размножение фрагментацией или посредством гормогониев, дифференциация акинет и/или гетероцист, формирование сложных талломов. Все эти признаки максимально использовались микробиологами в ранних классификационных системах, унаследованных от ботаников.

Одноклеточный морфотип, как и простой нитчатый (без истинного ветвления), являются признаками, приобретенными в ходе параллельной эволюции (Tuji et al., 2021), тогда как образование дифференцированных клеток прослеживается в когерентной группе *Nostocales* (ее внутренние филогенетические отношения до конца не ясны).

Важными ультраструктурными признаками служат агрегаты газовых везикул, а также наличие или архитектура ламеллярной системы (Hoffmann et al., 2005). Тилакоиды отсутствуют только у представителей порядка *Gloeobacterales* (Rahmatpour et al., 2021), а их параллельная укладка учитывается, в частности, в диагнозах ряда одноклеточных *Geminocystaceae* (Tuji et al., 2021; Polyakova et al., 2023) и нитчатых *Pseudanabaenaceae*

(Strunecký et al., 2023). Газовые везикулы штаммов *Pseudanabena* образуют характерные субполярные агрегаты (Guglielmi, Cohen-Bazire, 1984).

Метаболизм. У большинства цианобактерий основа метаболизма однотипна: это облигатная оксигенная фототрофия, сочетающаяся с облигатной автотрофией посредством использования цикла Кальвина. Редкие штаммы способны к факультативной аноксигенной фототрофии, а также фото- или хемогетеротрофии (Smith, 1982). Еще реже наблюдаются серное дыхание или брожение, осуществляемые за счет использования запасных полиглюкозидов (Oren, Shilo, 1979). Из-за специфики ботанического подхода эти и другие метаболические признаки непосредственно не используются в названиях цианобактерий, хотя специфические особенности пигментного аппарата, соответственно, фотосинтеза косвенно отражены в нескольких видовых эпитетах (см. ниже). Способность к диазотрофии также не акцентируется в номенклатуре, что может рассматриваться как еще один пример ботанического наследия.

Тем не менее спектр метаболических признаков, используемых в таксономии цианобактерий, резко расширился после описания класса *Vampirovibrionia* с несколькими типами нефототрофного метаболизма (табл. 1).

Хемотаксономические признаки. В отличие от многочисленных примеров для других прокариотов (Tindall et al., 2010), эти признаки недостаточно используются при описании цианобактерий. Например, это касается таких стандартных признаков, как структура пептидогликана, а также набор хинонов и полиаминов. Состав жирных кислот учитывался с начала 1970-х гг.; его корреляция с морфологическими признаками *Anabaena* spp., *Nostoc* spp., *Spirulina* spp., *Synechococcus* spp. и *Synechocystis* spp. анализировалась до 20-х годов XXI в. (Anand et al., 2019). На основе этих работ была предложена классификационная система, подразделяющая цианобактерии на несколько фенотипических групп согласно длине жирнокислотной цепи, числу и положению двойных связей, а также типу используемых десатураз (Cohen et al., 1995; Los, Mironov, 2015). Состав жирных кислот служит второстепенным, но порой существенным элементом полифазного подхода. В частности, по этому признаку были обособлены рода *Arthrospira* и *Spirulina* (позднее это подтвердил молекулярно-филогенетический анализ; Litvaitis, 2002), а также два вида прохлорофитов (Pinevich et al., 2012).

Важное место в хемотаксономии цианобактерий занимают фотосинтетические пигменты: главные (в реакционных центрах) и вспомогательные (в антенных комплексах). Если первые в целом консервативны, то молекулярный состав и относительное содержание вторых (соответственно, цвет клеток) варьируют, что иногда отражается в номенклатуре. Так, с доминированием фикоэритрина связаны видовые эпитеты *Altericista violacea*, *Gloeobacter violaceus*, *Lyngbya purpurea*, *Oscillatoria rosea*, *O. rubescens*, *Planktothrix rubescens*, *Snowella rosea* и *Trichodesmium erythraeum*; фикоцианина – оттенки/интенсивность синего цвета и видовые эпитеты *Merismopedia glauca*, *Microcystis aeruginosa* и *Phormidium aerugineo-coeruleum*. Способность модулировать состав фикобилипротеинов при комплементарной хроматической адаптации входит в диагноз родов и видов (Averina et al., 2021). В то же время молекулярный состав каротиноидов (важный признак у зеленых серных бактерий) для цианобактерий не приобрел хемотаксономического значения, хотя иногда он специфичен (Takaichi, 2011). Тем не менее высокое относительное содержание этих пигментов, соответственно, цвет клеток, отразились в некоторых видовых эпитетах (*Geitlerinema carotinosum*, *Lyngbya lutea* и *L. ochracea*).

С середины 1970-х гг. важное таксономическое значение придается другим, чем хлорофилл *a*, хлорофиллам (см. Averina et al., 2019). Немногочисленные виды, не образующие фикобилипротеины, но содержащие хлорофиллы a/*b* (*Prochloron didemni*, *Prochlorothrix* spp.) или 2,4-дивинилхлорофиллы *a*/*b* (*Prochlorococcus marinus*), известны как *прохлорофиты*. Смысловой элемент *Prochloro-* в номенклатуре представителей данной группы исходил из ошибочного предположения о том, что *P. didemni*, описанный первым из них, имел общего предка с зелеными водорослями (см. Pinevich et al., 2012). Другое название этой группы, *зеленые цианобактерии*, не несет филогенетической коннотации, хотя также указывает на использование хлорофилл a/*b*-белкового комплекса вместо фикобилисомы. Данный термин также подчеркивает цвет, обусловленный низким содержанием каротиноидов. Впрочем, доминированием хлорофилла *a* над другими пигментами может объясняться (темно)зеленый цвет цианобактерий и с тривиальным набором пигментов (*Lyngbya nigra*, *Microcystis viridis*, *Phormidium chlorinum*).

В первом (1989 г.) издании руководства Берги прохлорофитам придавался ранг порядка *Prochlorales*. Позднее цианобактерии было предложено рассматривать как филу, а тип светособирающего комплекса считать признаком таксона рангом не выше рода (Pinevich et al., 1997). Эти оба предложения были без необходимой ссылки учтены во втором издании руководства Берги (Castenholz, 2001).

В последние годы активно изучаются штаммы, образующие при адаптации к дальнему красному/ближнему инфракрасному свету (>700 нм) “красносмещенные” (red-shifted) хлорофиллы *d* или *d*/*f* (Averina et al., 2019). Данный признак зафиксирован в нескольких видовых эпитетах. Примером служит *Halomicronema hongdechloiris* (кит. *hong-de* красного цвета и греч. *chloros* зеленый; имеется в виду

красно-смещенный хлорофилл *f*; Chen et al., 2012). Другой пример – *Altericista variichlora* (лат. *varius* разный; подразумеваются хлорофиллы *a*/*d*/*f*; Averina et al., 2021). Третий пример – *Brocelinema telerythrochlorum*, gen. nov. et sp. nov., выделенная из пруда в г. Брюсселе (*Brocela* – название древнего поселения на месте современного Брюсселя; лат. *nema* нить; греч. *tele* далеко и *erythros* красный; имеются в виду красно-смещенные хлорофиллы *d* и *f*) (данное название предлагается авторами для нового штамма, депонированного в коллекции CALU). Конститутивное образование хлорофилла *d* – признак *Acaryochloris marina* и *Candidatus* A. bahamiensis (подробнее см. в обзоре: Пиневич, Аверина, 2022).

Экологические признаки. Таксономические диагнозы цианобактерий могут включать указание на принадлежность к определенной температурной группе (см. Anand et al., 2019); на отношение к солености воды (например, *H. hongdechloris*; Chen et al., 2012); на взаимодействие с твердыми субстратами (примерами служат эндолитные штаммы или компоненты биопленок и микробных матов; см. Velichko et al., 2021); на участие в специфических симбиозах (например, между *Anabaena azollae* с водным папоротником *Azolla* spp.; Plazinski et al., 1990) и т. д.

Данные масс-спектрометрического анализа. Масс-спектрометрический анализ биомаркеров проводится на клетках, клеточных гомогенатах, субклеточных фракциях и отдельных группах молекул. Для этого используются такие методы, как MALDI-TOF, ESI, SELDI и BAMS. Пути использования этих методов в микробиологических исследованиях подробно описаны в обзоре (Velichko, Pinevich, 2019). Богатые возможности предоставляет MALDI-TOF – оперативный и относительно несложный метод с широким спектром применения, преимущественно в протеомике. К сожалению, этот метод пока что редко применяется по отношению к цианобактериям: им анализируются потенциально токсиногенные объекты в цветениях и при скрининге среди культивируемых штаммов. Так, в результате анализа гомогенатов 25 штаммов *Planktothrix* spp. были выявлены 13 хемотипов, в том числе 9 продуцентов микроцистинов. Биомаркером, по которому токсиногенные штаммы *Microcystis aeruginosa* отличались от нетоксиногенных, был состав рибосомных белков (см. обзор Velichko, Pinevich, 2019).

Интересно, что данные MALDI-TOF анализа могут послужить связующим звеном между фенотипическими и генотипическими признаками. Например, иерархическая кластеризация масс-спектров потенциально токсиногенных представителей родов *Anabaena* и *Microcystis* позволила выявить разные филотипы (см. обзор Velichko, Pinevich, 2019). Помимо критериев, основанных на анализе ДНК (см. ниже), востребованными маркерами филогении могут быть спектры рибосомных белков. По сравнению с последовательностью гена 16S рРНК они представляют собой более богатый источник информации, что дополнительно способствует надежной филогенетической реконструкции. В настоящее время остро необходимы MALDI-TOF базы рибосомных белков цианобактерий, в частности, в интересах таксономии этой группы.

Концепция и критерии вида. Генотипические признаки. Под видом прокариотов понимается фенотипически и генотипически целостный (“cohesive”) кластер (Doolittle, Zhaxybaeva, 2009). Конкретнее, это группа фенотипически сходных/генетически родственных клональных популяций в разных местообитаниях в совокупности с набором репрезентативных коллекционных штаммов (определение авторов). В настоящее время качественная и количественная оценка родства и сходства осуществляются на основе консенсуса (т.е. концепция и критерии вида находятся в процессе разработки).

Для таксономии цианобактерий наиболее приемлем монофилетический вариант филогенетической концепции вида (Johansen, Casamatta, 2005; Dvořák et al., 2015). В рамках полифазного подхода вид цианобактерий развернуто определяется как “группа популяций (+штаммов), которые принадлежат к одному и тому же генотипу (роду), характеризуются устойчивыми фенотипическими признаками (устанавливаемыми и распознаваемыми, с четкими границами изменчивости) и имеют одни и те же экологические признаки. Они повторно встречаются (во времени) в разных экологически сходных местообитаниях” (Komárek, 2010).

Род прокариотов по совокупности генотипических и фенотипических признаков представлен видом/штаммом (или группой видов/штаммов), не принадлежащих к филогенетическому кластеру другого валидно опубликованного рода, и его обособленное таксономическое положение подтверждается фенотипическими признаками, отсутствующими у соседних родов (Johansen et al., 2021).

В генотипической классификации прокариотов приняты внутренние границы родов, семейств, порядков и классов, соответственно, 94, 92, 89 и 86% сходства последовательности гена 16S рРНК (Yarza et al., 2014; Rosselló-Móra, Amann, 2015). Консенсусным барьером вида, в том числе у цианобактерий, служат >98.65% сходства (Kim et al., 2014).

При установлении внутривидовых и межвидовых границ дополнительным критерием служит сравнение последовательностей, а также вторичной структуры доменов региона 16S-23S ITS (Johansen et al., 2011). Однако если в первом случае предложен порог >7%, то во втором случае он не установлен по причине высокой

вариабельности пространственной организации данных доменов (Dvořák et al., 2023).

Более высокую разрешающую способность обеспечивают данные мультилокусного анализа генных последовательностей (multilocus sequence analysis; MLSA). В частности, для цианобактерий раздельно проводится выравнивание последовательностей генов 16S рРНК, *rpoC1* и *rbc*L, после чего строятся конкатенированные эволюционные деревья (Averina et al., 2021). При описании рода *Sodalinema* вместо последовательностей генов *rpoC1* и *rbc*L использовались последовательности генов *rpoB* и *GyrB* (Samylina et al., 2021).

Интегральным генотипическим признаком служит среднее количество идентичных нуклеотидов всех гомологичных генов в сравниваемых геномах (average nucleotide identity; ANI), а также межгеномная дистанция (Genome-to-Genome Distance; GGD). Принадлежность к одному и тому же виду оценивается сходством в 95 и 70% соответственно (Konstantinidis, Tiedje, 2005; Thompson et al., 2013). Пока еще редкими примерами служит использование этих признаков применительно к некоторым токсинобразующим цианобактериям (Bouma-Gregson et al., 2019), а также при описании нового рода *Pannus* (Machado et al., 2024).

Наконец, ДНК-фингерпринтинг повторяющихся последовательностей STRR, RAPD и HIP1, которые составляют значительную часть генома цианобактерий (см. Anand et al., 2019), позволяет раздельно описывать дивергентные, но морфологически сходные *криптовиды* в противоположность генетически однородным, но морфологически и экологически различающимся *морфовидам* и *эковидам* (Casamatta et al., 2003).

Номенклатура

Согласно прокариотному кодексу, таксон считается действительно, или валидно опубликованным (validly published) при наличии описания/диагноза и указания типового материала (type material), или номенклатурного типа.

Кодекс также формулирует условия, при которых название является законным (legitimate), т.е. присвоенным с соблюдением приоритета. Применительно к цианобактериям эти условия обычно не выполняются, и поэтому подавляющее большинство таксонов, описанных с начала 2000-х гг., не входит в “Список названий прокариотов, обладающих номенклатурным статусом” (List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature; Parte, 2014).

Значение номенклатурных типов. Номенклатурный тип – это такой элемент таксона, с которым от момента исходной публикации таксона неразрывно связано его название, т.е. тип служит идентификатором и носителем имени таксона. По характеру иерархической лестницы номенклатурных типов прокариотный кодекс сходен с ботаническим кодексом: имя рода определяет имена семейства и порядка; имя порядка – имя класса. Однако субстанциональное отличие прокариотного кодекса от ботанического заключается в разном типовом материале. В первом случае это типовой штамм, представленный чистой культурой (использование последовательности геномной ДНК в качестве номенклатурного типа обсуждается ниже). Во втором случае типовым материалом может быть описание, а также гербарный или потенциально жизнеспособный, но не поддерживаемый в культуре образец. Данное различие типового материала послужило одной из главных проблем при разработке номенклатуры цианобактерий в рамках прокариотного кодекса.

Подчинение номенклатуры цианобактерий правилам прокариотного кодекса. С тех пор, как синезеленых водорослей отнесли к бактериям, их таксономия не регулировалась Международным Кодексом Номенклатуры бактерий (ICNB; Lapage et al., 1992) / Международным Кодексом Номенклатуры Прокариотов (ICNP; Parker et al., 2019), положения которого отличаются от положений Международного Кодекса Ботанической Номенклатуры (ICBN; Greuter et al., 2000) / Международного Кодекса Номенклатуры водорослей, грибов и растений (ICN; Turland et al., 2018).

Ключевое положение ICNP, или Принцип 2 (вступил в силу с ноября 2000 г.) – *зависимость* (“... is not independent”) номенклатуры прокариотов от ботанической номенклатуры. Эта замысловатая формула означает, что при описании новых таксонов рангом рода и выше следует избегать имен, регулируемых ботаническим кодексом. Другое положение фиксирует дату отсчета для приоритета имен – 01.01.1980 (выход списков валидно опубликованных имен бактерий, Approved Lists of Bacterial Names; Skerman et al., 1980). В отличие от этого, приоритет имен синезеленых водорослей считается от 01.05.1753 (выход Species Plantarum Карла Линнея). Третье положение, или Правило 18a, посвящено номенклатурному типу (см. выше). Четвертое – валидная публикация имен прокариотов по прокариотному кодексу возможна только в Международном журнале по систематике и эволюции микроорганизмов (IJSEM). Напротив, “ботанические” имена могут быть валидно опубликованы в разных печатных изданиях или на разных сайтах.

Тема подчинения номенклатуры цианобактерий кодексу ICNB/ICNP обсуждалась на протяжении 50 лет; в период 1971–2021 гг. ей было посвящено около 20 сообщений. Первое предложение (Stanier et al., 1978) поступило от 12-ти членов подкомитета по таксономии фототрофных бактерий Международного комитета по систематике бактерий (ICSB). После того, как его отклонила Юридическая комиссия по номенклатуре бактерий (JCNB)

при ICSB, началась серия дискуссий на форумах и подкомитетах ICSB. В частности, не исключалась возможность поместить имена цианобактерий под общую юрисдикцию двух кодексов – ботанического и бактериального (Trüper, 1986; Oren, 2004; Oren, Ventura, 2017). Однако обращения в адрес ICSB (позднее – ICSP) с конкретным алгоритмом выхода из тупиковой ситуации долго не поступало (см. Oren, 2004). Когда же, наконец, оно появилось (Oren, Garrity, 2014), международное сообщество цианобактериологов было крайне обеспокоено: ведь предлагалось убрать слово *Cyanobacteria* из Общего Соображения 5 (где перечислены группы, номенклатура которых подчиняется правилам ICNP). Действительно, исключение имен цианобактерий из номенклатуры прокариотов грозило катастрофическими последствиями: по сути, ликвидацией бактериальной таксономии данной группы и утратой смысла очищать культуры и создавать коллекции типовых штаммов. Встречное предложение (Pinevich, 2015) состояло в том, чтобы *в виде исключения* (т.е. в обход действующих правил ICNP) изменить Принцип 2 – считать имена цианобактерий, валидно опубликованные согласно ICN, валидно опубликованными и согласно ICNP. Критика данного предложения (см. Oren, 2020) сводилась к тому, что в нем не комментировались вопросы приоритета присвоения и дублирования имен. В итоге, оба предложения были отклонены заочным голосованием членов ICSP (см. Oren et al., 2021). Тем не менее применительно к цианобактериям комитет ICSP все-таки принял решение о независимости номенклатуры прокариотов от ботанической номенклатуры, и соответствующее положение вошло в новую версию ICNP (Oren et al., 2023).

Классификация

В разное время были созданы три классификационные системы синезеленых водорослей/цианобактерий: а) ботаническая; б) бактериологическая; в) филогеномная.

Ботаническая система. Она разрабатывалась на протяжении XIX в. и первой половины XX в. путем морфологического описания полевых образцов и гербарного материала. Основной вклад, связанный с первичным подразделением на одноклеточный и нитчатый морфотипы, а также с приоритетным описанием многих родов и видов, внесли выдающиеся ботаники XIX в. (см. Mollenhauer, Kováčik, 1988) – Карл Адольф Агард (C.A. Agardh), Эдуар Борне (E. Bornet), Жан Пьер Этьен Воше (J.P.E. Vaucher), Фридрих Траугот Кютцинг (F.T. Kützing), Карл Вильгельм фон Нэгели (C.W. von Nägeli), Густав-Адольф Тюрэ (G.-A. Thuret) и Шарль Флао (C. Flahaut). В начале XX в. Лотар Гайтлер (Geitler, 1925) распределил описанные ими рода и виды между пятью “одноклеточными” (Chrooccales, Dermocarpales, Entophysalidales, Pleurocapsales, Siphononematales) и двумя “нитчатыми” (Nostocales и Stigonematales) порядками. Затем, после разбиения или слияния этих таксонов (Geitler, 1932) остались только три порядка: Chroococcales (одноклеточные, бинарно делящиеся), Chamaesiphonales (одноклеточные, гетерополярно делящиеся; почкующиеся, в современной терминологии) и Hormogonales (нитчатые). В дальнейшем по данному алгоритму были созданы системы, различающиеся количеством порядков, но неизменно основанные на фундаментальном подразделении на одноклеточные и нитчатые формы (Еленкин, 1938; Desikachary, 1959; Starmach, 1966).

С середины 1980-х гг. гайтлерианская система поэтапно перерабатывалась и дополнялась с использованием морфологических, ультраструктурных и экофизиологические признаков представителей порядков Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales и Stigonematales (см. Anagnostidis, Komárek, 1985).

Бактериологическая система. В отличие от ботанической системы в данном случае использовался полифазный подход к описанию культивируемых штаммов (Rippka et al., 1979). Однако каркас этой системы по-прежнему составлял ботанический алгоритм. В итоге, цианобактерии распределялись по пяти не таксономическим секциям с разными сочетаниями пар альтернативных морфологических признаков. К ним относились: морфотип (одноклеточный vs. трихомный), способ деления (бинарное vs. множественное), характер ветвления трихома (ложное vs. истинное) и способность к клеточной дифференциации (есть vs. отсутствует). Такая система была с незначительными изменениями использована в двух последовательных изданиях (1989 г. и 2001 г.) руководства Берги. В данном случае пяти секциям sensu Rippka et al. соответствовали морфологические группы, обозначенные как Субсекции I–V (условные эквиваленты ботанических порядков Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales и Stigonematales).

С использованием нетаксономической категории “субсекция” был связан терминологический казус, поскольку цианобактерии исходно подразделялись на пять секций (см. выше). Позднее, в Берги-1989 все бактерии (в том числе “архебактерии”, т.е. археи) были разбиты на 33 фенотипические группы, названные секциями. В частности, Секция 19 (Оксигенные фотосинтезирующие бактерии) состояла из группы (еще одна нетаксономическая категория!) Cyanobacteria и порядка *Prochlorales*. В Берги-2001 цианобактерий уже интерпретировали как филу BX *Cyanobacteria* со странным переходом от классификации

на филогенетической основе к фенотипической системе условных порядков, названных субсекциями (Castenholz, 2001).

Субсекции подразделялись на рабочие таксоны – "формы-рода" (form-genus; под формой понимались широко распространенные объекты характерной морфологии, такие, как *Nostoc* spp.; Castenholz, 1992). Формы-рода не объединялись в семейства и не состояли из видов.

За исключением отдельных случаев (в частности, штаммов Субсекций IV и V, образующих дифференцированные клетки), использованная в руководстве Берги система не согласовалась с филогенетическим древом и поэтому в настоящее время она устарела.

Филогеномная классификация. В ее основе лежит не групповое объединение по морфологическому сходству, а эволюционное родство (см. Johansen, Casamatta, 2005). С самого начала целью было отделить монофилетичные таксоны от полифилетичных (Komárek, 2006). Затем на древе появились новые филогенетические порядки Chroococcidiopsidales и Spirulinales (Komárek et al., 2014). Наконец, MLSA-анализ морфологически однородных, но полифилетичных Synechococcales (Komárek et al., 2020) и Oscillatoriales (Martins et al., 2019) позволил описать внутри этих групп новые виды, рода и семейства (Mai et al., 2018; Mishra et al., 2021; Tuji et al., 2021; Zimba et al., 2021), а также обособить порядки Gloeomargaritales ordo nov. (Moreira et al., 2017) и Thermostichales ordo nov. (Komárek et al., 2020).

При разработке новейшей классификации цианобактерий на уровне выше рода были использованы все доступные результаты секвенирования геномов в сочетании с данными 16S рРНК-филогении (Strunecký et al., 2023). Предложенная система, в том числе 10 новых порядков (табл. 2) и 15 новых семейств, опирается на филогеномное древо (особо прослежен феномен морфологической конвергенции взаимно удаленных таксонов); в комментариях даны фенотипические сведения, полезные полевым исследователям.

Проблема таксономической избыточности цианобактерий. Число описываемых видов цианобактерий неуклонно растет (Nabout et al., 2013). Только за период 2014–2021 гг. число переименованных или вновь описанных таксонов составило примерно 140 родов и 300 видов (Kaštovský, 2023). Пугающий рост числа публикаций с описанием новых цианобактерий ведет к таксономической избыточности ("насыщению"; Johansen et al., 2021). В связи с этим имело бы смысл изменить стратегию описания путем либо укрупнения, либо ограниченного дробления таксонов. Для этого можно было бы сузить спектр морфологических признаков (данная стратегия уже использовалась, хотя и без последствий для классификации синезеленых водорослей; Drouet, 1981). Набор генотипических признаков следовало бы, напротив, расширить и пересмотреть в свете разработки концепции вида у цианобактерий (что является частью общей задачи таксономии прокариотов).

Экогеномная классификация. Первым шагом в данном направлении стало комбинированное использование филогеномных данных и экогеномного подхода (Walter et al., 2017). В частности, с использованием множественных маркеров (последовательностей консервативных генов, а также результатов ANI и GGD) было построено конкатенированное эволюционное древо для 99-ти практически полноразмерных (с покрытием в 98.23–100%) геномов. Параллельно с этим на основе метагеномных данных было оценено распределение этих геномов по разным экосистемам.

В результате были предложены 28 новых родов и 32 новых вида, а также выявлены глобальные экогруппы цианобактерий (низкотемпературная, низкотемпературная копиотрофная,

Таблица 2. Динамика развития филогеномной системы цианобактерий*

Публикация	Порядки	Общее число семейств
Komárek, 2006	Chroococcales, Gloeobacterales, Nostocales, Oscillatoriales, Pseudanabaenales, Synechococcales	28
Komárek et al., 2014	Chroococcales, **Choococcidiopsidales**, Gloeobacterales, Nostocales, Oscillatoriales, **Pleurocapsales**, Pseudanabaenales, **Spirulinales**, Synechococcales	45
Strunecký et al., 2023	**Acaryochloridales**, **Aegococcales**, Chroococcales, Chroococcidiopsidales, **Coleofasciculales, Desertifilales, Geitlerinematales,** Gloeobacterales, **Gloeomargaritales**, **Gomontiellales, Leptolyngbyales, Nodosilineales**, Nostocales, **Oculatellales,** Oscillatoriales, **Prochlorotrichales**, Pseudanabaenales, Spirulinales, Synechococcales, **Thermostichaes**	50

*Вводимые порядки выделены жирным шрифтом.

высокотемпературная олиготрофная). Однако большинство предложенных таксонов не было валидно опубликовано. Кроме того, при обособлении новых таксонов не учитывались те, которые ранее были опубликованы валидно, но без приведения данных геномного секвенирования. Например, штамм PCC 7105, указанный в Берги-2015 как типовой для морского кластера формы-рода *Geitlerinema*, предложен как новый вид *G. catellasis* (Walter et al., 2017). Однако по данным молекулярно-генетического анализа этот штамм не относится к валидно опубликованному и филогенетически подтвержденному роду *Geitlerinema* (Strunecky et al., 2017). Впоследствии он стал типовым для валидно опубликованного нового рода *Baaleninema* с типовым видом *B. simplex* (Samylina et al., 2021). Так или иначе, ответственная номенклатурная идентификация, безальтернативно соотнесенная с генетическими базами данных, имеет принципиальное значение для современных классификационных систем цианобактерий (Komárek, 2016).

Дальнейшее членение глобальных экогрупп может быть осуществлено с использованием таких категорий, как рабочая таксономическая единица (operational taxonomic unit; OTU), таксономическая единица-кандидат (Candidate taxonomic unit; CTU) и экологически значимая таксономическая единица (ecologically significant taxonomic unit; ESTU).

ТАКСОНОМИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В СВЕТЕ НЕКОТОРЫХ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ ПРОКАРИОТНОГО КОДЕКСА

В настоящее время перед прокариотным кодексом стоят, по крайней мере, три проблемы, и все они имеют прямое отношение к таксономии цианобактерий.

Положение ICNP о чистой культуре типового штамма

Согласно кодексу ICNP, номенклатурным типом вида служит штамм, представленный чистой культурой (Правило 18a), т.е. только при этом условии таксон может быть валидно опубликован. Однако даже в последнем издании Кодекса (Oren et al., 2023), термин *чистая культура* используется без уточнения, притом что известное определение (Gottschalk et al., 1992) “...чистая культура микроорганизма – это популяция (клон, штамм), полученная из отдельной клетки и, будучи свободной от других (контаминирующих) микроорганизмов, называемая аксеничной культурой” сформулировано не четко, а рутинные критерии чистоты культуры ненадежны (Pinevich et al., 2018).

Существенно, что под *чистой* культурой (pure culture), притом что чистота как мера удаления примесей может быть разной (в случае химических реактивов это категории “ч”, “чда” и т.д.), подразумевается *аксеничная* культура (axenic culture, греч. *axenos* – свободный от чужого). Иными словами, это культура, не содержащая посторонних видов, генетически однородная популяция. Однако и возможность получения такой культуры, и достоверность используемых критериев аксеничности вызывают сомнения. Так, остаточная контаминация неизбежно сохраняется не только при применении разных физических способов очистки (промывка, фильтрация, дифференциальное центрифугирование, предельные разведения и т.д.), но и при использовании физиологического метода элективных сред (Vázquez-Martínez et al., 2004). В итоге очищаемый штамм оказывается не аксеничной, а накопительной культурой (enrichment). В свою очередь, рутинным доказательством аксеничности считается тест на фенотипическую однородность популяции: единообразие морфологии объекта и его сходное поведение в микроскопическом препарате, а также образование одинаковых колоний, в том числе на диагностических средах (Gottschalk et al., 1992). Однако судить об аксеничности только с помощью таких тестов невозможно (Heck et al., 2016; Pinevich et al., 2018). Во-первых, за гранью визуального наблюдения могут скрываться сопутствующие ультрамикробы (Huber et al., 2002; Duda et al., 2012). Во-вторых, даже в предельных разведениях и при клонировании очищаемый штамм могут сопровождать некультивируемые объекты (Lagier et al., 2015).

Идеальная (100%-ная) аксеничность – это теоретически предполагаемое стохастическое состояние; на практике оно нереально и недоказуемо (Heck et al., 2016; Pinevich et al., 2018). Иное дело вывод об условной аксеничности (Pinevich et al., 2018). Он возможен по результатам метагеномного анализа, свидетельствующего о присутствии в очищаемой культуре только одного *геновида* (genospecies; Rosselló-Mora et al., 2004) со сходством ампликонов гена 16S рРНК более 98.65% (Kim et al., 2014). Во избежание ложного вывода из-за ПЦР-артефактов необходим дополнительный анализ вариабельности ITS, ANI и индекса максимальных уникальных совпадений (MUM).

Для цианобактерий положение ICNP о чистой культуре типового штамма распространяется только на таксоны, валидно опубликованные в журнале IJSEM (до сих пор это только 4 рода и 7 видов; Oren, 2011). Естественно, не следует постфактум оспаривать, что культуры в этих исследованиях действительно были чистыми (как и культуры в первой компиляции таксономии цианобактерий; Rippka et al., 1979). Однако их декларированная аксеничность сомнительна не только по общим соображениям (см. выше), но и в связи со спецификой метаболизма цианобактерий. Во-первых,

первичная продукция неизбежно провоцирует развитие консументов. Во-вторых, обычные у цианобактерий капсулы и чехлы защищают сателлитов от физических и химических воздействий. В-третьих, цианобактерии часто находятся в облигатной зависимости от сателлитов (Velichko et al., 2015; Heck et al., 2016). В итоге, исследователи либо не подозревают, что вместо чистых культур имеют дело с мультиксеничными монокультурами, либо сознательно обходят требование ICNP, считая положение ICNP о чистой культуре типового штамма анахроничным препятствием для современных исследований (Alvarenga et al., 2017).

Добавление ранга филы к ICNP

Фила, или филум (греч. *phylon*, лат. *phylum* поколение) – один из высших рангов в ботанической и зоологической таксономиях, где он, соответственно, выступает как отдел и тип. В таксономии прокариотов фила имеет наивысший ранг и со второй половины 1970-х гг. данная категория используется при обобщении данных 16S-палеонтологии. Однако этот таксон не рассматривался в ICNP. Несмотря на необходимость включить в номенклатуру прокариотов таксоны рангом выше класса, ICSP долго воздерживался от подобного шага, и только по инициативе влиятельных авторитетов (Oren et al., 2015) ранг филы был включен в ICNP (Oren et al., 2023). До этого в рамках номенклатуры, поддержанной базой данных GTDB (Parks et al., 2018), было предложено изменить названия фил, имеющих культивируемых представителей, используя стандартный суффикс -ota (Whitman et al., 2018).

Вскоре после публикации списка измененных таким образом названий он был одобрен комитетом ICSP (Oren, Garrity, 2021). Критики данного решения (Lloyd, Tahon, 2022; Panda et al., 2022) обратили внимание на угрозу информационного хаоса при смешении старых и новых названий, особенно в случае широко документированных крупных фил *Actinobacteria*, *Firmicutes* и *Proteobacteria*. Далее, ICNP не рекомендует присваивать неблагозвучные названия, а это не было строго соблюдено (например, *Chlamydiota* вместо *Chlamydota*). Наконец, среди новых названий встречаются громоздкие конструкции, например суффикс *-ota* сопровождает прежнее полное название (например, *Chrysiogenetota* вместо *Chrysiogenota*).

Фила *Cyanobacteriota*, как не имевшая номенклатурного статуса, не вошла в упомянутый список по причине отсутствия валидно опубликованного рода *Cyanobacterium* с типовым видом *C. stanieri*. Следует напомнить, что первоначальное предложение подчинить номенклатуру цианобактерий правилам бактериального кодекса (Stanier et al., 1978) было отклонено; позже было отклонено и предложение типового рода *Cyanobacterium* с типовым видом *C. stanieri* и типовым штаммом PCC 7202 (Rippka, Cohen-Bazire, 1983). Аналогичным образом, было отклонено предложение семейства *Cyanobacteriaceae* (Komárek et al., 2014): этот таксон не имел номенклатурного статуса, поскольку, согласно ботаническому кодексу ICBN, род *Cyanobacterium* был нелегитимным (в описании отсутствовал латинский диагноз и не было ссылки на гербарный голотип).

Согласно последним данным, род *Cyanobacterium* принадлежит к новому семейству *Geminocystaceae* (Tuji et al., 2021). Недавно с использованием полифазного подхода на основе описания типового вида *C. stanieri* он был валидно опубликован по правилам ICN (Oren et al., 2022). Поскольку филогенетический кластер семейства *Geminocystaceae* состоит из субкластера штаммов типового р. *Geminocystis*, субкластера штаммов "*Cyanobacterium aponinum*" и субкластера штаммов "*Cyanobacterium stanieri*" (Polyakova et al., 2023), данная атрибуция не противоречит монофилетическому принципу. Таким образом, с учетом состоявшегося подчинения номенклатуры цианобактерий правилам ICNP (см. выше), название филы *Cyanobacteriota* получает номенклатурный статус.

Создание параллельного ICNP кодекса номенклатуры (SeqCode)

Взрывообразное накопление метаданных (Whitman et al., 2019; Hugenholtz et al., 2021) актуализировало тему имен таксонов-кандидатов, по правилам ICNP не имеющих номенклатурного статуса (Murray, Schleifer, 1994). Попытки радикально решить эту проблему начались с предложения (Whitman, 2016) считать номенклатурным типом по правилам ICNP не только культуру, но и последовательность геномной ДНК. Затем это предложение было дополнительно аргументировано (Konstantinidis et al., 2017; Whitman et al., 2019), и многие исследователи в области метагеномного анализа его поддержали (Murray et al, 2020). Однако комитет ICSP его отклонил (Göker et al., 2022), на что последовал сепаратистский шаг: был разработан и анонсирован кодекс номенклатуры, параллельный ICNP (Whitman et al., 2022).

Основные сведения об этом "Кодексе номенклатуры прокариотов, описанных по данным секвенирования ДНК" (Code of Nomenclature of Prokaryotes Described from Sequence Data; SeqCode), а также руководство к действиям согласно его положениям и рекомендациям, приведены в недавней публикации (Hedlund et al., 2022). Черновик текста размещен по сетевому адресу https://seqco.de. Следует подчеркнуть, что за исключением использования другого номенклатурного типа, SeqCode в целом копирует структуру ICNP и признает приоритет имен, опубликованных по его правилам до 01.01.2022 г.

Несмотря на осторожный оптимизм (Konstantinidis et al., 2017), конвергенция между двумя

кодексами, тем более их объединение, маловероятны. Редколлегия журнала IJSEM не намерена рассматривать описания, содержащие ссылку вроде “законно опубликовано по положениям SeqCode” (Göker et al., 2022). В то же время журнал Systematic and Applied Microbiology готов считать имена валидно опубликованными и по правилам ICNP, и по правилам SeqCode (Wu, Ivanova, 2023). Администрация SeqCode временно предоставляет портал “SeqCode Registry” для валидации и курирования имен в порядке, который предписывается “Комитетом по систематике прокариотов, описываемых по данным секвенирования” (Committee on the Systematics of Prokaryotes Described from Sequence Data, CSPDS; см. Hedlund et al., 2022). После прохождения данного фильтра результаты секвенирования/аннотирования генома могут стать предметом журнальной публикации.

Цианобактерии, полученные в смешанной культуре или зарегистрированные в базах данных по последовательности гена 16S рРНК, вряд ли будут аксенизированы в обозримом будущем, так что они на неопределенный срок останутся “кандидатами” по действующим правилам ICNP. Тем не менее с настоящего момента перед ними открыты два выхода из номенклатурного тупика – их имена могут быть валидно опубликованы по правилам ICN либо по правилам SeqCode в зависимости от изучаемого материала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В таксономии цианобактерий происходят эпохальные перемены. В настоящее время цианобактерии интегрированы в общий поток таксономических проблем прокариотов. Эти проблемы решаются на фоне взрывообразного накопления данных секвенирования генов 16S рРНК, а также благодаря глобальным выводам из результатов метагеномного анализа. Прогресс таксономии цианобактерий неразрывно связан с поисками объектов, обладающих ранее неизвестными признаками. Яркими примерами служат описание объектов с несколькими типами не фотосинтетического метаболизма, а также получение штаммов с нетривиальными формами фотосинтетических пигментов, в частности, красно-смещенными хлорофиллами. В задачи будущих исследований входит ограничение таксономической избыточности цианобактерий и дальнейшая разработка концепции их вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания и комментарии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ № 24-24-00052.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов исследований с использованием животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гоби Хр. Обозреніе системы растеній. Петроградъ, 1916. 63 с. + 5 табл.

Громов Б.В., Мамкаева К.А. Электронно-микроскопическое изучение паразитизма бактерии *Bdellovibrio chlorellavorus* на клетках зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* // Цитология. 1972. Т. 14, С. 256–260.

Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Монография пресноводных и наземных Cyanophyceae, обнаруженных в пределах СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1 (при участии М.М. Голлербаха и др.). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 985 с.

Пиневич А.В. Эволюция светособирающих антенн и филогенез оксигенных фототрофов // Цитология. 1991. Т. 33. С. 3–21.

Пиневич А.В., Аверина С.Г. На краю радуги: длинноволновые хлорофиллы и фотосинтетическая адаптация цианобактерий к дальнему красному свету // Микробиология. 2022. Т. 91. С. 666–684.

Pinevich A.V., Averina S.G. On the edge of the rainbow: red-shifted chlorophylls and far-red light photoadaptation in cyanobacteria // Microbiology (Moscow). 2022. V. 91. P. 631–648.

Alvarenga D.O., Fiore M.F., Varani A.M. A metagenomic approach to cyanobacterial genomics // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art 809. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00809

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1 – Introduction // Algol. Stud. 1985. V. 38–39. P. 291–302.

Anand N., Thajuddin N., Dadheech P.K. Cyanobacterial taxonomy: morphometry to molecular studies // Cyanobacteria: from basic science to applications / Eds. A.K. Mishra, D.N. Tiwari, A.N. Rai. NY & L.: Elsevier, 2019. P. 43–64.

Arieli B., Shahak Y., Taglicht D., Hauska G., Padan E. Purification and characterization of sulfide-quinone

reductase, a novel enzyme driving anoxygenic photosynthesis in *Oscillatoria limnetica* // J. Biol. Chem. 1994. V. 269. P. 5705–5711.

Averina S.G., Velichko N.V., Pinevich A.A., Senatskaya E.V., Pinevich A.V. Non-*a* chlorophylls in cyanobacteria // Photosynthetica. 2019. V. 57. P. 1109–1118.

Averina S., *Polyakova E.*, *Senatskaya E.*, *Pinevich A.* A new cyanobacterial genus *Altericista* and three species *A. lacusladogae* sp. nov., *A. violacea* sp. nov., and *A. variichlora* sp. nov., described using a polyphasic approach // J. Phycol. 2021. V. 57. P. 1517–1529.

Bland J.A., Brock T.D. Genus IV *Leucothrix* Oersted 1844, 44 [AL] // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. N.Y.: Springer, 2005. V. 2. Part B.P. 162–168.

Bonen L., Doolittle W.F., Fox G.E. Cyanobacterial evolution: results of 16S ribosomal ribonucleic acid sequence analyses // Can. J. Biochem. 1979. V. 57. P. 879–888.

Bouma-Gregson K., Olm M.R., Probst A.J., Anantharaman K., Power M.E., Banfield J.F. Impacts of microbial assemblage and environmental conditions on the distribution of anatoxin-a producing cyanobacteria within a river network // ISME J. 2019. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0374-3

Cardona T. A fresh look at the evolution and diversification of photochemical reaction centers // Photosynth. Res. 2015. V. 126. P. 111–134.

Casamatta D.A., Vis M.L., Sneath R.G. Cryptic species in cyanobacterial systematics, a case study of *Phormidium retzii* (Oscillatoriales) using RAPD molecular markers and 16S rDNA sequence data // Aquat. Bot. 2003. V. 77. P. 295–309.

Castenholz R.W. Species usage, concept, and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae) // J. Phycol. 1992. V. 28. P. 737–745.

Castenholz R.W. Oxygenic photosynthetic bacteria // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.R. Boone, R.W. Castenholz, G.M. Garrity. NY: Springer, 2001. V. 1. P. 474–487.

Chen M., Li Y., Birch D., Willows R.D. A cyanobacterium that contains chlorophyll *f* – a red-absorbing photopigment // FEBS Lett. 2012. V. 586. P. 3249–3254.

Cohen Z., Margheri M.C., Tomaselli L. Chemotaxonomy of cyanobacteria // Phytochemistry. 1995. V. 40. P. 1155–1158.

Colwell R.R. Polyphasic taxonomy of the genus *Vibrio:* Numerical taxonomy of *Vibrio cholerae*, *Vibrio parahaemolyticus*, and related *Vibrio* species // J. Bacteriol. 1970. V. 104. P. 410–433.

De Bary A. 1885. Vorlesungen über Bakterien. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1885. 144 S.

Desikachary T.V. Cyanophyta // I.C.A.R. Monographs on Algae / Ed. M.S. Randhawa. New Dehli: Indian Counc. Agricult. Res., 1959. 686 p.

Di Rienzi S.C., Sharon I., Wrighton K.C., Koren O., Hug L.A., Thomas B.C., Goodrich J.K., Bell J.T., Spector T.D., Banfield J.F., Ley R.E. The human gut and groundwater harbor non-photosynthetic bacteria belonging to a new candidate phylum sibling to Cyanobacteria // eLife. 2013. V. 2. https://doi.org/10.7554/eLife.01102

Doolittle W.F., Zhaxybayeva O. On the origin of prokaryotic species // Genome Res. 2009. V. 19. P. 744–756.

Drews G. The roots of microbiology and the influence of Ferdinand Cohn on microbiology in the 19th century // FEMS Microbiol. Rev. 2000. V. 24. P. 225–249.

Drouet F. Revision of the *Stigonemataceae* with a summary of the classification of the blue-green algae // Nowa Hedwigia. 1981. V. 6. P. 1–221.

Duda V.I., Suzina N.E., Polivtseva V.N., Boronin A.M. Ultramicrobacteria: formation of the concept and contribution of ultramicrobacteria to biology // Microbiology (Moscow). 2012. V. 81. P. 379–390.

Dvořák P., Jahodářová E., Stanojković A., Skoupý S., Casamatta D.A. Population genomics meets the taxonomy of cyanobacteria // Algal Res. 2023. V. 72. https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103128

Dvořák P., Poulíčková A., Hašler P. Belli M., Casamatta D.A., Papini A. Species concepts and speciation factors in cyanobacteria, with connection to the problems of diversity and classification // Biodivers. Conserv. 2015. V. 24. P. 739–757.

Fischer A. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena, Gustav Fischer, 1897. 136 S.

Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1945. V. II. 939 p.

Garcia-Pichel F., Zehr J.P., Bhattacharya D., Pakrasi H.B. What's in a name? The case of cyanobacteria // J. Phycol. 2020. V. 56. P. 1–5.

Geitler L. Cyanophyceae. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1925. 450 p.

Geitler L. Cyanophyceae // Dr.L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig: Akad. Verlag, 1932. Bd. XIV. 1196 S.

Geitler L. Einige kritische Bemerkungen zu neuen zusammenfassenden Darstellungen der Morphologie und Systematik der Cyanophyceen // Pl. Syst. Evol. 1979. V. 132. P. 153–160.

Göker M., Moore E.R.B., Oren A., Trujillo M. Status of the SeqCode in the International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2022. V. 72. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005754

Gottschalk J.C., Harder W., Prins R.A. Principles of enrichment, isolation, cultivation, and preservation of bacteria // The Prokaryotes. 2nd edn. / Eds. A. Balows, H.G. Trüper, M. Dworkin, W. Harder, K.-H. Schleifer. NY e.a.: Springer, 1992. V. 1. P. 149–196.

Greuter W., McNeill J., Barrie F.R. et al. (Eds.). International Code of Botanical Nomenclature (St. Louis Code), adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St. Louis, Missouri, July–August 1999. Königstein, Koeltz Sci. Books, 2000. 28 p.

Gromov B., Mamkaeva K. In: Validation List No. 5. Validation of the publication of new names and new combinations

previously effectively published outside the IJSB // Int. J. Syst. Bacteriol. 1980. V. 30. P. 676–677.

Guglielmi G., Cohen-Bazire G. Etude taxonomique d'un genre de cyanobactérie Oscillatoriacée: le genre *Pseudanabaena* LAUTERBORN. I. Etude ultrastructurale // Protistologica. 1984. V. 20. P. 377–391.

Heck K., Machineski G.S., Alvarenga D.O., Vaz M.G.M.V., de Mello Varani A., Fiore M.F. Evaluating methods for purifying cyanobacterial cultures by qPCR and high-throughput Illumina sequencing // J. Microbiol. Meth. 2016. V. 129. P. 55–60.

Hedlund B.P., Chuvochina M., Hugenholtz P., Konstantinidis K.T., Murray A.E., Palmer M., Parks D.H., Probst A.J., Reysenbach A.-L. SeqCode: a nomenclatural code for prokaryotes described from sequence data // Nat. Microbiol. 2022. V. 7. P. 1702–1708.

Hoffmann L., Komárek J., Kaštovský J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state in 2004 // Algolog. Stud. 2005. V. 117. P. 95–115.

Huber H., Hohn M.J., Rachel R., Fuchs T., Wimmer V.C., Stetter K.O. A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont // Nature. 2002. V. 414. P. 63–67.

Hugenholtz P., Chuvochina M., Oren A., Parks D.Y., Soo R.M. Prokaryotic taxonomy and nomenclature in the age of big sequencing data // ISME J. 2021. V. 15. P. 1879–1892.

Johansen J.R., Casamatta D.A. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm // Algol. Stud. 2005. V. 117. P. 71–93.

Johansen J.R., González-Rezendis L., Escobar-Sánches V., Segal-Kischinevzky C., Martinez-Yerena J., Hernández-Sánchez J., Hernández-Pérez G., León-Tejera H. When will taxonomic saturation be achieved? A case study in *Nunduva* and *Kyrtuthrix* (Rivulariaceae, Cyanobacteria) // J. Phycol. 2021. V. 57. P. 1699–1720.

Johansen J.R., Kovacik L., Casamatta D.L., Iková K.F., Kaštovský J. Utility of 16S-23S sequence and secondary structure for recognition of intrageneric and intergeneric limits within cyanobacterial taxa: *Leptolyngbya corticola* sp. nov. (Pseudanabaenaceae, Cyanobacteria) // Nova Hedwigia. 2011. V. 92. P. 283–302.

Kämpfer P., Spring S. Genus *Incertae Sedis XVI. Sphaerotilus*. Kützing 1833, 386 [AL] // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. NY: Springer, 2005. V. 2. Part C.P. 750–755.

Kaštovský J. Welcome to the jungle!: an overview of modern taxonomy of cyanobacteria // Hydrobiologia. 2024. V. 851. P. 1063–1077. https://doi.org/10.1007/s10750-023-05356-7

Kim M., Oh H.S., Park S.C., Chun J. Towards a taxonomic coherence between average nucleotide identity and 16S rRNA gene sequence similarity for species demarcation of prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2014. V. 64. P. 346–351.

Komárek J. Cyanobacterial taxonomy: current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches // Algae. 2006. V. 21. P. 349–375.

Komárek J. Recent changes (2008) in cyanobacteria taxonomy based on a combination of molecular background with phenotype and ecological consequences (genus and species concept) // Hydrobiologia. 2010. V. 639. P. 245–259.

Komárek J. A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications // Eur. J. Phycol. 2016. V. 51. P.346–353. https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1163738

Komárek J., Johansen J.R., Šmarda J., Strunecký O. Phylogeny and taxonomy of *Synechococcus*-like cyanobacteria // Fottea. 2020. V. 20. P. 171–191.

Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach // Preslia. 2014. V. 86. P. 295–335.

Konstantinidis K.T., Rosselló-Móra R., Amann R. Uncultivated microbes in need of their own taxonomy // ISME J. 2017. V. 11. P. 2399–2406.

Konstantinidis K.T., Tiedje J.M. Genomic insights that advance the species definition for prokaryotes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. P. 2567–2572.

Lagier J.-C., Edouard S., Pagnier I., Mediannikov O., Drancourt M., Raoult D. Current and past strategies for bacterial culture in clinical microbiology // Clin. Microbiol. Rev. 2015. V. 8. P. 208–235.

Lapage S.P., Sneath P.H.A., Lessel E.F., Lessel E.F., Skerman V.B.D., Seeliger H.P.R., Clark W.A. (Eds.). International Code of Nomenclature of Bacteria. Bacteriological Code, 1990 Revision. Washington (DC): ASM Press, 1992. 159 p.

Lewin R. The Prochlorophytes // The Prokaryotes. A handbook on Habitats, Isolation, and Identification of Bacteria / Eds. M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Trüper, A. Balows, H. Schlegel. Berlin e.a.: Springer, 1981. V. 1. Ch. 13. P. 257–266.

Litvaitis M.K. A molecular test of cyanobacterial phylogeny: inferences from constraint analysis // Hydrobiologia. 2002. V. 468. P. 135–145.

Lloyd K.G., Tahon G. Science depends on nomenclature, but nomenclature is not science // Nat. Rev. Microbiol. 2022. V. 20. P. 123–124.

Los D.A., Mironov K.S. Modes of fatty acid desaturation in cyanobacteria: an update // Life. 2015. V. 5. P. 554–567.

Machado M.J., Botero N.B., Andreote A.P.D., Feitosa A.M.T., Popin R.V., Sivonen K., Fiore M.F. Genomic insights into the taxonomy and metabolism of the cyanobacterium *Pannus brasiliensis* CCIBt3594 // Taxonomy. 2024. V. 4. P. 184–198.

Mai T., Johansen J.R., Pietrasiak N., Bohunická M., Martin P. Revision of the *Synechococcales* (Cyanobacteria) through recognition of four families including *Oculatellaceae fam. nov.*, and *Trichocoleaceae fam. nov.* and six new genera containing 14 species // Phytotaxa. 2018. V. 365. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.365.1.1

Mareš J., Strunecký O., Bučinská L., Wiedermannová J. Evolutionary patterns of thylakoid architecture in Cyanobacteria // Front. Microbiol. 2019. V. 10. Art. 277. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00277

Martins M.D., Machado-de-Lima N.M., Branco L.H.Z. Polyphasic approach using multilocus analysis supports the establishment of the new aerophytic cyanobacterial genus *Pycnacronema* (*Coleophasciculaceae*, Oscillatorriales) // J. Phycol. 2019. V. 55. P. 146–159.

Matheus Carnevali P.B., Schultz F., Castelle C.J., Kantor R.S., Shih P.M., Sharon I., Santini J.M., Olm M.R., Amano Y., Thomas B.C., Antharaman K., Burstein D., Becraft E.D., Stepanauskas K., Woyke T., Banfield J.F. Hydrogen-based metabolism as an ancestral trait in lineages sibling to the Cyanobacteria // Nat. Commun. 2019. V. 10. Art. 463. https://doi.org/10.1038/s41467-018-08246-y

Mishra D., Saraf A., Kumar N., Pal S., Singh P. Issues in cyanobacterial taxonomy: comprehensive case study of unbranched, false branched and true branched heterocystous cyanobacteria // FEMS Microbiol. Lett. 2021. V. 368. Art. fnab005. https://doi.org/10.1093/femsle/fnab005

Mollenhauer D., Kováčik L. Who was who in Cyanophyte research. I. // Arch. Hydrobiol. Suppl. 80. 1988. V. 80. P. 1–4.

Moreira D., Tavera R., Benzerara K., Skouri-Panet F., Couradeau E., Gérard E., Lousset Fonto C., Novelo E., Zivanovic Y., López-Garcia P. Description of *Gloeomargarita lithophora* gen. nov., sp. nov., a thylakoid-dearing, basal-branching cyanobacterium with intracellular carbonates, and proposal of Gloeomargaritales ord. nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2017. V. 67. P. 653–658.

Murray A.E., Freudenstein J., Gribaldo S., and other 61 authors. Roadmap for naming uncultivated Archaea and Bacteria // Nat. Microbiol. 2020. V. 5. P. 987–994.

Murray R.G.E. A place for bacteria in the living world // Bergey's Manual of determinative Bacteriology / Eds. R.E. Buchanan, N.E. Gibbons. Baltimore: The Williams & Wilkins Company, 1974. P. 4–9.

Nabout J.C., da Silva Rocha B., Carneiro F.M., Sant'Anna C.L. How many species of Cyanobacteria are there? Using a discovery curve to predict the species number // Biodivers. Conserv. 2013. V. 22. P. 2907–2918.

Oren A. A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2004. V. 54. P. 1895–1902.

Oren A. Cyanobacterial systematics and nomenclature as featured in the International Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy / International Journal of Systematic Bacteriology / International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2011. V. 61. P. 10–15.

Oren A. Three alternative proposals to emend the Rules of the International Code of Nomenclature of Prokaryotes to resolve the status of the *Cyanobacteria* in the prokaryotic nomenclature // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2020. V. 70. P. 4406–4408.

Oren A., Arahal D.R., Göker M., Moore E.R.B., Rosselló-Mora R., Sutcliffe I.C. International Code of Nomenclature of Prokaryotes. Prokaryotic Code (2022 Revision) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2023. V. 73. Art. 005585. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005585

Oren A., Arahal D.R., Rosselló-Mora R., Sutcliffe I.C. Emendation of General Consideration 5 and Rules 18a, 24a and 30 of the International Code of Nomenclature of Prokaryotes to resolve the status of the *Cyanobacteria* in the prokaryotic nomenclature // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2021. V. 71. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004939

Oren A., da Costa M.S., Garrity G.M. et al. Proposal to include the rank of phylum in the International Code of Nomenclature of Prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2015. V. 65. P. 4284–4287.

Oren A., Garrity G.M. Proposal to change General Consideration 5 and Principle 2 of the International Code of Nomenclature of Prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2014. V. 64. P. 309–310.

Oren A., Garrity G.M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2021. V. 71. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005056

Oren A., Mareš J., Rippka R. Validation of the names *Cyanobacterium* and *Cyanobacterium stanieri*, and proposal of *Cyanobacteriota* phyl. nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2022. V. 72. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005528

Oren A., Shilo M. Anaerobic heterotrophic dark metabolism in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*: sulfur respiration and lactate fermentation // Arch. Microbiol. 1979. V. 122. P. 77–84.

Oren A., Ventura S. The current status of cyanobacterial nomenclature under the "prokaryotic" and the "botanical" code // Ant. van Leeuwenhoek. 2017. V. 110. P. 1257–1269.

Panda A., Islam S.T., Sharma G. Harmonizing prokaryotic nomenclature: fixing the fuss over phylum name flipping // mBio. 2022. V. 13. Art. e00970-22. https://doi.org/10.1128/mbio.00970-22

Parker C.T., Tindall B.J., Garrity G.M. International Code of Nomenclature of Prokaryotes. Prokaryotic Code (2008 revision) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2019. V. 69. P. S1–S111.

Parks D.H., Chuvochina M., Waite D.W., Rinke C., Skarshewski A., Chaumeil P.-A., Hugenholtz P. A standardized bacterial taxonomy based on genome phylogeny substantially revises the tree of life // Nat. Biotechnol. 2018. V. 35. P. 996–1004.

Parte A.C. LPSN – List of prokaryotic names with standing in nomenclature // Nucl. Acids Res. 2014. V. 42. P. 613–616.

Pinevich A.V. Proposal to consistently apply the International Code of Nomenclature of Prokaryotes (ICNP) to names of the oxygenic photosynthetic bacteria (cyanobacteria) including those validly published under the International Code of Botanical Nomenclature

(ICBN)/International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (ICN), and proposal to change Principle 2 of the ICNP // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2015. V. 65. P. 1070–1074.

Pinevich A.V., Andronov E.E., Pershina E.V., Pinevich A.A., Dmitrieva H.Y. Testing culture purity in prokaryotes: criteria and challenges // Ant. van Leeuwenhoek. 2018. V. 111. P. 1509–1521.

Pinevich A., Averina S. New life for old discovery: amazing story about how bacterial predation on *Chlorella* resolved a paradox of dark cyanobacteria and gave the key to early history of oxygenic photosynthesis and aerobic respiration // Protistology. 2021. V. 15. P. 107–126.

Pinevich A.V., Averina S.G., Velichko N.V. Another view on the role of photosynthetic pigments in taxonomy of oxygenic-phototrophic bacteria // Int. J. Syst. Bacteriol. 1997. V. 47. P. 1264–1267.

Pinevich A., Velichko N., Ivanikova N. Cyanobacteria of the genus *Prochlorothrix //* Front. Microbiol. 2012. V. 3. Art. 173. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00173

Plazinski J., Zheng Q., Taylor R., Croft L., Rolfe B.G., Gunning B.E. DNA probes show genetic variation in cyanobacterial symbionts of the *Azolla* fern and a closer relationship to free-living *Nostoc* strains than to free-living *Anabaena* strains // Appl. Environ. Microbiol. 1990. V. 56. P. 1263–1270.

Polyakova E., Averina S., Pinevich A. Geminocystis urbisnovae sp. nov. (Chroococcales, Cyanobacteria): polyphasic description complemented with a survey of the family *Geminocystaceae* // Algae. 2023. V. 38. P. 93–110.

Ponce-Toledo R.I., Deschamps P., López-Garcia P., Zivanovic Y., Berzerara K., Moreira D. An early-branching freshwater cyanobacterium at the origin of plastids // Curr. Biol. 2016. V. 27. P. 1–6.

Prakash O., Verma M., Sharma P., Kumar M., Kumari K., Singh A., Kumari H., Jit S., Gupta S.K., Khanna M., Lal R. Polyphasic approach of bacterial classification – An overview of recent advances // Indian J. Microbiol. 2007. V. 47. P. 98–108.

Rahmatpour N., Hauser D.A., Nelson J.M., Chen P.Y., VillarealA J.C., Ho M.-Y., Li F.-W. A novel thylakoid-less isolate fills a billion-year gap in the evolution of Cyanobacteria // Curr. Biol. 2021. V. 31. P. 1–14.

Reichenbach H. Taxonomy of the gliding bacteria // Annu. Rev. Microbiol. 1981. V. 35. P. 339-364.

Reichenbach H., Ludwig W., Stackebrandt E. Lack of relationship between gliding cyanobacteria and filamentous gliding heterotrophic bacteria: comparison of 16S rRNA catalogues of *Spirulina*, *Saprospira*, *Vitreoscilla*, *Leucothrix*, and *Herpetosiphon* // Arch. Microbiol. 1986. V. 145. P. 391–395.

Rippka R., Cohen-Bazire G. The cyanobacteriales: A legitimate order based on the type strain C*yanobacterium stanieri*? // Ann. Microbiol. (Paris). 1983. V. 134B. P. 21–36.

Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdman M., Stanier R.Y. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // J. Gen. Microbiol. 1979. V. 111. P. 1–61.

Rosselló-Móra R., Amann R. Past and future species definitions for Bacteria and Archaea // Syst. Appl. Microbiol. 2015. V. 38. P. 209–216.

Rosselló-Móra R., Kämpfer P. Defining microbial diversity – the species concept for prokaryotic and eukaryotic microorganisms // Microbial diversity and bioprospecting / Ed. A.T. Bull. Washington, DC.: ASM Press, 2004. P. 29–39.

Samylina O.S., Sinetova M.A., Kupriyanova E.V., Starikov A. Yu., Sukhacheva M.V., Dziuba M.V., Tourova T.P. Ecology and biogeography of the "marine Geilterinema" cluster and description of *Sodalinema orleanskyi* sp. nov., *Sodalinema gerasimenkovae* sp. nov., *Sodalinema stali* sp. nov. and *Baaleninema simplex* gen. et sp. nov. (Oscillatoriales, Cyanobacteria) // FEMS Microbiol. Ecol. 2021. V. 97. Art. fiab104. https://doi.org/10.1093/femsec/fiab104

Schütz M., Brugna M., Lebrun E., Baymann F., Huber R., Stetter K.O., Hauska G., Toci R., Lemesle-Meunier D., Tron P., Schmidt C., Nitschke W. Early evolution of cytochrone *bc* complexes // J. Mol. Biol. 2000. V. 300. P. 663–675.

Shih P.M., Hemp J., Ward L.M., Matzke N.J., Fischer W.W. Crown group Oxyphotobacteria postdate the rise of oxygen // Geobiology. 2017. V. 15. P. 19–29.

Skerman V.B.D., McGowan V., Sneath P.H.A. Approved lists of bacterial names // Int. J. Syst. Bacteriol. 1980. V. 30. P. 225–420.

Sly L.I., Fegan M. Genus IV. *Lewinella* Sly, Taghavi and Fegan 1998, 735 ^{VP} // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. N.R. Krieg, J.T. Staley, D.R. Brown et al. NY e.a.: Springer, 2011. V. 4. P. 366–370.

Smith A.J. Modes of cyanobacterial carbon metabolism // The Biology of Cyanobacteria / Eds. N.G. Carr, B.A. Whitton. Oxford e.a.: Blackwell Sci. Publ., 1982. P. 47–85.

Spring S., Kämpfer P. Genus *Incertae Sedis* XIII. *Leptothrix*. Kützing 1843, 184 ^{AL} // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd edn. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. NY: Springer, 2005. V. 2. Part C.P. 740–746.

Stanier R.Y. The position of cyanobacteria in the world of phototrophs // Carlsberg Res. Communs. 1977. V. 42. P. 77–98.

Stanier R.Y., Cohen-Bazire G. Phototrophic prokaryotes: the cyanobacteria // Annu. Rev. Microbiol. 1977. V. 31. P. 225–274.

Stanier R.Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order Chroococcales) // Bacteriol. Rev. 1971. V. 35. P. 171–205.

Stanier R.Y., van Niel C.B. The concept of a bacterium // Arch. Mikrobiol. 1962. B. 42. S. 17–35.

Stanier R.Y., Sistrom W.R., Hansen T.A., Whitton B.A., Castenholz R.W., Pfennig N., Gorlenko V.M.,

Kondratieva E.N., Eimhjellen K.E., Whittenbury R., Gherna R.L., Trüper H.G. Proposal to place the nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria // Int. J. Syst. Bacteriol. 1978. V. 28. P. 335–336.

Starmach K. Cyanophyta-Sinice // Flora slodkowodna Polski. Warszawa: PAN, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, 1966.V. 2. P. 1–753.

Strohl W.R. Genus *Vitreoscilla* Pringsheim 1949c, 70 AL // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. NY: Springer, 2005a. V. 2. Part C.P. 851-–858.

Strohl W.R. Genus III *Beggiatoa* Trevisan 1842, 56AL // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. NY: Springer, 2005b. V. 2. Part C.P. 148–161.

Strunecký O., Ivanova A.P., Mareš J. An updated classification of cyanobacterial orders and families based on phylogenomic and polyphasic analysis // J. Phycol. 2023. V. 59. P. 12–51.

Takaichi S. Carotenoids in algae: distribution, biosyntheses and functions // Mar. Grugs. 2011. V. 9. P. 1101–1118.

Thauer R.K. A fifth pathway of carbon fixation // Science. 2007. V. 318. P. 1732-1733.

Thompson C.C., Chimetto L., Edwards R.A. et al. Microbial genomic taxonomy // BMC Genomics. 2013. V. 14. Art. 913.
https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-913

Tindall B.J., Rosselló-Mora R., Busse H.-J., Ludwig W., Kämpfer P. Notes on the characterization of prokaryote strains for taxonomic purposes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2010. V. 60. P. 249–266.

*Trüper H.*G. International Committee on Systematic Bacteriology Subcommittee on the Taxonomy of Phototrophic Bacteria. Minutes of the Discussion Workshop: Taxonomy of Cyanobacteria, 17 to 19 June 1985, Paris, France // Int. J. Syst. Bacteriol. 1986. V. 36. P. 114–115.

Tuji A., Yamaguchi H., Kataoka T., Sato M., Sano T., Niiyama Y. Annamia dubia sp. nov. with a description of a new family, Geminocystaceae fam. nov. (Cyanobacteria) // Fottea. 2021. V. 21. P. 100–109.

Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. [Eds.]. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) Adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten, Koeltz Botanical Books, 2018. 254 p.

Vandamme P., Pot B., Gillis M., de Vos P., Kersters K., Swings J. Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics // Microbiol. Rev. 1996. V. 60. P. 407–438.

*Vázquez-Martínez G., Rodriguez M.H., Hernández-Hernández F., Ibarra J.*E. Strategy to obtain axenic cultures from field-collected samples of the cyanobactertium *Phormidium animalis* // J. Microbiol. Meth. 2004. V. 57. P. 115–121.

Velichko N., Chernyaeva E., Averina S., Gavrilova O., Lapidus A., Pinevich A. Consortium of the "bichlorophyllous" cyanobacterium *Prochlorothrix hollandica* and chemoheterotrophic partner bacteria: culture and metagenome-based description // Environ. Microbiol. 2015. V. 7. P. 623–633.

Velichko N.V., Pinevich A.V. Classification and identification tasks in microbiology: mass spectrometric methods coming to the aid // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 534–547.

Velichko N., Smirnova S., Averina S., Pinevich A. A survey of Antarctic cyanobacteria // Hydrobiologia. 2021. V. 11. P. 2627–2652.

Walter J.M., Coutinho F.H., Dutilh B.E., Dutilh B.E., Swings J., Thompson F.L., Thompson C.C. Ecogenomics and taxonomy of Cyanobacteria phylum // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Art. 2132.
https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02132

Ward L.M., Cardona T., Holland-Moritz H. Evolutionary implications of anoxygenic phototrophy in the bacterial phylum *Candidatus* Eremiobacterota (WPS-2) // Front. Microbiol. 2019. V. 10. Art. 1658.
https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01658

Whitman W.B. Modest proposals to expand the type material for naming prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2016. V. 66. P. 2108–2112.

Whitman W.B., Chuvochina M., Hedlund B.P., Hugenholtz P., Konstantinidis T.T., Murray A.E., Palmer M., Parks D.H., Probst A.J., Reysenbach A.-L., Rodrigues-R L.M., Roselló-Móra R., Sutcliff I., Venter S.N. Development of the SeqCode: A proposed nomenclatural code for uncultivated prokaryotes with DNA sequences as type // Syst. Appl. Microbiol. 2022. V. 45. Art. 126305.
https://doi.org/10.1016/j.syapm.2022.126305

Whitman W.B., Oren A., Chuvochina M. Proposal of the suffix *-ota* to denote phyla. Addendum to "Proposal to include the rank of phylum in the International Code of Nomenclature of Prokaryotes" // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2018. V. 68. P. 967–969.*

Whitman W.B., Sutcliffe I.C., Rosselló-Mora R. Proposal for changes in the International Code of Nomenclature of Prokaryotes: granting priority to *Candidatus* names // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2019. V. 69. P. 2174–2175.

Williams H.N., Baer M.L., Tudor J.J. Genus I. *Bdellovibrio* Stolp and Starr 1963, 243AL // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. / Eds. D.J. Brenner, N.R. Krieg, J.T. Staley, G.M. Garrity. NY: Springer, 2005. V. 2. Part C.P. 1041–1053.

Wu D., Ivanova N. A tale of two codes // Nature Rev. Microbiol. 2023. V. 21. P. 486.

Xiong J., Bauer C.E. Complex evolution of photosynthesis // Annu. Rev. Plant Biol. 2002. V. 53. P. 503-521.

Yarza P., Yilmaz P., Pruesse E., Glőckner F.D., Ludwig W., Scleifer K.-H., Whitman W.B., Euzéby J., Amann R.,

Roselló-Móra R. Uniting the classification of cultured and uncultured bacteria and archaea using 16S rRNA sequenes // Nature Rev. Microbiol. 2014. V. 12. P. 635–645.

Zimba P.V., Shalygin S., Huang I. et al. A new boring toxin producer – *Perforafilum tunnelli* gen. & sp. nov. (Oscillatoriales, Cyanobacteria) isolated from Laguna Madre, Texas, USA // Phycologia. 2021. V. 60. P. 10–24.

REVIEWS

Taxonomy of Cyanobacteria: The Era of Change

A. V. Pinevich[1], * and S. G. Averina[1]

[1]Saint Petersburg State University, St.-Petersburg, 199034, Russia
**e-mail: Pinevich.A@mail.ru*

Abstract. Until mid-1970s, cyanobacteria have been interpreted as algae despite they differed from other members of this taxonomic group by the absence of cell nucleus (that is currently considered a character of prokaryotic organization). However, when bacteria were reinterpreted as prokaryotes, blue-green algae became reattributed as cyanobacteria, and bacteriologists began to study their cultured strains with microbiology methods. But since these objects did not obey the provisions of bacteriological code (ICNB), the development of their taxonomy had certain problems, especially regarding nomenclature, that could not be solved until early-2010s. Current changes in taxonomy of cyanobacteria result from a general progress in taxonomy of prokaryotes due to the explosive accumulation of 16S rRNA gene sequencing data, particularly of uncultured objects. Advances in the description of cyanobactera are as follows: I) based on polyphasic approach, new taxa ranging from species to order were published; II) "dark" objects demonstrating several types of non-photosynthetic metabolism were described; III) the objects producing red-shifted chlorophylls *d* and *f* were published. Advances in the nomenclature of cyanobacteria are: IV) taxa validly published according to the botanical code (ICN) are also considered valid under the prokaryotic code (ICNP); V) category of phylum was introduced into ICNP, and due to valid publication of the type genus *Cyanobacterium*, the phylum name *Cyanobacteriota* became legitimate; VI) names of uncultured *Candidatus* objects could get standing in nomenclature based on the SeqCode in which type material is represented by genomic DNA sequences. Advances in the classification of cyanobacteria are: VII) evolutionary tree of oxygenic phototrophs and related phylotypes was construed; VIII) phylogenomic system of orders and families was elaborated; IX) ecogenomic system combining genome analysis and genome distribution data was offered. The subject for future research is a restriction of taxonomic redundancy in cyanobacteria, and further attempts to develop their species concept.

Keywords: International Code of Botanical Nomenclature (ICN), International Code of Nomenclature of Prokaryotes Described from Sequence Data (SeqCode), molecular phylogeny, phylum, polyphasic approach, Prokaryotic Code (ICNP), pure culture, taxonomy of cyanobacteria, type strain, *Vampirovibrionia*