УДК 582.232:504.455(477.75+571.15)

О.С. САМЫЛИНА[1], **Л.М. ГЕРАСИМЕНКО**[1], **Н.В. ШАДРИН**[2]

[1]Ин-т микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН,
пр. 60 летия Октября, д. 7, корп. 2, 117312 Москва, Россия
[2]Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАНУ,
пр. Нахимова, 2, 99011 Севастополь, Украина

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОТРОФНЫХ СООБЩЕСТВ В МИНЕРАЛЬНЫХ ОЗЁРАХ КРЫМА (УКРАИНА) И АЛТАЙСКОГО КРАЯ (РОССИЯ)

Исследованы высокоминерализованные сульфатно-хлоридные озера морского и континентального происхождения в Крыму и аталассогенные карбонатные озера Алтайского края. Разнообразие сообществ, отвечающих за первичную продукцию в минеральных водоёмах, можно свести к следующим типам: цианобактериальные биоплёнки и маты, альгобактериальные сообщества, растительно-бактериальные маты, цианобактерии, развивающиеся непосредственно под минеральным осадком, планктонные сообщества. Морфология первых трёх типов универсальна и совпадает для фототрофных сообществ разнообразных минеральных озёр. Отклонения от этой структуры могут возникать в зависимости от физико-химических условий среды и организма-эдификатора. В озёрах Крыма обнаружены все типы сообществ, в системе водоёмов алтайских Танатар – исключительно плёнки и однолетние маты. Биомасса сообществ, определенная по содержанию хлорофилла *a*, варьировала от 10 до 600 мг хл./м^2 в зависимости от организмов-эдификаторов. Установлено, что видовой состав доминирующих цианобактерий в изученных озёрах зависит от степени минерализации озера и присутствия беспозвоночных с пастбищным типом питания.

Ключевые слова: гиперсолёные, содовые озёра, цианобактерии, цианобактериальные сообщества, альгобактериальные сообщества, растительно-бактериальные сообщества.

Введение

На протяжении всей докембрийской истории Земли преобладали консервативные цианобактериальные сообщества, практически не отличающиеся от современных. Они были распространены повсеместно, резко доминируя в определенных палеогеографических обстановках – амфибиальных ландшафтах. Эти сообщества сейчас обнаруживаются в виде слоистых окаменелостей – строматолитов (Заварзин, 1993; Сергеев, 1993; Розанов, 2002; Geobiology …, 2008). Современные фототрофные сообщества галофильных микроорганизмов вызывают интерес как аналоги древних наземных экосистем, поскольку сами высокоминерализованные озёра можно рассматривать как аналоги древних озёр и рефугиумы для реликтовых микроорганизмов (Заварзин, 1993, 2007; Заварзин, Жилина, 2000).

Согласно гидрохимической классификации континентальных природных вод Курнакова-Валяшко (Валяшко, 1962), основанной на сочетаниях главных катионов и анионов, выделяются три основных типа минеральных природных вод: 1) карбонатный (содовый), где главными компонентами являются ионы Na^+ (K^+), Cl^-, SO_4^{2-}, HCO_3^-, CO_3^{2-}, а содержание ионов Mg^{2+} и Ca^{2+} в жидкой фазе находится в пределах растворимости $CaCO_3$ и $MgCO_3$; 2) сульфатный, где главными компонентами являются ионы Na^+ (K^+), Mg^{2+}, Cl^-, SO_4^{2-}, а содержание Ca^{2+} находится в пределах растворимости карбоната и сульфата кальция; 3) хлоридный, где главными компонентами являются ионы Na^+ (K^+), Mg^{2+}, Ca^{2+}, Cl^-, а содержание SO_4^{2-} находится в пределах растворимости сульфата кальция. Содержание анионов HCO_3^- и CO_3^{2-} в водах сульфатного и хлоридного типов находится в пределах величин растворимости их кальциевых и магниевых солей.

Во всех типах высокоминерализованных природных вод наблюдается высокое содержание ионов Na^+ (K^+) и Cl^-, а в содовых озёрах доминируют карбонатные и бикарбонатные соли, что обуславливает стабильно щелочные значения pH (высокую карбонатную щёлочность). Под стабильностью в данном случае следует понимать длительное существование озера как карбонатной системы со своими гидрохимическими циклами, обусловленными климатическими, геологическими и почвенными факторами.

Географическое распространение минеральных озер подчиняется определенным закономерностям, которые указывают на тесную связь с климатическими, геологическими и почвенными условиями. Решающее значение при этом имеет климат. Высокая концентрация солей в озерах обычно наблюдается в условиях малого поверхностного стока и больших испарений, свойственных степным, полупустынным и пустынным районам. Таким образом, гиперсолёные местообитания можно найти на всех континентах в большинстве стран. По происхождению озерных котловин, растворов солей минеральные озера делятся на водоемы морского (талассогенные) и континентального (аталассогенные) происхождения.

Сульфатные и хлоридные минеральные озёра по происхождению могут быть как талассо-, так и аталассогенными. Содовые озёра представляют собой типичные щелочные местообитания аталассогенного происхождения. При этом образование их происходит в тех же условиях, что и аталассогенных хлоридных озёр: высокая концентрация солей обычно наблюдается в бессточных водоёмах, но для формирования озёр содового типа важен недостаток щелочноземельных катионов (Mg^{2+} и Ca^{2+}) при обилии карбонат-ионов в подстилающих породах или стоках.

Материалы и методы

Мы исследовали преимущественно высокоминерализованные сульфатно-хлоридные озёра морского и континентального происхождения в Крыму и аталассогенные карбонатные озёра Алтайского края.

В период с августа 2004 г. по август 2006 г. в Крыму были исследованы пять гиперсолёных озёр на Керченском п-ве (Кояшское, Киркояшское, Марфовское, Шимаханское и Тобечикское), Херсонесское озеро на мысе Херсонес в Севастополе и система водоёмов Бакальской косы. Среди них есть озёра морского происхождения (Кояшское, Тобечикское, Бакальское и Херсонесское), с питанием преимущественно морскими водами, и континентального происхождения (Марфовское, Шимаханское, Киркояшское), которые образовались в кальдерах грязевых вулканов. Озёра также сильно отличаются по степени антропогенного влияния: от практически нетронутых (например, Кояшское, расположенное на территории Опукского природного заповедника) до испытывающих сильное антропогенное влияние (Херсонесское, Марфовское и др.). Общая минерализация исследованных озёр варьировала от 13 до 360 ‰ по рефрактометру в зависимости от сезона и места отбора проб, значения pH составляли 7,4-9,9 в зависимости от времени суток. Основными компонентами рапы были NaCl (для талассогенных) и сульфаты (для аталассогенных). Карбонаты присутствовали в незначительных количествах и были представлены в основном бикарбонатом (табл. 1).

В июне 2007 г. мы исследовали разнообразие цианобактерий (*Cyanophyta*) в содовых озёрах Алтайского края – Танатар (I–VI) и прилегающих водоёмах. Эти аталассогенные озёра расположены в Михайловском районе Алтайского края в непосредственной близости от посёлка Малиновое озеро, где находится Михайловский завод химических реактивов. Озёра испытывают довольно сильное антропогенное влияние – с 1928 г. там ведётся промышленная добыча соды. Общая минерализация озёр варьировала от 20 до 235 ‰ по рефрактометру, значение pH – от 9,4 до 10,2 в зависимости от места отбора проб. Основными компонентами рапы этих озёр были $Na_2CO_3 + NaHCO_3$ и NaCl (см. табл. 1).

Отбор проб проводили цилиндрическим пробоотборником диаметром 12 мм или вырезанием кусочка мата. Хлорофилл *a* из образцов экстрагировали 8 мл 80 %-го раствора этанола в темноте в течение суток. Экстинкцию измеряли на полевом ФЭКе с красным фильтром. Содержание хлорофилла *a* на единицу площади вычисляли по формуле: хл. (мг/м^2) = (ОП × 23 × *V*) : (10^3 × *S*), где ОП – оптическая плотность; 23 – коэффициент пересчёта, установленный для данного прибора ранее (мкг/мл); *V* – объём спирта, использованного для экстракции (мл); 10^3 – коэффициент пересчёта мкг в мг; *S* – площадь, с которой взят образец (м^2).

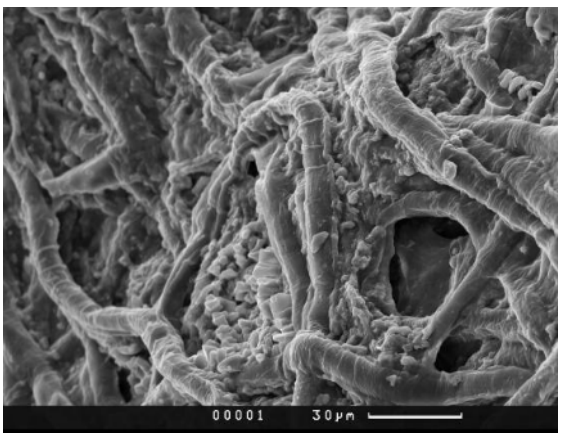
Солёность определяли с помощью рефрактометра ATAGO ATC-S/Mill-E, значения pH – pH-метром «pHep 2», карбонатную щёлочность – титрованием по стандартной методике (Лурье, 1984).

Для исследования с помощью сканирующей электронной микроскопии (SEM-300) образцы отмывали от солей и высушивали на воздухе, напыляли золотом и палладием. Элементный состав образцов устанавливали с помощью линк-анализатора Link-860.

Для определения видового состава цианобактерий использовали «Определитель пресноводных водоро слей» (Голлербах и др., 1953).

Результаты и обсуждение

В озёрах Крыма обнаружены разнообразные типы сообществ с цианобактериями: цианобактериальные маты и биоплёнки, альгобакте - риальные маты, растительно-бактериальные маты, цианобактерии под минеральной коркой (гипса и галита) и в планктоне (Шадрин и др., 2008).



а

б

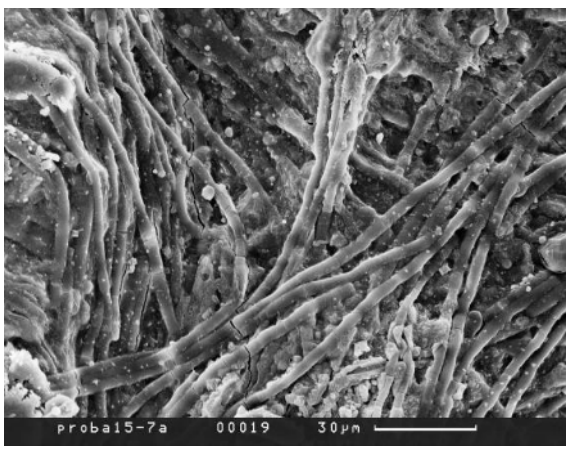
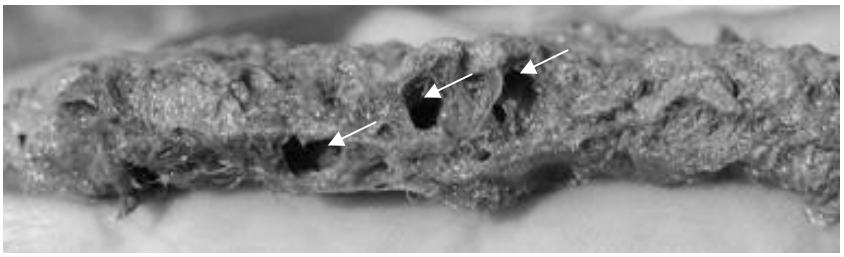
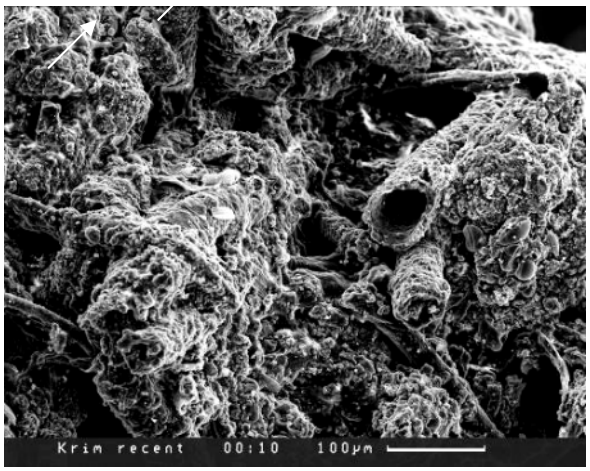


Рис. 1. Цианобактериальные сооб - щества минеральных озёр: *а* – галофильный мат (Крым, оз. Ши - маханское); *б* – алкалофильный мат (Алтайский край, Танатар III). СЭМ



а



б

Рис. 2. Галофильный альгобактериальный мат (Крым, Бакальская коса): *а* – общий вид (стрелками отмечены «газовые ниши»); *б* – СЭМ галофильного альгобактериального мата

В системе водоёмов Танатар выявлены только цианобактериальные плёнки и однолетние маты. Цианобактериальные маты чаще находятся на дне водоёма, на сероводородном иле, но отдельные участки их могут отрываться и всплывать. Эдификаторами таких сообществ являются нитчатые цианобактерии из сем. *Oscillatoriaceae**, которые, переплетаясь трихомами и выделяя слизь, образуют плотные плёнки, устойчивые к разрыву. Морфологически такие сообщества из содовых озёр Алтая и солёных озёр Крыма одинаковы (рис. 1).

Альгобактериальные сообщества Крымских озёр по своей структуре сходны с цианобактериальными. Они образованы нитчатыми зелёными водорослями, такими как *Cladophora* sps. и *Ulothrix* sp., среди нитей которых развиваются также цианобактерии (рис. 2). Трихомное строение цианобактерий и нитчатое строение водорослей в данном случае

* Здесь и далее система на уровне семейств, родов и видов приведена согласно : Algae of Ukraine, 2006.

обуславливает единый принцип организации циано- и альгобактериальных сообществ: переплетаясь, нити образуют ткань, но в первом случае плотную, а во втором – рыхлую, но устойчивую к физическим воздействиям. Та же закономерность наблюдается на растительно-бактериальных матах, обнаруженных нами в Шимаханском озере в 2005 г., при солёности 60-75 ‰. Образованы такие маты высшими растениями рода *Ruppia* и цианобактериями. Их основой являются либо проростки, либо взрослые растения *Ruppia* sp., на которых развиваются разнообразные нитчатые цианобактерии (*Oscillatoria terebriformis*, *O. tenuis*, *Phormidium laminosum*, *Ph. woronichinii*, *Lyngbya martensiana*, *Spirulina major*, *S. tenuissima*). Сначала цианобактерии оплетают проростки рода *Ruppia* на дне озера, а затем, по мере развития растения, всё сообщество переходит в плавающее состояние. Как донные, так и плавающие сообщества имеют характерную трёхслойную структуру: зелёную зону оксигенного фотосинтеза, розовую зону развития пурпурных бактерий и чёрную зону сульфатредукции. Видовой состав цианобактерий в обоих типах сообществ одинаков, но изменяется соотношение видов. Третьим этапом развития такого сообщества является отмирание листьев и стеблей, которые, медленно разлагаясь, прибиваются к берегу. Как правило, на такой плавающей массе оформленного мата уже нет, а развиваются многочисленные деструкторы.

В системе озёр Танатар ни альгобактериальных, ни растительно-бактериальных сообществ не обнаружено. Обильное развитие нитчатых водорослей наблюдалось, как правило, в пресных или слабоминерализованных водоёмах, где они образовывали либо плавающие водорослевые плёнки, либо взвесь мелких колоний. Исключение составляли альгобактериальные «шары», обнаруженные в озёрах Танатар V и VI с общей минерализацией 60-70 ‰ и концентрацией карбонатов 33-44 г/л. Там массово в виде сплошного ковра, покрывающего прибрежные участки озёр, развивались весьма специфические сообщества, представляющие собой многолопастные шары диаметром около 5 см (рис. 3, *а*). Тело шара образовано сифоновой водорослью *Vaucheria* sp., на которой развиваются многочисленные нитчатые, а также одноклеточные (*Oscillatoria granulata*, *Phormidium foveolarum*, *Spirulina tenuissima*, *Synechococcus cedrorum*, *Synechocystis salina*) бактерии, диатомовые водоросли (*Navicula* sp.) и протисты (см. рис. 3).

Озеро Кояшское характеризуется постоянной высокой солёностью, вплоть до насыщения и образования толстой корки соли на большой его площади. Под этой коркой на камнях и иле обнаружено обильное развитие одноклеточных цианобактерий. В содовых озёрах Алтая, где основным минералом является трона, развития цианобактерий в непосредственном соприкосновении с кристаллами не обнаружено.

За исследуемый период (август 2004 г. – август 2006 г.) в озёрах Крыма морфологически идентифицировано около 50 видов цианобактерий из 11 родов (Шадрин и др., 2008). Наиболее многочисленными и по количеству видов, и по частоте встречаемости оказались представители родов *Oscillatoria* и *Phormidium*. Во всех исследованных озёрах преобладали нитчатые цианобактерии. В алкалофильных сообществах озёр Танатар морфологически идентифицировано 11 видов цианобактерий, принадлежащих к 7 родам.

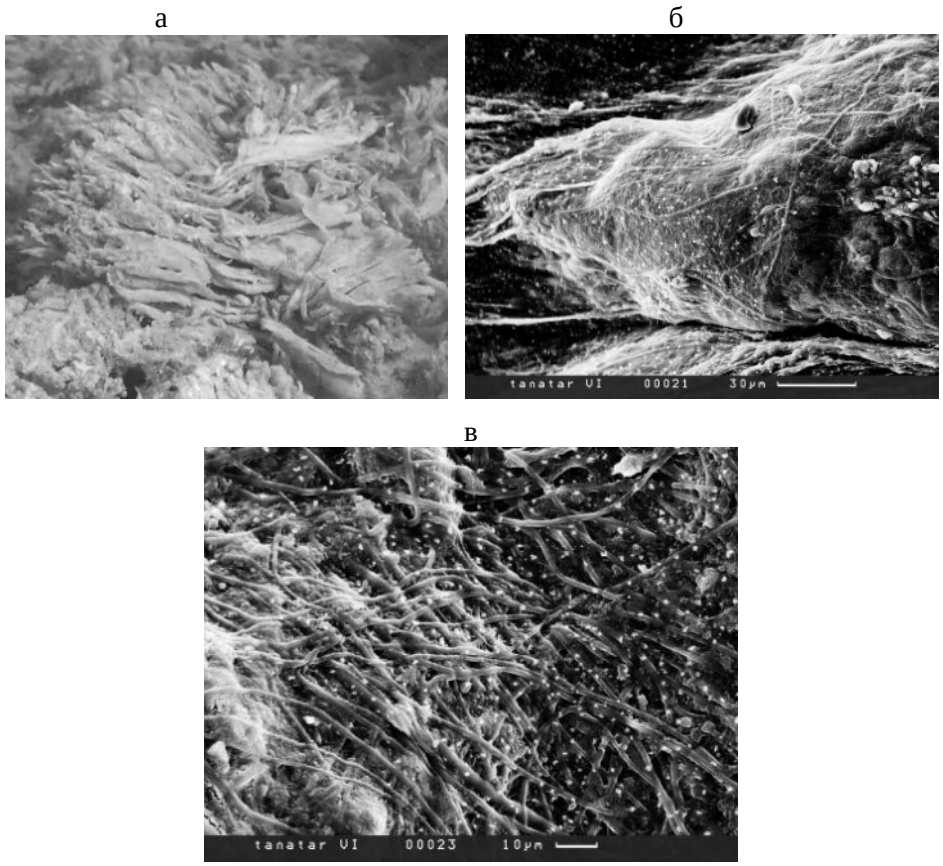


Рис. 3. Альгобактериальные «шары»: *а* – лопастная структура отдельного «шара»; *б* – лопасть «шара» (*Vaucheria* sp.) с нитями цианобактерий на ней; *в* – плотное переплетение трихомов цианобактерий на талломе *Vaucheria* sp. СЭМ

Разнообразие сообществ, отвечающих за первичную продукцию в исследованных нами минеральных водоёмах, можно свести к следующим типам: 1) цианобактериальные биоплёнки и маты, эдификаторами которых служат большей частью нитчатые цианобактерии; 2) альгобактериальные сообщества с эвкариотическими водорослями в качестве основного компонента; 3) растительно-бактериальные маты, в которых физическую

структуру сообщества составляют высшие водные растения; 4) цианобактерии непосредственно под минеральным осадком; 5) планктонные сообщества, не имеющие обособленного физического строения.

Морфология первых трёх типов универсальна и совпадает для фототрофных сообществ разнообразных минеральных озёр. Общим и являются классическая слоистая макроструктура, описанная в литературе по цианобактериальным матам (Герасименко, Заварзин, 1993; Stal, 2000; Герасименко и др., 2003), и соответствующее ей вертикальное послойное распределение функциональных групп микроорганизмов по слоям. Во всех типах структурированных сообществ выделяются три обособленные зоны: зелёная зона с развитием оксигенных фотосинтетиков, розовая зона с развитием аноксигенных фотосинтетиков (пурпурных серных бактерий) и чёрная зона сульфатредукции (реже – метаногенеза). Эта структура – результат физико-химических градиентов, которые присутствуют в матах и зависят от метаболической активности самих микроорганизмов (Герасименко, Заварзин, 1993; Stal, 2000).

Описанная структура фототрофных сообществ является универсальной, но не строгой, и может изменяться в зависимости от физико-химических условий среды (глубина водоёма, минерализация и т.д.) и организма-эдификатора. Закономерности этих изменений на гиперсолёных и содовых озёрах совпадают:

1. Глубина водоёма. Биоплёнки, отличающиеся от матов отсутствием выраженных розового и чёрного слоёв, чаще всего развиваются на небольших глубинах (1-5 см): на иле мелких луж, на песчаной косе в местах просачивания морской воды, на неглубоких перекатах. Часто это периодически и кратковременно смачиваемые места. Плёнки часто оказываются на воздухе и высыхают, но при повторном смачивании развиваются заново. При этом важную роль может играть не только образование новых нитей, но и быстрое появление на поверхности старых. Таким образом, в течение нескольких часов формируется новая биоплёнка. В более глубоких водоёмах (до 15 см) развиваются слоистые циано- и альгобактериальные сообщества.

2. Организм-эдификатор. Можно выделить два морфологических типа биоплёнок: плотные и рыхлые, причём плотные плёнки, как правило, имеют зелёный цвет и представляют собой сплетение нитчатых цианобактерий. Рыхлые плёнки обычно бывают коричневого цвета, легко распадаются при извлечении из водоёма. Такие биоплёнки большей частью состоят из полуразложившейся органики и одноклеточных эвкариотических водорослей, часто также содержат короткие фрагменты нитчатых цианобактерий (см. ниже).

Сравнение биоплёнок различных типов в водоёмах Бакальской косы (Крым)

Описание плёнки	Структура плёнки
Плотные тёмно-зелёные плёнки на дне мелких лужиц	Плотное переплетение нитей *Microcoleus chthonoplastes* или других нитчатых цианобактерий (*Lyngbya aestuarii*, *L. confervoides*, *Oscillatoria acuminata*, *Phormidium boryanum*)
Придонные и отрывающиеся *рыхлые* биоплёнки зелёного и жёлто-зелёного цвета	Обилие одноклеточных слизеобразующих цианобактерий и эвкариот; в меньшем количестве нитчатые формы *Oscillatoria simplicissima*, *O. tenuis*, *Phormidium molle* и др.
Рыхлые зеленовато-бурые или коричневые плёнки	Бурая гомогенная масса разлагающихся органических остатков, среди которых встречаются серые комки нитчатой серной бактерии *Beggiatoa* sp. и в большом количестве диатомовые водоросли, лишь изредка нити *Oscillatoria limosa*, *Spirulina major*, *Ph. boryanum*, *Lyngbya majuscula* и др.

Эти два типа плёнок могут развиваться смешанно в одном водоёме в виде зелёных пятен на коричневом фоне. Такая же мозаичность может наблюдаться в пределах плёнки одного типа. Иногда прослеживается пространственное изменение внешнего вида пленок, например по направлению от берега к центру водоёма, что может быть обусловлено сменой видового состава цианобактерий или изменением соотношения видов. Для биоплёнок из различных гиперсолёных озёр Крыма и содовых озёр Алтайского края отмечены те же закономерности. Таким образом, неоднородная морфология плёнок в водоёме отражает либо стадии их развития, либо различия в организмах-эдификаторах, или влияние внешних факторов.

Цианобактериальные сообщества, как правило, плотные, в то время как альгобактериальные (с нитчатыми зелёными водорослями) – рыхлые. Цианобактериальные маты чаще находятся на дне мелких водоёмов, на сероводородном иле, но отдельные их участки вследствие механических воздействий (ветры, волнения воды) могут отрываться и всплывать. В отличие от них рыхлые и толстые водорослевые слои альгобактериальных сообществ всегда находятся на поверхности водоёма, а пурпурный слой расположен либо прямо под ним, либо длинными космами на иле. Плавучесть этих сообществ связана также с их структурой, поскольку среди неплотно расположенных нитей зелёных водорослей могут образовываться довольно крупные газовые «ниши» (см. рис. 2).

Внешние условия могут также влиять на чередование слоёв в циано- и альгобактериальных сообществах. Так, розовый слой пурпурных бактерий иногда развивается над слоем оксигенных фотосинтетиков, что связано, скорее всего, с отмиранием нитей водорослей, сопровождающееся образованием верхнего тонкого серовато-бурого слоя с большим количеством полуразложившейся органики и пустых оболочек водорослей.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о зависимости структуры сообщества от организма-эдификатора (табл. 2).

Организмом-эдификатором определяется также биомасса сообществ, напрямую связанная с их продуктивностью. Так, биомасса сообществ Крыма, оценённая по содержанию хлорофилла *a*, варьировала от 10 до 600 мг хл./м^2 в зависимости от доминирующих фототрофных организмов. По этому принципу в озёрах Крыма можно выделить четыре типа сообществ (табл. 3): содержащие в основном эвкариотические водоросли (*Diatomeae*, *Cladophora* sp.) с относительно низким содержанием хлорофилла и состоящие в основном из цианобактерий с высоким содержанием хлорофилла *a* (110-330 мг/м^2).

Таблица. 2. **Влияние организма-эдификатора на макроструктуру фототрофного сообщества**

Эдификатор	Структура сообщества	Озера	
		Гиперсолёные (Крым)	Содовые (Алтай)
Трихомные цианобактерии	Донные и плавающие плотные биоплёнки и слоистые маты	+	+
Одноклеточные цианобактерии и водоросли	Донные рыхлые биоплёнки разного цвета	+	+
Нитчатые эвкариотические водоросли (например, *Cladophora* sp.)	Рыхлые слоистые плавающие маты	+	–
Высшие растения *Ruppia* sp. (проростки) и нитчатые цианобактерии	Плотные слоистые придонные маты с «хохолками»	+	–
Высшие растения *Ruppia* sp. (взрослые) и нитчатые цианобактерии	Плотные плавающие маты	+	–
Сифоновая водоросль *Vaucheria* sp.	Многолопастные «шары»	–	+

В озёрах Алтая можно выделить лишь два типа сообществ (см. табл. 3): с доминированием эвкариотических водорослей *Vaucheria* sp. и цианобактерий. Биомасса этих сообществ, оценённая по содержанию хлорофилла *a*, различалась незначительно и составляла в среднем 190-310 мг хл./м^2.

3. Минерализация водоёма. Минерализация влияет, в первую очередь, на то, какие организмы будут присутствовать массово в водоёме. Например, в системе водоёмов Танатар содержатся практически исключительно цианобактериальные плёнки и однолетние маты, потому что высокая карбонатная щёлочность озёр не позволяет развиваться в них водорослям и высшим растениям. Отсутствие же многолетних сообществ обусловлено, скорее всего, высокой антропогенной нагрузкой озёр (промышленная добыча соды ведётся там уже в течение 80 лет), а также выраженной сезонностью гидрохимического цикла.

Таблица 3. **Содержание хлорофилла *a* в разных типах фототрофных сообществ Крыма и Алтайского Края**

Доминирующие организмы	Содержание хл. *a*, мг/м^2	
	Крым	Алтай
Диатомовые водоросли	10-46 – (70)	-
Другие эвкариотические водоросли	(16) – 45-100	190-200
Одноклеточные цианобактерии	150-200	-
Нитчатые цианобактерии	(60) – 110-330 – (600)	(70) – 230-310

Видовой состав доминирующих цианобактерий в минеральных озёрах также зависит от степени их минерализации. Наиболее многочисленными видами цианобактерий в озёрах Крыма за исследуемый период (август 2004 г. – август 2006 г.) и по количеству видов и частоте встречаемости оказались представители родов *Oscillatoria* и *Phormidium*. Во всех этих озёрах преобладали нитчатые цианобактерии. Их обильное развитие приурочено в основном к показателям солёностям до 100 ‰ (табл. 4). При более высоких ее показателях преобладали одноклеточные формы (*Synechococcus elongatus*, *S. aeruginosa*, *Synechocystis salina* и др.). В озере Марфовском при солёности 260 ‰ обнаружено массовое развитие одноклеточной эвкариотической водоросли *Dunaliella salina*.

В алкалофильных сообществах озёр Танатар также преобладали нитчатые цианобактерии: из 11 идентифицированных видов 9 оказались нитчатыми, среди которых и наиболее галоалкалофильный вид – *Oscillatoria tambi*, развивающийся при концентрации карбонатов 140 г/л. Одноклеточные формы обнаружены только в альгобактериальных шарах из Танатар V–VI при концентрации карбонатов 33-44 г/л (см. табл. 4).

Таким образом, в гиперсолёных озёрах Крыма к наиболее экстремальным условиям (солёностям более 100 ‰) приурочено массовое развитие в основном одноклеточных цианобактерий. Крайним вариантом нам представляется развитие одноклеточных цианобактерий в озере Кояшском, которое характеризуется постоянно высокой солёностью вплоть до насыщения и образования толстой корки соли на бóльшей площади озера. Под этой коркой на камнях или иле обнаружено обильное развитие одноклеточных цианобактерий. Эта корка состоит в основном из двух слоёв, образованных разными минералами: нижний тонкий слой – серый, образован гипсом, а верхний толстый – белый слой из кристаллов галита. Развитие одноклеточных цианобактерий *Synechococcus elongatus* и *Synechocystis salina* наблюдали под слоем гипса (рис. 4).

Таблица 4. **Развитие цианобактерий в минеральных озёрах при различных показателях солёности**

Гиперсолёные озёра Крыма		Содовые озёра Танатар	
Цианобактерии	Солёность, ‰*	Цианобактерии	Солёность, ‰
Synechococcus elongatus	70-190	*Synechococcus cedrorum*	60
Synechocystis salina	150-200	*Synechocystis salina*	60
Oscillatoria major	95	*Oscillatoria granulata*	70-98-(190)
O. terebriformis	44-65	*O. brevis*	25-70
O. tambi	85	*O. tambi*	(70)-200-230
O. mougeotii	65-112	*Lyngbya halophila*	80
O. simplicissima	65	*L. major* f. *stepnoï*	70
O. tenuis	65-135	*Spirulina* sp.	70
O. limosa	85-88	*Spirulina major*	20-25-(80)
Lyngbya martensiana	60-75	*Phormidium foveolarum*	60-80
L. cryptovaginata	65	*Microcoleus chthonoplastes*	100
Spirulina tenuissima	28-75		
S. major	65-75		
Anabaenopsis elenkinii	32		

* Солёность определена по рефрактометру и отображает суммарную концентрацию солей, специфических для каждого типа озёр; номенклатура приведена по: Голлербах и др., 1953.

Гипс осаждается быстрее во влажный сезон в дневные часы, когда высока фотосинтетическая активность и, соответственно, сероводород окисляется до сульфатиона. Осаждение галита обусловлено главным образом концентрированием рассола (Сонненфелд, 1988). Очевидно, таким образом формируются микроусловия плёночного слоя воды между субстратом, на котором развиваются одноклеточные цианобактерии, и гипсом. Солёность в этой плёнке воды (т.е. в непосредственной зоне развития цианобактерий) – около 150-200 ‰, в отличие от 360 ‰, при которой происходит выпадение галита.

В содовых озёрах Алтая, где основным минералом является трона, развития цианобактерий в непосредственном соприкосновении с кристаллами не обнаружено. Более того, наиболее экстремофильными оказались нитчатые формы *Oscillatoria tambi* и менее распространённая *O. granulata* (см. табл. 4). Очевидно, это закономерно для содовых озёр Центральной Азии. Ранее было показано (Герасименко и др., 1996), что в содовых озёрах Тувы, расположенных в Улуг-Хемской и Убсу-Нурской котловинах, доминировали также бентосные нитчатые формы. На преобладание осциллаториевых форм над одноклеточными в содовых озёрах Кулундинской степи указывается также в монографии А.А. Еленкина (1936). Тем самым Центрально-азиатские озёра чётко отличаются от африканского содового озера Магади, где доминировали в основном планктонные формы – одноклеточные и *Spirulina* spp. (Дубинин и др., 1995). Считается, что такая закономерность связана с более суровыми климатическими условиями мелководных центрально-азиатских озёр, а нитчатые организмы являются более приспособленными, в частности из-за наличия у них защитного слизистого чехла, способности к активному движению и образованию плотных кожистых плёнок (Герасименко и др., 1996). Наши наблюдения подтверждают эти закономерности и объясняют ряд их причин. Во-первых, это выедание беспозвоночными, а во-вторых – конкуренция с экстремофильными эвкариотическими водорослями.

Важным фактором для развития цианобактерий является также присутствие в минеральных водоёмах большого количества беспозвоночных, обитающих среди матов и биоплёнок. В гиперсолёных озёрах Крыма при солёности 83,5-128 ‰ обнаружены круглые черви (Nematoda), ракообразные (Artemia spp., Harpacticida, Ostracoda, Amphipoda), личинки комаров (Chironomidae) и т.д. (Шадрин, 2008).

В содовых озёрах Танатар доминирующим видом беспозвоночных был Artemia sp., развитие которого наблюдалось нами до минерализации 80 ‰ по рефрактометру, что соответствует 41-42 г/л Na_2CO_3 + 36,8-37,7 г/л $NaHCO_3$. Яйца Artemia sp. обнаружены при 200 ‰ (98,3 г/л Na_2CO_3 + 100,5 г/л $NaHCO_3$).

С обильным развитием рачка Artemia sp. в большинстве водоёмов системы озёр Танатар связано отсутствие планктонных форм (одно-клеточных) цианобактерий, которые выедаются ими. Кроме того, Artemia sp. может препятствовать развитию донных цианобактериальных плёнок, о чём свидетельствует чёткая граница между зонами развития биоплёнок и Artemia sp. Одноклеточные формы обнаружены только в альгобактериаль-ных шарах из Танатар V–VI, где Artemia sp. не развивался.

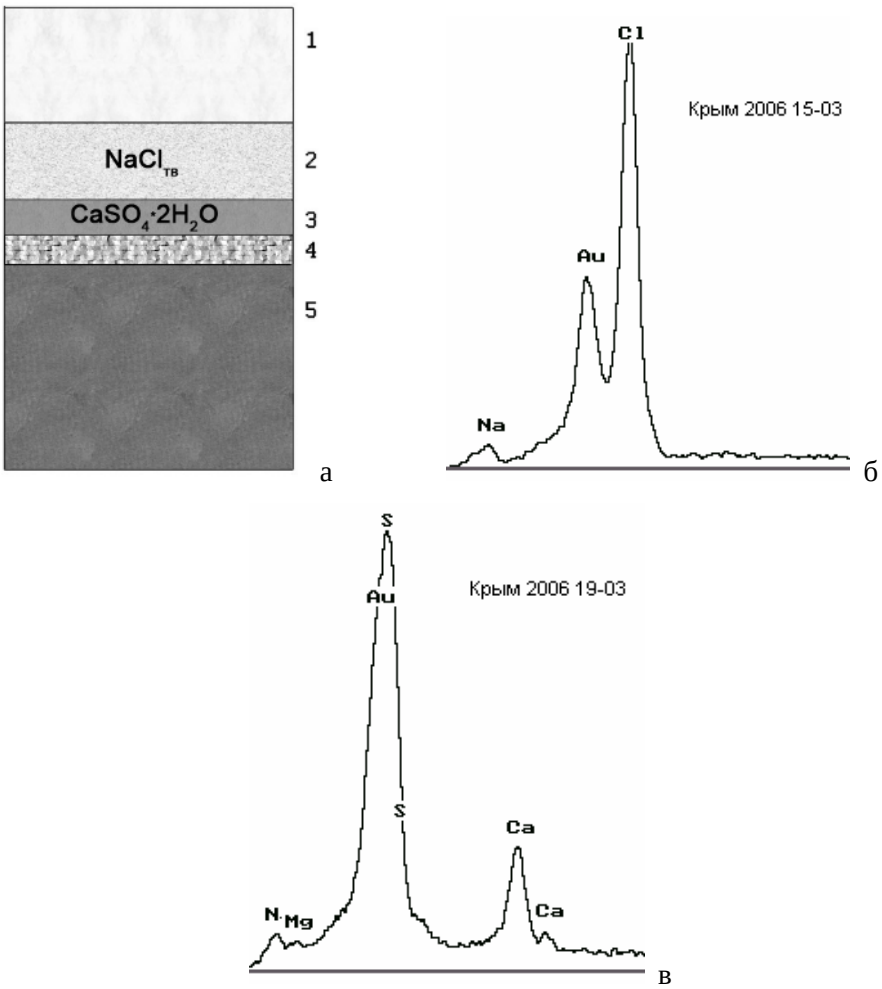


Рис. 4. Развитие цианобактерий под коркой соли: *а*) схема: *1* – рапа озера; *2* – слой галита (NaCl); *3* – слой гипса ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$); *4* – зона развития цианобактерий (*Synechococcus elongatus*, *Synechocystis salina*) в плёночном слое воды; *5* – субстрат (ил, камни, глина). Link-анализ минерала верхнего (*б*) и нижнего (*в*) слоя гипса

При минерализации выше 80 ‰, когда развитие артемии уже невозможно, доминируют либо трихомные цианобактерии, либо одноклеточные зелёные водоросли, морфологически определяемые как

Chlorella minutissima и *Dunaliella viridis*, которые в этих условиях являются естественными конкурентами планктонным формам цианобактерий. Эти организмы обнаружены нами при максимальной минерализации. Так, *Dunaliella* доминировала в планктоне небольшого содового водоёма в пределах системы коллекторов Танатар III при солёности 210-230 ‰ и щёлочности 1,2 М CO_3^{2-} + HCO_3^-. Её массовое развитие обусловливал яркий зелёный цвет воды. *Chlorella* в этом же водоёме присутствовала в момент отбора проб как минорный компонент, но в лабораторной накопительной культуре показала обильное развитие.

Крайне мелкие (2-3 мкм) алкалофильные эвкариотные кокковидные организмы обнаружены ранее (Герасименко и др., 1999) как минорные компоненты в цианобактериальных сообществах из проб щелочных озёр с различной минерализацией (оз. Магади, Хадын, Белое, Хилганта). На основании морфологических и цитологических характеристик детально исследованный штамм из озера Магади (Герасименко и др., 1999) был отнесён к виду *Chlorella minutissima*, который впервые был отмечен в содовых озёрах. Оптимальными для этого организма условиями оказали сь солёность среды 6,5 %, щёлочность 380 мг·экв/л и pH 8-9. Наши исследования указывают также на то, что массового развития *Ch. minutissima* в исследованных содовых озёрах не происходит, и как первичные продуценты доминируют цианобактерии или *D. viridis*, для которых, наоборот, характерно массовое развитие в содовых водоёмах. Распространение *D. viridis* в таких озёрах Кулундинской степи отмечалось ещё Н.Н. Воронихиным (1929), а в оз. Магади при концентрации рассола 260 г/л – Г.А. Заварзиным (1993).

Таким образом, в гиперсолёных местообитаниях современные циано- и альгобактериальные сообщества находятся под прессом не только физико-химических, но и биологических факторов (например, выедание беспозвоночными).

Выводы

1. В озёрах Крыма обнаружены разнообразные типы сообществ с участием цианобактерий: цианобактериальные маты и биоплёнки, альгобактериальные маты, растительно-бактериальные маты, развитие цианобактерий под минеральной коркой и в планктоне. В содовых озёрах Алтая найдены только цианобактериальные плёнки, аналогичные крымским, и альгобактериальные сообщества, отличающиеся от крымских.

2. Принципы и закономерности построения фототрофных сообществ минеральных озёр с разным химическим составом (гипер-солёных и содовых) весьма сходны, за исключением некоторых специфических вариантов.

3. Видовой состав цианобактерий в солёных озёрах Крыма отличается гораздо большим разнообразием, чем в содовых озёрах Алтая.

4. Во всех озёрах развиваются преимущественно нитчатые цианобактерии, формирующие плотные биоплёнки. Развитие одноклеточных цианобактерий в озёрах Крыма приурочено к повышенным концентрациям рапы, а в озёрах Алтая – к местам, в которых не развивается Artemia sp. и конкурирующие одноклеточные эвкариоты.

5. Биомасса цианобактериальных плёнок и матов, оценённая по концентрации хлорофилла, в озёрах Крыма и Алтая в среднем совпадает и составляет 150-300 мг хл./м^2.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность О.Ю. Ерёмину за техническое содействие в Крымских экспедициях, В.В. Кевбрину за помощь в сборе материала в озёрах Алтайского края, Л.Дулову за анализ гидрохимии вод.

O.S. Samylina[1], L.M. Gerasimenko[1] & N.V. Shadrin[2]

[1]S.N. Vinogradsky Institute of Microbiology, Russian Academy of Sciences,
7, 60-Let Oktiabria Pr., corp. 2, 117312 Moscow, Russia
[2]A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Pr., 99011 Sevastopol, Crimea, Ukraine

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF THE PHOTOTROPH COMMUNITIES FROM THE MINERAL LAKES OF CRIMEA (UKRAINE) AND ALTAI REGION (RUSSIA)

Phototroph communities were studied in Crimean highly mineralized sulphate-chloride lakes of marine and continental origin, and athalassic carbonate lakes of Altai Region. The diversity of communities providing primary production in mineral water bodies include: cyanobacterial biofilms and mats, algobacterial communities, plant-bacterial mats, cyanobacteria vegetating under mineral deposits, and planktonic communities. Morphology of the first three types is universal; it is similar to phototroph communities of other mineral lakes. Deviations from such structure may be caused both by physical and chemical parameters of environment, and the organism-ediphicator. In Crimean lakes all types of communities mentioned above were recorded, while in the Tantar system of reservoirs – only biofilms and one-year old mats. Biomass of the communities measured by chlorophyll *a* content, varied from 10 mg chl./m^2 up to 600 mg chl./m^2 depending on organisms-ediphicators. Species composition of dominating cyanobacteria in studied lakes depends on the level of mineralization of lake and presence of invertebrates with pasture type of feeding.

Keywords: hypersaline soda lakes, cyanobacteria, cyanobacterial communities, algobacterial communities, plant-bacterial communities.

Валяшко М.Г. Закономерности формирования месторождений солей. – М.: МГУ, 1962. – 398 с.

Воронихин Н.Н. Материалы к изучению альгологической растительности Кулундинской степи // Изв. Бот. сада. – 1929. – **28**. – С. 1-2.

Герасименко Л.М., Дубинин А.В., Заварзин Г.А. Алкалофильные цианобактерии содовых озёр Тувы и их экофизиология // Микробиология. – 1996. – **65**, № 6. – С. 844-849.

Герасименко Л.М., Дубинин А.В., Митюшина и др. Микроскопическая зелёная водоросль из содовых озёр // Там же. – 1999. – **68**, № 5. – С. 696-700.

Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 222-254.

Герасименко Л.М., Митюшина Л.Л., Намсараев Б.Б. Маты *Microcoleus* из алкалофильных и галофильных сообществ // Микробиология. – 2003. – **72**, № 1. – С. 84-92.

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. – М.: Сов. наука, 1953. – 652 с.

Дубинин А. В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Экофизиология и видовое многообразие цианобактерий озера Магади // Микробиология. – 1995. – **64**, № 6. – С. 845-849.

Еленкин А.А. Синезелёные водоросли СССР // Пресноводные и наземные *Cyanophyceae*, обнаруженные в пределах СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1936. – 684 с.

Заварзин Г.А. Эпиконтинентальные содовые водоёмы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. – 1993. – **62**, № 5. – С. 789-800.

Заварзин Г.А. Образование содовых условий как глобальный процесс. – М.: Наука, 2007. – С. 8-57.

Заварзин Г.А., Жилина Т.Г. Содовые озёра – природная модель древней биосферы континентов // Природа. – 2000. – № 2. – С. 45-55.

Лурье Ю.Ю. Аналитическая химия промышленных сточных вод. – М.: Химия, 1984. – 448 с.

Розанов А.Ю. Бактериальная палеонтология. – М.: Изд-во ПИН РАН, 2002. – 189 с.

Сергеев В.Н. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 254-265.

Сонненфелд П. Рассолы и эвапориты. – М.: Мир, 1988. – 480 с.

Шадрин Н.В. Гиперсоленые озера Крыма: общие особенности // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – Севастополь: Экоси-Гидрофизика, 2008. – С. 85-93.

Шадрин Н.В., Миходюк О.С., Найданова О.Г. и др. Донные цианобактерии гиперсоленых озер Крыма // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. – Севастополь: Экоси-Гидрофизика, 2008. – С. 100-112.

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1 / Eds. P.M. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. – 713 p.

Geobiology of stromatolites // Intern. Kalkowsky Symposium: Abstr. Volume and Field Guide to Excursions (Göttingen, October 4-11, 2008). – Univ. Göttingen, 2008. – 206 p.

Stal L.J. Cyanobacterial mats and stromatolites // The ecology of cyanobacteria. – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2000. – P. 61-120.

Получена 05.09.09

Рекомендовал к печати И.Ю. Костиков