

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ/ЦИАНОБАКТЕРИИ: систематика, экология, распространение

Материалы докладов
II Международной научной школы-конференции

II Международная
научная школа-конференция



«Цианопрокариоты/цианобактерии:
систематика, экология, распространение»

СУКТУВКАР
2019

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук
Коми отделение Русского ботанического общества
Коми отделение Общества физиологов растений России
Российский фонд фундаментальных исследований

II Международная научная школа-конференция
«ЦИАНОПРОКАРИОТЫ/ЦИАНОБАКТЕРИИ:
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ»

16–21 сентября 2019 г., Сыктывкар, Россия

Материалы докладов

II International scientific Conference
«CYANOPROKARYOTA/CYANOBACTERIA:
SYSTEMATIC, ECOLOGY, DISTRIBUTION»

September 16–21, 2019, Syktyvkar, Russia

Proceedings

СЫКТЫВКАР
ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
2019

УДК 579.2

Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение: Материалы докладов II Международной научной школы-конференции, 16–21 сентября 2019 г., Сыктывкар, Россия. Сыктывкар: ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019. 304 с.

DOI: 10.31140/book-2019-03

В издании представлены материалы исследования цианопрокариот/цианобактерий с позиций альгологических и микробиологических подходов по различным направлениям: флора, биогеография и экология; полифазный подход в систематике; молекулярная экофизиология; метагеномные исследования различных сообществ с участием цианобактерий; вторичные метаболиты: структура, биосинтез, физиологическая функция, значение в природе, способы обнаружения, биотехнологическое применение; цианобактериальные «цветения» в водных экосистемах; участие в природных сообществах водных и наземных экосистем; симбиотические ассоциации; роль цианобактерий в эволюции биосферы; современные подходы и методы сбора и культивирования цианобактерий. Сборник рассчитан на специалистов альгологов и микробиологов, связанных с изучением цианопрокариот в водных и наземных экосистемах, экологов, гидробиологов, геологов, преподавателей, аспирантов, студентов биологических и экологических специальностей.

Редакционная группа

Е.Н. Патова (отв. ред.), И.Н. Стерлягова, Л.Я. Огородова

Cyanoprokaryota/Cyanobacteria: systematic, ecology, distribution: Proceedings of the 2nd International scientific Conference, September 16–21, 2019, Syktyvkar, Russia. Syktyvkar: Institute of Biology, Komi Scientific Center, UB RAS, 2019. – 304 p.

DOI: 10.31140/book-2019-03

The proceedings of the 2nd International scientific conference «Cyanoprokaryota/Cyanobacteria: systematic, ecology, distribution» (Syktyvkar, 2019) is a collection of materials in various areas of the Cyanoprokaryota/Cyanobacteria research. The topics including (I) flora, biogeography and ecology (II) systematics (III) molecular ecophysiology (V) metagenomic studies of various communities with presence of cyanobacteria (VI) secondary metabolites: structure, biosynthesis, physiological function, their role in nature, methods of detection (V) biotechnological application (VI) cyanobacterial «blooms» in aquatic ecosystems (VI) cyanobacteria participation in natural communities of aquatic and terrestrial ecosystems (VII) symbiotic associations (VIII) cyanobacteria's and their part in evolution of the biosphere (IX) modern approaches and methods to collect and cultivate cyanobacteria. The proceedings are aimed to help algologists, microbiologists, ecologists, hydrobiologists, geologists, teachers, graduate students, students of biological and environmental specialties who are interested in research of Cyanoprokaryota/Cyanobacteria in aquatic and terrestrial ecosystems.

Preparation for printing

E.N. Patova (ed.), I.N. Sterlyagova, L.Ya. Ogorodovaya



Издание осуществлено при поддержке гранта
Российского фонда фундаментальных исследований № 19-04-20031

ISBN 978-5-6042182-6-6

© ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019

ПРЕДИСЛОВИЕ

II Международная научная школа-конференция «Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение» состоится в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, с 16 по 21 сентября 2019 г. Конференция проводится по решению одноименной I Международной научной школы-конференции, проведенной в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте (Кировск, 5–9 сентября 2016 г.). Основной целью школы-конференции является развитие регионального и международного научного сотрудничества, интеграция усилий отечественных микробиологов и альгологов в изучении разнообразия, генетики, распространения и экологии цианобактерий. Эта древнейшая группа прокариотных организмов играет ключевую роль в эволюции биосферы, а также определяет функционирование большого числа современных водных и наземных экосистем разных природно-климатических зон Земли. В работе конференции планируется участие микробиологов, альгологов, генетиков, молекулярных биологов, физиологов, биотехнологов, гидробиологов, геологов, занимающихся различными аспектами изучения этой группы прокариот. Основные задачи конференции: создание условий российским ученым для обмена результатами исследований, систематизация актуальных проблем и выявление тенденций в исследовании этой группы микроорганизмов.

На конференции предполагается рассмотреть широкий круг вопросов, посвященных различным направлениям в изучении цианобактерий с позиций альгологических и микробиологических подходов. Планируется работа секций по следующим научным направлениям: флора, биогеография и экология цианопрокариот/цианобактерий; полифазный подход в систематике; молекулярная экофизиология; метагеномные исследования различных сообществ с участием цианопрокариот/цианобактерий; вторичные метаболиты: структура, биосинтез, физиологическая функция, значение в природе, способы обнаружения, биотехнологическое применение; цианобактериальные «цветения» в водных экосистемах; цианопрокариоты/цианобактерии в природных сообществах водных и наземных экосистем; симбиотические ассоциации; роль цианобактерий в эволю-

ции биосферы; современные подходы, методы сбора и культивирования цианобактерий.

Заявки прислали 168 ученых из 70 научно-исследовательских институтов и университетов России, Республики Беларусь, Индии, Израиля, Литвы, США, Украины. Программа конференции включает обзорные и проблемные доклады ведущих специалистов России (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ, Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, НИЦ «Курчатовский институт», Палеонтологический институт РАН, Институт океанологии РАН, Санкт-Петербургский государственный университет, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и др.), стран СНГ (Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка, Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины), зарубежных коллег (Институт Эволюции Университета Хайфы, Вильнюсский университет, Бенаресский индуистский университет, Техасский университет A&M), стендовые сообщения, полевые экскурсии, сессии с микроскопами. В рамках проведения конференции планируется школа для молодых специалистов с целью теоретического и практического знакомства с современными методами исследования цианобактерий, обмена оригинальными методическими разработками при проведении полевых и лабораторных исследований.

При издании материалов конференции проведено их техническое редактирование. Ответственность за научное содержание материалов несут авторы. Оргкомитет выражает признательность всем участникам за присланные интересные материалы докладов и поддержку конференции, а также за финансовую помощь – Российскому фонду фундаментальных исследований.

Электронная версия материалов докладов конференции будет доступна на сайте: <https://ib.komisc.ru/add/conf/cyano>.

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

ДРЕВНЕЙШИЕ ИСКОПАЕМЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ

М.М. Астафьева

Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия

E-mail: astafieva@paleo.ru

К докембрию, или криптозою, относят интервал от формирования самых древних из известных земных пород – около 4 млрд лет назад – до массового появления разнообразных скелетных организмов в основании томмотского яруса кембрия. Хотя докембрийский (AR-PR) этап истории Земли по длительности превышает 85% всей истории Земли, а раннедокембрийский (AR-PR₁) – более 80%, долгое время данный период оставался вне возможности изучения палеонтологами.

Этот огромный промежуток геологического времени – почти 3.45 млрд лет – подразделяется на два эона: архейский (4.0–2.5 млрд лет) и протерозойский (от 2.5 млрд до 530 млн лет). К раннему докембрию, о котором и пойдет речь, относят архей и ранний протерозой (4.0–1.6 млрд лет). Биосфера в то время была в основном микробиальной, т.е. прокариотной.

Определение уровня организации древнейших микроорганизмов – сложная и наболевшая проблема. Основной критерий – морфологический. Биохимические маркеры и данные изотопного анализа в силу практически полного замещения органического вещества минералами, т.е. минерализации, или фоссилизации органических остатков, играют лишь вспомогательную роль. Поэтому однозначно утверждать принадлежность ископаемого микроорганизма к бактериям, цианобактериям или эвкариотам не совсем корректно. Когда говорится о древнейших цианобактериях, следует иметь в виду знак вопроса, которым сопровождаются подобные утверждения. То же касается и возможности отнесения древнейших микробиальных форм к археям. Фоссилизация микроорганизмов происходит чрезвычайно быстро [1]. Этим и объясняется возможность сохранности микроорганизмов на протяжении столь долгого времени.

Скорее всего, жизнь появилась на Земле сразу же после окончания интенсивной метеоритной бомбардировки около 4.0 млрд лет назад. Возможное присутствие цианобактерий в архейское время обсуждалось многократно. Первым, пожалуй, заговорил о присутствии биогенных образований в эоархее (3.8 млрд лет) (зеленокаменный пояс Исуа, Гренландия) М. Шидловский [2], причем проведенный им изотопный анализ показал отсутствие принципиальных отличий в изотопном составе изученных им архейских остатков и протерозойских микрофоссилий формации Ганфлинт (2 млрд лет, оз. Верхнее, Канада).

В Исуа М.Г. Шидловским и А.С. Лопухиным (2014) были обнаружены микрофоссилии двух разновидностей: крупные (до 100 мкм) неправильной формы ископаемые со складками смятия. Судя по всему, нельзя исключить их принадлежность к эвкариотам. Также обнаружены коккоиды, соединенные в цепочку. Размер кокков порядка 2 мкм, каждый кокк имеет плотную толстую оболочку – капсулу, что характерно для цианобактерий. Внешне они, по мнению авторов, напоминают акинеты некоторых цианобактерий.

Сюрпризы зеленокаменного пояса Исуа этим не ограничиваются. В 2016 г. была опубликована информация о местонахождении метакарбонатных пород с возрастом 3.7 млрд лет из этого пояса. В этих породах установлены строматолиты высотой 1–4 см. Судя по данным анализа редкоземельных элементов и следам иттрия, строматолиты Исуа были образованы в мелководных условиях [3].

Интерпретации происхождения архейских строматолитов посвящены многочисленные работы. Некоторые авторы связывают происхождение древних строматолитов преимущественно с цианобактериями, поскольку именно ими построены современные строматолиты. Другие авторы полагают, что древние строматолиты обязаны своим существованием жизнедеятельности разнообразных микроорганизмов, поскольку в строительстве современных строматолитов участвуют не только цианобактерии, но и другие типы прокариот и даже водоросли.

Таким образом, даже в отложениях возрастом 3.8 млрд лет, которые долгое время считались самыми древними на Земле, вероятно присутствуют остатки цианобактерий, причем морфологические данные подтверждаются данными по биомаркерам и изотопии углерода. Значит микрофоссилии, в том числе остатки цианобактерий, встречаются в зеленокаменных поясах с самого начала реально документированной геологической летописи [3].

Одни из самых древних ископаемых предположительно цианобактерий обнаружены также в отложениях серии Онфервахт зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки и серии Варравуна кратона Пилбара Австралии. Возраст их около 3.5–3.3 млрд лет.

Разрезы сложены преимущественно вулканогенными и вулканогенно-осадочными породами.

Они были всесторонне исследованы Дж. Шопфом с соавторами в 1983 г. Одним из основных своих достижений эти авторы считают предположение о возникновении бактериального фотосинтеза более 3.4 млрд лет назад. В этой работе приведены многочисленные изображения микроорганизмов, слагающих различные архейские и протерозойские строматолиты. Среди них есть крупные нитчатые формы с предполагаемым делением на клетки. Вероятность того, что это цианобактерии, очень велика.

Морфологическое сходство архейских и современных цианобактерий прекрасно продемонстрировали Вл. Алтерман и Дж. Казмирчак в 2003 г. на примере архейских матов, в которых можно наблюдать структуры, напоминающие чехол и слизистые капсулы современных коккоидных плеврокапсовых цианобактерий, и на примере изображения слизистых капсул цианобактериального мата, минерализованного карбонатом кальция и силикатами алюминия и железа из формации Науга (Южная Африка, 2.6 млрд лет).

Предполагается, что микробные маты были сформированы микроорганизмами, источником энергии для которых был свет, т.е. фотосинтезирующими организмами. Об этом говорит наличие биопленок (строматолитов пластового типа) и плоских микробных матов на мелководье и в приливно-отливной зоне [4].

Совсем недавно, в 2017 г., Д. Ойлер и ее коллеги обнаружили в архее кратона Пилбара, Австралия (3.0–3.4 млрд лет) довольно крупные (20–70×15–35 мкм – измерения авторов) чечевицевидные формы с грубой поверхностной структурой, был также проведен изотопный анализ углерода этих форм. На основании данных по изотопии углерода было сделано предположение, что чечевицевидные микроорганизмы были, вероятно, автотрофами. Дальше этого определения авторы статьи не пошли.

Еще одна группа органотенных микрофоссилий с возрастом 3.2 млрд лет была описана в 2010 г. Э. Жэво и ее коллегами в раннеархейских сланцах и алевролитах серии Мудис (Moodies) зеленокаменного пояса Барбертон Южной Африки. Это фоссилизированная популяция крупных (до 300 мкм в диаметре) углеродистых сфероидных микроструктур. Был проведен изотопный и химический (рамановская микроспектроскопия) анализ. На основании этих анализов, тщательного морфологического анализа и анализа вероятных условий осадконакопления авторы предполагают связь исследуемых микрофоссилий с цианобактериями, хотя они намного крупнее всех известных цианобактерий. Однако первым достоверные находки фоссилизированных остатков представителей цианобактерий и эвкариот в архее Центральной Карелии и Среднего Приднепровья описал еще в 1982 г. Б.В. Тимофеев.

Нами была переизучена коллекция Тимофеева, хранящаяся в ИГГД РАН, а также осуществлен сбор и изучение дополнительного материала из архея Северной Карелии – Хизоваарской зеленокаменной структуры (2.8 млрд лет) [5].

В разрезе (в углеродсодержащих сланцах и туфогенно-осадочных породах) преобладали нитевидные и палочковидные формы. Большая часть этих структур представлена нитями диаметром, как правило, порядка 3–5 мкм, длина которых может достигать (или даже превышать) 100 мкм. Судя по морфологии и размерам, архейские нитчатые структуры могут относиться и к цианобактериям. Интересно отметить, что в одном образце обнаружена структура, напоминающая фоссилезированный цианобактериальный мат.

На границе AR/PR₁ (>2.448 млрд лет) в корях выветривания из керна скважины, пробуренной на западном фланге Имандра-Варзугского рифтогенного пояса (Кольский п-ов), были обнаружены длинные нитевидные структуры с отчетливым делением на клетки, которые, по нашему мнению, следует считать цианобактериями.

В нижнем протерозое цианобактерии также редки, одна из находок приурочена к железистым кварцитам КМА (PR₁, около 2 млрд лет). В более молодых отложениях остатки цианобактерий уже не вызывают удивления.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), поддержана грантом РФФИ № 17-04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

Литература

1. Процесс минерализации (фосфатизации) нитчатых цианобактерий / Л.М. Герасименко, И.В. Гончарова, Е.А. Жегалло и др. // Литология и полезные ископаемые, 1996. № 2. С. 208–214.
2. Carbon isotope geochemistry of the 3.7×10⁹ yr-old Isua sediments, West Greenland: implications for the Archaean carbon and oxygen cycles / M. Schidlowski, P.W.U. Appel, R. Eichmann, C.E. Junge // Geochim. Cosmochim. Acta, 1979. V. 43. P. 189–199.
3. Rapid emergence of life shown by discovery of 3.700-million-year-old microbial structures / A.P. Nutman, V.C. Bennett, C.R.L. Friend et al. // Nature, 2016. V. 537. P. 535–539. doi: 10.1038/nature19355
4. Бактериальная палеонтология / ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
5. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах / М.М. Астафьева, Л.М. Герасименко, А.Р. Гептнер и др.; ред. А.Ю. Розанов, Г.Т. Ушатинская. М.: ПИН РАН, 2011. 172 с.

THE MOST ANCIENT FOSSIL CYANOBACTERIA

M.M. Astafieva
Paleontological Institute RAS, Moscow

Life, most likely, appeared on Earth immediately after the end of intense meteorite bombardment about 4.0 billion years ago. The earliest findings of presumably cyanobacteria are probably confined to the Eoarchean and date back to 3.8 billion years. In the lower Proterozoic, cyanobacteria are also rare one of the finds is confined to the BIF of the Kursk Magnetic Anomaly (PR₁, about 2 billion years ago). In younger sedimentary and metasedimentary rocks the remains of cyanobacteria are no longer surprising.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И МАКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

С.С. Барина
Институт Эволюции Университета Хайфы, Хайфа, Израиль
E-mail: sophia@evo.haifa.ac.il

Изучение разнообразия цианобактерий континентальных водных объектов и закономерностей ответа их сообществ на воздействие разномасштабных факторов, как местных, так и макроклиматических, было целью настоящей работы.

Скорость ответа разнообразия цианобактерий на изменения среды является одной из самых высоких среди фотосинтезирующих организмов на уровне сообщества и выше. Факторы, воздействующие на видовое богатство цианобактерий и количественные показатели их сообществ, можно разделить на две основные группы: местного масштаба – в объеме водоема или бассейна малой реки, и глобального масштаба – в объеме крупного административного или флористического региона, бассейна крупной реки, части континента. В первом случае для определения степени реакции сообществ цианобактерий анализу подвергаются бета- и альфа-разнообразия. Во втором случае разнообразие объединяет большие флористические или географические регионы и анализ может быть сделан по альфа- и гамма-разнообразию. Факторы первой группы, такие как локальная температура воды, насыщенность питательными элементами составляют группу быстро изменяющихся показателей с большой амплитудой, тогда как макроклиматические факторы можно считать относительно стабильными по сравнению со шкалой времени развития водорослевых сообществ. Такие факторы, как градиент широты или высоты, связаны не только с основными климатическими характеристиками, но и с ключевыми игроками в формировании факторов разнообразия биоты, которые были установлены на нынешнем этапе эволюции биома.

Таким образом, выявление реакции цианобактериальных сообществ в водных объектах и различных по масштабу регионах Евразии на климатическое и локальное состояние их местообитаний по широте и высоте с применением сравнительно-флористических и новых статистических методов было использовано для анализа воздействия разномасштабных средовых факторов на разнообразие пресноводных цианобактерий.

Материал для этого исследования исходит из собственных и с соавторами исследований в реках и озерах Евразии [1, 2]. Основной подход к обобщающим данным по разнообразию водорослей выполнен по [2]. Определены основные модели распределения разнообразия водорослей по климатическим и локальным средовым градиентам для разработки флористических и таксономических исследований.

Разнообразие цианобактерий и его распределение были исследованы в различных регионах с климатическим градиентом, связанным с широтностью. Видовое богатство цианобактерий и их участие в сообществах водорослей оценивались на уровнях альфа- и гамма-разнообразия [3].

Исследования на такой широкой территории с помощью наблюдений и эксперимента показали, что одним из наиболее важных как локальных, так и климатических факторов является температура и что сообщества цианобактерий реагируют на изменения температуры воды, но иногда это можно увидеть только посредством биоиндикационного или флористического анализа. В бореальной области Евразии наблюдается обычно три пика развития водорослей, один из которых с преобладанием цианобактерий, тогда как в более южных районах оно имеет два или, южнее, до одного пика [2].

Сезонные колебания параметров среды и видового богатства цианобактерий можно отнести, таким образом, к локальным зависимостям, связывающим рост водорослей в отношении уровня питательных веществ, температуры и инсоляции. А два последних фактора уже относятся к глобальным, хотя на локальном масштабе они выступают в «замаскированном» виде.

Так, связь видового богатства пресноводных цианобактерий в реках Израиля и климатических параметров региона с севера на юг в направлении градиента температуры и влажности климата оказалась достаточно отчетливой и показала, что в условиях полузасушливого и пустынного климата антропогенное влияние (локальные факторы) маскируется влиянием климатических (глобальных) факторов и гидрологией, а разнообразие драматически убывает с севера на юг. Сравнение разнообразия водорослей характерных рек Орен в северной и Цин в южной частях Израиля за 100 лет с трендами изменения температуры и влажности климата показало, что влияние

опустынивания сходно с антропогенным, провоцирует повышение солености вод и может привести к деградации разнообразия как цианобактерий, так и всего водного сообщества. Применение статистических методов для альгофлоры Израиля показало, что видовой состав разделился на четыре группы, соответствующие горным, предгорным, прибрежным местообитаниям и расположенным в рифтовой долине [2], т.е. соответствует климатическим характеристикам исследованной территории.

Климат влиял не только на видовое богатство в сообществах водорослей, но и на такие переменные, как обилие и биомасса речного фитопланктона в водоемах Украины и Казахстана [4]. Это позволяет предположить, что интенсивность солнечного света и температура окружающей среды являются наиболее важными локальными регулирующими факторами для моделей распределения альфа-разнообразия.

Широтное изменение климата от бореальной области до Арктики влияет на распределение цианобактерий. С увеличением климатических нагрузок их видовое богатство достаточно отчетливо коррелировало с уменьшением количества свободных ото льда дней по направлению на север континента. То есть, видовое богатство цианобактерий возрастает с широтой местообитания и связано с понижением интегральной инсоляции, но не обнаруживает реакции на пониженные средние за вегетативный сезон температуры. Следовательно, цианобактерии в условиях климатического стресса являются более конкурентоспособными по сравнению с водорослями других отделов в условиях высоких широт [4].

Одним из широко известных природных феноменов является распределение биологического разнообразия по высоте местообитания. В то время как растительные сообщества достаточно хорошо исследованы в этом отношении, изучение распределения пресноводных водорослей, в том числе цианобактерий, находится на инициальной стадии. Для выявления закономерностей распределения цианобактерий были выбраны горные страны Кавказ и предгорья Памира, а также районы Казахстана и Израиля [4]. Результаты анализа показали, что доля цианобактерий увеличивается за счет диатомовых и других отделов водорослей с высоты от 200 до 2500 м. Добавление к анализу разнообразия цианобактерий в предгорьях Гиндукуша и высокогорного Памира показало отчетливую тенденцию возрастания видового богатства цианобактерий на высотах от 2500 до 4500 м, т.е. с повышением высотно-климатического стресса в местообитаниях выше 2200 м над ур.м. цианобактерии остаются более конкурентоспособными по сравнению с водорослями других отделов [4]. В то же время распределение видового богатства в региональных флорах высокогорных притоков р. Инд по градиенту высо-

ты [5] показало большое участие зеленых водорослей и цианобактерий по сравнению с диатомовыми.

Заметной особенностью таксономической структуры водорослей в водоемах южных регионов Евразии является большая доля мономорфных видов. Такая исключительно низкая внутривидовая изменчивость может быть связана с недавней климатической нестабильностью и антропогенными воздействиями, которые уничтожили дифференциацию местообитаний и способствовали выживанию высоко устойчивых мономорфных популяций. Для выявления степени внутривидовой изменчивости мы разработали индекс Ssp/Sp как соотношение числа видов, включая внутривидовые вариации (Ssp), к числу собственно видов (Sp) в каждой альгофлоре. Так, значения индекса в водных флорах Голарктики возрастают с юга на север, что коррелирует с глобальными изменениями климата. В то же время для цианобактерий высокогорных местообитаний Памира, как и высокоширотной Арктики, рост Ssp/Sp индекса коррелирует с повышением климатического стресса. Следовательно, тенденция повышения внутривидовой изменчивости в сообществах цианобактерий на больших высотах и в высоких широтах позволяет предположить, что экстремальные условия обитания играют главную роль в их полиморфизме и могут быть механизмом защиты видов от стресса окружающей среды для будущего выживания и развития.

Литература

1. Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / Тель Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.
2. Barinova S. Algal Diversity Dynamics, Ecological Assessment, and Monitoring in the River Ecosystems of the Eastern Mediterranean. Hauppauge, NY, USA: Nova Science Publishers, 2011. 363 p.
3. Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity / Journal of Biogeography. 2001. V. 28. P. 453-470. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x
4. Algal Indication of Climatic Gradients / S. Barinova, V. Gabyshev, M. Boboev, L. Kukhaleishvili, O. Bilous // American Journal of Environmental Protection. Special Issue: Applied Ecology: Problems, Innovations. 2015. V. 4 (3-1). P. 72-77. doi: 10.11648/j.ajep.s.2015040301.22
5. Ecological Adaptation to Altitude of Algal Communities in the Swat Valley (Hindu Kush Mountains, Pakistan) / S. Barinova, Naiz Ali, Barkatullah, F.M. Sarim // Expert Opinion on Environmental Biology. 2013. V. 2(2). P. 1-15. doi: 10.2478/s13545-014-0150-y

ECOLOGICAL GROUPING OF CYANOBACTERIA
AND MACRO-CLIMATIC FACTORS AFFECTING THEIR DISTRIBUTION

S. Barinova

Institute of Evolution, University of Haifa, Haifa, Israel

The paper describes the division of environmental factors that affect the distribution of the diversity of cyanobacteria into two main groups. The first group represents local factors that are distinguished by immaturity and wide amplitude in a sufficiently long period. The second group represents global long-term macroscale stable factors. Cyanobacteria react to changes in local factors, such as temperature, related to seasonality of climate, by increasing their production characteristics, but by lowering species richness. A group of global climatic factors, such as lowering the average annual temperature at high latitudes, increasing insolation at high altitudes, has a stimulating effect on the diversity of cyanobacteria and simultaneously increases their intraspecific variability. The Ssp/Sp index can serve as an indicator of climatic stress and at the same time the survival rate of cyanobacteria under conditions of climate instability.

**ТОКСИН-ПРОДУЦИРУЮЩИЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ
В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ И ВОДОЕМАХ БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА**

**О.И. Белых¹, И.В. Тихонова¹, А.В. Кузьмин¹, Е.Г. Сороковикова¹,
С.А. Потапов¹, А.В. Галкин², Г.А. Федорова¹**

¹ Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

² Стайлаб, Москва, Россия

E-mail: belykh@lin.irk.ru

Цианобактерии – одни из самых древних и успешных микроорганизмов на Земле – широко распространены в водных экосистемах, они обитают в поверхностном слое и толще воды, на дне водоемов, формируют биопленки на растениях, животных и других объектах. Многие виды цианобактерий являются продуцентами токсинов, вызывающих как острые отравления человека и животных, так и хронические заболевания. Самыми опасными среди них являются сакситоксин (SXT) и его производные, совместно называемые паралитическими токсинами моллюсков (PST). PST блокируют поры натриевых каналов мембран нервных и мышечных клеток, вызывая параличи мышц, включая дыхательную мускулатуру. Микроцистины (MC) – наиболее распространенные цианотоксины в пресных водах, они ингибируют активность ферментов в гепатоцитах, в высоких дозах вызывая обширные кровоизлияния в печени, при длительном воздействии в низких дозах приводя к злокачественным образованиям. Наибольшую опасность токсины представляют при массовом развитии цианобактерий.

Байкал – крупнейшее озеро в мире, природный резервуар чистой пресной воды. В нем сосредоточено более 80% пресных вод России и около 20% их мировых запасов. До наших исследований сведений о токсичных видах цианобактерий в оз. Байкал не было.

Комплексные исследования токсин-продуцирующих цианобактерий в Байкальском регионе впервые начаты нами в 2005 г.

Цель работы – изучить видовой состав цианобактерий оз. Байкал и других водоемов региона, выявить и идентифицировать гены синтеза токсинов, определить концентрацию MC и PST, а также идентифицировать их структурные варианты.

Для выявления видового состава цианобактерий проводили анализ микробных сообществ по гену 16S рПНК с применением технологии секвенирования нового поколения (NGS). Для поиска и идентификации цианобактерий, содержащих гены синтеза MC, использовали праймеры, детектирующие кластер генов, кодирующих микроцистин-синтетазу (*tcy*). Гены, ответственные за синтез PST, выявляли с помощью праймеров, специфичных к поликетидсинтазе, входящей в состав мультиферментного комплекса *stx*. Концентрацию цианотоксинов в воде и цианобактериях определяли методами иммуноферментного анализа (ИФА) с использованием наборов Abraxis Microcystins-ADDA и Abraxis Saxitoxin и жидкостной хромато-масс-спектрометрии (HPLC-MS). Идентификацию вариантов цианотоксинов выполняли на tandemном времяпролетном масс-спектрометре с матричной лазерной десорбцией/ионизацией (MALDI-TOF/TOF).

В водохранилищах Ангарского каскада токсичные цианобактерии впервые выявлены в 2005 г. в Усть-Илимском и Братском водохранилищах [1]. В последующие годы токсичные цианобактерии регулярно отмечали в этих водоемах. Концентрация MC в воде составляла 0.25 ± 0.02 мкг/л, PST – **1.37–3.23** мкг/л, максимальные значения выявлены в Усть-Илимском водохранилище. В 2016–2017 гг. цианобактерии, содержащие гены синтеза токсинов, и цианотоксины обнаружены в Иркутском и Богучанском водохранилищах. В планктоне доминировали цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum lemmermannii*, *D. flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*. В недавно наполненном Богучанском водохранилище концентрация MC в воде достигала 0.3 мкг/л. Согласно рекомендации ВОЗ, концентрация MC-LR в питьевой воде не должна превышать 1 мкг/л [2]. В Иркутском водохранилище вблизи плотины Иркутской ГЭС содержание сакситоксина в сентябре 2017 г. составило 600 ± 100 мкг/л по данным HPLC-MS, по результатам ИФА – 2900 ± 900 мкг PST/л. Несмотря на высокую токсичность, ВОЗ до сих пор не рекомендовала предельно допустимые концентрации PST в воде. В странах, где часты пресноводные PST-цветения, введены региональные нормативы. В Австралии и Бразилии ПДК для сакситоксина составляет 3 мкг/л в питьевой воде.

Анализ планктона оз. Котокельское, расположенного в 2 км от восточного берега оз. Байкал и связанного с ним посредством рек,

показал наличие видов родов *Microcystis* и *Dolichospermum*, способных синтезировать МС. Летом 2008 г. на озере зарегистрирована массовая гибель рыб, водоплавающих птиц и домашних кошек, отмечено 16 случаев отравлений человека. В планктоне озера найдено 25 видов цианобактерий, доминировала *Aphanocapsa holsatica*. Содержание микроцистинов в фитопланктоне составило 53 мкг/г сухого веса, соотношение МС было следующим: МС-RR – 49%, МС-LR – 42.5%, МС-YR – 8.5%, в воде концентрация МС достигала 76 мкг/л по данным ИФА.

В оз. Байкал МС- и PST-продуцирующие цианобактерии выявляются с 2010 г. в планктоне прибрежной зоны около пос. Турка, в проливах Малое Море и Ольхонские Ворота, Баргузинском и Чивыркуйском заливах. Методом NGS в планктоне этих районов выявлены *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. lemmermannii*, *D. macrosporum*, *D. solitarium*, *D. mucosum*, *D. planctonicum*, *D. smithii*, *Gloetrichia echinulata*, *Merismopedia* sp., *Microcystis* sp., *M. aeruginosa*, *Chamaesiphon* sp., *Phormidium* sp., *Tolypothrix* sp. На глубоководных станциях доминирующими фило типами были пикопланктонные представители кластера *Synechococcus/Cyanobium*, среди нанопланктонных цианобактерий отмечены *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. lemmermannii*. Согласно результатам генетического анализа, продуцентами МС среди планктонных цианобактерий являлись виды родов *Microcystis* и *Dolichospermum*; среди паралитических токсинов моллюсков – представители кластера родов *Anabaena/Dolichospermum/Aphanizomenon*.

Концентрация МС в воде исследуемых районов достигала 0.17 ± 0.01 мкг/л, что значительно ниже пороговых значений для питьевой воды. В фитопланктоне она изменялась от 0.052 до 1930 мкг/г сухого веса, при этом максимальные значения наблюдали в 2017 г. в проливе Малое Море при цветении *Gloetrichia echinulata*. Содержание PST в воде прибрежной зоны значительно варьировало – от 1.93 ± 0.64 мкг/л в заливе Турка до 7.23 ± 0.5 мкг/л в заливе Куркут пролива Малое Море. В последнем полученные показатели превышали ПДК для сакситоксина в питьевой воде. В пелагиали МС и PST не обнаружены.

Начиная с 2011 г. в литоральной зоне оз. Байкал зарегистрирован крупномасштабный «экологический кризис», основной чертой которого явилось заболевание губок, перешедшее в их массовое вымирание [3]. На больных и погибших губках, на камнях и различных субстратах в большом количестве стали развиваться нитчатые цианобактерии [4].

Микроскопический и генетический анализы обрастаний, отобранных в 2014–2017 гг. с различных субстратов, выявили массовое развитие бентосных цианобактерий с доминированием видов

Symplocastrum sp., *Tychonema* sp., *Tolypothrix distorta*, *Pseudanabaena* spp., *Oscillatoria curviceps*, *Kamptonema formosum*, *Leptolyngbya* spp., при этом некоторые виды ранее не наблюдали в оз. Байкал. С помощью генетических маркеров в обрастаниях различных субстратов, включая губки, выявлены цианобактерии, содержащие гены синтеза MC и PST.

Максимальная концентрация MC в биопленках обнаружена в 2017 г. (1165 мкг/г сухого веса), в 2015 г. она была меньше (0.3–2.5 мкг/г сухого веса). Содержание PST в биопленках в исследуемый период изменялось от минимальных 0.21 мкг/г до максимальных значений 35 720 мкг/г сухого веса. Высокая концентрация цианотоксинов определена в обрастаниях ветвистых губок и камней. Следует отметить тренд повышения содержания цианотоксинов в обрастаниях субстратов, в воде такой закономерности не обнаружено. Методом MALDI-TOF в планктонных и бентосных цианобактериях, обитающих в оз. Байкал, водохранилищах Ангарского каскада, оз. Котокельское, определены более 15 вариантов MC и 10 вариантов PST.

Таким образом, токсичные цианобактерии, обнаруженные в планктоне прибрежной зоны оз. Байкал, в оз. Котокельское, ангарских водохранилищах, развиваются в районах, которые по ряду показателей характеризуются как мезотрофные с наличием эвтрофных участков, и очевидно, что планктонные цианобактериальные цветения являются характерным следствием эвтрофирования водоемов. Вместе с тем, причины увеличения частоты и распространенности бентосных цветений по всей литоральной зоне озера до конца не ясны. Бентосные цианобактерии в оз. Байкал интенсивно осваивают новые местообитания, в том числе и биогенные субстраты. Их биомасса многократно увеличилась, однако в настоящий период трофический статус озера в целом не изменился и соответствует олиготрофному по гидрохимическим показателям [5]. Массовое развитие токсин-продуцирующих цианобактерий, представляющих угрозу для здоровья человека и животных, требует пристального внимания как со стороны ученых, так и государственных органов и указывает на необходимость регулярного мониторинга содержания цианотоксинов в воде, особенно в туристско-рекреационных зонах с интенсивной антропогенной нагрузкой.

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 0345-2016-0003 и при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-54-05005.

Литература

1. Chorus I. Current approaches to cyanotoxin risk assessment, risk management and regulations in different countries. Dessau: Umweltbundesamt, 2012. 147 p.

2. Анализ цианобактерий озера Байкал и Усть-Илимского водохранилища на наличие гена синтеза микроцистина / И.В. Тихонова, О.И. Белых, Г.В. Помазкина, А.С. Гладких // ДАН, 2006. Т. 409, № 3. С. 425–427.

3. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? / O.A. Timoshkin, D.P. Samsonov, M. Yamamuro M.V. Moore, O.I. Belykh, V.V. Malnik, M.V. Sakirko et al. // J. Great Lakes Research, 2016. V. 42, N 3. P. 487–497. doi: 10.1016/j.jglr.2016.02.011

4. First detection of benthic cyanobacteria in Lake Baikal producing paralytic shellfish toxins / O.I. Belykh, I.V. Tikhonova, A.V. Kuzmin, E.G. Sorokovikova, G.A. Fedorova I.V. Khanaev, T.A. Sherbakova, O.A. Timoshkin // Toxicon, 2016. V. 121. P. 36–40. doi: 10.1016/j.toxicon.2016.08.015

5. Current chemical composition of Lake Baikal water / T.V. Khodzher, V.M. Domysheva, L.M. Sorokovikova, M.V. Sakirko, I.V. Tomberg // Inland Waters, 2017. V. 7. P. 250–258. doi: 10.1080/20442041.2017.1329982

TOXIN-PRODUCING CYANOBACTERIA IN LAKE BAIKAL AND RESERVOIR OF BAIKAL REGION

O.I. Belykh¹, I.V. Tikhonova¹, A.V. Kuzmin¹, E.G. Sorokovikova¹, S.A. Potapov¹,
A.V. Galkin², G.A. Fedorova¹

¹Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russia

²Staylab, Moscow, Russia

Cyanobacteria containing toxin synthesis genes and capable to produce toxins have been found since 2005 in the plankton of the coastal zone of Lake Baikal and in the water bodies of the Baikal region. Analysis showed that the sequences for microcystin synthesis genes belonged to the genera *Microcystis* and *Dolichospermum*; the sequences for genes encoding paralytic shellfish toxins synthesis – to representatives of the genera cluster *Anabaena/Dolichospermum/Aphanizomenon*. Microcystin concentration in water exceeded the guideline for the drinking water quality in Lake Kotokelskoe and in the Ust-Ilimsk reservoir, as well as concentration of saxitoxin – in the Irkutsk reservoir and in the Kurkut bay of Lake Baikal. The cyanotoxins were also recorded in Baikal benthic biofouling. Due to the absence of standards regulating concentration of the cyanotoxins produced by benthic cyanobacteria, it is impossible to estimate real health risks for humans.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ИХ МЕТАБОЛИТОВ В ОЗЕРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Е.Ю. Воякина, Я.В. Русских, Е.Н. Чернова, З.А. Жаковская

Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: katerina.voyakina@gmail.com

Антропогенное эвтрофирование водных экосистем – глобальная экологическая проблема. Данное явление имеет широкое распространение и отчетливо выражено как в олиготрофных холодноводных озерах Европы, Северной Америки, Азии, так и в мезо- и эвтрофных водоемах умеренных широт. Этот процесс характерен так-

же для прудов, эстуарных бассейнов и даже для морей. Вследствие антропогенного эвтрофирования с 60-х гг. XX в. приобрела глобальные масштабы такая проблема, как «цветение» воды. Оно не только сопровождается ухудшением органолептических свойств воды и создает проблемы на водозаборных станциях, но и представляет серьезную угрозу для здоровья и жизни людей и животных.

Активная вегетация цианобактерий часто сопровождается выделением и накоплением в водной среде биологически активных веществ и токсинов, представляющих опасность для жизни и здоровья человека и животных [1]. Цианотоксины – внутриклеточные токсичные метаболиты цианобактерий, выделяющиеся во внешнюю среду в результате «цветения» и последующего лизиса (разрушения) клеточной стенки. Их различают по способу воздействия на живые организмы на несколько групп, из которых для пресноводных водоемов наиболее актуальны нейротоксины (сакситоксины и анатоксины) из-за высокой токсичности и гепатотоксины (микроцистины) вследствие их высокой стабильности и распространенности [1].

Проблема «вредоносного цветения водорослей» давно уже стала актуальной для водоемов северо-запада России. В настоящее время здесь «цветут» практически все водоемы, «цветет» Ладожское озеро, которое служит источником водоснабжения г. Санкт-Петербурга. Большие проблемы для жителей г. Сестрорецка создают регулярные «цветения» водохранилища Сестрорецкий Разлив и восточной части Финского залива [1]. Токсические «цветения» водоемов по всему миру уже стали обычным явлением. В большинстве стран Евросоюза, в США, Канаде и Австралии разработаны национальные программы по мониторингу «цветений». «Цветение» воды всегда происходит стихийно, его чрезвычайно сложно прогнозировать. Хотя причины, вызывающие «цветение» воды, очевидны (благоприятные погодные условия и наличие в воде биогенных элементов), механизмы «цветения» совершенно не изучены и эффективных методов их устранения пока нет. В России также существуют экологические проблемы, связанные с «цветением» водоемов. Так, в последнее время «цветение» воды – обычное явление для Таганрогского залива, рек Дон и Волга, Каспийского моря и Цимлянского водохранилища, большие проблемы создает активная вегетация цианобактерий в Волжских водохранилищах.

Цианобактерии (синезеленые, цианопрокариоты) характеризуются высокой способностью к адаптации, распространены практически повсеместно, могут находиться во всех экосистемах от наземных до водных сред обитания, в том числе и в экстремальных условиях, таких как горячие источники, гиперсолёные среды и ледники. На сегодняшний день установлено, что 46 видов цианобакте-

рий способны продуцировать токсичные метаболиты (цианотоксины), которые представляют опасность для здоровья людей и животных [2]. Из цианобактерий, формирующих «цветение» воды и выделяющих токсины, особого внимания заслуживают роды *Microcystis*, *Anabaena*, *Planktothrix*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis*, *Phormidium*, *Nostoc*, *Anabaenopsis* и *Nodularia*.

До недавнего времени информация по цианотоксинам и видовому составу цианобактерий для водоемов европейской части РФ практически отсутствовала. Это направление исследований только недавно начало развиваться в РФ [3–5].

Подробные исследования сезонной динамики цианобактерий и их метаболитов на северо-западе РФ, в том числе в водоемах г. Санкт-Петербурга, были начаты НИЦЭБ РАН в 2008 г. Исследование проводили на пресноводных акваториях, различающихся по лимнологическим параметрам, трофическому статусу (от мезотрофных до гиперэвтрофных), структуре фитопланктона, спектру и концентрации цианотоксинов. Наиболее интересные данные были получены для водоемов Санкт-Петербурга со значительной рекреационной нагрузкой (озера Сестрорецкий Разлив, Нижнее Суздальское).

Озеро Сестрорецкий Разлив – самый крупный водоем в черте г. Санкт-Петербурга. Озеро расположено в пределах водосборного бассейна и в непосредственной близости от Финского залива. На водосборной площади располагается природный заказник «Сестрорецкое болото». Высокая цветность воды (до 220° Pt-Co шкалы) и значительное содержание взвешенных веществ как автохтонной, так и аллохтонной природы обуславливают невысокие значения прозрачности воды.

Нижнее Суздальское озеро – самый большой водоем в системе Суздальских озер. Для гидрохимического режима оз. Нижнее Суздальское характерны более щелочная реакция воды и более узкие диапазоны биогенных элементов по сравнению с оз. Сестрорецкий Разлив. Суздальские озера испытывают значительное антропогенное влияние вследствие поступления хозяйственно-бытовых сточных вод от р. Старожиловка и с расположенных на водосборе сельхозугодий.

Отбор проб осуществляли с июня по сентябрь в 2008–2018 гг. Количественные пробы фитопланктона объемом 1 л отбирали с поверхности воды. Для фиксации проб фитопланктона использовали кислый раствор Люголя в модификации Усачева. Биомассу фитопланктона определяли общепринятым способом с учетом того, что 10^9 мкм³ соответствует 1 мг сырой биомассы. Объем водорослей устанавливали методом геометрического подобия.

Для идентификации и количественного определения цианотоксинов использовали комплексный метод жидкостной хроматогра-

фии – tandemной масс-спектрометрии на хромато-масс-спектрометре LTQ Orbitrap с линейной и орбитальной ловушками с режимом электроспрей-ионизации (ESI+). Характеристичные масс-спектры аналитов регистрировали в условиях масс-спектрометрии высокого разрешения и tandemной масс-спектрометрии.

В составе альгофлоры исследованных озер было обнаружено 155 таксонов рангом ниже рода, относящихся к девяти отделам. По числу видов преобладали зеленые (41%), цианобактерии (18%), эвгленовые (13%) и диатомовые (11%) водоросли. Среди зеленых наибольшим видовым богатством отличались хлорококковые водоросли. Наибольшее число эвгленовых водорослей было отмечено в оз. Нижнее Суздальское.

Все исследованные акватории в период максимального прогрева воды (июль-август) характеризовались высокими значениями биомассы фитопланктона, среднесезонные значения биомассы варьировали от 8.04 до 35.6 мг/л. Большую часть сезона по численности доминировали цианобактерии, на их долю приходилось более 90% от общей численности. В озерах доминировали токсигенные виды цианобактерий (*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralf et Born et Flah., виды рода *Microcystis*, *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom.). В разные годы в сезонной динамике фитопланктона в оз. Сестрорецкий Разлив чаще всего было характерно наличие одного пика, связанного с вегетацией диатомовых и цианобактерий. В оз. Нижнее Суздальское пик вегетации фитопланктона был обусловлен активной вегетацией цианобактерий и динофитовых водорослей.

За последние годы в оз. Сестрорецкий Разлив резко изменился состав доминирующих видов и, как следствие, произошли изменения в спектре метаболитов цианобактерий. В настоящее время в озере постоянно детектируются различные формы микроцистинов. Максимальная концентрация микроцистинов в воде была отмечена в июле 2014 г. в оз. Сестрорецкий Разлив (8.2 мкг/л). В летний период в 2010–2015 гг. и в августе 2018 г. в оз. Нижнее Суздальское регистрировалось присутствие в воде анатоксина-а. Максимальные концентрации анатоксина-а были отмечены в июле 2014 г. (1.7 мкг/л).

В последние годы уровень цианотоксинов в пробах воды существенно снизился, хотя биомасса цианобактерий была по-прежнему высокой (8.04–26.47 мг/л), за исключением 2017 г., когда не было отмечено активной вегетации цианобактерий и концентрация токсинов была на пределе обнаружения. В то же время в лиофилизованной биомассе содержание токсинов держится на высоком уровне (142.4–2353.3 мкг/г). Возможно, низкий уровень вегетации и отсутствие токсинов были связаны с неблагоприятными погодными условиями.

В целом, при анализе факторов среды, влияющих на уровень вегетации цианобактерий в исследованных озерах, было показано, что он зависит от гидрохимических факторов, в первую очередь, от концентрации аммонийного азота и рН с одной стороны, и прогрева воды, с другой.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-01069.

Литература

1. Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов северо-запада России. М.: КМК, 2006. 367 с.
2. Codd G.A., Morrison L.F., Metcalf J.S. Cyanobacterial toxins: risk management for health protection / Toxicology and Applied Pharmacology. 2005. V. 203. P. 264–272.
3. Исследования природных экотоксикантов – метаболитов синезеленых водорослей в разнотипных водоемах северо-запада России / Е.Н. Чернова, Я.В. Русских, Е.Ю. Воякина и др. // Региональная экология. 2014. Т. 35, № 1–2. С. 88–95.
4. Occurrence of microcystins and anatoxin-a in eutrophic lakes of Saint Petersburg, northwestern Russia / E. Chernova, Ia. Russkikh, E. Voyakina, Z. Zhakovskaya // Oceanological and hydrobiological studies. 2016. V. 45, iss. 4. P. 466–484. doi: 10.1515/ ohs-2016-0040
5. Dolichospermum and Aphanizomenon as neurotoxins producers in some Russian freshwaters / E. Chernova, S. Sidelev, I. Russkikh et al. // Toxicon. 2017. V. 130. P. 47–55. doi: 10.1016/j.toxicon.2017.02.016

DISTRIBUTION OF CYANOBACTERIA AND THEIR METABOLITES IN THE LAKES OF THE NORTH-WEST OF THE RUSSIAN FEDERATION

Voyakina E.Ju., Russkikh Ia.V., Chernova E.N., Zhakovskaya Z.A
Saint-Petersburg Scientific Research Centre for Ecological Safety,
Russian Academy of Sciences, St-Petersburg, Russia

In recent decades, cyanobacterial blooms have also been reported from water bodies located in the Northwest of Russia. Two eutrophic lakes (Lake Sestroretskiy Razliv and Lake Suzdalskoe) were investigated in the warm period from June to September of 2008–2018. The active vegetation of cyanobacteria was noted in these water bodies. The important contribution to the phytoplankton was made by cyanobacteria (more than 90% of total abundance). *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralf et Born et Flah., *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn.et Kom., species of *Microcystis* (*M. aeruginosa* (Kütz) Kütz., *M. wesenbergii* Kom., *M. viridis* (A.Br.) Lemm.) were dominated in plankton during the period of investigation. Maximum concentration of microcystins (8.2 mkg/l) was noted in middle of July 2014 in Lake Sestroretskiy Razliv. Maximum concentration of anatoxin-a (1.7 mkg/l) was also marked in July 2014 in Lake Suzdalskoe.

ПРОБЛЕМА СКРЫТОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЦИАНОПРОКАРИОТ АРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

Д.А. Давыдов^{1,2}, Е.Н. Патова³, С.С. Шалыгин⁴, А.А. Вильнет¹, И.В. Новаковская³

¹ Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН, Апатиты, Россия

² Институт промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, Апатиты, Россия

³ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

⁴ Texas A&M University Corpus Christi, Корпус Кристи, США

Цианопрокариоты (цианобактерии) – разнообразная и широко распространенная группа организмов в арктических экосистемах. Благодаря особенностям метаболизма они отличаются высокой устойчивостью к различным факторам среды и могут обитать в экстремальных местообитаниях, где часто являются практически единственными представителями растительного покрова. Несмотря на это, степень изученности биоразнообразия цианопрокариот полярных областей и особенностей их распространения в Арктике остается очень низкой, что обусловлено труднодоступностью и значительной удаленностью этих районов.

Выявление альфа-разнообразия цианопрокариот в различных регионах Арктики и Гипоарктики показывает, что потенциальное видовое богатство флор высокоширотных территорий может быть очень высоким. Так, на архипелаге Шпицберген известно 290 видов цианопрокариот, а общий список цианопрокариот евразийской Арктики и Гипоарктики насчитывает 679 таксонов. Сравнение выявленного разнообразия показывает, что флора Шпицбергена составляет 7% от общемировой (по данным AlgaeBase <http://www.algaebase.org>) и 61% от флоры евразийского сектора Арктики.

При выявлении видового состава цианопрокариот арктических территорий мы сталкиваемся с проблемой достоверной идентификации таксонов и существования «криптических» видов. Современный подход к дифференциации таксонов подразумевает всестороннее изучение организма с учетом его морфологических особенностей, внутриклеточной анатомии, получения молекулярно-генетической информации о последовательностях, пригодных для построения филогении генов, экологии местообитаний, физиологических параметров. Большая часть этой информации в работах современных исследователей и все данные, приводимые в литературных источниках, не учитываются, так как идентификация в подавляющем большинстве случаев проводится только на основе морфологии талломов, колоний, трихомов и/или отдельных клеток, типов ветвлений и т.д. Часть этих признаков является экологически пластичными и не могут использоваться для филогении. Такой традиционный подход обусловлен возможностью использовать нативные образцы,

для определения которых необходим только световой микроскоп, а также богатым опытом анатомо-морфологической классификации, отраженной в ключах определителей видов.

Вовлечение в исследование других методов идентификации влечет за собой необходимость иметь разнообразное дорогостоящее оборудование и значительно увеличивает трудозатраты, но получаемые результаты позволяют определить таксон с большей точностью.

Существуют разнообразные методы определения таксонов в природных образцах, основанные на выделении ДНК и метагеномном анализе – секвенировании нового поколения (next generation sequencing, NGS), результатом которого является отнесение изученных генов к тому или иному «таксону» (operational taxonomic units, OTU). При таком подходе не очевидна роль вида в экосистеме – существует ли он в виде акинет или активно функционирует. Примером использования данного подхода к выявлению разнообразия биокорочек на Шпицбергене является работа [1], в которой выявлено 136 OTUs из 36 образцов, 13 из них, вероятно, являются потенциально новыми для науки видами. Сравнение полученных результатов с разнообразием, выявляемым традиционными методами, говорит, что скрытое видовое богатство гораздо выше. Средняя флора Шпицбергена, определяемая по морфологическим критериям, – 40 видов, при этом число собранных образцов составляет около 150. В частности, наиболее близкая к цитированной работе флора окрестностей Пирамиды насчитывает 74 вида, которые были выявлены в 120 образцах.

Идентификация видов цианопрокариот на основе анализа последовательностей генов 16S рРНК и ITS подразумевает выделение моновидовых культур. Проблемы, связанные с применением данного метода, заключаются в определенной довольно избирательной элективности среды: в искусственных условиях культивируется, как правило, ограниченное число видов. Вместе с тем, широкое применение данных локусов для филогении облегчает идентификацию, так как база данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) содержит огромное число уже секвенированных штаммов. Вместе с тем, разнообразие видов цианопрокариот, выявляемое посредством данного метода свидетельствует, что потенциальное богатство гораздо выше известного.

Морфологические признаки многих таксономически сложных родов очевидно недостаточны и это ограничивает их применение для филогении и идентификации. Простая морфология обладает низкой разрешающей способностью, и выделенные на ее основе роды, семейства и высшие таксоны являются полифилетичными [2]. Так, определенный К. Anagnostidis et J. Komarek [3] род *Leptolyngbya* имеет в качестве диагностических признаков шири-

ну и длину клеток, наличие ветвления и слизистых чехлов. Между тем, применение генетических данных позволило значительно пересмотреть представления о данном полифилетичном роде и всем порядку Syneschosoccales в целом [4].

В ходе наших исследований, проведенных в различных арктических местообитаниях, выявлены представители цианопрокариот как в природных образцах, так и в монокультурах, которые на основе морфологических признаков не были достоверно идентифицированы.

В исследование включено шесть штаммов, морфология которых соответствует *Leptolyngbya* s.l., все культуры выращивались на твердых или жидких средах BG-11 и Z8 под искусственным освещением 35 мкМоль м⁻²с⁻¹ в режиме день/ночь – 12/12 ч. Все образцы культивируются в коллекциях Института биологии Коми НЦ УрО РАН (СҮКО) и Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАВГ).

Штамм КРАВГ-3220 выделен из приливной полосы морского песчаного марша залива Биллефиорд на архипелаге Шпицберген. Морфологически характеризуется нитями с узкими, но иногда более заметными прозрачными чехлами; ширина нитей до 3 мкм; характерно образование специфических узлов – нодул, в таких местах ширина нитей достигает 4 мкм. Трихомы синезеленые, изогнутые, волнистые, 1,2–1,7 мкм шириной. Клетки на концах трихомов удлиненные – 2,1 мкм длиной, в середине более короткие – 1,2 мкм, с перетяжками. Конечные клетки закругленные. Деление трихомов с помощью некридных клеток.

Штамм КРАВГ-3983 выделен с вертикальной влажной скальной стенки в ущелье Айкуайвенчорр в Хибинах. Нити синезеленые, в основном прямые и изогнутые, но не ломаные, иногда волнистые. Влагалища бесцветные, плохо заметны. Трихомы 1,3–1,5 мкм шириной, клетки преимущественно удлиненные 2,3–2,7 мкм, до 3 мкм, укороченные клетки редки. Перетяжки небольшие. Наблюдаются включения – иногда по две гранулы в клетке у противоположных стенок.

Штамм СҮКО-С-002-10 выделен из почвенных корочек с оленьих стойбищ около оз. Малое Балбанты на Приполярном Урале. Нити зеленые до синезеленых, влагалища бесцветные. Ширина нитей и клеток от 1,6 до 3,4 мкм, длина варьирует от 1,5 до 3,8 мкм. Перетяжки не всегда хорошо заметны, некридных клеток нет.

Штамм СҮКО-С-015-09 был выделен из пятнистой каменисто-лишайниковой тундры около оз. Грубепендиты на Приполярном Урале. Чехлы или отсутствуют, или очень незаметны. Клетки с перетяжками. Длина клеток варьирует от почти квадратных до вытянутых (от 1,1 до 3,8 мкм). Ширина клеток постоянная – 1,4–1,5 мкм.

Штамм **SYKO-C-003-10** выделен из кустарничково-лишайниково-мохового сообщества на склоне горы Варсанофьевой, Приполярный Урал. Нити прямые или изогнутые, синезеленые. Влагалища бесцветные, почти незаметные, иногда отсутствуют. Клетки вытянутые, всегда больше ширины. Длина варьирует от 2.1 до 3.5 мкм, ширина не вариабельна, всегда в небольшом промежутке от 0.9 до 1.1 мкм. Клетки с хорошо заметными перетяжками. Конечные клетки закругленные.

ДНК была выделена с помощью набора NucleoSpin Plant Kit (Macherey-Nagel, Germany). Амплификацию осуществляли с помощью праймеров 1 (5'-CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC-3') [6] и 2 (5'-GGG GGA TTT TCC GCA ATG GG-3'). Для секвенирования использовали дополнительно пару внутренних праймеров 3 (5'-CGC TCT ACC AAC TGA GCT A-39') и 5 (5'-TGT ACA CAC CGG CCC GTC-39'). ПЦР проводили в объеме 20 µl в следующем алгоритме: 3 мин при 94 °C, 30 циклов (30 с 94 °C, 40 с 56 °C, 60 с 72 °C) и 2 мин элонгации при 72 °C. Амплифицированные фрагменты оценивали по результатам электрофореза в TAE-буфере в 1% -ном агарозном геле с использованием EtBr. Матрицы очищали набором GFX PCR DNA and Gel Band Purification Kit (Amersham Biosciences, USA) и секвенировали с использованием ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, USA) по стандартному протоколу 3100 Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA). Для всех шести штаммов получено по одному ампликату и собрано по одной последовательности 16S-ITS-23S. Проведен поиск BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) для определения наиболее близких штаммов, депонированных в GenBank.

Полученные нами нуклеотидные последовательности шести штаммов включены во вновь созданное выравнивание по локусу 16S из 52 образцов, опубликованных в работе [4] в программе BioEdit 7.0.1. Предварительный филогенетический анализ выполнен методом максимального правдоподобия в программе MrBayesPhyML v. 3.0 с использованием модели нуклеотидных замен GTR+I+G и 40 млн генераций.

Положение штамма КРАВГ-3220 на филогенетическом дереве (рис. 1) и его морфология свидетельствуют о его принадлежности к роду *Nodosilinea*, главным отличительным признаком которого является образование нодул. Однозначно отнести штамм к какому-то известному виду невозможно.

Морфология штамма SYKO-C-003-10 и генетические данные по 16S и ITS (рис. 2) наиболее близки к роду *Stenomitos*, возможно, – это новый вид в данном роде.

Штаммы КРАВГ-3983 и SYKO-C-015-09 скорее всего относятся к одному виду из рода *Stenomitos*. Наибольшую близость они демонстрируют со штаммом *Stenomitos tremulus* UTCC471.

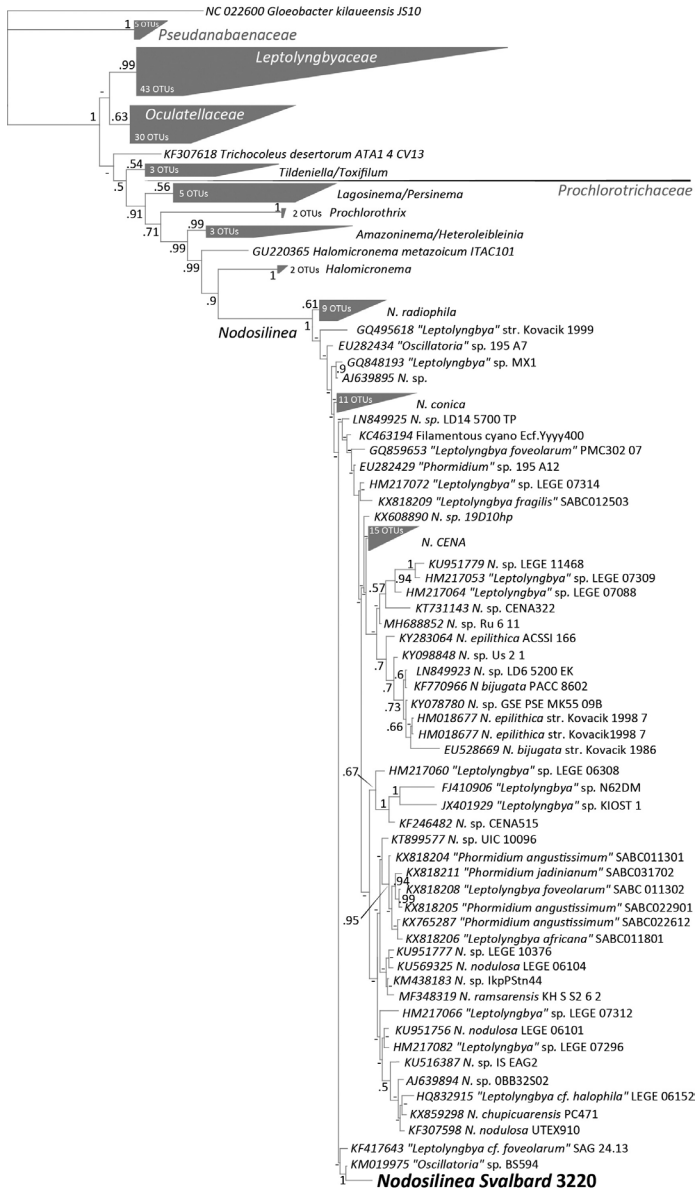


Рис. 1. Положение штамма *Nodosilinea*-3220 на филогенетическом дереве, построенном на основе анализа последовательностей гена 16S рРНК методом максимального правдоподобия.

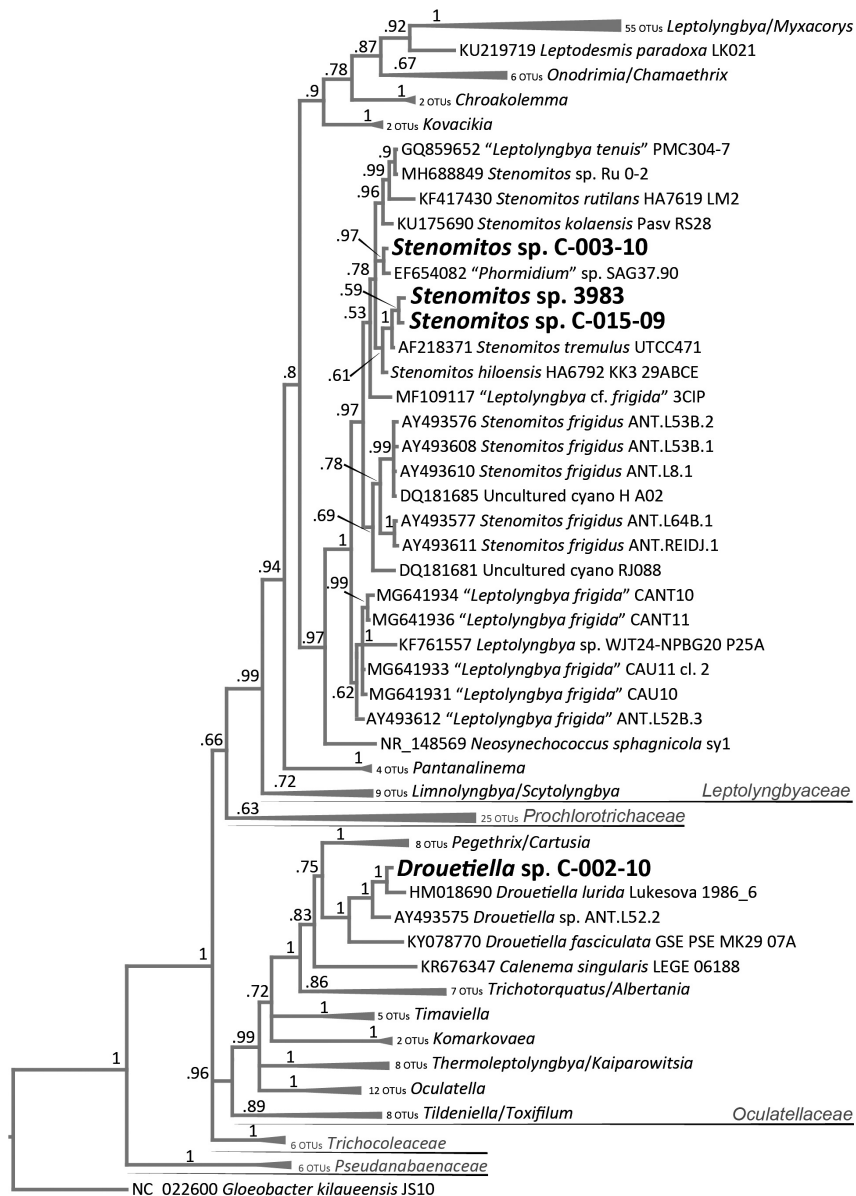


Рис. 2. Положение штаммов *Stenomitos* и *Drouetiella* на филогенетическом древе, построенном на основе анализа последовательностей гена 16S рРНК методом максимального правдоподобия.

Штамм SYKO-C-002-10 кластеризуется вместе со штаммами рода *Drouetiella* (рис. 2). Однозначного сходства с каким-либо описанным видом не выявлено, но для установления, что это новый таксон, требуются дальнейшие изыскания.

Таким образом, анализ небольшого числа морфологически трудно различимых культур цианопрокариот демонстрирует исключительную важность проведения молекулярно-филогенетических исследований с включением как можно большего числа генов – не только 16S, но и ITS, *rbcL*. Это позволит в будущем существенно уточнить не только филогению отдельных таксонов, но и выявить большое число криптических видов и точнее отразить реальное биоразнообразие цианопрокариот в высокоширотных регионах.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 18-04-00171 и 18-04-00643.

Литература

1. Cyanobacterial community composition in Arctic soil crusts at different stages of development / E. Pushkareva, I.S. Pessi, A. Willemotte, J. Elster // FEMS Microbiology Ecology. 2015. Vol. 91 (12). doi: 10.1093/femsec/fiv143
2. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach / J. Komárek, J. Kaštovský, J. Mareš & J.R. Johansen // Preslia. 2014. V. 86. P. 295–335.
3. Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. Oscillatoriales / Archiv für Hydrobiologie, Supplement. 1988. V. 80. P. 327–472.
4. 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 / T. Mai, J.R. Johansen, N. Pietrasiak, M. Bohunicka, M.P. Martin // Phytotaxa. 2018. V. 365 (1). doi: 10.11646/phytotaxa.365.1.1

CRYPTIC CYANOBACTERIAL DIVERSITY IN THE ARCTIC REGIONS

D. Davydov^{1,2}, E. Patova³, S. Shalygin⁴, A. Vilnet¹, I. Novakovskaya³

¹ Polar-Alpine Botanical Garden-Institute Kola SC of RAS, Apatity, Russia

² Institute of the Industrial Problems of the North Kola SC of RAS, Apatity, Russia

³ Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

⁴ Texas A&M University Corpus Christi, Corpus Christi, USA

Cyanobacteria are amongst the most abundant photosynthetic organisms on the Arctic. A simple morphology and few diagnostics features, coupled with ecological plasticity complicate identification based on morphology only. Utilization of pure cultures with subsequent molecular analysis could reveal cryptic diversity of some taxa of cyanobacteria. In this study, several Leptolyngbya like strains were examined using 16S rRNA phylogeny and ITS analysis. *Stenomitos* sp. C-003-10, *Nodosilinea* sp. 3220, and *Drouetiella* sp. C-002-10 appears to be new to science species isolated from the high Arctic.

ФУНКЦИИ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ ЦИАНОБАКТЕРИЙ: ИСТОРИЯ ВОПРОСА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

О.А. Кокшарова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
E-mail: koksharova@genebee.msu.ru

Цианобактерии – древнейшие фотоавтотрофные микроорганизмы, способные к кислородному фотосинтезу и фиксации атмосферного азота. Высокая пластичность и приспособляемость цианобактерий обеспечивается большим количеством разнообразных вторичных метаболитов, многие из которых имеют биотехнологическое, медицинское и экологическое значение. Это широкий спектр веществ различной химической природы, обладающих разнообразными биологическими функциями. Среди них цианотоксины, сидерофоры, ингибиторы протеаз, вещества, защищающие от жесткого ультрафиолета, фитогормоны, антимикробные и антивирусные метаболиты, летучие органические соединения и другие. Функции этих молекул могут быть связаны с обеспечением как конкурентного преимущества, так и устойчивого развития клеточной популяции цианобактерии-продуцента.

Впервые проблема присутствия цианотоксинов в природных водоемах была отмечена в научной литературе во второй половине XIX в. [1]. В 1878 г. сообщалось о гибели скота в Австралии вследствие присутствия в воде цианотоксинов. Систематические серьезные исследования в рамках этой проблемы стали возможны с развитием аналитических химических и физических методов определения токсинов в среде роста и в клетках цианобактерий, методов биотестирования, иммунологических методов. Прогрессу исследований в этой области также способствовало секвенирование большого числа геномов различных представителей цианобактерий (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/browse/#!/prokaryotes/cyanobacteria>). По токсикологической направленности действия цианотоксинов на разные мишени в организме человека и животных их подразделяют на гепатотоксины, нейротоксины, дерматотоксины, цитотоксины. Последние рассматриваются как перспективные инструменты для подавления роста злокачественных опухолей.

Помимо медицинского и экологического аспектов исследований цианотоксинов и других метаболитов цианобактерий, возникает ряд довольно интересных и важных фундаментальных вопросов. Так, хотелось бы понять, участвуют ли эти молекулы в метаболизме самих цианобактерий? Если участвуют, то каковы механизмы и мишени их действия? Важны ли эти молекулы для адаптации цианобактерий к изменяющимся условиям окружающей среды? Облада-

дают ли вторичные метаболиты цианобактерий свойствами аллелопатических веществ? Как они влияют на регуляцию развития собственной популяции продуцента? Каким образом вторичные метаболиты могут воздействовать на прокариотические и эукариотические организмы, обитающие совместно с цианобактериями в водной и почвенных средах, в составе симбиозов и различных ассоциаций? Как генетически регулируются эти процессы? Какие внешние и внутренние причины приводят к образованию вторичных метаболитов клетками цианобактерий? Каковы эволюционные механизмы возникновения этих метаболитов? Каким образом можно повысить чувствительность уже имеющихся аналитических методов для обнаружения вторичных метаболитов в окружающей среде и в клетках цианобактерий? Эти и многие другие вопросы стоят на повестке дня перед исследователями разных стран мира в течение последних 20 лет. На некоторые вопросы удалось найти ответы, но многие еще нуждаются в изучении.

Наиболее исследованными цианотоксинами являются микроцистины. Показано, что синтез этих циклических пептидов происходит нерибосомно с помощью гигантского мультифункционального ферментного комплекса, включающего в себя пептид-синтазы, поликетидсинтазы и модифицирующие ферменты, которые кодируются генами, входящими в генный *msc* кластер [2]. Нерибосомные пептид-синтазы вовлечены в синтез линейных, циклических и разветвленных циклических пептидов. Происхождение генного *msc* кластера у разных представителей цианобактерий объясняют на основе горизонтального переноса, вертикального переноса и гипотезы потери генов [2].

Многообразны возможные функции микроцистинов в клетках цианобактерий [3]. Они участвуют в адаптации цианобактерий к изменяющимся условиям освещения и наличия азота и углерода в среде, могут выполнять функцию сидерофоров, а также участвовать в процессах **QS (quorum sensing) регуляции** [3]. **Интересны проявления аллелопатии у цианобактерий с использованием микроцистинов.** Аллелопатия – это свойство одних организмов выделять химические соединения, которые тормозят или подавляют развитие других. Обнаружено, что в присутствии мелких рачков, а также рыб, питающихся цианобактериями, последние усиливают синтез микроцистина. В случае с толстолобиком синтез цианотоксина усиливается в 50 раз! При этом существенно снижается рост и развитие толстолобика [3].

Могут ли цианотоксины оказывать действие на экспрессию генов в клетках самих цианобактерий? Мы экспериментально исследовали функциональную роль небелковой аминокислоты нейротоксического действия бета-N-метиламин-L-аланина (БМАА) в метабо-

лизме цианобактерий [4]. В качестве модельного объекта была использована нитчатая diaзотрофная цианобактерия *Anabaena* sp. PCC 7120, образующая специализированные клетки – гетероцисты, обеспечивающие анаэробные условия для активности фермента нитрогеназы в процессе фиксации атмосферного азота. В результате проведенных исследований было выявлено регуляторное действие БМАА на клетки цианобактерии. Так, добавление микромолярных количеств БМАА к культуре цианобактерии репрессирует образование гетероцист в условиях голодания по азоту [4] и неожиданно дерепрессирует их формирование при росте на среде, содержащей связанный азот. На генетическом уровне это влияние БМАА обусловлено изменением экспрессии нескольких ключевых генов, кодирующих как регуляторы транскрипции, так и белки, выполняющие транспортные или ферментные функции в процессе клеточной дифференцировки. Поскольку к синтезу БМАА способны все цианобактерии, можно высказать гипотезу о том, что эта аминокислота может иметь экологическое значение. Так, участвуя в репрессии формирования гетероцист и в подавлении активности нитрогеназы у diaзотрофных цианобактерий, БМАА может позволить образующим эту аминокислоту цианобактериям контролировать численность азотфиксирующих штаммов в условиях конкуренции за органический азот.

В последние годы выяснилось, что бактерии и другие микроорганизмы (грибы, водоросли) выделяют большое количество разнообразных летучих соединений, в том числе летучих органических соединений (ЛОС). Экологическая и функциональная роль этих соединений пока изучена недостаточно полно. Показано, что они могут обладать антимикробным действием, влиять на рост растений, насекомых, нематод. Они действуют как сигналы для коммуникации между различными организмами на большом и коротком расстояниях («infochemicals»), могут распространяться в воздухе и водных растворах. Показано, что цианобактерии продуцируют три главные группы ЛОС: терпеноиды, нор-каротиноиды и сульфиды. Наиболее изучены терпеноиды. Они являются, по-видимому, самыми распространенными пахучими ЛОС, образуемыми цианобактериями, обитающими в различных экологических нишах. Другими известными ЛОС, продуцируемыми цианобактериями, являются 3-пентанон, 2-октанон, гидроксикетоны, бета-циклогераниол, диметилсульфид и др. До настоящего времени определение ЛОС и поиск новых соединений проводились лишь поверхностно и эпизодически. Экологическая и функциональная роль ЛОС, механизмы их действия и биосинтеза пока недостаточно изучены. Недавно было продемонстрировано, что бактериальные кетоны подавляют активность фотосистемы II в клетках цианобактерий [5]. Это новое перспективное направление экспериментальных исследований актуально и интересно

как для фундаментальной науки, так и в плане практических работ, представляющих интерес для сельского хозяйства, медицины, биотехнологии.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00412.

Литература

1. Francis G. Poisonous Australian Lake // *Nature*. 1878. V. 18. P. 11–12.
2. Kurmayer R., Christiansen G., Fastner J., Börner T. **Abundance of active and inactive microcystin genotypes in populations of the toxic cyanobacterium *Planktothrix* spp.** // *Environ Microbiol*. 2004. V. 6. P. 831–841.
3. Omidi A., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S. Still challenging: the ecological function of the cyanobacterial toxin microcystin – What we know so far // *Toxin Reviews*. 2018. V. 37. P. 87–105.
4. Stress effects of cyanotoxin β -methylamino-L-alanine (BMAA) on cyanobacterial heterocyst formation and functionality / A.A. Popova, U. Rasmussen, T.A. Semashko, V.M. Govorun, O.A. Koksharova // *Env. Microbiol. Reports*. 2018. V. 10. P. 369–377. doi: 10.1111/1758-2229.12647
5. Inhibition of cyanobacterial photosynthetic activity by natural ketones / E.N. Voronova, I.V. Konyukhov, O.A. Koksharova, A.A. Popova, S.I. Pogosyan, I.A. Khmel, A.B. Rubin // *J. Phycol.* 2019. doi: 10.1111/jpy.12861

FUNCTIONS OF SECONDARY METABOLITES OF CYANOBACTERIA: HISTORY OF THE PROBLEM AND ITS CURRENT STATUS

O.A. Koksharova
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

The high plasticity and adaptability of cyanobacteria is provided by a large number of diverse secondary metabolites, many of which have biotechnological, medical and environmental significance. Among them are cyanotoxins, siderophores, protease inhibitors, substances that protect against hard ultraviolet radiation, phytohormones, antimicrobial and antiviral substances, volatile organic substances, and others. In the course of studying the secondary metabolites of cyanobacteria, several rather interesting and important questions arise. Whether these molecules are involved in the metabolism of cyanobacteria themselves? If so, what are the mechanisms and targets of their action? The functions of cyanobacterial metabolites are studied using microbiological, genetical, biophysical and biochemical methods.

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГО-ДОНСКОГО БАССЕЙНА

Л.Г. Корнева
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия
E-mail: korneva@biw.yaroslavl.ru

В связи с глобальным изменением климата и увеличивающимся антропогенным воздействием в пресных водоемах нарастает массовое развитие цианобактерий. В результате этого феномена проис-

ходит снижение качества воды, нежелательная трансформация трофических связей и общая деградация водных экосистем. Строительство водохранилищ на крупных реках кардинально изменило их гидрологический и гидрохимический режимы. Равнинные водохранилища с первых лет своего существования обречены на увеличение численности цианобактерий и «цветение» воды. Их массовое развитие приводит к изменению физико-химических параметров и состояния водной среды. Многие виды цианобактерий потенциально токсичны и представляют угрозу для обитателей водоемов и здоровья человека. Поэтому очень важно иметь представление о разнообразии и обилии этой группы фитопланктона, а также о причинах и последствиях их формирования.

Водохранилища Волго-Донского бассейна расположены в трех разных географических зонах и относятся к разряду крупных, очень крупных и крупнейших водохранилищ мира. Они различаются по морфометрии, генезису образующих котловин, характеру регулирования стока, а также по значениям прозрачности, цветности воды, общей минерализации и соотношению ионов, количеству взвешенного вещества, что определяет географическую зональность. По биопродукционным характеристикам водохранилища Волги, Шексны и Камы относятся к мезо-эвтрофному, а Дона (Цимлянское) – к гиперэвтрофному типу.

После ревизии по современным сводкам [1–3] таксономического списка цианобактерий, составленного по многочисленным литературным и оригинальным данным, полученным в 1953–2004 гг. [4] и в последние десятилетия (2005–2016 гг.), в девяти водохранилищах Волжского бассейна (Шекснинском, Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском) выявлено 272 таксона цианобактерий рангом ниже рода (см. таблицу). Их наибольшее число обнаружено в фито-

**Число видов и внутривидовых таксонов цианобактерий
в водохранилищах Волжского бассейна**

Водохранилища	1953–2004 гг.	1953–2016 гг.
Шекснинское	141	124
Ивановское	73	67
Угличское	39	36
Рыбинское	151	140
Горьковское	97	87
Чебоксарское	79	77
Куйбышевское	151	149
Саратовское	138	137
Волгоградское	80	78
Всего	280	272

планктоне Куйбышевского (149) и Рыбинского (140) водохранилищ. На втором месте по видовому богатству стояли Саратовское (137) и Шекснинское (124) водохранилища. Наименьшее разнообразие (36) цианобактерий выявлено в Угличском водохранилище. Общими для фитопланктона всех водохранилищ и низовья Волги были 17 видов: *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronberg et Kom., *A. incerta* (Lemm.) Cronberg et Kom., *Aphanothece clathrata* W. et G.S. West, *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli, *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenkin, *Snowella lacustris* (Chodat) Kom. et Hindak, *Oscillatoria limosa* Agardh ex Gomont, *O. tenuis* Agardh ex Gomont, *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom., *P. mucicola* (Naumann et Huber-Pestalozzi) Schwabe, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah., *Cuspidothrix issatschenkoi* (Ussatzcz.) Rajan. et al., *Dolichospermum affinis* (Lemm.) Wacklin et al., *D. flos-aquae* (Lyngb.) Wacklin et al., *D. planctonicum* (Brunnth.) Wacklin et al.. После ревизии списка видов общее число цианобактерий, обнаруженных в водохранилищах, практически не изменилось. Наибольшее сокращение их видового богатства (на 10–17 таксонов) прослеживалось только в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах.

По числу видов и внутривидовых таксонов во всех водохранилищах лидировали порядки безгетероцистных цианобактерий *Chroococcales* и *Oscillatoriales*, составляющие 40 и 37% соответственно от общего числа выявленных таксонов рангом ниже рода. Диазотрофы (азотфиксаторы) из порядка *Nostocales* составляли 22%. Из родов по видовому богатству выделялись *Phormidium* (22) и *Dolichospermum* (18), а также *Oscillatoria* (16), *Anabaena* (16) и *Chroococcus* (14).

Таксономический состав цианобактерий водохранилищ Волжского бассейна представлен в основном космополитными видами, составляющими 67%, облигатными обитателями планктона (47%), индифферентами по отношению к солености (43%), алкалифилами по отношению к pH воды (20%), β -мезосапробами (33%) и олиго- β -мезосапробами (22%) по отношению к содержанию легкоусвояемого органического вещества. Соотношение различных эколого-географических групп цианобактерий слабо варьировало между водохранилищами. Лишь наибольшее число бореальных видов обнаружено в более северных Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

Соотношение числа безгетероцистных и гетероцистных (дiazотрофов) видов составляло в среднем 3.8. Близкая пропорция наблюдалась в Цимлянском и Камском водохранилищах (3.3 и 3.8 соответственно). В Воткинском и Нижнекамском водохранилищах она увеличивалась до 11 и 8 за счет очень низкого разнообразия пред-

ставителей порядка Nostocales, что может быть связано с высокой степенью минерализации их вод. Значительное содержание сульфат-иона может регулировать азотфиксацию через подавление молибдатов, участвующих в нитрогеназной активности и ассимиляции нитратов.

Исходя из разработанной классификации морфо-функциональных групп водорослей [5], различающихся по физиологическим, морфологическим и экологическим признакам, большая часть цианобактерий водохранилищ Волги, Шексны и Камы принадлежала к группам L₀, H₁, S₁, а также M и K, представляющим комплексы видов, чувствительных к перемешиванию, толерантных к световому лимитированию и низкому содержанию азота. В гипертрофном Цимлянском водохранилище обнаружен единственный представитель группы R – *Planktothrix rubescens* (De Candolle ex Gomont) Anagn. & Kom.

Достоверные положительные связи между видовым богатством цианобактерий и морфометрическим коэффициентом (коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0.88), площадью акватории (0.88), объемом воды водохранилищ (0.75) и количеством атмосферных осадков (0.82) свидетельствуют о том, что их видовое разнообразие прежде всего зависит от размера водохранилища, а отрицательная связь с коэффициентом водообмена (–0.70) подтверждает, что их видовое богатство снижается в нестабильных гидродинамических условиях.

Распределение удельного разнообразия цианобактерий (число видов в пробе) в водохранилищах Волги соответствовало двухвершинной кривой. Наибольшего значения оно достигало в Ивановском водохранилище, затем плавно снижалось по каскаду до Чебоксарского и вновь постепенно увеличивалось к незарегулированной части нижней Волги.

В планктонных альгоценозах водохранилищ Волги, Шексны, Камы и Дона доминируют около 20 видов цианобактерий: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. et Kom., виды из рода *Dolichospermum* (Ralfs ex Born. et Flah.) Wacklin et al. (*D. flos-aquae*, *D. planctonicum*, *D. spiroides* (Klebahn) Wacklin et al., *D. lemmermannii* (P. Richt.) Wacklin et al.), *Aphanocapsa* Nägeli (*A. holsatica*), *A. incerta*, *Microcystis* Lemm. (*M. viridis* (A. Braun) Lemm., *M. wesenbergii* (Kom.) Kom., *M. pulverea*, *Aphanothece* Nägeli и *Coelosphaerium kuetzingianum*. Первые три вида (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*) способны вызывать «цветение» воды. *Planktothrix agardhii* наибольшего развития достигает в гипертрофном Цимлянском водохранилище и мелководном эвтрофном Шошинском плесе Ивановского водохранилища.

Анализ сезонной и многолетней динамики (1954–2016 гг.) цианобактерий в Рыбинском водохранилище показал, что с начала 1980-х гг. наблюдается стабильное увеличение их разнообразия, численности и биомассы. В сезонной динамике биомассы летний максимум цианобактерий стал превышать весенний пик диатомовых. Многолетняя сукцессия фитопланктона водохранилища направлена на увеличение пропорции безгетероцистных цианобактерий. Они доминируют в высокотрофных водохранилищах: Ивановском, Чебоксарском и Цимлянском.

Таким образом, результаты многолетних исследований разнообразия и обилия цианобактерий в планктоне крупных водохранилищ Волго-Донского бассейна показали, что их видовое богатство тесно связано с морфометрией и водным режимом водоемов, а уровень развития (численность и биомасса) и структура доминирующих комплексов – с трофическим статусом водоемов. В ходе многолетней сукцессии фитопланктона пропорция биомассы и числа видов цианобактерий увеличивались и изменялось соотношение их функциональных групп в сторону увеличения обилия и разнообразия безгетероцистных видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690096-1 и при поддержке гранта РФФИ, проект № 18-04-01069.

Литература

1. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Teil: Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa / H. Ettl, G. Gärtner, H. Heynig, D. Mollenhauer. Heidelberg-Berlin: Spectrum Academisher Verlag, 1999. Bd. 19/1. 548 p.
2. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 2 / Teil: Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa / B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl. München: Elsevier GmbH, 2005. Bd. 19 (2). 759 p.
3. Komárek J. Cyanoprocaryota 3. Teil: Heterocytous Genera // Süßwasserflora von Mitteleuropa / B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl. Berlin-Heidelberg: Springer Verlag, 2013. Bd. 19/3. 131 p.
4. Корнева Л.Г. **Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома:** Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
5. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds, V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, S. Melo // Journal of Plankton Research. 2002. V. 24. P. 417–428. doi: 10.1093/plankt/24.5.417

COMPOSITION AND ECOLOGY OF CYANOBACTERIA
IN THE VOLGA-DON RIVERS BASIN RESERVOIRS

L.G. Korneva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Science,
Borok, Russia

The analysis of cyanobacteria diversity and abundance in the reservoirs of the Volga, Sheksna, Kama and Don rivers is presented. The revision of the species list (1953–2016) of cyanobacteria of Volga and Sheksna reservoirs was made. A comparison of the taxonomic ranks of the cyanobacteria of the Volga, Sheksna, Kama and Don reservoirs was made. The relationship between the species richness of cyanobacteria and the size of reservoirs, the amount of precipitation and the water turnover time has been revealed. The long-term dynamics (1954–2016) of cyanobacteria in the Rybinsk Reservoir showed that since the early 1980s there has been a steady increase in their diversity, abundance and biomass. In the seasonal dynamics of biomass, the summer maximum of cyanobacteria began to exceed the spring peak of diatoms. The long-term phytoplankton succession of the Volga River reservoirs is aimed at increasing the proportion of non-heterocystous cyanobacteria. They dominate in eutrophic and hypertrophic reservoirs: Ivankovo, Cheboksary and Tsimlyansk.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ТРИГГЕРЫ СТРЕССОВЫХ ОТВЕТОВ
У ЦИАНОБАКТЕРИЙ

Д.А. Лось, К.С. Миронов, М.А. Синетова

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия

E-mail: losda@ippras.ru

Системный анализ стресс-транскриптомов цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC 6803 выявил ряд генов, транскрипция которых индуцируется в ответ практически на все абиотические стрессы (тепловой, осмотический, солевой, кислотный, сильный свет, ультрафиолетовое излучение). Гены белков теплового шока активируются всеми перечисленными стрессами и представляют собой группу, универсально реагирующую на все изменения окружающей среды [1, 2].

Функции универсальных триггеров стрессовых ответов у цианобактерий могут выполнять активные формы кислорода (АФК), в частности H_2O_2 , а также изменения редокс-потенциала компонентов фотосинтетической ЭТЦ [3, 4]. Двойной мутант *Synechocystis* sp. штамм PCC 6803 (*katG/tpx*), дефектный по антиоксидантным ферментам каталазе (KatG) и тиоредоксинпероксидазе (Tpx), не может расти в присутствии экзогенного пероксида водорода (H_2O_2) и чрезвычайно чувствителен к низким концентрациям H_2O_2 , особенно при условиях низкотемпературного стресса. Показано, что H_2O_2 участвует в регуляции экспрессии генов, отвечающих на снижение температуры окружающей среды, и влияет как на восприятие, так и на передачу сигнала о холодном стрессе [5].

Образование АФК во многом зависит от физического состояния мембран, которое может выражаться в терминах текучести или вязкости. У цианобактерий увеличение текучести мембран приводит к снижению формирования АФК и повышению устойчивости к холодному стрессу [6, 7]. Трансгенные растения табака [8] и картофеля [9] с повышенной текучестью клеточных мембран также характеризуются снижением скорости генерации АФК и повышенной устойчивостью к низким положительным температурам.

Выводы:

- 1) Универсальным триггером стрессовых ответов в фотосинтезирующих клетках может являться H_2O_2 .
- 2) Интенсивность образования АФК (в частности, H_2O_2) во многом определяется свойствами биологических мембран, в которых расположен фотосинтетический комплекс.
- 3) Разрушающее действие H_2O_2 снижается путем повышения текучести биологических мембран.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 14-24-00020.

Литература

1. Sinetova M.A., Los D.A. Systemic analysis of transcriptomics of *Synechocystis*: common stress genes and their universal triggers // Mol. BioSys. 2016. V. 12. P. 3254–3258. doi: 10.1039/C6MB00551A
2. Синетова М.А., Лось Д.А. Уроки транскриптомики цианобактерий: универсальные гены и триггеры стрессовых ответов // Мол. биол. 2016. Т. 50, № 4. С. 685–694. doi: 10.7868/S002689841604011X
3. Sinetova M.A., Los D.A. New insights in cyanobacterial cold stress responses: Genes, sensors, and molecular triggers // Biochim. Biophys. Acta – Gen. Subj. 2016. V. 1860. P. 2391–2403. doi: 10.1016/j.bbagen.2016.07.006
4. Membrane fluidity controls redox-regulated cold stress responses in cyanobacteria / E.G. Maksimov, K.S. Mironov, M.S. Trofimova, N.L. Nechaeva, D.A. Todorenko, K.E. Klementiev, G.V. Tsoraev, E.V. Tyutyayev, A.A. Zorina, P.V. Feduraev, S.I. Allakhverdiev, V.Z. Paschenko, D.A. Los // Photosynth. Res. 2017. V. 133. P. 215–223. doi: 10.1007/s11120-017-0337-3
5. Hydrogen peroxide participates in perception and transduction of cold stress signal in *Synechocystis* / P.V. Feduraev, K.S. Mironov, D.A. Gabrielyan, V.S. Bedbenov, A.A. Zorina, M. Shumskaya, D.A. Los // Plant Cell Physiol. 2018. V. 59. P. 1255–1264. doi: 10.1093/pcp/pcy067
6. Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I., Murata N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II // Physiol. Plant. 2011. V. 142. P. 35–46. doi: 10.1111/j.1399-3054.2011.01457.x
7. Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions // Photosynth. Res. 2013. V. 116. P. 489–509. doi: 10.1007/s11120-013-9823-4

8. Transformation of tobacco with a gene for the thermophilic acyl-lipid desaturase enhances the chilling tolerance of plants / I.V. Orlova, T.S. Serebriiskaya, V. Popov, N. Merkulova, A.M. Nosov, T.I. Trunova, V.D. Tsydendambaev, D.A. Los // *Plant Cell Physiol.* 2003. V. 44. P. 447–450. doi: 10.1093/pcp/pcg047

9. Expression of acyl-lipid $\Delta 12$ -desaturase gene in prokaryotic and eukaryotic cells and its effect on cold stress tolerance of potato / R.M. Amiri, N.O. Yur'eva, K.R. Shimshilashvili, I.V. Goldenkova-Pavlova, V.P. Pchelkin, E.I. Kuznitsova, V.D. Tsydendambaev, T.I. Trunova, D.A. Los, G.S. Jouzani, A.M. Nosov // *J. Integr. Plant Biol.* 2010. V. 52. P. 289–297. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00890.x

MOLECULAR TRIGGERS OF STRESS RESPONSES IN CYANOBACTERIA

D.A. Los, K.S. Mironov, M.A. Sinetova
K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

Systemic analysis of stress transcriptomes of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 has identified a number of genes whose transcription is induced in response to almost all abiotic stresses (heat, osmotic, saline, acid, strong light, ultraviolet radiation). Genes for heat shock proteins (HSPs) are activated by all those stresses and form a group that universally responds to all environmental changes [1, 2].

The functions of universal triggers of stress responses in cyanobacteria can be performed by reactive forms of oxygen (ROS), in particular H_2O_2 , as well as changes in the redox potential of the components of the photosynthetic electron transport chain [3, 4]. The double mutant of *Synechocystis* sp. PCC 6803 (*katG/tpx*), which is defective in antioxidant enzymes catalase (*KatG*) and thioredoxin peroxidase (*Tpx*), cannot grow in the presence of exogenous hydrogen peroxide (H_2O_2); and it is extremely sensitive to low concentrations of H_2O_2 , especially under conditions of cold stress. We show that H_2O_2 is involved in the regulation of gene expression that responds to a decrease in ambient temperature, and affects both the perception and the signal transduction of cold stress [5].

The formation of ROS largely depends on the physical state of the membranes, which can be expressed in terms of membrane fluidity or viscosity. In cyanobacteria, an increase in membrane turnover leads to a decrease in the formation of ROS and an increase in resistance to cold stress [6, 7]. Transgenic tobacco [8] and potato [9] with increased membrane fluidity are also characterized by a decrease in the rate of ROS generation and increased resistance to low positive temperatures.

Conclusions:

- 1) H_2O_2 is the universal trigger of stress responses in cyanobacterial cells.
- 2) The intensity of ROS formation (in particular, H_2O_2) is largely determined by the properties of both cytoplasmic and thylakoid membranes.
- 3) The destructive effect of H_2O_2 is reduced by increasing the fluidity of biological membranes.

МАССОВОЕ РАЗВИТИЕ ФОТОТРОФНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ВОДОЕМАХ РОССИИ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

З.Б. Намсараев

Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт», Москва, Россия
E-mail: zoright@gmail.com

Россия обладает вторыми в мире запасами пресной воды. Большая часть водных ресурсов сосредоточена к востоку от Урала, тогда как многие густозаселенные районы европейской части России испытывают нехватку водных ресурсов и эвтрофикацию водоемов. Для мониторинга случаев массового развития фототрофных микроорганизмов и анализа их географического распределения был разработан сайт Суанohab.ru. Основные источники информации – это научные статьи, государственные отчеты и публикации СМИ о случаях «цветения» водоемов. В настоящее время в базе данных сайта содержится информация о более чем 100 вспышках «цветения», что позволяет сделать предварительные выводы о проблеме массового развития водорослей в водоемах России.

Случаи массового развития водорослей наблюдаются во всех климатических зонах России – от субтропической до субарктической. Основные проблемы наблюдались в европейской части России и южном Урале – наиболее населенных регионах с развитой промышленностью и сельским хозяйством. Тем не менее, массовое развитие водорослей наблюдалось также и в регионах с более холодным климатом и невысокой плотностью населения, таких как Якутия, Мурманская область и Чукотка. Также массовое развитие водорослей с 2011 г. наблюдается в оз. Байкал, которое содержит в себе 20% запасов поверхностных пресных вод мира. В пресноводных водоемах наибольшую проблему представляет развитие цианобактерий родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Dolichospermum*. В морских условиях отмечается развитие цианобактерий рода *Nodularia*, динофлагеллят рода *Alexandrium* и кокколитофорид. В одном случае отмечалось массовое развитие пурпурных серных бактерий рода *Thiolumprovum*.

Массовое развитие фототрофных микроорганизмов в водоемах приводит к следующим экологическим и социально-экономическим проблемам: ухудшение качества питьевой воды, забивание труб, приводящее к прекращению водоснабжения населения, мор рыбы и животных, появление случаев отравления населения, снижение туристической привлекательности. Основными причинами, вызывающими цветение водоемов, является поступление загрязненных сточных вод в водоемы из-за устаревших или отсутствующих очистных

сооружений. Также среди причин цветения упоминаются высокая температура воздуха, малое количество осадков, снижение проточности водоемов вследствие эрозии берегов и строительства дамб. Необходимо отметить, что в России до сих пор разрешено использовать до 30% фосфатов в составе синтетических моющих средств, что также стимулирует развитие азотфиксирующих цианобактерий в водоемах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-29-05103.

BLOOMS OF THE PHOTOTROPHIC MICROORGANISMS
IN THE RUSSIAN WATERBODIES:
ECOLOGICAL, SOCIAL AND ECONOMICAL EFFECTS

Z.B. Namsaraev
NRC "Kurchatov Institute", Moscow, Russia

In order to collect up-to-date information on algal blooms in Russia and analyze their geographical distribution, I developed a website Cyanohab.ru. Currently, the database contains information on more than 100 outbreaks, which allowed me to make preliminary conclusions about the problem of algal blooms in Russia. The algal blooms were observed in all climatic zones of Russia from subtropical to subarctic. The major problems were observed in the European part of Russia and the southern Urals region. In freshwater bodies of water, the development of cyanobacteria of the genera *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* and *Dolichospermum* poses the greatest problem. In marine conditions, the development of cyanobacteria of the genus *Nodularia*, dinoflagellate of the genus *Alexandrium* and coccolithophores is noted.

**EXSTATR – РАСШИРЕНИЕ EXCEL
ДЛЯ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ В ЭКОЛОГИИ**

А.Б. Новаковский, И.В. Новаковская
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
E-mail: novakovsky@ib.komisc.ru

Основной задачей экологии как науки является поиск и определение взаимосвязей внутри биологических сообществ, оценка биологического разнообразия и ее взаимосвязь с экологическими условиями и воздействием человека. Чаще всего определение подобных взаимосвязей опирается на методы статистического анализа, которые позволяют уменьшить субъективность в выводах и сделать их более достоверными. Тем не менее, высокое видовое разнообразие и внутривидовая изменчивость создают определенные трудности при анализе. Кроме того, наложение показателей среды дополнительно добавляет огромное количество второстепенных данных, которые трудно интерпретировать. Отметим, что отношения между видами и показателями среды, как правило, нелинейны, а численность или

вероятность появления видов часто является унимодальной функцией переменных среды. Это все затрудняет использование традиционных линейных методов, таких как регрессионный анализ или линейное моделирование [1].

В последнее время в связи с широким внедрением вычислительной техники большое распространение получили альтернативные методы анализа данных, учитывающие нелинейность рассматриваемых объектов: ординационный и кластерный анализы. Эти методы позволяют оценивать воздействие переменных среды на биологические сообщества, даже если это воздействие выражено неявно. Таким образом, методы ординационного и кластерного анализов могут помочь экологам выяснить, как отдельные виды и их сообщества реагируют на внешние факторы, такие как переменные среды, загрязняющие вещества и режим охраны или использования [2].

Упомянутые методы многомерного статистического анализа реализованы в большом количестве различных программных продуктов, начиная от профессиональных статистических пакетов (IBM SPSS, Statistica) и заканчивая недорогими или даже бесплатными частными разработками (Past, PC-ORD, Canoco, Decoana и т.п.). На наш взгляд, одной из наиболее перспективных разработок является программа статистического анализа R [3]. Это свободно распространяемая программа с открытой лицензией, реализующая различные статистические алгоритмы обработки данных, в том числе методы ординации и кластерного анализа, а также позволяющая гибко настраивать результирующие диаграммы и графики. Основным недостатком программы R является необходимость написания управляющих скриптов (небольших наборов команд) для проведения любых видов анализа и построения графиков, что существенно затрудняет ее использование в экологических исследованиях.

Нами разработана Excel надстройка ExStatR, которая обладает простым и понятным интерфейсом пользователя и объединяет легкость ввода и хранения данных, характерную для Microsoft Excel, с возможностями статистической обработки данных, предоставляемыми пакетом R. Надстройка позволяет проводить ординацию и кластерный анализ данных, накладывать дополнительные экологические факторы на результирующие диаграммы в виде цветов и корреляционных векторов, представлять данные в виде теплокарт или в виде графов [4].

В качестве тестового набора данных мы использовали базу данных по почвенным водорослям северо-востока европейской части России [5]. Она включает 692 вида водорослей из 242 родов и шести отделов. Также использовали полевые данные по морфологическим показателям основных фотосинтезирующих органов сосудистых растений – листьев.

Результирующие диаграммы приведены на рис. 1.

Наряду с графическим представлением результаты ординации и корреляционного анализа могут быть представлены в табличной форме (рис. 2).

ExStatR – это надстройка Microsoft Excel, вычислительным ядром которой является статистический пакет R. Это позволяет, с одной стороны, легко вводить, хранить и готовить данные для анализа, а с другой стороны, использовать все возможности пакета R для расчетов и визуализации данных. Надстройка построена на базе независимых модулей, что позволяет относительно легко модернизировать реализованные алгоритмы и при необходимости добавлять новые.

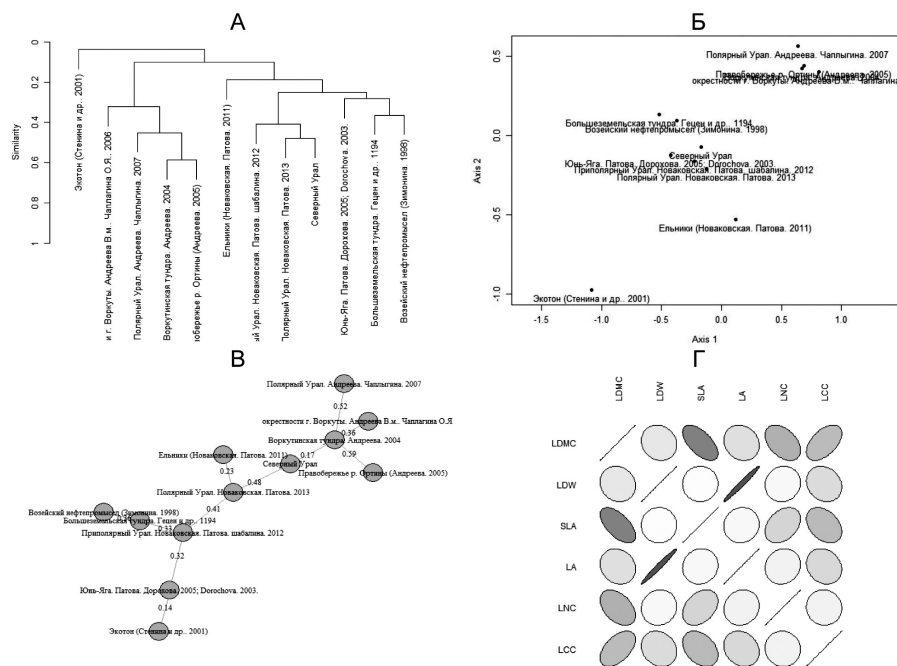


Рис. 1. Пример результирующих диаграмм, полученных в надстройке ExStatR. А – кластерный анализ (коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского, группировка методом среднего), Б – ординация методом многомерного неметрического шкалирования NMS (коэффициент Сьеренсена-Чекановского), В – представление в виде графов (коэффициент Сьеренсена-Чекановского, метод представления дендрит (дерево максимального корреляционного пути), Г – графическое представление коэффициента корреляции Пирсона показателей листьев сосудистых растений (LDMC – доля сухой массы листа, LDW – масса листа, SLA – относительная площадь листа, LA – площадь листа, LNC – содержание азота и LCC – содержание углерода в листьях).

А					Б					
	А	В	С	т	А	В	С	Д	Е	Ф
1	Результаты анализа главных компонент				1	Таблица сходств/расстояний				
2	Используется матрица парных корреляций				2	Коэфф. корреляции Пирсона				
3					3	LDMC	LDW	SLA	LA	LNC
4		PCA 1	PCA 2		4	LDMC	-0.11	-0.61*	-0.16*	-0.43*
5	Значения собственных векоро	2.28	1.89		5	LDW	0.144	0	0.98*	0.07
6	Доля объясненной дисперсии	18.97	15.74		6	SLA	0.000	0.988	0.07	0.36*
7					7	LA	0.046	0.000	0.342	0.11
8	Координаты объектов				8	LNC	0.000	0.394	0.000	0.175
9	Ельники (Новаковская, Патова,	0.06	0.28		9	LCC	0.000	0.024	0.000	0.021
10	Полярный Урал, Андреева, Чаг	0.46	-0.02		10					
11	Полярный Урал, Новаковская,	0.13	0.55		11	Отмечены значимые коэффициенты корреляции. $p < 0.05$				
12	Приполярный Урал, Новаковск	0.03	0.48							

Рис. 2. Фрагменты результирующих таблиц. А – метод главных компонент, Б – корреляционный анализ.

Надстройка является свободно распространяемой. Скачать установочную версию ExStatR и подробную инструкцию по использованию можно по адресу <https://ib.komisc.ru/rus/database/exstatr>.

Исследование частично поддержано грантом РФФИ и Правительством Республики Коми (№ 18-44-110015).

Литература

1. Braak C.J.F. ter, Verdonschot P.F.M. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology // Aquatic Science. 1995. V. 57. № 3. P. 255–289.
2. Новаковский А.Б. Методы ординации в современной геоботанике // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2008. № 10. С. 2–8.
3. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
4. Новаковский А.Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3. С. 26–33.
5. Патова Е.Н., Новаковская И.В. Почвенные водоросли северо-востока европейской части России // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52 (2). С. 311–353. doi: 10.31111/nsnr/2018.52.2.311

EXSTATR – THE EXCEL PLUGIN FOR STATISTICAL ANALYSIS OF ECOLOGICAL DATA

A.B. Novakovskiy, I.V. Novakovskaya
Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

In this article we described the ExStatR program designed for statistical analysis of ecological data. The ExStatR is a Microsoft Excel add-in which uses the free statistical software “R” as a computational core. This structure allow us to combine the easy data input storage and prepare inherent the spreadsheets with large statistical capabilities of R program. For a day the ordination, cluster and correlation analysis and some elements of graph theory are implemented into the ExStatR add-in.

БРИОФИТНЫЕ АССОЦИАЦИИ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ БОРЕАЛЬНЫХ БОЛОТ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Е.Н. Патова, М.Д. Сивков

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: patova@ib.komisc.ru

Цианопрокариоты/Cyanobacteria фиксируют из атмосферы не только углерод, но и молекулярный азот, что определяет их особое место в структурно-функциональной организации экосистем различных природных регионов. Ассоциации мхов с азотфиксирующими цианопрокариотами играют важную роль в азотном балансе северных широт, а также оказывают влияние на накопление углерода в напочвенном покрове и его потоки [1].

Цель работы – изучение состава, структуры и азотфиксирующей активности цианопрокариот бриофитных комплексов в сфагновом покрове пойменного переходного болота в подзоне средней тайги, оценка их роли в азотном и углеродном циклах в условиях изменения климата.

Исследования проведены в 2017–2018 гг. в таежной зоне Республики Коми. Изучено видовое разнообразие цианопрокариот (ассоциированных со *Sphagnum riparium* и *S. angustifolium*). Проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности сфагновых мхов с высоким обилием эпифитных гетероцитных видов. Измерения суточной динамики нитрогеназной активности выполнены методом ацетиленовой редукции [2]. Активность фиксации молекулярного азота рассчитана как продукция C_2H_4 в $mg\ m^{-2}ч^{-1}$. Выявлена зависимость процесса азотфиксации от температуры и на ее основе рассчитаны показатели азотфиксирующей активности за вегетационный период.

В результате проведенных исследований получены новые научные знания о разнообразии и структуре цианопрокариот и сфагновых мхов в бриофитных ассоциациях пойменных переходных болот бореальной зоны европейского Севера. В болотных экосистемах таежной зоны наиболее разнообразны по составу аэрофильные цианопрокариоты (эпифитирующие на сфагновых мхах). На исследованном болоте выявлено 10 видов диазотрофных цианопрокариот. Среди азотфиксирующих видов для болотных сообществ комплекс доминантов на *Sphagnum riparium* и *S. angustifolium* чаще других формируют виды родов *Microchaete*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Hapalosiphon*, *Fischerella*. Впервые выделены доминантные комплексы азотфиксаторов мохового покрова переходного пойменного болота. Основу аэрофильных группировок на сфагновых мхах формируют гетероцитные цианопрокариоты *Nostoc paludosum* Kützing ex Bornet et

Flahault, *Microchaete tenera* Thuret ex Bornet et Flahault, *Anabaena verrucosa* Boye-Petersen, *Hapalosiphon pumilus* Kirchner ex Bornet et Flahault.

Впервые изучены количественные характеристики diaзотрофных цианопрокариот в эпифитных группировках сфагновых мхов, отмечено от 20 до 380 тыс. колоний/дм² моховой дернины. Выявлены сезонные изменения количественных показателей цианопрокариот, наименьшие значения наблюдали весной, наибольшие – к концу лета, затем к осени происходит их снижение. Впервые изучена суточная динамика азотфиксации цианопрокариот бриофитных ассоциаций пойменного переходного типа болот. Максимальные величины скоростей нитрогеназной активности были отмечены для самого теплого месяца (июль) в диапазоне от 0.78 до 2.12 мг С₂Н₄ м⁻²ч⁻¹ (см. таблицу). Выявлена зависимость процесса азотфиксации от температуры и на ее основе рассчитаны показатели азотфиксирующей активности ассоциаций цианопрокариот со сфагновыми мхами за вегетационный период (160 дней). Сезонная нитрогеназная активность сфагновой дернины с доминированием вышеперечисленных видов цианопрокариот составила 1.28–3.02 г С₂Н₄ м⁻² за вегетационный период, в пересчете на азот – 0.42–1.0 г N м⁻². Результаты соизмеримы с азотфиксирующей активностью сообществ цианопрокариот в моховом покрове лесных экосистем бореальной зоны [1] и в моховых ассоциациях и почвенных биологических корочках равнинных тундр [3, 4].

Величины азотфиксации, полученные для таежных переходных болот, являются первыми сведениями для региона исследований и представляют собой рекогносцировочные данные, требующие даль-

**Азотфиксирующая активность цианопрокариот,
ассоциированных со сфагновыми мхами,
в сообществах с доминированием *Sphagnum riparium* и *S. angustifolium*
на пойменном болоте подзоны средней тайги**

Показатель*	Значения для сообществ цианопрокариот, обитающих на	
	<i>Sphagnum riparium</i>	<i>Sphagnum angustifolium</i>
Макс НА ₁ , мг С ₂ Н ₄ м ⁻² ч ⁻¹	2.12	0.78
Макс НА ₂ , мкг С ₂ Н ₄ г _{сух.в.} ⁻¹ ч ⁻¹	5.86	2.85
Сезонная НАС, г С ₂ Н ₄ м ⁻² сезон ⁻¹	3.02	1.28
Сезонная N ₂ фиксация, г N м ⁻² сезон ⁻¹	1.0	0.42

* Показатели: максимальные в сезоне показатели скорости нитрогеназной активности (НА) цианопрокариот, рассчитанные на 1 м² моховой поверхности (НА1) и единицу сухой биомассы (НА2); сезонные значения нитрогеназной активности (НАС); азотфиксация сезонная (N2) в пересчете на азот (конверсионный показатель С₂Н₄:N₂ = 3:1).

нейшего уточнения. Полученные результаты могут служить основой для выполнения расчетов сезонной азотфиксирующей активности цианопрокариот в переходных пойменных болотах северо-востока европейской России в условиях климатических флуктуаций.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00643.

Литература

1. Lindo Z., Nilsson M.C., Gundale M.J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude Biogeochemistry carbon balance in response to global change // *Global Change Biol.*, 2013. V. 19. P. 2022–2035. doi: 10.1111/gcb.12175
2. Stewart W.D., Fitzgerald G.P., Burris R.H. In situ studies on N_2 fixation using the acetylene reduction technique // *Proceedings National Acad. Sci. USA*, 1967. V. 58. P. 2071–2078.
3. The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the high arctic, Svalbard / M. Zielke, A.S. Ekker, R.A. Olsen, S. Spjelkavik, B. Solheim // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2002. V. 34. P. 293–299. doi: 10.1080/15230430.2002.12003497
4. Patova E., Sivkov M., Patova A. Nitrogen fixation activity in biological soil crusts dominated by cyanobacteria in the Subpolar Urals (European North-East Russia) // *FEMS Microbiology Ecology*. 2016. V. 92, N 9. P. 1–9. doi: 10.1093/femsec/fiw131

BRYOPHYTE ASSOCIATIONS OF N_2 -FIXING CYANOBACTERIA OF FLOODPLAIN BOGS IN THE MIDDLE TAIGA

E.N. Patova, M.D. Sivkov

Institute of biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

The moss cover is an edicator of terrestrial communities in boreal zones. It affects many key processes involved in matter and energy transportation. The associations between mosses and N_2 -fixing cyanobacteria influence the balance of N and C in the northern latitudes. It is predicted that climate change will lead to structural and functional rearrangements in the associations between cyanobacteria and bryophytes which will result in increased rates of N. The most widespread bryophyte associations with cyanoprokaryotes are found in bogs. They have a impact on the Earth climate. In turn, the climate change causes significant structural and functional reorganization of bogs ecosystems. The described relationship makes it necessary to do comprehensive analysis of bog ecosystems under expected or observed climatic changes. The obtained data could help to forecast changes in C and N pools. The aim of the investigation was to seasonal observations composition, structure and N_2 -fixing activity of cyanobacteria in bryophyte complexes in taiga bogs. We were conduct field and laboratory studies (in 2017–2018) on daily and seasonal N_2 -fixing activity (using the acetylene reduction method) which occur in associations between Sphagnum mosses and cyanobacteria in various types of the floodplain bogs. The basis of epiphytic groups on Sphagnum mosses is formed by cyanobacteria N_2 -fixing: *Nostoc paludosum*, *Microchaete tenera*, *Anabaena verrucosa*, *Hapalosiphon pumilus*. The quantitative characteristics of diazotrophic cyanobacteria in the epiphytic groups of Sphagnum mosses from 20 to 380 thousand colonies dm^{-2} of

moss cover were noted. Seasonal changes in the quantitative indices of cyanobacteria were revealed, the smallest values were noted in spring, the largest – the end of summer. The maximum rates of nitrogenase activity were noted for the warmest month (July) in the range from 0.78 mg to 2.12 and C_2H_4 $m^{-2}h^{-1}$. The dependence of the N_2 -fixing process on temperature was studied, and on its basis, nitrogen-fixing activity were calculated for the growing period (160 days): 1.28–3.02 g C_2H_4 m^{-2} , or 0.42–1.0 g N m^{-2} .

THE TAXONOMY OF THE HETEROCYTOUS CYANOBACTERIA: THE PAST, THE PRESENT AND THE FUTURE

Prashant Singh

Department of Botany, Institute of Science, Banaras Hindu University, Varanasi, India
E-mail: sps.bhu@gmail.com; prashantsingh.bot@bhu.ac.in

Cyanobacteria are oxygen producing, photosynthesizing, gram-negative prokaryotes which played a major role in the development of the atmosphere of the present Earth. In spite of being so old and omnipresent, it is surprising that proper and correct identification of cyanobacteria is still a challenge and has often created confusing patterns. The primary reason for all this confusion is the morphological plasticity of these organisms which eventually creates confusion during long term studies. This fact makes the study of cyanobacteria both challenging and interesting too. The tricky issue of how to document properly the morphological traits of different groups of cyanobacteria is equally confusing as different groups demand differential morphological treatment and unfortunately the variations are so large and sometimes so much cryptic that ultimately morphological characterization becomes very complex. Apart from morphology, the ecology of these organisms is also equally important especially in cases where the taxa may exhibit complex life cycle patterns (the case of *Nostoc*). It also needs to be understood that studying the ecology of strains isolated from different geographical regions is also imperative as this gives an idea of the variations that may be present even within a genus. Thus, both morphology and ecology are essential criteria that should be understood when trying to identify a particular cyanobacteria and which ultimately may lead to revisionary works. The taxonomy of the heterocytous cyanobacteria for a long time was based only on the morphological criterion which in the modern times, has raised many questions which need to be answered by adopting an approach that respects both the morphology and the genetic information. The incoherence of both these platforms with confusion being prevalent even sometimes at the family level (*Calotrichaceae* vs *Rivulariaceae*; the false branching types; the true branching lineage) has thrown open the possibilities of major reforms in cyanobacterial taxonomy

which as of now seem to be moving in a positive direction though, in a limited way only. The treatment of the heterocytous cyanobacteria according to the bacterial and the botanical codes is another tricky issue that remains unanswered. Modern taxonomists must solve all the above mentioned problems by adopting an approach that reflects in a considerate way the morphology, ecology and the molecular phylogeny. Unequal or biased preference to any of the approaches may lead to ambiguities that may further lead to complex situations. As of now, all the above mentioned questions can be answered by adopting the polyphasic approach which is generally more acceptable and which has indeed managed to give some better results that led to creation of the genera like *Desmonostoc*, *Halotia*, *Aliinostoc* and *Desikacharya*. It is emphasized that the heterocytous cyanobacterial taxonomy has also been greatly benefitted by some recent reports where the classification was revised and put forward in a more modern context. As an important trend, folded secondary structures of the 16S–23S ITS region are also being used as diagnostic parameters that can separate closely related species of the same genus. Closer investigation has revealed that the folding patterns of the D1–D1', Box-B and V3 region can be used to separate and differentiate cyanobacteria which appear too close in morphology and 16S rRNA gene trees. Thus, the modern age of cyanobacterial taxonomy is slowly undergoing a phase of revolution with newer approaches being tested and adjusted with the classical approaches. As of now, this style of study seems to be the best method for understanding the intricacies of cyanobacterial taxonomy and systematics. The future of heterocytous cyanobacterial taxonomy may lie in the proper usage of the polyphasic approach with more revisionary works anticipated.

ЦАНОПРОКАРІОТА ЭПІЛІТОНА СУПРАЛІТОРАЛІ МОРСКИХ БЕРЕГОВ КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА

С.А. Садогурская, Т.В. Белич, С.Е. Садогурский

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Ялта, Россия

E-mail: sadogurska@yandex.ru

В бесприливных Черном и Азовском морях верхней зоной бентали, которая расположена выше уровня ветрового нагона воды и лишь увлажняется брызгами прибойных волн, является супралитораль. Благодаря массовому развитию синезеленых водорослей (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria) и некоторых видов лишайников на поверхности каменистой супралиторали визуально хорошо выделяется так называемая «черная зона».

Целью настоящей работы являлось изучение распределения эпипитных синезеленых водорослей на различных твердых (каменистых) субстратах в морской супралиторали Крымского п-ова.

Влияние типа каменистого субстрата на распределение *Sua-prokaryota* весьма разнообразно и определяется совокупностью физических и химических свойств различных горных пород и бетонов (далее – горных пород). Все горные породы, встречающиеся вдоль морских берегов Крымского п-ова, можно классифицировать по ряду важнейших физико-химических показателей [1, 2], интенсивность которых была формализована нами в виде трехбалльных шкал (табл. 1).

Для каждого из перечисленных выше физико-химических показателей горных пород (I–V) значения количества видов водорослей (на различных породах, входящих в одну градацию по каждому показателю) были усреднены. Заметной тенденции в отношении таких показателей, как характер текстуры (I) и пористость (II) не обнаруживается. В среднем, количество видов водорослей наиболее велико на неустойчивых к сжатию и денудации (III и IV – по 25.5 вида), а также относительно хорошо растворимых в морской воде (V – 26.1) горных породах.

Видовой состав *Sua-prokaryota* каменистой супралиторали Крыма на различных типах горных пород распределяется неравномерно. Наибольшее количество отмечено на мшанковых известняках – 85 видов (64.9% от общего числа видов), на мраморовидных известняках – 71 вид (54.1%) и на бетоне – 66 видов (50.4%). На этих же субстратах насыщенность супралиторальной альгофлоры таксонами надвидового ранга наиболее высока. Наименьшее количество видов отмечено на магматических породах – 35 видов (26.7%), хотя разнообразие надвидовых таксонов довольно высоко.

Оолитовые известняки встречены нами лишь в одном пункте в составе искусственного валунного навала, поэтому при расчете средних значений эти данные не использованы (табл. 2). Средние показатели количества видов на различных породах изменяются от 18 до 26 в каждом отдельном пункте. Наибольшие средние значения количества видов отмечены для известняков-ракушечников желтых понтических и карангатских, наименьшие средние значения этого показателя – для известняков-ракушечников белых меотических и конгломератов. Минимальные значения показателя (9–10 видов) зарегистрированы на бетоне и известняках-ракушечниках белых меотических, максимальные (31–32 вида) – на бетоне и известняках мраморовидных. Разброс показателей для бетона обусловлен неоднородностью и разнообразием физико-химических свойств этого антропогенного каменистого субстрата.

Кроме того, одним из важных свойств каменистого субстрата является размерность его фрагментов. Для характеристики этого

Количество видов *Suaporokaryota* на каменистых субстратах с различными физико-химическими показателями

Количество видов, ед.			Интенсивность физико-химических показателей субстратов (средний балл)				
Среднее	min	max	I	II	III	IV	V
Известняки-ракушечники жёлтые понтические							
25.5	23	28	1	2	1	1	1
Известняки-ракушечники белые меотические							
17.9	10	25	1	2	2	2	1
Известняки-ракушечники белые сарматские							
20.7	16	25	1	2	2	2	1
Известняки-ракушечники карангатские							
25.5	25	26	1	3	1	2	1
Известняки оолитовые							
11.0	11	11	2	2	2	2	1
Известняки мшанковые							
19.8	14	29	2	3	2	3	1
Конгломераты							
18.0	12	24	2	2	2	2	2
Бетон							
22.9	9	31	2	2	2	2	2
Песчаники кварцевые и кварцитовидные							
19.2	15	24	1	2	3	2	3
Известняки мраморовидные							
22.3	14	32	3	1	3	3	1
Вулканические породы							
21.5	19	24	3	1	3	3	3

Примечание. I – характер текстуры; II – пористость; III – сопротивление сжатию; IV – устойчивость к денудации; V – химическая устойчивость.

показателя использована общепринятая шкала гранулометрического состава продуктов абразии горных пород [2, 3]. Среди прочего размер обломков горных пород определяет их устойчивость к перемещению прибойными волнами, в связи с чем условно их можно разделить на три категории: непеременяемые (глыбы более 3 м в поперечнике), редко перемещаемые (крупные валуны и глыбы 0.5–3.0 м в поперечнике), перемещаемые (валуны менее 0.5 м в поперечнике). Отбор проб *Suaporokaryota* проводился в границах участков с достаточно стабильным субстратом, который относится к категориям непеременяемого и редко перемещаемого. Непеременяемый субстрат (глыбовый навал, стенки клифов и поверхности бетонных гидротехнических сооружений) наиболее характерен для открытых побережий и мысов, где особенно сильно влияние прибойных волн и выше степень орошения брызгами. Редко перемещаемый субстрат (валунный навал) встречается на более защищенных участках, где

на пляжах или береговых склонах откладываются и мелкозерновые частицы (песок, галька, ракушка и т.п.), оказывающие механическое (абразивное) воздействие [1, 4, 5].

Вдоль обследованного побережья 31% от общего числа пунктов отбора проб характеризовался доминированием валунного (в том числе валунно-глыбового) навала, а 69% – глыбового (в том числе глыбово-валунного навала и сплошных волноприбойных стенок). На валунном навале среднее количество видов *Cyanoprokaryota* в отдельном пункте составляет 17.3, а на глыбовом – 21.2. При этом на валунном навале в 57.9% случаев доминируют представители порядка *Chroococcales*, в 36.8% – порядка *Oscillatoriales*; в 5.3% случаев соотношение этих таксонов одинаковое. В то же время на глыбовом навале в 67.4% доминируют представители *Oscillatoriales*, в 23.2% – *Chroococcales*, а в 9.3% соотношение таксонов одинаковое. Абразивное влияние мелких частиц (которое выше на участках с валунным навалом) негативно влияет на количественные и качественные показатели флоры (кроме того, значимость абразивного эффекта для валунов выше, чем для глыб из-за разницы в размерах). Вероятно, преобладание на валунном навале представителей класса *Chroococcales* связано с повышенной способностью их мелкозерновых клеток переживать в микронеровностях и порах субстрата абразивное повреждение колоний при штормах, а затем быстрее их восстанавливать.

Таким образом, анализ распределения *Cyanoprokaryota* в морской каменистой супралиторали Крымского п-ова показал, что оптимальным субстратом для их развития являются известняки различного происхождения и состава, которые характеризуются средними значениями основных физико-химических показателей. Наибольшее количество видов *Cyanoprokaryota* и высокое разнообразие таксонов надвидового ранга зарегистрировано на известняках мшанковых и мраморовидных. На субстратах различной размерности отмечено преобладание представителей разных порядков. Таксоны, выделенные нами в качестве ведущих для морской супралиторальной зоны региона, регистрируются на всех типах горных пород и на бетонном субстрате. Выявление приуроченности отдельных видов и групп *Cyanoprokaryota* к определенным горным породам и другим твердым субстратам различного генезиса требует дальнейшего изучения.

Литература

1. Клюкин А.А. Абразия берегов Керченского полуострова в XX веке // География и природные ресурсы. 1998. № 1. С. 111–116.
2. Клюкин А.А. Экзогеодинамика Крыма. Симферополь, 2007. 320 с.
3. Морская геоморфология. Терминологический справочник. Береговая зона: процессы, понятия, определения. М.: Мысль, 1980. 280 с.

4. Зенкович В.П. Берега Черного и Азовского морей. М.: Географическая литература, 1958. 374 с.

5. Современное состояние береговой зоны Крыма / под ред. Ю.Н. Горячкина. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. 252 с.

CYANOPROKARYOTA OF SUPRALITTORAL EPILITHON
OF THE CRIMEAN PENINSULA SEACOAST

S.A. Sadogurskaya, T.V. Belich, S.Ye. Sadogurskiy
Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre, Yalta, Russia

Data on the Cyanoprokaryota distribution on various hard substrates (rocks formations and concrete) in the marine supralittoral zone of the Crimean peninsula are presented. The study found that the maximum species and taxonomic diversity is inherent in the substrates, which are characterized by average values of the main physicochemical parameters.

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ ТОКСИНОВ
(МИКРОЦИСТИНОВ) В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ**

С.И. Сиделев¹, А.С. Семенова²

¹Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
Региональный центр экологической безопасности водных ресурсов,
Ярославль, Россия

²Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АтлантНИРО»), Калининград, Россия
E-mail: Sidelev@mail.ru

Токсичность вторичных метаболитов цианобактерий для наземных животных и человека давно доказана, однако внутриклеточные функции цианотоксинов и их возможная экологическая роль для цианобактерий в водных экосистемах до сих пор непонятны. На сегодняшний момент предложено большое число гипотез о функциях микроцистинов для цианобактерий. Микроцистины рассматриваются как защита цианобактерий от выедания зоопланктоном или заражения паразитическими грибами-хитридами. Предполагается, что они могут действовать как аллелопатические соединения против эукариотических микроводорослей и макрофитов, возможно могут выполнять сигнальную функцию, защищать клетки от оксидативного стресса, образуя ковалентные связи с жизненно важными белками. Функции микроцистинов как сидерофоров и факторов образования колоний цианобактерий также обсуждаются [1].

Пожалуй, самыми популярными гипотезами, призванными объяснить экологические функции токсинов для цианобактерий, являются аллелопатическая и защитная. Первая постулирует, что продуцирование токсинов как химических веществ, ингибирующих рост водорослей в фитопланктоне, дает конкурентные преимущества цианобактериям. К настоящему времени проведено большое ко-

личество лабораторных экспериментов с культурами водорослей по выявлению эффекта действия микроцистинов на рост различных тест-объектов. Полученные результаты оказались весьма противоречивыми [2]. Согласно защитной гипотезе, микроцистины обладают токсичностью для зоопланктона, потребляющего в природных условиях цианобактерии. Несмотря на то, что по данной проблематике накоплены довольно обширные сведения, убедительных доказательств защитной роли цианотоксинов до сих пор не получено, что крайне удивительно с учетом давно сложившихся в научной литературе представлений о токсичности большинства цианобактерий как одной из основных причин их несъедобности для природного зоопланктона. Частично противоречивость получаемых данных объясняется недостатками методологического подхода к проверке выдвинутых гипотез. Исследования в данной области в основном проводятся в лабораторных условиях, далеких от природных, на ограниченном числе модельных тест-объектов, мало распространенных в природе, с несвойственными для водоемов концентрациями неочищенных цианотоксинов (экстрактов из цианобактерий), при этом не учитывается эффект предшествующего эволюционного сосуществования тест-объектов с цианобактериями.

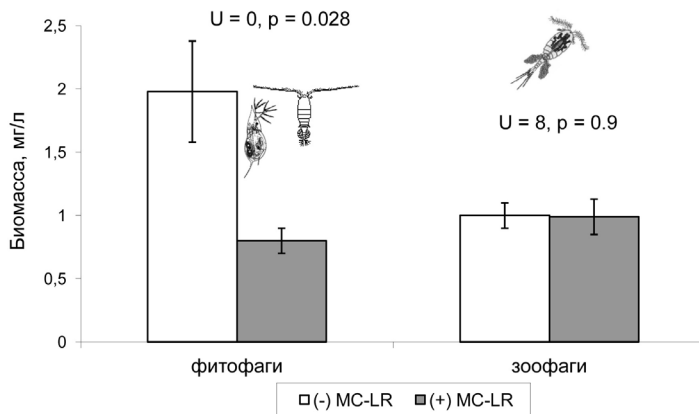
Новизна методического подхода, предложенного в данном исследовании, заключалась в изучении эффекта действия цианотоксинов на уровне фитопланктонного и зоопланктонного сообществ путем постановки экспериментов, приближающихся к реальным природным условиям с использованием очищенных микроцистинов. В качестве модельных водоемов использовали высокоэвтрофные оз. Неро (Ярославская обл.) и Куршский залив Балтийского моря (Калининградская обл.), а также мезотрофное оз. Плещеево (Ярославская обл.), предварительно изучив состав токсигенных цианобактерий, фитопланктона, зоопланктона и уровни возможных концентраций цианотоксинов в воде. Эксперименты проводились в течение пяти лет с 2013 по 2017 г. Суть методики заключалась в добавках к естественному планктонному сообществу очищенного микроцистина-LR (MC-LR) в разных концентрациях от 1 до нескольких тысяч мкг/л. Экспериментальные микрокосмы экспонировались в течение 7–10 суток либо непосредственно в водоемах, либо в лаборатории. Реакция фитопланктона и зоопланктона оценивалась по ряду показателей: изменения концентраций хлорофилла *a* в фитопланктоне, биомасс отдельных видов водорослей и зоопланктеров, соотношения мертвых и живых особей в планктоне и др. Параллельно проводились токсикологические лабораторные эксперименты с тест-объектами (*Scenedesmus*, *Gloeocapsa*, *Daphnia*).

При проверке аллелопатической гипотезы была установлена видоспецифичность эффекта действия микроцистинов на лаборатор-

ные тест-объекты: чувствительность цианобактерии *Gloeocapsa* sp. и резистентность зеленой водоросли *Scenedesmus acutus* Meyen. Механизм устойчивости последней оказался связан не с непроницаемостью клеточных мембран для микроцистинов, а с наличием внутриклеточных процессов детоксикации токсичных молекул, вызывающих окислительный стресс и, как следствие, лизис клеток. Как лабораторные, так и полевые эксперименты показали, что ингибирующий эффект **МС-LR на разные виды фитопланктона проявлялся** лишь при их сверхвысоких концентрациях в среде (не меньше, чем несколько сотен и тысяч мкг/л), при том, что их типичные концентрации в водоемах, как правило, не превышают 10 мкг/л. Также было выявлено, что экстракт микроцистин-продуцирующей цианобактерии *Microcystis aeruginosa* PCC 7806 оказывал более выраженный и быстрый ингибирующий эффект на фитопланктон эвтрофного оз. Неро, чем очищенный МС-LR. Это свидетельствовало о том, что микроцистины не играют ключевой аллелопатической роли в фитопланктоне.

Напротив, полученные экспериментальные данные подтверждали гипотезу о роли микроцистинов, синтезируемых цианобактериями, как химической защиты от выедания планктонными животными. Корреляционный анализ полевых данных, собранных на модельных водоемах, подтвердил наличие обратных связей показателей развития токсичных цианобактерий и концентраций микроцистинов с обилием разных таксономических групп зоопланктона, в частности, кладоцер-фильтраторов. Результаты полевых наблюдений хорошо согласовывались с данными экспериментов. Так, было установлено, что наиболее чувствительными в сообществе зоопланктона «не цветущего» оз. Плещеево оказались растительноядные копеподы и крупные кладоцеры-фитофаги (см. рисунок). Одновременно трофически не сопряженные с цианобактериями копеподы-зоофаги как из «не цветущего» оз. Плещеево, так и «цветущих» водоемов (оз. Неро и Куршский залив) не испытывали токсического эффекта от присутствия в экспериментальных емкостях **МС-LR. Экспериментальные данные о разном эффекте действия** токсинов цианобактерий на фито- и зоофагов в зоопланктонном сообществе хорошо согласовывались с гипотезой эволюционной «гонки вооружений». Пищевой пресс со стороны растительноядных «потребителей» способствует выработке эффективных механизмов защиты у жертв, в частности, биосинтезу токсичных соединений, имеющих сродство к «биохимическим мишеням» внутри организмов потребителей.

Однако и у «потребителей» должны вырабатываться эффективные механизмы преодоления защитных средств жертвы, в частности, формироваться устойчивость к цианотоксинам у зоопланкте-



Изменение средней биомассы (за вычетом мертвых особей) зоопланктеров-фитофагов и зоофагов в экспериментах с добавками цианотоксина микроцистина-LR (+MC-LR) к зоопланктону из оз. Плещеево. В качестве планок погрешностей показаны стандартные ошибки среднего. Отражены результаты применения рангового критерия Манна-Уитни; статистически значимые различия при $p < 0.05$.

ров. Имеет ли место данное явление *in situ* до нашей работы было неизвестно. Впервые нами было показано, что растительные зоопланктеры, обитающие в водоемах с массовым развитием токсигенных цианобактерий, более устойчивы к MC-LR, чем планктонные животные-фитофаги из водоема с незначительным развитием цианобактерий. Полученные данные хорошо объясняются тем, что формирование подобной устойчивости – результат коэволюционного сосуществования в природе планктонных животных с токсигенными цианобактериями.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 12-04-31280 мол_a и 15-04-04030a и гранта Президента МК-1284.2013.5.

Литература

- Holland A., Kinnear S. Interpreting the Possible Ecological Role(s) of Cyanotoxins: Compounds for Competitive Advantage and/or Physiological Aide? // *Mar. Drugs*. 2013. № 11. P. 2239–2258. doi: 10.3390/md11072239
- Effects of dissolved microcystins on growth of planktonic photoautotrophs / P. Babica, K. Hilscherova, K. Bartova, L. Blaha, B. Marsaler // *Phycologia*. 2007. V. 46, № 2. P. 137–142. doi: 10.2216/06-24.1

ECOLOGICAL ROLE OF CYANOBACTERIAL TOXINS (MICROCYSTINS) IN AQUATIC ECOSYSTEMS

S.I. Sidelev¹, A.S. Semenova²

¹ Yaroslavl State University, Regional Center for Ecological Safety of Water Resources,
Yaroslavl, Russia

² Atlantic branch of «VNIRO» («AtlantNIRO»), Kaliningrad, Russia

The key aim of the study was to experimental test the allelopathic against phytoplankton and protective against zooplankton hypotheses about the ecological role of microcystins for cyanobacteria in aquatic ecosystems. The originality of the methodological approach proposed in this study was to study the effect of purified microcystin-LR at the level of phytoplankton and zooplankton communities in natural microcosms or model freshwater lakes. Microcystins have not been shown to play a key allelopathic role in phytoplankton. In contrast, the grazing defence hypothesis wasn't rejected. The addition of microcystin-LR to natural lake microcosms caused the statistically significant death of herbivorous copepods (*Eudiaptomus*) and large cladocerans (*Daphnia*). At the same time, trophically not related with cyanobacteria carnivorous copepods (*Mesocyclops*) were resistant to microcystin.

UTILIZATION OF THE MEGAPHYLOGENIES IN CYANOBACTERIAL SYSTEMATICS

S.S. Shalygin

Center for Coastal Studies, Texas A&M University Corpus Christi, Corpus Christi, USA

Molecular cyanobacterial taxonomy/systematics is becoming more important in the age of high anthropogenic impact on the biosphere. Cyanobacterial taxa with toxic/bioactive properties must have thorough phylogenetic benchmarks with the aim to detect them in the subsequent Next-gen. analysis. 16S rRNA megaphylogenies could provide addition information for systematists on the higher levels of taxonomy as well as species. Megaphylogeny is a phylogenetic inference with large number of taxa (more that 10000) including both established and undescribed/uncultured lineages, which is reconstructing relationships within all existing orders of cyanobacteria. It provides higher weight for the taxonomic decisions. Utilization of megaphylogenies recommended along with robust morphological observation, ecological analysis and protein genes phylogenies. Practical application of megaphylogenies will be discussed together with some technical questions.

СЕКЦИОННЫЕ ДОКЛАДЫ

ОПИСАНИЕ НОВЫХ КЛАСТЕРОВ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В РАМКАХ РЕВИЗИИ ПОЛИФИЛЕТИЧНОГО РОДА *SYNECHOCYSTIS*

С.Г. Аверина, Е.Ю. Полякова, О.В. Гаврилова, М.А. Карапетян, А.В. Пиневиц
Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: s.averina@spbu.ru

В современной системе цианобактерий/цианопрокариот многие таксоны уровня рода являются полифилетичными. Они нуждаются в пересмотре с использованием комплексного подхода, включающего в себя помимо морфологических признаков генетические, физиологические и ультраструктурные признаки. Например, согласно данным руководства Берги по систематике бактерий [1], в составе условного рода *Synechocystis* по совокупности анализируемых признаков были обособлены три кластера, один из которых впоследствии описан как самостоятельный род *Geminocystis* [2].

Анализ фрагмента гена 16S рРНК (≈ 1350 п.н.), проведенный авторами на 30 штаммах коллекции CALU (<http://researchpark.spbu.ru/collection-ссем-rus/1628-ссем-kollekciya-calu-rus>), идентифицированных на основе морфологических признаков как *Synechocystis* spp., позволил обособить три филогенетических кластера уровня рода. Первый из них (21 штамм) образовывал единую ветвь с типовым штаммом *Synechocystis* sp. PCC 6803; два других, содержащие пять и четыре штамма соответственно, локализовались удаленно от *Synechocystis sensu stricto*. Второй кластер (штаммы CALU 1334, 1759, 1794, 1801 и 1807) образовывал единую ветвь с представителями рода *Geminocystis* и получил рабочее название «кластер *geminocystis*». Представители третьего кластера (штаммы CALU 1077, 1127, 1173 и 1174), согласно данным GenBank NCBI, не имели близкого сходства с культивируемыми одноклеточными цианобактериями. Поскольку наиболее сходство последовательностей гена 16S рРНК отмечалось с последовательностями некультивируемых цианобактерий из биопленок и обрастаний, эти штаммы были обозначены как «кластер *biofilms*».

Штаммы «кластера *geminocystis*» и «кластера *biofilms*» были подвергнуты дальнейшему исследованию с перспективой их последующего описания в качестве новых таксонов уровня рода и/или вида.

Несмотря на внешнее морфологическое сходство, у анализируемых штаммов двух указанных кластеров наблюдались различия в локализации внутриклеточных фотосинтетических мембран. Представители «кластера *biofilms*» имели параллельно-периферическое расположение тилакоидных мембран на продольных и поперечных срезах. У «кластера *geminocystis*» тилакоиды образовывали параллельные ряды, пронизывающие весь интерьер клетки, что характерно для ранее исследованных штаммов рода *Geminocystis* [2].

В состав вспомогательных пигментов фотосинтетического аппарата исследуемых штаммов входят два фикобилипротеина: фикоцианин и фикоэритрин, соотношение которых определяется качеством освещения. Так, хроматическая адаптация III типа (при которой в ответ на изменение освещения зеленым или красным светом происходят встречные изменения в содержании фикоцианина и фикоэритрина) [3], имеется у штамма CALU 1077 из «кластера *biofilms*». Для остальных штаммов этого кластера и всех штаммов «кластера *geminocystis*» характерна хроматическая адаптация II типа (количественным изменениям подвергается только фикоэритрин). Кроме того, для штамма CALU 1173 из «кластера *biofilms*» показана адаптация к освещению дальним красным (>700 нм) светом, выражающаяся в синтезе вспомогательного длинноволнового хлорофилла f (λ_{\max} 705 нм).

Проверка способности расти в средах с разной концентрацией NaCl (0–3.5%) показала, что все штаммы являются стеногалинными. Этот признак был учтен согласно руководству Берги, по которому штаммы *Synechocystis sensu stricto* являются эвригалинными формами, устойчивыми к повышенной солености среды. В то же время типовой штамм рода *Geminocystis* – *G. herdmanii* PCC 6308 – обладает низкой солеустойчивостью [1].

Сходство последовательности гена 16S рРНК штаммов «кластера *geminocystis*» составляет 96–98% со штаммами *Geminocystis* spp. из коллекции NIES и 95–96% с типовым штаммом *G. herdmanii* PCC 6308. При этом внутри кластера сходство достаточно высокое – минимум 98.6%. Эти данные позволяют рассматривать штаммы «кластера *geminocystis*» как новый вид рода *Geminocystis*. Обособление штаммов этого кластера в отдельный вид подкреплено данными анализа доменной структуры внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) *rrn*-оперона. В частности, наблюдаются различия в размере и вторичной структуре участков В-box и V3, а также присутствие или отсутствие петли V2 при сравнении с таковыми у *G. herdmanii* PCC 6308.

Сходство последовательности гена 16S рРНК штаммов «кластера biofilms» с последовательностями культивируемых цианобактерий составляет 91–92% с представителями нитчатых цианобактерий *Schizothrix*, *Leptolyngbya* и *Pseudanabaena*. Сходство последовательностей внутри кластера неодинаково: 99.8% между штаммами CALU 1127 и CALU 1174 и 97.3–97.8% в случае остальных попарных сравнений. Сходство последовательностей штаммов «кластера biofilms» с последовательностью типового штамма *Synechocystis* sp. PCC 6803 составляет только 88%. В составе ITS представителей «кластера biofilms» обнаружены две тРНК: изолейцина и аланина, в то время как у штамма PCC 6803 имеется только одна тРНК изолейцина. Особенностью штамма CALU 1077 является присутствие в составе ITS домена V2, отсутствующего у других анализируемых штаммов и у штамма PCC 6803. Маркерный участок D1-D1' имеет идентичную вторичную структуру у штаммов CALU 1077, CALU 1127 и CALU 1174, уникален для штамма CALU 1173 и отличается у всех указанных штаммов от домена D1-D1' штамма PCC 6803. Участок B-box обладает большей вариабельностью: он уникален для штаммов CALU 1077 и CALU 1173, идентичен лишь у двух штаммов «кластера biofilms» – CALU 1127 и CALU 1174 и имеет большую длину, чем у штамма PCC 6803. Домен V3 идентичен у всех штаммов кластера, он короче и отличается по вторичной структуре от аналогичного домена в ITS штамма PCC 6803. На основе этих данных можно рассматривать исследуемые штаммы «кластера biofilms» как представителей нового рода одноклеточных цианобактерий, в составе которого имеются три таксона видового ранга. Первый из них представлен штаммом CALU 1077, второй – штаммом CALU 1173, а третий включает в себя штаммы CALU 1127 и CALU 1174.

Литература

1. Castenholz R.W. Phylum BX. Cyanobacteria // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (2nd ed.) / Eds. D.R. Boone, R.W. Castenholz, G.M. Garrity. Springer-Verlag. New York, 2001. V. 1. P. 473–599.
2. Korelusova J., Kastovsky J., Komarek J. Heterogeneity of the cyanobacterial genus *Synechocystis* and description of a new genus, *Geminocystis* / J. Phycol. 2009. V. 45. P. 928–937. doi: 10.1111/j.1529-8817.2009.00701.x
3. Tandeau de Marsac N. Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria // J. Bacteriol. 1977. V. 130. P. 82–91.

DESCRIPTION OF NEW CLUSTERS OF UNICELLULAR CYANOBACTERIA
AT THE REVISION OF THE POLYPHYLETIC GENUS *SYNECHOCYSTIS*

S.G. Averina, E.Yu. Poliakova, O.V. Gavrilova, M.A. Karapetyan, A.V. Pinevich
Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

The genus *Synechocystis* represents a polyphyletic taxon of cyanobacteria. The analysis of 16S rRNA gene sequences of 30 strains from the CALU collection (<http://researchpark.spbu.ru/collection-ccem-rus/1628-ccem-kollekciya-calu-rus>) previously identified as *Synechocystis* spp. empowered to distinguish three phylogenetic clusters at generic level: «cluster *Synechocystis sensu stricto*» (21 strains), «cluster *geminocystis*» (5 strains), and «cluster *biofilms*» (4 strains). According combined phenotypic and genotypic characters, «cluster *biofilms*» (strains CALU 1077, 1127, 1173, and 1174) can be described as a new genus of unicellular cyanobacteria containing three species. The strains of «cluster *geminocystis*» (CALU 1334, 1759, 1794, 1801, 1807) represent a new species within the *Geminocystis* genus.

ИЗУЧЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ
ВУЛКАНИЧЕСКИХ ГРУНТОВ И ПОЧВ
КУРИЛО-КАМЧАТСКОГО ВУЛКАНИЧЕСКОГО ПОЯСА

Р.З. Аллагуватова, Ш.Р. Абдуллин

Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия
E-mail: allaguvatova@yandex.ru

Изучение систематического состава наземных цианобактерий и водорослей в условиях первичного освоения вулканических грунтов и почв имеет большое значение. Во-первых, это выявление биоразнообразия микроорганизмов, населяющих экстремальные условия обитания, во-вторых, ключ к пониманию механизмов освоения субстратов, в-третьих, выяснение особенностей сукцессии в таких местообитаниях [1]. Известно, что биоразнообразие цианобактерий и водорослей грунтов и почв Курило-Камчатского вулканического пояса является малоизученным. Задачей одной из первых работ по изучению биоразнообразия водорослей вулканических почв Курило-Камчатского вулканического пояса [2] являлось «выяснение последовательности поселения водорослей на различных участках территорий, засыпанных вулканическими выбросами, в связи с рассмотрением вопроса о роли водорослей в биологическом освоении вулканических субстратов». В ходе работы были обнаружены цианобактерии *Mastigocladus laminosus* Cohn (с кромки кратера вулкана Тятя), *Nostoc muscorum* Ag. (в кратере, на кромке кратера и в погребенной почве вулкана Тятя), *Nostoc* sp. (Большое трещинное толбачинское извержение), *Pseudanabaena crassa* Vozzhen. (в погребенной почве вулкана Тятя), *Microcystis muscicola* (Menegh.) Elenk. (вулкан Тятя) и др. При исследовании биоразнообразия цианобакте-

рий и водорослей вулканических почв вблизи вулканов Мутновский и Горелый [3] Cyanoprokaryota были представлены видами *Calothrix* cf. *brevissima* G.S. West, *Fischerella* cf. *major* Gom., *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Kom. и *Trichocoleus* cf. *hospitus* (Hansg. ex Gom.) Anagn. В лавовых пещерах Гончарова и Погибшая, которые располагаются на юго-восточном склоне вулкана Горелый [4], были выявлены *Leptolyngbya gracillima* (Zopf.) Anagn. et Kom. (пещеры Гончарова и Погибшая) и *Nostoc punctiforme* Hariot (пещера Гончарова). При изучении наземных цианобактерий и водорослей вблизи вулканов Авачинский, Толбачинский и Шивелуч [5] обнаружены следующие представители отдела Cyanoprokaryota: *Leptolyngbya voronichiniana* Anagn. & Kom., *Trichocoleus* cf. *hospitus* (Hansg. ex Gom.) Anagn., *Nostoc* sp. 1 и *Nostoc punctiforme*. Всего по данным литературы [2–5] в грунтах и почвах Курило-Камчатского вулканического пояса выявлено 27 видов цианобактерий, относящихся к 13 родам, 10 семействам и четырем порядкам (*Synechococcales*, *Chroococcales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*). Наиболее часто отмечены представители родов *Leptolyngbya*, *Nostoc*, *Trichocoleus* и порядков *Nostocales*, *Synechococcales* и *Oscillatoriales*. Наибольшее число видов отмечено на вулкане Тятя (18). На вулкане Горелый обнаружены четыре вида цианобактерий, на вулканах Шивелуч и Мутновский – три вида, а также по одному виду – на вулканах Толбачинский, Авачинский и Большом трещинном толбачинском извержении. Однако для более полного выявления биоразнообразия цианобактерий этих экосистем необходимы дальнейшие исследования.

Литература

1. Пивоварова Ж.Ф., Факторович Л.В., Благодатнова А.Г. Особенности таксономической структуры почвенных фотоавтотрофов при освоении первичных субстратов // Растительный мир азиатской России. 2012. Т. 9, № 1. С. 16–21.
2. Штина Э.А., Андреева В.М., Кузякина Т.И. Заселение водорослями вулканических субстратов // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 8. С. 33–42.
3. Gaysina L.A., Eliaš M., Gontcharov A.A. Biodiversity of algae and cyanobacteria in volcanic soils near Mutnovsky and Gorely volcanoes (Kamchatka peninsula) // The 1st International Conference on North East Asia biodiversity. Vladivostok, 2018. P. 137–139.
4. Abdullin Sh.R. Cyanobacteriae and algae of lava tubes in Kamchatka, Russia // Cave and karst science. 2013. V. 40, N 3. P. 141–144.
5. Изучение биоразнообразия цианобактерий и водорослей некоторых вулканов Камчатки / Д.Ф. Кунсбаева, Р.З. Аллагуватова, С.Ю. Гришин, Ш.Р. Абдуллин, Л.А. Гайсина // Материалы VI Всероссийской конференции с международным участием «Экобиотех». Уфа, 2019 (неопубликованные данные).

STUDY OF CYANOBACTERIA BIODIVERSITY FROM VOLCANIC GROUNDS AND SOILS OF THE KURIL-KAMCHATKA VOLCANIC BELT

R.Z. Allaguvatova, Sh.R. Abdullin

Federal Scientific Center of East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch RAS, Vladivostok, Russia

Twentyseven species of cyanobacteria were revealed during the review on biodiversity of cyanobacteria from volcanic grounds and soils of Kuril-Kamchatka volcanic belt. Eighteen species of these organisms in Tyatya volcano were identified, four species – in Gorely volcano and three species – in Mutnovsky and Shiveluch volcanoes. Further detailed survey is necessary for comprehensive revealing diversity of cyanobacteria in this region.

**ЭКОТОКСИЧНОСТЬ ВОДЫ ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
В ПЕРИОД ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОГО «ЦВЕТЕНИЯ»
ПО НАБОРУ БИОТЕСТОВ**

Е.Н. Бакаева¹⁻³, Н.А. Игнатова¹, М.Н. Тарадайко¹⁻³

¹ Институт водных проблем РАН, Ростов-на-Дону, Россия

² Гидрохимический институт Росгидромета, Ростов-на-Дону, Россия

³ Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: rotaria@mail.ru

Цимлянское водохранилище – один из крупнейших искусственных водоемов юга России, созданный в 1952 г. в русле р. Дон. Водохранилище служит основным рыбохозяйственным фондом Азово-Донского бассейна, является единственным источником водоснабжения г. Волгодонска и основным источником водных ресурсов водопотребителей всего нижнего Дона.

Бассейн Цимлянского водохранилища имеет довольно разветвленную, особенно в правобережье, речную сеть. Водное питание водохранилища осуществляется в основном за счет стока р. Дон, достигая 93%. На качество воды р. Дон большое влияние оказывают сточные воды промышленных и сельскохозяйственных объектов Воронежской и Волгоградской областей. Кроме того, значительная часть загрязняющих веществ поступает в водоток с неорганизованными сбросами и стоками с площади водосбора р. Дон.

По морфологическим характеристикам и гидрологическим показателям акватория водохранилища делится на три участка: верхний – от г. Калач-на-Дону до хутора Ильмень-Суворовский, центральный – от хутора Ильмень-Суворовский до хутора Кривской и приплотинный – от хутора Кривской до плотины Цимлянской ГЭС.

Антропогенное влияние на нижнюю приплотинную зону водохранилища определяется степенью развития индустрии и урбанизации территории, прилегающей к водоему. Наиболее крупным городом является промышленный г. Волгодонск с портом, машинострои-

тельными и химическими заводами значительной мощности, Ростовской (Волгодонской) атомной станцией. По данным Волгоградского отделения ГосНИОРХ, с первых лет существования Цимлянского водохранилища (с 1952 г.) происходило интенсивное образование органического вещества в основном за счет обильного развития фитопланктона. В структуре фитоценоза произошли существенные изменения: за короткие сроки (2–3 года) фитопланктоценозы приобрели лимнический характер, полидоминантный комплекс сменился монодоминантным [1]. Несмотря на то, что в видовом разнообразии остались ведущими зеленые микроводоросли, по интенсивности развития главную роль стали играть синезеленые. Для Цимлянского водохранилища характерно ежегодное летнее «цветение» воды, обусловленное представителями синезеленых (цианобактерий) родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Oscillatoria*. Интенсивность «цветения» зависит от сочетания ряда гидрометеорологических условий (солнечная активность, направление и интенсивность ветров и др.). В свою очередь их стабильность в значительной степени определяет степень и масштабы «цветения» воды. В фитопланктоне одновременно с уменьшением родового и видового разнообразия значительно возрастает ценотическая роль цианобактерий.

«Цветение» Цимлянского водохранилища представляет опасность прежде всего из-за интенсивного развития синезеленых водорослей, среди которых роль «токсичных» видов весьма велика. Такие виды водорослей часто встречаются в Цимлянском водохранилище и в отдельные годы составляют до 98% биомассы синезеленых. Опасности подвергается водная экосистема водохранилища в целом, токсификация которой очевидна.

Адекватную оценку токсичности позволяет получить метод биотестирования. Ответная реакция гидробиоты на загрязнение гораздо показательнее сравнения измеренных концентраций химических элементов и соединений с ПДК.

Оценку экотоксичности воды приплотинной части Цимлянского водохранилища проводили биологическими методами, такими как биотестирование и биоиндикация. Исследования включали в себя отбор, обработку, анализ проб фитопланктона по видовому составу, численности и биомассе, определение концентрации хлорофилла *a*. Материалы получены в ходе комплексных экспедиций Института водных проблем РАН и Гидрохимического института в 2006–2013 гг.

Анализ токсичности вод проводили методом биотестирования в соответствии с методиками, утвержденными Росгидрометом. Применяли набор биотестов. В качестве тест-объектов использовали четыре вида гидробионтов: зеленые микроводоросли *Chlorella vulga-*

ris [2], инфузории *Paramecium caudatum* [2], коловратки *Brachionus calyciflorus* [3], ветвистоусые рачки *Daphnia magna* [2]. Итоговую токсичность оценивали по биотесту, проявившему наибольшую чувствительность.

Проводимые исследования охватывали всю приплотинную часть Цимлянского водохранилища, отбор проб проводился синхронно в установленных вертикалях мониторинга поверхностных вод суши Росгидромета № 19, 20, 23, 24, 25, 69.

Полученные данные показывают, что в динамике как численности, так и биомассы основных отделов фитопланктона прослеживается ежегодно высокое содержание синезеленых, составляющее более 60%, а в отдельные годы и более 90% от общей численности фитопланктона. В динамике численности синезеленых микроводорослей в период 2006–2013 гг. прослеживается увеличение, об этом свидетельствует подъем линии тренда. Полиномиальный тренд указывает на максимальные значения в численности в июне 2013 г. и минимальные в августе 2011 и октябре 2012 гг. В динамике биомассы до 2012 г. прослеживается увеличение. 2013 г. характеризуется уменьшением биомассы, но линейный тренд более пологий. При этом полиномиальный тренд выявил минимальные значения биомассы в 2006 г., октябре 2011 и августе 2013 гг., которому предшествует максимум в октябре 2012 г.

В динамике как численности, так и биомассы синезеленых микроводорослей по вертикалям отмечено увеличение обоих параметров по всем вертикалям от 2006 к 2013 г., при этом наибольшие значения наблюдались на вертикалях 19, 24, 25, минимальные – на 20. Визуализация данных в виде карт выявила наибольшие концентрации численности непосредственно у плотины и их уменьшение вверх по течению.

Динамика трофности по концентрации хлорофилла *a* указывает на то, что с 2006 по 2013 г. эвтрофикация водохранилища увеличивалась. Наибольшие показатели эвтрофирования приурочены к 2007 и 2013 гг. Класс качества вод в 2007 г. достигал 4б «сильно загрязненная» на вертикали 24, в 2013 г. – 4а «умеренно загрязненная» в июне на вертикалях 20, 23, 24, в августе – на 19, 20. Среднегодовые значения трофности по концентрации хлорофилла *a* характеризуют воды приплотинной части Цимлянского водохранилища как эвтрофные, исключая вертикаль 24, где среднегодовой показатель указывает на эвполитрофную обстановку. Биомасса и структурно-видовой состав фитопланктона, концентрация основного пигмента (хлорофилла *a*) свидетельствуют о повышении трофности и сапробности вод [4].

Результаты исследования воды вертикалей приплотинной части Цимлянского водохранилища методом биотестирования набором

биотестов свидетельствуют об их неоднозначном токсическом действии. Так, в мае 2007 г. вода всех створов оказывала острое токсическое действие, в октябре 2011 г. – только вода створа 19. Ответная реакция всех тест-объектов на воздействие проб воды была практически одинаковой и свидетельствовала об остром токсическом действии вод. На микроводоросли (показатель коэффициента прироста численности) пробы воды оказывали угнетающее действие.

Высокое токсическое действие вод в 2007 г., вероятно, можно связать не только с химическим загрязнением, но с «цветением» синезеленых водорослей. Последние, как известно, в процессе жизнедеятельности выделяют токсические вещества. В 2007 г. биомасса фитопланктона почти на 100% была представлена синезелеными.

Результаты биотестовых исследований свидетельствуют о наличии процессов токсификации водоема во все годы по всем створам, однако, вертикаль 20 характеризуется неоднозначным токсическим действием, здесь только в 30% случаев наблюдается острое токсическое действие. Выявленное острое токсическое действие вод обусловлено комплексом всех загрязняющих веществ, а также воздействием цианотоксинов, выделяемых синезелеными микроводорослями.

Известно, что качество вод по биологическим показателям складывается из показателей трофности и токсичности. Анализ результатов биоиндикационных и биотестовых исследований воды приплотинной части Цимлянского водохранилища в условиях активной вегетации цианобактерий свидетельствует о наличии процессов эвтрофикации и токсификации в Цимлянском водохранилище, которые сопровождаются резкими колебаниями биомассы и видового состава всех отделов фитопланктона, трофности, сапробности и токсичности вод. Результирующим всех сложных внутриводоемных процессов в Цимлянском водохранилище является интенсивно наступающий процесс токсификации.

Литература

1. Калинина С.Г. Структурные и продукционные характеристики фитопланктона Цимлянского водохранилища // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1987. Вып. 265. С. 54–62.
2. РД 52.24.566-94. Методы токсикологической оценки загрязнения пресноводных экосистем. М.: ФСР Госкомгидромета, 1994. 130 с.
3. РД 52.24.662-2004. Оценка токсического загрязнения природных вод и донных отложений пресноводных экосистем методами биотестирования с использованием коловраток. М.: Метеоагентство Росгидромета, 2006. 60 с.
4. Эколого-токсикологическая ситуация Цимлянского водохранилища в современный период / Е.Н. Бакаева, А.М. Никаноров, Н.А. Игнатова, Г.Г. Черникова // Всерос. науч. конф. «Вода и водные ресурсы: системообразующие функции в природе и экономике» (г. Цимлянск, 23–28 июля 2012 г.). Новочеркасск: ЮРГТУ (НПИ), 2012. С. 151–157.

WATER ECOTOXICITY OF THE TSIMLYANSK RESERVOIN DURING
CYANOBACTERIAL BLOOM PERIOD BY BIOASSAY BATTERY DATA

E.N. Bakaeva¹⁻³, N.A. Ignatova¹, M.N. Taradayko¹⁻³

¹ Institute of Water Problems RAS, Rostov-on-Don, Russia

² Hydrochemical institute of Roshydromet, Rostov-on-Don, Russia

³ Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

The ecotoxicity studies of the Tsimlyansk reservoir water were conducted in 2006–2013 during the cyanobacterial bloom period. The results of bioindication and bioassay battery showed the presence of eutrophication and toxification processes in the dam part of the Tsimlyansk reservoir. The processes are accompanied by sharp fluctuations in biomass and species composition of all group of phytoplankton, trophicity, saprobity and water toxicity.

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ИРТЫШ
И ЕГО ПРИТОКОВ**

Н.Н. Барсукова

Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия
E-mail: bnn13@mail.ru

Трансграничная р. Иртыш – самый крупный приток Оби, бассейн его расположен на территории трех государств – Китая, Казахстана и России. По характеру долины, русла и ряду физико-географических признаков Иртыш условно делят на три части: верхний – от истока реки из оз. Зайсан до выхода из предгорий Южного Алтая; средний – от г. Семипалатинска до устья Тобола; нижний – от устья Тобола до впадения в Обь.

В настоящее время экосистема реки подвержена тяжелому антропогенному воздействию, обусловленному прежде всего зарегулированием верхнего течения каскадом глубоководных водохранилищ и поступлением загрязняющих веществ от промышленных комплексов Казахстана и Сибири. Большое воздействие на реку оказывают стоки с сельскохозяйственных угодий, животноводческих комплексов, продукты эрозии почв и сточные воды населенных пунктов [1].

Фитопланктон среднего течения Иртыша исследован достаточно полно [1, 2], а нижнего течения изучался нерегулярно. Наиболее полные литературные сведения относятся ко второй половине XX в. [3] и к настоящему времени устарели.

Цель данной работы – исследование особенностей видового состава, распространения, обилия Cyanoprokaryota в планктоне нижнего течения р. Иртыш и его притоков в период повышенного антропогенного воздействия.

Отбор проб фитопланктона проводили во время экспедиции «Иртыш – река жизни», организованной Омским региональным отделением Русского географического общества с 6 по 22 августа

2017 г. Пробы отбирали батометром из поверхностного слоя воды, середины глубины и у дна в трех точках поперечного сечения реки – у берегов и на середине. Фиксацию проводили 40% -ным формалином, концентрировали осадочным способом, обрабатывали общепринятыми методами [4].

При отборе измеряли глубину реки и прозрачность воды по диску Секки. Прозрачность воды как в русле Иртыша, так и в притоках находилась в пределах 45–60 см, глубины рек отличались. Глубина реки в русле Иртыша колебалась от 2.3 до 12 м. Максимальные показатели отмечены в районе г. Тобольска. Среди притоков наименьшие глубины отмечены у рек Туртас и Демьянка (5 и 6 м соответственно), более высокие показатели у Тобола (11.2 м) и Конды (9.3 м).

Отбор проб проводили на створах, расположенных выше, ниже и в устьях основных притоков нижнего Иртыша (реки Конда, Туртас, Демьянка, Тобол), а также в створах городов Тобольска и Ханты-Мансийска.

При определении видов и систематизации материала руководствовались современными представлениями о номенклатуре цианопрокариот [5].

Всего было обработано и проанализировано 36 количественных и несколько качественных проб фитопланктона.

К настоящему времени в планктоне нижнего течения Иртыша и его притоков идентифицировано 38 видовых и внутривидовых таксонов (ВВТ) *Cyanoprokaryota*, относящихся к одному классу, четырем порядкам, 13 семействам, 21 роду.

По видовому богатству цианопрокариот в составе фитопланктона преобладают представители семейств *Merismopediaceae* (8 ВВТ), *Synechococcaceae* (6 ВВТ), *Aphanizomenonaceae* (5 ВВТ), *Chroococcaceae* (4 ВВТ). Наибольшее видовое богатство характерно для родов *Aphanocapsa* Nägeli и *Chroococcus* Nägeli (по 4 вида).

В нижнем течении Иртыша *Cyanoprokaryota* по видовому богатству занимают третье место после *Chlorophyta* и *Bacillariophyta*. Их доля в видовом составе фитопланктона составляет 8.9%, в то время как *Chlorophyta* формируют 61.1%, *Bacillariophyta* – 13.3%.

Роль цианопрокариот в формировании обилия фитопланктона в нижнем течении Иртыша весьма значительна. Общая численность фитопланктона здесь изменяется в пределах 3.20–15.92 млн кл./л, при этом доля цианопрокариот может достигать 79% (0.04–12.72 млн кл./л). Высокие показатели численности демонстрирует *Aphanocapsa holsatica* (Lemmermann) Cronberg et Komárek, особенно в районе г. Ханты-Мансийска – 10.7 млн кл./л.

Некоторые новые для исследованного участка реки виды цианопрокариот, отличающиеся особо мелкими клетками, вегетируют на всем протяжении нижнего течения и формируют здесь высо-

кую численность. К ним относятся *Aphanocapsa delicatissima* West et G.S. West (0.3–8.2 млн кл./л), *Chroococcus minimus* (Keissler) Lemmermann (0.08–0.32 млн кл./л), *Romeria gracilis* (Koczwara) Koczwara (0.03–0.14 млн кл./л). Обильная вегетация этих мелко-клеточных видов цианопрокариот характерна для тех водных объектов, где активно развивается процесс антропогенного эвтрофирования, например, в среднем Иртыше [2].

В притоках нижнего течения Иртыша, по сравнению с самой рекой, цианопрокариоты развиваются менее обильно. Численность фитопланктона в устьях притоков колеблется от 1.54 до 8.4 млн кл./л, а доля цианопрокариот составляет до 20% общей (0.09–1.7 млн кл./л).

Наибольшего развития в притоках нижнего Иртыша достигают те же мелкоклеточные виды, что и в русле самой реки – *Aphanocapsa delicatissima* (0.2–1.4 млн кл./л), *Chroococcus minimus* (0.03–0.56 млн кл./л), *Aphanocapsa incerta* (Lemmermann) Cronberg et Komárek (0.11–0.3 млн кл./л). Максимальный уровень вегетации *Aphanocapsa delicatissima* отмечен в устье Демьянки, *Chroococcus minimus* – в устье Конды, *Aphanocapsa incerta* – в устье Тобола.

В фитопланктоне Иртыша и всех обследованных притоков найдены мелкоклеточная цианопрокариота *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli и нитчатка *Planktolyngbya limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová et Cronberg. Численность *Synechococcus elongatus* невысока и колеблется от 0.01 до 0.07 млн кл./л, более обильно развивается *Planktolyngbya limnetica* (0.01–2.59 млн кл./л), ее максимальные показатели отмечены на створе Тобольск-ВИЗ.

Согласно литературным данным [3], в середине XX в. в нижнем течении Иртыша наблюдалось «цветение» воды, вызванное *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault (28–52 млн кл./л), во время проведенных исследований этого не наблюдалось.

Следует отметить довольно редкую встречаемость цианопрокариот из порядков Oscillatoriales Schaffner и Nostocales Cavalier-Smith, все виды которых были определены только в качественных пробах и не во всех пунктах отбора проб. Например, виды родов *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont, *Phormidium* Kützing ex Gomont, *Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault, *Anabaenopsis* V.V. Miller были идентифицированы лишь в одном-двух местах отбора проб. Только *Aphanizomenon flos-aquae* и *Dolichospermum flos-aquae* (Brébisson ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffmann et Komárek были обнаружены на всем протяжении нижнего течения Иртыша. В устьях обследованных притоков представители данных порядков встречены не были.

По результатам проведенных исследований отмечено появление новых для нижнего течения р. Иртыш видов цианопрокариот, преобладание в их составе мелкоклеточных видов, уменьшение вегетации нитчатых видов.

Литература

1. Баженова О.П. Фитопланктон верхнего и среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. 248 с.
2. Фитопланктон Омского Прииртышья / О.П. Баженова и др. Омск: Изд-во ФГБОУ ВО Омский ГАУ, 2019. 320 с.
3. Валеева Э.И. Флора планктонных водорослей нижнего течения Иртыша: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 18 с.
4. Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ, 1979. 168 с.
5. Algaebase [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://algaebase.org/>, свободный.

CYANOPROKARYOTA LOWER REACHES OF THE IRTYSH RIVER AND ITS TRIBUTARIES

N.N. Barsukova

P.A. Stolypin Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia

According to studies of phytoplankton downstream Irtysh river (from Tobolsk to Khanty-Mansiysk) and its tributaries in August 2017, a taxonomic list of *Cyanoprocariota* was compiled from 38 species and intraspecific taxa (sit), including the nomenclature type of species. Compared with previous studies of the XX century the appearance of new cyanoprokaryotic species for the lower reaches of the Irtysh river, the predominance of small-cell species in their composition, and a decrease in the vegetation of filamentous species were noted.

ЦИАНОБАКТЕРИИ ПОЧВ ГОМЕЛЬСКОГО РЕГИОНА

Ю.М. Бачура

Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Гомель, Россия

E-mail: bachura@gsu.by

Состав и структура цианобактериальных сообществ почв, испытывающих различные виды и уровни антропогенных нагрузок, являются важными показателями их состояния и позволяют выявить реакцию организмов на загрязнители, установить степень их адаптации к действию возмущающих факторов, определить возможности использования цианей для оценки состояния почвенного покрова [1, 2]. В работе представлены результаты изучения цианобактерий ряда антропогенно преобразованных почв Гомельского региона.

Отбор почвенных образцов проводили на территории г. Гомеля и ближайшего пригорода: на тропинках в смешанном лесу, туристических стоянках, местах горения разведенных нами костров и прилегающей к ним территории, на нарушенных участках парка отдыха в черте города, придорожных газонах некоторых улиц города, Гомельском городском полигоне твердых бытовых отходов, отвалах фосфогипса Гомельского химического завода, дегроторфяниках на сельхозугодиях, постпирогенных участках с различным уровнем

радиоактивного загрязнения. Изучение видового состава цианобактерий осуществляли методами почвенных и агаровых культур. Степень развития цианей оценивали по трехбалльной шкале Р.Р. Кабилова. Систематическое положение объектов приводили по данным сайта CyanoDB, **жизненные формы указаны в соответствии с классификацией Э.А. Штиной и М.М. Голлербаха**. Сравнение цианобактериальных сообществ осуществляли путем расчета коэффициентов сходства систематического состава Сьеренсена-Чекановского.

В исследованной антропогенно преобразованной почве Гомельского региона было выявлено 42 вида цианобактерий. Наиболее представлен в составе цианобактериальной флоры был порядок Oscillatoriales, доля видов которого составляла 50.0%. Значительным было участие видов порядка Nostocales (33.3%), представители Chroococcales составили 16.7% от общего числа видов цианобактерий. Доминирование видов-ксерофитов порядка Oscillatoriales обусловлено специфичностью субстратов, среди характеристик которых следует отметить наличие открытых пространств и избыточную инсоляцию участков, снижение влагообеспеченности и уплотнение почвенного покрова. Выявленные цианобактерии входили в состав восьми семейств, среди которых преобладали Phormidiaceae и Nostocaceae (по 30.9%). Далее в порядке убывания расположились Pseudanabaenaceae, Oscillatoriaceae (по 9.5%), Synechococcaceae (7.2%) Merismopediaceae, Microcystaceae (по 4.8%) Microchaetaceae (2.4%). Представители Phormidiaceae отличались приуроченностью к наиболее нарушенным участкам, Nostocaceae чаще обнаруживались на участках со средней интенсивностью антропогенной нагрузки. В спектре родов преобладали *Phormidium* (10 видов) и *Nostoc* (5 видов).

Экологический анализ показал, что все выявленные цианобактерии являлись эдафотильными. В спектре экоморф доминировали устойчивые против засухи представители Р-жизненной формы (45.3%) и способные к образованию слизи виды С-формы (40.5%) [3, 4]. Менее представлены были цианобактерии Сн- и М-жизненных форм (по 7.1%). Следует отметить, что в составе цианобактериальной флоры исследуемых участков 33.3% составили виды-азотфиксаторы, что свидетельствует об активном участии цианей в улучшении состояния изучаемых антропогенно преобразованных почв.

Наибольшее видовое богатство цианобактерий отмечено в почве деградированных торфяников – 32 вида, наименьшее – в почве постпирогенных участков сосняков мшистых с различным уровнем радиоактивного загрязнения – пять видов. Сравнительный анализ состава и структуры цианобактериальных сообществ исследуемых антропогенно преобразованных почв показал, что наиболее активная вегетация цианобактерий в почве наблюдается при средней интен-

сивности действующего фактора; на наиболее нарушенных участках отмечено лимитирующее действие антропогенной нагрузки на цианобактерии. Наиболее устойчивыми представителями для всех типов исследуемых антропогенно преобразованных почв оказались виды родов *Phormidium* и *Leptolyngbya*, относящиеся к Р-жизненной форме и способные существовать в крайне неблагоприятных условиях (ограничивающим фактором для данных видов являлись низкие значения рН почвенного раствора).

Анализ сходства видового состава цианобактериальных сообществ позволил установить, что группировки цианобактерий исследуемых антропогенно преобразованных почв могут формировать кластеры по двум критериям: цианобактериальные сообщества объединяются по типу антропогенного воздействия – коэффициенты сходства варьируют в пределах 55-83% (подобная тенденция отмечена для сообществ цианобактерий тропинок, туристических стоянок, придорожных газонов улиц города, парка отдыха); цианобактериальные сообщества группируются по степени антропогенного воздействия – коэффициенты сходства составили 45-80% (подобная тенденция отмечена для сообществ цианобактерий полигона твердых бытовых отходов, кострищ и прилегающих к ним территорий, отвалов фосфогипса Гомельского химического завода).

Цианобактериальные сообщества деградированных торфяников и постпирогенных участков с различным уровнем радиоактивного загрязнения отличались высокой специфичностью и не подчинялись перечисленным выше тенденциям, что обусловлено влиянием на цианобактериальные сообщества комплекса экологических факторов наряду с антропогенной нагрузкой.

Проведенные нами исследования указывают на сложность и своеобразность формирования цианобактериальной флоры почв, подвергающихся различным видам антропогенного прессинга. При этом зачастую вследствие снижения на таких участках конкуренции цианобактерии принимают активное участие в улучшении структуры почвы и создают условия для развития других видов растений, способствуя восстановлению нарушенных земель.

Литература

1. Кондакова Л.В. Альго-цианобактериальная флора и особенности ее развития в антропогенно нарушенных почвах (на примере почв подзоны южной тайги европейской части России): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 34 с.
2. Бачура Ю.М. Почвенные водоросли и цианобактерии антропогенно преобразованных почв (на примере Гомельского региона). Чернигов: Десна Полиграф, 2016. 148 с.
3. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

4. Трухницкая С.М., Чижевская М.В. Альгофлора рекреационных территорий красноярской урбоэкосистемы. Красноярск: КрасГАУ, 2008. 134 с.

CYANOBACTERIA OF SOILS OF GOMEL REGION

Y.M. Bachura

Francisk Skorina Gomel State University, Gomel, Russia

Cyanobacteria on anthropogenically transformed soils from Gomel region were studied. During researches 42 species of cyanobacteria belonging to 18 genera, 8 families, 3 orders of class Cyanophyceae were identified. The most represented was the order Oscillatoriales (50.0%), families Phormidiaceae (30.9%) and Nostocaceae (30.9%). The analysis of taxonomical and ecological structure of cyanobacterial communities from the different types and degree of anthropogenic impact were conducted.

ЦИАНОФЛОРА В РАЙОНЕ ОБЪЕКТА ХРАНЕНИЯ И УНИЧТОЖЕНИЯ ХИМИЧЕСКОГО ОРУЖИЯ «МАРАДЫКОВСКИЙ»

К.А. Безденежных, Л.В. Кондакова

Вятский государственный университет, Киров, Россия
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
E-mail: karina.bezdenezhnykh@mail.ru

Цианобактерии (ЦБ) характеризуются высокой устойчивостью к экологическим факторам, выходящим за пределы значений оптимума, и способностью существовать в экстремальных условиях среды [1, 2]. Такая устойчивость ЦБ к физико-химическим параметрам среды возможна благодаря их способности к образованию защитных слизистых чехлов и развитию в сообществе с другими микроорганизмами [3]. ЦБ нашли широкое применение в качестве организмов-индикаторов при различных видах загрязнения почвенной среды [3].

Цель работы: изучение видового состава и численности цианобактерий луговых и лесных фитоценозов в районе объекта уничтожения химического оружия «Марадыковский» после завершения его функционирования.

Материалом для работы послужили почвенные образцы, отобранные в 2016–2018 гг. на участках проведения комплексного мониторинга луговых и лесных фитоценозов, расположенных на разном удалении от объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский». Исследуемые экосистемы находятся на территории Оричевского района Кировской области, который расположен в подзоне южной тайги. Почвы территории подзолистые и дерново-подзолистые.

Отбор проб для альгологического анализа проводили в летне-осенний период, среднюю пробу почвенного образца составляли из

пяти образцов, отобранных в слое 0–5 см объемом 125 см³. Видовой состав альгофлоры изучали постановкой чашечных культур со стеклами обрастания [4]. Количественные показатели альгофлоры определяли прямым микроскопированием на мазках [3].

В лесных фитоценозах района исследования видовое разнообразие ЦБ представлено четырьмя видами, что составляет 6.7% от общего числа альгофлоры. В сосновых фитоценозах были выявлены виды *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenh. et Gom.) Anagn. et Kom., *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot, *Phormidium boryanum* Kütz. и *Ph. formosum* (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom. В еловых фитоценозах – *Cylindrospermum licheniforme* (Bory) Kütz., *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc punctiforme* и *Phormidium boryanum*. Согласно литературным данным, ЦБ в лесных экосистемах значительной роли в альгосингузиях не играют [1]. И.В. Новаковская и Е.Н. Патова, исследуя альгофлору хвойных фитоценозов подзоны южной и средней тайги Кировской области и Республики Коми, выявили семь видов ЦБ [5]. На территории Государственного природного заказника Кировской области «Нургуш» в сосновом фитоценозе было выявлено 12 видов ЦБ [6].

В почвах луговых фитоценозов района исследования было обнаружено 28 видов ЦБ, что составляло 30% от общего числа видов альгофлоры, на участках мониторинга суходольных лугов – 27 видов, в пойменных лугах – 12.

Виды цианобактерий в изученных фитоценозах относятся к классу Cyanophyceae, порядкам Nostocales, Synechococcales и Oscillatoriales, семействам Nostocaceae, Scytonemataceae, Leptolyngbyaceae, Microcoleaceae, Oscillatoriaceae, Pseudanabaenaceae, Borziaceae и родам *Nostoc*, *Cylindrospermum*, *Anabaena*, *Microcoleus*, *Tolypothrix*, *Leptolyngbya*, *Phormidium*, *Pseudanabaena*, *Borzia* (табл. 1). В составе альгофлоры исследуемых фитоценозов преобладают виды рода *Phormidium*.

Доминирующими видами суходольных лугов являлись *Phormidium jadinianum* Gom., *Ph. formosum* и *Leptolyngbya angustissima* (W. et G.S. West) Anagn. et Kom. Высокая встречаемость отмечена для видов *Leptolyngbya foveolarum*, *Phormidium formosum*, *Ph. autumnale* (Ag.) Gom., *Nostoc punctiforme*, *Cylindrospermum michailovscoense* Elenk., *Pseudanabaena catenata* Lauterb.

Количественные показатели цианофлоры луговых и лесных фитоценозов района исследования за трехлетний период представлены в табл. 2 и 3.

В хвойных фитоценозах показатели численности ЦБ варьируют от 2.0 до 24.3 тыс. кл./г почвы. На их долю в структуре фототрофных популяций приходится всего 3.2–6.2% от общей численности.

Таблица 1

Таксономическая структура цианофлоры луговых и лесных фитоценозов в районе объекта «Марадыковский»

Тип Суанобактерия	Число таксонов				
	Классов	Порядков	Семейств	Родов	Видов
Суходольные луга	1	3	7	9	27
Пойменные луга	1	3	4	6	12
Сосновые леса	1	3	3	3	4
Еловые леса	1	3	3	4	4
Итого	1	3	7	9	28

Таблица 2

Численность цианобактерий в лесных экосистемах в районе объекта «Марадыковский», тыс. кл./г почвы

№ пробного участка	Год		
	2016	2017	2018
Сосновые леса			
4	8.8±1.3	2.5±1.9	–
18	2.0±0.4	4.7±2.0	–
34	12.9±3.8	3.4±1.8	5.4±2.8
46	8.8±1.6	2.8±1.4	2.8±2.0
47	12.0±2.8	5.4±1.7	3.5±1.9
65	14.5±2.2	7.3±2.5	5.4±2.2
112	24.3±2.5	9.5±2.8	18.0±3.8
Еловые леса			
13	2.2 ±0.2	2.5±1.7	8.2±3.0
17	8.1±1.2	8.8±5.6	7.9±2.2
36	2.0±0.4	5.7±2.0	8.8±2.2
55	3.2±0.2	5.4±2.2	4.1±1.5
59	4.4±0.5	6.0±3.6	4.4±1.5

Примечание. Здесь и в табл. 3 прочерк – данные отсутствуют.

Таблица 3

Численность цианобактерий в луговых экосистемах в районе объекта «Марадыковский», тыс. кл./г почвы

№ пробного участка	Год		
	2016	2017	2018
Суходольные луга			
10	16.4±3.0	4.4±2.1	2.8±2.0
35	15.4±0.6	4.4±2.1	–
41	2.0±0.1	3.2±2.2	2.5±2.2
57	7.6±1.3	6.3±3.1	18.0±2.8
60	37.9±3.6	7.2±2.5	6.3±2.4
103	56.4±4.2	31.8±4.9	14.5±3.0
111	24.1±3.1	4.7±2.8	5.4±2.2
Пойменные луга			
54	16.2±2.3	10.4±2.8	11.7±2.2
66	10.8±1.4	9.8±2.5	8.8±2.2
79	22.6±2.4	19.9±4.7	20.8±2.8

Количественные колебания ЦБ в луговых экосистемах за трех-летний период составляли от 2.0 до 56.4 тыс. кл./г почвы. В структуре фототрофных популяций на долю ЦБ приходится лишь от 1.8 до 6.9% от общей численности альгофлоры.

В сравнении с последующими годами как в луговых, так и в хвойных фитоценозах численность ЦБ была выше в 2016 г., что можно объяснить более благоприятными условиями увлажнения в этом году.

Таким образом, ЦБ являются постоянными представителями альгофлоры почв района исследования. В альгосинузиях хвойных экосистем их роль незначительна. В луговых экосистемах ЦБ составляют 30% от общего числа видов, входят в состав доминирующего комплекса альгофлоры, их численность составляет от 2.0 до 56.4 тыс. кл./г почвы.

Цианофлора луговых и лесных фитоценозов участков комплексного экологического мониторинга объекта «Марадьковский» после прекращения его функционирования представлена 28 видами, относящимися к семи семействам и девяти родам.

Литература

1. Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 148 с.
2. Algal-mycological complexes in soils upon their chemical pollution / L.I. Domracheva, E.V. Dabakh, L.V. Kondakova, A.I. Varaksina // Eurasian Soil Science. 2006. Suppl. 1. P. 91–97. doi: 10.1134/S1064229306130151
3. Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.
4. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.
5. Новаковская И.В., Патова Е.Н. Почвенные водоросли еловых лесов и их изменения в условиях аэротехногенного загрязнения. Сыктывкар, 2012. 128 с.
6. Почвенные водоросли и цианобактерии хвойных фитоценозов с разным уровнем антропогенной нагрузки / Л.В. Кондакова, Л.И. Домрачева, К.А. Безденежных, И.А. Кондакова, Т.Я. Ашихмина // Теоретическая и прикладная экология. 2017. № 4. С. 1–100.

CYANOFLOTA IN THE AREA OF THE CHEMICAL WEAPONS STORAGE AND DESTRUCTION FACILITY "MARADYKOVSKY"

K.A. Bezdenezhnykh, L.V. Kondakova
Vyatka State University, Kirov, Russia
Institute of biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktvykar, Russia

This article presents the taxonomic structure and quantitative indicators of cyanoflora in the soils of meadow and coniferous phytocoenosis in the area of the chemical weapons storage and destruction facility «Maradykovsky» after its deactivation. The dominating and most often encountered species for meadow soil communities are identified.

ВЛИЯНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ *FISHERELLA MUSCICOLA* И ЕЕ КУЛЬТУРАЛЬНОЙ ЖИДКОСТИ НА ПОДАВЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ФУЗАРИОЗНОЙ ИНФЕКЦИИ ЯЧМЕНЯ СОРТА ИЗУМРУД

Я.Ю. Благодатских¹, Л.И. Домрачева³, А.Л. Ковина³, С.А. Вахмянина³,
С.Ю. Огородникова²

¹ Вятский государственный университет, Киров, Россия

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

³ Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия
E-mail: blagodatskih.yana@gmail.ru

Цианобактерии (ЦБ) вырабатывают смесь веществ широкого спектра биологической активности. Спектр веществ интересен как с точки зрения фармации, так и экологии и сельского хозяйства [1, 2], в том числе в ситуациях, когда выращивание сельскохозяйственных культур сопровождается их заражением почвенными микромицетами рода *Fusarium* и, как следствие, проникновением высокоопасных токсинов, продуцируемых этими фитопатогенами, в продукты питания. Актуален вопрос поиска микроорганизмов, веществ и способов их использования для снижения развития грибных инфекций. Для почвенных ЦБ рода *Fisherella* установлено наличие соединений, обладающих противоопухолевой и антимикробной активностью, способностью подавлять развитие фитопатогенов и т.д. [1], биологическая активность которых может быть использована в различных областях производства. Поэтому целью работы было исследовать возможность использования культуры цианобактерии *Fisherella muscicola* и ее культуральной жидкости (КЖ) для подавления действия грибных инфекций.

Использовали КЖ ЦБ *Fisherella muscicola*, выращенную в течение восьми недель на безазотистой среде Громова № 6 ($T = 1.55 \cdot 10^8$ кл./см³), и смыв стерильной дистиллированной водой с газона *Fusarium culmorum* (в смыве $T = 0.10 \cdot 10^7$ кл./см³). Опыт проводили рулонным методом в четырех повторностях. Каждая повторность включала 25 семян ячменя. Рулоны из фильтровальной бумаги с зерновками ставили в пластиковые контейнеры, в которые наливали по 250 см³ соответствующей среды:

- 1) контроль – дистиллированная вода;
- 2) смыв с газона *Fusarium culmorum*;
- 3) смыв с газона *Fusarium culmorum* + гель *Fisherella muscicola*;
- 4) смыв с газона *Fusarium culmorum* + КЖ *Fisherella muscicola*.

Через шесть суток отмечали всхожесть ячменя (%), количество корней, длину самого длинного корня (см), высоту стебля (см) и вычисляли индекс роста. Для расчета индекса роста использовали формулу $I = (R + P) \cdot D$, где I – индекс роста; $R + P$ – суммарные значения длин корней и проростков соответственно, см; D – доля проросших семян.

Органические вещества, входящие в состав КЖ *Fisherella muscicola* и смыва с газона *Fusarium culmorum*, определяли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). ВЭЖХ анализ проводили на хроматографе «Шимадзу LC-20, серия Prominence» (Япония) с диодноматричным детектором. Колонка обращенно-фазовая «С-18» фирмы «Диасфер» (Россия). В корнях и листьях определяли содержание малонового диальдегида (МДА).

В смыве *Fusarium culmorum* обнаружен Т-2 токсин (микотоксин, продуцируемый при метаболизме токсинов плесневых грибов рода фузариум, чрезвычайно токсичен для эукариотических организмов), vomitоксин (очень токсичен, вызывает сильнейшие отравления, обладает иммунодепрессивным действием), зеараленон (микотоксин, характеризующийся анаболическим и эстрогенным действием). Наличие токсинов в смывах с газона *F. culmorum* подтверждает необходимость поиска способа подавления его развития. В КЖ ЦБ были найдены лютеин (пигмент, обладает антиоксидантными свойствами), ликопин (каротиноидный пигмент, антиоксидант), фитоин (предшественник каротинов и ксантофиллов).

Установлено, что содержание МДА в корнях ячменя контрольного варианта достоверно выше, чем в других вариантах (табл. 1). В листьях растений контрольного варианта активность ПОЛ тоже имеет одно из самых высоких значений. На уровне контроля находится ПОЛ в листьях в варианте со смывом с газона микромицетов. Минимально содержание МДА как в листьях, так и корнях ячменя в варианте с добавлением к смыву микромицетов КЖ цианобактерии, при этом для растений данного варианта характерен максимальный индекс роста, всхожесть, высота проростка, длина корня на уровне контроля. Наличие антиоксидантов в КЖ могло повысить ПОЛ в клетках растений, улучшив этим условия для ростовых показателей в целом (табл. 1). Таким образом, вариант, где растения выращивали в рулонах на смыве с газона микромицетов и добавлением КЖ ЦБ, – самый благоприятный из всех для роста и развития ячменя.

Таблица 1

**Содержание малонового диальдегида
в проростках и корнях ячменя сорта Изумруд**

Вариант	Содержание МДА, нмоль/г сырой массы	
	Корень	Лист
Контроль	17.3 ± 1.7	20.8 ± 0.9
<i>Fusarium culmorum</i>	13.8 ± 0.9	21.7 ± 0.7
<i>F. culmorum</i> + <i>Fisherella muscicola</i> (гель)	14.3 ± 1.4	15.2 ± 1.6
<i>F. culmorum</i> + КЖ	12.8 ± 0.2	12.8 ± 0.2

Таблица 2

Влияние культуры клеток *Fisherella muscicola* и ее культуральной жидкости на подавление фузариозной инфекции ячменя сорта Изумруд

Вариант	Всхожесть, %	Количество корней, шт.	Длина корня, см	Высота стебля, см	Индекс роста
Контроль	70	5±1	4.2±0.5	3.9±0.8	569.1
<i>Fusarium culmorum</i>	74	4±1	3.1±0.1	2.3±0.5	404.8
<i>F. culmorum</i> + <i>Fisherella muscicola</i> (гель)	67	4±1	1.7±0.3	1.4±0.3	219.1
<i>F. culmorum</i> + КЖ	75	4±1	3.7±0.1	4.5±0.1	680.3

По ростовым показателям самый неблагоприятный оказался вариант с добавлением к смыву микромицетов гелеобразной культуры. Возможно, это связано с тем, что гель замедляет миграцию к растению в данном случае полезных для роста веществ. Добавление геля ЦБ привело в течение шести суток к тому, что длина корня и высота проростка были достоверно меньше, чем во всех других вариантах.

При сравнении вариантов с добавками КЖ и культуры ЦБ с вариантом с микромицетами, но без добавки, не следует забывать, что микромицеты рода *Fusarium* вырабатывают не только токсины, но и вещества – стимуляторы роста, вызывающие вытягивание проростков и корней в длину [5]. Данный вариант оказался менее благоприятным, чем контрольный и с добавлением КЖ, но лучше, чем вариант с гелеобразной культурой (табл. 1, 2).

Таким образом, установлено, что добавление к среде, содержащей *F. culmorum*, КЖ цианобактерии *F. muscicola* приводит к оптимизации условий для роста и развития ячменя сорта Изумруд на начальных этапах онтогенеза и снижению содержания МДА как в листьях, так и в корнях.

Литература

1. Human Anticancers and Antidiabetic Activities of the Cyanobacterium *Fischerella* sp. BS1-EG Isolated from River Nile, Egypt / E. Ahmed Bassant, H. Badawi Mona, S. Mostafa Soha, M. Higazy Aziz // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2018. V. 7, N 1. P. 3473–3485. doi: 10.20546/ijcmas.2018.701.409
2. Bioactive Compounds from Cyanobacteria and Microalgae: An Overview / Singh Sawraj, N. Kate Bhushan, U.C. Banerjee // Critical Reviews in Biotechnology. 2005. Vol. 25. P. 73–95. doi: 10.1080/07388550500248498
3. Влияние способов предпосевной обработки семян лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.) на всхожесть и интенсивность образования клубеньков / Л.И. Домрачева, Л.В. Трефилова, А.Л. Ковина, Е.А. Горностаева, О.Н. Малыгина, Н.В. Новокшенова // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 3. С. 67–72.

4. Третьяков Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. М., 2000. 640 с.

5. Степанова М.Б. Род **Фузарий (Fusarium)** / **Мир растений: в 7 томах.** М.: Просвещение, 1991. С. 395–398.

INFLUENCE OF FISHERELLA MUSCICOLA CYANOBACTERIA
AND ITS CULTURAL LIQUID ON THE SUPPRESSION
OF FUSARIOUS BARLEY INFECTION

Ya.Yu. Blagodatskikh¹, L.I. Domracheva³, A.L. Kovina³, S.A. Vakhmyanin³,
S.Yu. Ogorodnikova²

¹Vyatka State University, Kirov, Russia

²Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

³Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

The aim of the work was to investigate the possibility of using the culture of cyanobacterium *Fisherella muscicola* and its culture fluid to suppress the action of fungal infections, in particular, *Fusarium culmorum*. It has been established that the addition of *F. muscicola* cyanobacteria culture medium to *F. culmorum* culture results in optimization of conditions for the growth and development of barley of the Izumrud variety at the initial stages of ontogenesis and a decrease in MDA content in both leaves and roots.

COLLECTION OF CYANOBACTERIA IN VILNIUS UNIVERSITY HERBARUM

R. Briškaitė, M. Rasimavičius

Vilnius University, Life Sciences Centre, Institute of Biosciences, Vilnius, Lithuania

E-mail: rima.briskaite@gf.vu.lt

The first cyanobacteria research in Lithuania coincided with the ongoing process of development of algology as a separate branch of science in the world. The first data on the diversity of cyanobacteria in Lithuania is found in the 18th century (Vitėnaitė). However, the data from these studies were not confirmed by herbarium data. Later, after the First World War, the second stage of cyanobacteria research in Lithuania began. The data from these studies are also not confirmed by herbarium samples. However, it is likely that some of the samples collected during this period will be found at the end of the inventory of algae collection at the Vilnius University Herbarium WI. After World War II, the third phase of cyanobacteria research in Lithuania began. Quite a large portion of the data from this study period is based on herbarium samples stored in WI. All samples of the cyanobacteria are stored in glass or plastic sealed bottles of various sizes. Samples were fixed in formalin solution. The samples of cyanobacteria are not isolated, but kept together with other samples of microalgae.

The collection of cyanobacteria in the herbarium of Vilnius University consists of 1642 examples. Ninety-nine percent of the samples of the cyanobacteria collection were collected in Lithuania, and 1% in

Poland on Lake Seivis. The collection consists of 238 species and 12 interspecies of 75 genera, 30 families and 7 orders. The most abundant varieties of *Synechococcales*, *Nostocales* and *Chroococcales*. The *Synechococcales* series includes 79 species from 26 genera, *Nostocales* – 75 species from 21 genera and *Synechococcales* – 53 species from 11 genera. The least number of species are *Gleobacterales* and *Spirulinales*, respectively 1 and 6 species from one genus. The most abundant species are *Microcystis* (14), *Anabaena* (13), *Nostoc* (13), *Dolichospermum* (12), *Chroococcus* (11), *Aphanothece* (10), *Merismopedia* (10).

Eighty-six percent of the species in the collection include up to 10 samples. Species such as *Anabaena compacta*, *Siphononema polonicum*, *Tychonema bornetii* are classified as just one sample. Species with more than 30 specimens in the collection represent only 1.3% of the total collection. Most of the collection contains *Microcystis aeruginosa* (51), *Nostoc commune* (37), *Chroococcus minutus* (35), *Anabaena sp.* (32). Examples of *Oscillatoria limosa* (31) and *Merismopedia glauca* (30).

The collection of cyanobacteria was started in 1949 while studying phytoplankton in the Curonian Lagoon. Then, samples of 41 samples were collected (*Anabaena flos-aque* (Lyngb.) Breb., *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *Gleocapsa dermochroa* Nageli and others). The formation of a cyanobacteria collection was not an even process, the number of samples collected was dependent on the intensity of the research conducted. By the 1960s, 9% of all samples of the current cyanobacteria were collected. Later, between 1961 and 1970, only 7% of the total collection was collected, the lowest number of samples collected during the entire collection period. Between 1991 and 2000, most of the collection was collected at 33%, followed by a slight reduction in the intensity of the collection, from 2001 to 2010 27% of the collection's samples were collected. The latest collection of bluetongue samples collected in 2017 in Lake Seivio, Poland.

Most examples of cyanobacteria were collected in Varėna (27%), Klaipėda and Šilutė (17%), Utena (11%), and Vilnius (10%) districts. Analyzing the collection of cyanobacteria it was found that the largest number of samples was collected in lakes (41%), in rivers and streams (20%), and in Curonian Lagoon (18%). The site is not listed on 11% examples. The most intensive collectors and identifiers of cyanobacteria samples were D. Vaičiūtė, R. Ladanauskaitė, R.K. Vilimienė, R. Briškaitė.

The collection of cyanobacteria (along with other algae species) in Vilnius University Herbarium WI partially reflects the entire development of algae research history in Lithuania. A large collection of microalgae is stored in the herbarium BILAS of the Botanical Institute of the Nature Research Center. Therefore, in order to summarize the development of cyanobacteria research in Lithuania, it is necessary to analyze the information in both herbaria.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АНТАРКТИЧЕСКИХ МИКРОБИОМОВ С УЧАСТИЕМ ЦИАНОБАКТЕРИЙ (ЦИАНОПРОКАРИОТОВ)

Н.В. Величко, А.Г. Павлечко, А.С. Макеева, А.В. Пиневич

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: n.velichko@spbu.ru

Антарктида характеризуется экстремальными условиями: в целом низкой температурой и высокой солнечной радиацией в весенне-летний период с частым переходом водной среды от замерзания к оттаиванию. Тем не менее, прокариотные сообщества успешно адаптируются к этой среде обитания, образуя биопленки и микробные маты с доминированием цианобактерий (цианопрокариотов), таксономическое разнообразие которых еще слабо изучено.

В настоящей работе образцы биопленок и микробных матов были отобраны из водных и почвенных местообитаний в районе научных станций «Прогресс» (оазис Холмы Ларсеманн) и «Беллинсгаузен» (о-в Кинг Джордж) в ходе 62-й Российской антарктической экспедиции (2017 г). Для оценки таксономического состава антарктических микробиомов гены 16S рРНК метагеномной ДНК секвенировали методом Illumina; биоинформационный анализ библиотеки прочтений проводили на основе программ QIIME и MG-RAST. Объекты в образцах визуализировали с помощью лазерной конфокальной микроскопии и флуоресцентной гибридизации in situ (FISH) с использованием таксоноспецифичных зондов к генам 16S рРНК. Помимо этого из образцов антарктических биопленок и матов были выделены культивируемые штаммы, которых идентифицировали с учетом морфологических и молекулярно-генетических признаков.

Согласно результатам метагеномного анализа, фотосинтезирующими членами антарктических микробиомов в основном являются представители порядка *Oscillatoriales* (Субсекции III по микробиологической классификации). В некоторых образцах были выявлены последовательности 16S рДНК аноксигенных фототрофных бактерий из филы *Chloroflexi*. Самыми многочисленными гетеротрофными бактериями оказались представители фил *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Proteobacteria*, *Planctomycetes* и *Acidobacteria* что коррелировало с результатами FISH. Помимо штаммов Субсекции III в культуры были выделены и описаны с помощью полифазно-таксономического подхода представители Субсекции I «*Chroococcales*» и Субсекции IV «*Nostocales*».

Исследование проведено с использованием оборудования ресурсных центров Научного парка СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий», «Культивирование микроорганизмов» и «Биобанк».

TAXONOMIC COMPOSITION OF ANTARCTIC MICROBIOMES
WITH THE PARTICIPATION OF CYANOBACTERIA (CYANOPROKARYOTES)

N.V. Velichko, A.G. Pavlechko, A.V. Pinevich
St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Microbial communities with cyanobacteria as a main phototrophic constituent are routine for Antarctic water bodies. Until recently, taxonomic diversity of these objects has not been sufficiently investigated. In our study, twelve samples of Antarctic biofilms and microbial mats were characterized via metagenomics and polyphasic taxonomy approaches. The majority of cyanobacteria (cyanoprokaryotes) were shown to belong to the order "Oscillatoriales" (Subsection III).

**ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
ТЕТРАЗОЛЬНО-ТОПОГРАФИЧЕСКОГО МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ
ТОКСИЧНОСТИ РАСТВОРОВ
С ПОМОЩЬЮ ПОЧВЕННЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ**

Е.В. Веселова¹, А.И. Фокина¹, С.Ю. Огородникова²

¹ Вятский государственный университет, Киров, Россия

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: veselova.katya01@mail.ru

Попытки исследования токсичности среды с помощью отклика клеточных дегидрогеназ микроорганизмов, подвергнувшихся влиянию токсикантов, были предприняты многими авторами. Существует нормативный документ, регламентирующий санитарно-микробиологическое исследование почвы с использованием дегидрогеназной активности микроорганизмов [1]. Одной из перспективных считается методика, основанная на реакции образования кристаллов формазана (ТФФ) красного цвета в результате действия клеточной дегидрогеназы на 2,3,5-трифенилтеразолия хлорид (ТТХ). При загрязнении среды у организмов меняется активность фермента и, как следствие, изменяется интенсивность образования ТФФ из ТТХ. Данная особенность была положена в основу определения токсичности сред с помощью почвенных цианобактерий (ЦБ). При всех равных условиях дегидрогеназная активность ЦБ – более чувствительная тест-функция, чем некоторые тест-функции, положенные в основу таких аттестованных тест-методов, как установление токсичности с помощью тест-системы «Эколюм», реакции ракообразных *Daphnia magna* [2]. Несмотря на сравнительно большой опыт исследований в данном направлении, многие особенности работы с культурой остаются еще неизученными, поэтому наши исследования развиваются на данный момент в трех направлениях: установка оптимальных значений рН тестируемых растворов, выявление

адекватного и экспрессного способа фиксации аналитического сигнала и разработка градации степеней токсичности растворов согласно отклику ЦБ.

Для установки оптимального значения рН и оптимальности способа фиксации аналитического сигнала культуру почвенной ЦБ *Nostoc paludosum* вносили в растворы (титр микроорганизмов составил 10^7 кл./см³):

– сульфата меди (II) с концентрацией Cu^{2+} 1 мг/дм³ (ПДК в питьевой воде) и рН 2–9;

– флорасулама с концентрацией 0.01 мг/дм³ (ПДК в воде) и рН 2–9;

– смеси соли меди и флорасулама с такими же концентрациями и рН, как в монорастворах;

– растворы с рН от 2 до 9 без токсикантов.

Экспозиция составила 20 ч. Затем культуру отделяли от раствора центрифугированием и заливали на 3 ч 0.1%-ным раствором ТТХ. Далее методом прямого счета под микроскопом определяли долю клеток с кристаллами ТФФ, методом спектрофотометрии – содержание ТФФ в клетках ЦБ.

Результаты подсчета клеток с ТФФ под микроскопом позволили сделать вывод о том, что оптимальным значением рН является 4–9 (см. таблицу). При рН, равном 2 и 3, клетки ЦБ погибали во всех вариантах, кроме рН = 3 + флорасулам. На основании полученных данных рекомендуется определять токсичность растворов тетразольно-топографическим методом при значениях рН от 4 до 9. Коэффициент корреляции (R) между количеством клеток с ТФФ и количеством образующегося ТФФ в растворах без добавления ток-

Отклонение от контроля измеряемой величины, % (n = 3, P = 0.95)

рН	Вариант							
	рН		рН + Cu		рН + флорасулам		рН + Cu + флорасулам	
	1	2	1	2	1	2	1	2
2	84	100	84	100	58	100	51	100
3	84	100	84	100	65	66	69	97
4	-29	2	62	47	-4	58	21	74
5	-6	-1	45	40	8	56	43	78
6	2	4	39	44	-6	56	50	67
7	-31	1	49	49	13	60	51	77
8	-25	3	14	37	0	54	61	74
9	-17	-2	40	40	16	67	54	76
R	0.97		0.88		0.73		0.39	

Примечание. Столбик 1 – отклонение результата, полученного методом спектрофотометрии, столбик 2 – отклонение от контроля результата, полученного методом прямого счета.

сикантов составил 0.97. Добавление в раствор соли меди (II) снижает значение коэффициента корреляции до 0.88, а флорасулама – до 0.73. Совместное присутствие веществ вызывает процессы, приводящие к несопоставимости результатов, получаемых разными способами (см. таблицу). Причиной могут быть как химические реакции добавляемых веществ с ТФФ и ТТХ, так и особенности их влияния на ЦБ [3].

Для оценки токсичности изучаемого раствора применяли граничное значение, равное 50% (основано на LD50). Отличие получаемого при тестировании значения более чем на 50% от контрольного значения, говорит о токсичности раствора, менее – об отсутствии токсического действия. Несомненно, что требуется более широкая линейка величин для оценки степени токсичности. В основу могут быть положены величины, соответствующие другим категориям LD (LD10, LD16 и т. д.).

Литература

1. Методические указания по санитарно-микробиологическому исследованию почвы (утв. Главным государственным санитарным врачом СССР 19.02.1981 № 2293-81).

2. Совершенствование тетразольно-топографического метода биотестирования с использованием цианобактерий / А.И. Фокина, Л.И. Домрачева, Ю.Н. Зыкова, С.Г. Скугорева, Е.И. Лялина, Л.В. Трефилова // Теоретическая и прикладная экология. 2017. № 1. С. 31–41.

3. Бердоносова Д.Г. Корсакова Н.В., Иванова С.А. Использование некоторых формазанов для спектрофотометрического определения меди // Вестник МГУ. Серия 2: Химия. 2000. № 2. С. 136–139.

FEATURES OF USE TETRAZOLE-TOPOGRAPHICAL METHOD OF DETERMINING THE TOXICITY OF SOLUTIONS WITH THE HELP OF SOIL CYANOBACTERIA

E.V. Veselova¹, A.I. Fokina¹, S.Y. Ogorodnikova²

¹Vyat state University, Kirov, Russia

²Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

The results of counting cells with formazan under a microscope led to the conclusion that the optimal pH is 4–9. To assess the toxicity of the studied solution, a boundary value of 50% (based on LD50) is used. The results of the spectrophotometric analysis are not always consistent with the results of the microscopy method (see table). The addition of copper(II) to the solution reduces the correlation coefficient to 0.88 and florasulam to 0.73. The combined presence of substances causes processes leading to disparity of results obtained in different ways.

A tetrazole-topographic method using soil cyanobacteria (CB) is promising for determining toxicity. The toxicity of copper (II) sulfate solutions with a concentration of Cu^{2+} 1 mg/dm³ and florasulam with a concentration of 0.01 mg/dm³ (pH from 2 to 9) was studied. Based on the data obtained, it is recommended to determine the toxicity of

solutions at pH from 4 to 9. The correlation coefficient between the number of cells with formazan crystals and the amount of formazan formed in the biomass of CB in solutions without toxicants was 0.97. The addition of copper (II) sulfate and florasulam to the test solution reduces the value of the correlation coefficient to 0.88 and 0.73, respectively. The combined presence of substances causes processes that lead to incompatibility of the results obtained in different ways.

РОД *SCYTONEMA* SENSU LATO ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ: ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕГО ВЫЯВЛЕНИЯ В РАМКАХ КОМПЛЕКСНОГО ПОДХОДА

О.Н. Виноградова

Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

E-mail: o.vinogradova@gmail.com

Современная систематика цианобактерий успешно развивается благодаря широкому внедрению комбинированных методов исследования, которые включают разнообразные молекулярные, экофизиологические и морфологические подходы. Важность молекулярно-филогенетических данных как базового критерия таксономической классификации неоспорима, однако важно, чтобы они были подкреплены результатами морфологических наблюдений, а также сведениями об ультраструктуре, экофизиологических особенностях и биотопической приуроченности таксона [1]. Для правильной идентификации природных популяций, особенно доминирующих в распространенных типах местообитаний, необходимо накопление сведений о морфологической изменчивости различных эко- и морфотипов в природных популяциях. Экологический критерий при установлении границ того или иного таксона не менее важен, чем результаты генетического и фенотипического анализа, поэтому таксономические и флористические исследования должны осуществляться на основании общих подходов. Данное сообщение посвящено роду *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault во флоре Украины с особым вниманием к популяциям *S. ocellatum* Lyngb. ex Bornet et Flahault из биологических почвенных корочек (ПК).

Род *Scytonema* благодаря характерному морфологическому облику, глобальному распространению и заметной экологической роли его представителей в широком диапазоне местообитаний относится к числу широко известных представителей порядка Nostocales. Виды этого рода являются важным компонентом сообществ микрорифитов преимущественно в наземных и аэрофитных местообитаниях по всему миру, особенно велик их вклад в баланс азота и углерода аридных экосистем. Молекулярно-филогенетические исследования последнего десятилетия показали, что, как и большинство классических родов, *Scytonema* – сборный таксон, нуждающийся в реви-

зии [2]. Хотя многие представители этого рода не очень охотно выделяются в культуру, уже достигнут определенный прогресс в этом направлении. К настоящему моменту из группы *Scytonema sensu lato* по морфологическим и генетическим критериям валидно подтверждены роды *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Heteroscytonema* McGregor et Sendall, *Petalonema* Berkeley ex Correns и *Brasilonema* Fiore et al. *Scytonema* sect. *Myochrotes* Bornet et Flahault, хотя и не получила пока законный родовой статус, также рассматривается отдельно [1]. Будучи довольно близкими генетически (уровень сходства около 95% или выше), все упомянутые таксоны четко различаются по морфологии, жизненным циклам и экологии.

Анализ опубликованных сведений о представителях упомянутых таксонов во флоре Украины [3] показал, что большинство находок было сделано в пределах ареала в экологических условиях, соответствующих характеристике вида (см. таблицу). Исключение составляет *S. coactile*, известный по единственной находке 1922 г. из пруда в окрестностях Харькова [3]. Этот пантропический вид, морфологически почти неотличимый от широко распространенного космополитного вида *Heteroscytonema crispum* (Bornet ex De Toni) McGregor et Sendall (= *Scytonema crispum* Bornet ex De Toni), в Европе достоверно не известен, поэтому его включение в украинскую флору остается под вопросом. В то же время недавно стало известно о находке представителя недавно описанного рода *Brasilonema* в оранжереях Национального ботанического сада им. М.М. Гришка в Киеве [4]. Изначально этот род считали обитателем тропических дождевых лесов, но в последнее время его ареал расширяется. В нашем случае крупные фиолетово-розоватые нити образовывали черноватую корку, обильно покрывающую воздушные корни орхидей, а также стволы и листья некоторых других тропических растений в оранжерее. Морфологическое исследование, а также молекулярно-филогенетический анализ по участку гена 16S рНК подтвердили его родовую принадлежность, но не выявили сходства с уже известными видами рода, поэтому для видовой идентификации необходимы дальнейшие исследования.

Scytonema ocellatum известна как один из доминантов биологических ПК аридных ландшафтов [5]. Мы изучили популяции этого вида в ПК приморских экосистем юга и меловых отложений востока Украины. Использовали методы прямого микроскопирования и культур. Анализировались структура и характер разрастаний, количественное развитие, морфологические особенности и размерные показатели нитей, трихомов и клеток. Изученные популяции *S. ocellatum*, демонстрируя широкую вариабельность морфологических и размерных признаков, в целом соответствовали диагнозу вида. Всех их объединяло обильное развитие интеркалярных гетероцист, часто

Виды *Scytonema sensu lato*, обнаруженные в Украине

Таксон	1	2	Местообитания в Украине
	<i>Scytonema</i> C. Agardh ex Bornet et Flahault		
<i>S. hoffmanni</i> C. Agardh ex Bornet et Flahault	тер	К	Горные лесные почвы, продукты выветривания вулканических туфов
<i>Scytonema ocellatum</i> Lyngb. ex Bornet et Flahault	аэро-тер	К	Болота, озера, орошаемые скалы, степные почвы разных типов
<i>S. coactile</i> Mont. ex Bornet et Flahault	акв	ПТ	Пруд
	<i>Heteroscytonema</i> McGregor et Sendall		
<i>H. crispum</i> (Bornet ex De Toni) McGregor et Sendall	акв	К	Озера, болота, пойменные водоемы
	<i>Petalonema</i> Berkeley ex Correns		
<i>P. alatum</i> (Borzi ex Bornet et Flahault) Correns	акв-суб	К	Горные реки
<i>P. crassum</i> (Nägeli ex Bornet et Flahault) Migula	суб	У	Водопады
<i>P. involvens</i> (Rabenhorst ex Bornet et Flahault) Migula	акв	У	Сфагновое болото
	<i>Scytonema</i> sect. <i>Myochrotes</i> Bornet et Flahault		
<i>S. mirabile</i> Bornet	акв-суб	К	Озера, горные реки, орошаемые скалы, глее-солонди (?)
<i>S. myochrous</i> C. Agardh ex Bornet et Flahault	акв-суб	К	Горные реки и водопады
<i>S. tolypotrichoides</i> Kütz. ex Bornet et Flahault	акв	У	Сфагновые болота и пойменные водоемы
	<i>Brasilonema</i> Fiore, Sant-Anna, de Paiva Azevedo, Komárek, Kastovsky, Sulek et Lorenzi		
<i>Brasilonema</i> sp.			Эпифитно на тропических растениях в оранжерее

Примечание. 1 – экология, 2 – общее распространение; тер – террестриальный; акв – аквальный; аэро – аэрофитный; суб – субаэрофитный; К – космополит, ПТ – пантропический, У – умеренные широты.

до четырех в ряд, длина которых варьировала в очень широких пределах: от 3 до 30 мкм. Обнаружены отличия в степени вовлеченности *S. ocellatum* в формирование ПК на различных субстратах. В корочках на поверхности ракушечникового песка и меловых обнажений, образованных преимущественно цианобактериями, этот вид отмечен как доминант. В ПК глинистых осепей побережья Азовского моря вид выступал субдоминантом. На песчаных дюнах побережья Черного моря в Дунайском биосферном заповеднике цианобактерии играли значительно меньшую роль. *S. ocellatum* отмечена в ПК с доминированием *Klebsormidium crenulatum*. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости дальнейших исследований природных популяций цианобактерий – видов-доминантов ПК – с применением комплексного подхода для выявления скрытого разнообразия экологически пластичных таксонов.

Литература

1. Komárek J. A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications // *European Journal of Phycology*, 2016. V. 50. P. 346–353. doi: 10.1080/09670262.2016.1163738
2. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach / J. Komárek, J. Kaštovský, J. Mareš, J.R. Johansen // *Preslia*. 2014. V. 86, N 4. P. 295–335.
3. Vinogradova O. Hormogoniophyceae // *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography* / eds. P. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. Ruggel: A.R. Gantner Verlag K.-G., 2005. P. 97–216.
4. Interesting representative of genus *Brasilonema* Fiore et al. (Nostocales, Cyanobacteria) growing on tropical plants in the greenhouse of the M.M. Grishko National Botanical Garden (Kyiv, Ukraine) / P.O. Romanenko, O.M. Vynogradova, K.O. Romanenko, R.V. Ivannikov, L.M. Babenko // VI Internat. conf. «Advances in Modern Phycology», 15-17 May 2019. Kyiv, 2019. P. 88–90.
5. Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts / B. Büdel, T. Dulić, T. Darienko, N. Rybalka, T. Friedl // *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. 2016. V. 226. P. 55–80. doi: 10.1007/978-3-319-30214-0_4

SCYTONEMA SENSU LATO IN THE FLORA OF UKRAINE: ECOLOGICAL DIVERSITY AND PERSPECTIVES OF ITS DISCOVERY USING COMPLEX APPROACH

O. Vynogradova
M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv, Ukraine

Diversity of *Scytonema* sensu lato in Ukraine is discussed with special reference to *S. ocellatum* Lyngb. ex Bornet et Flahault from biological soil crusts. According to modern taxonomy, this group includes *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault (2 species), *Scytonema* sect. *Myochrotes* Bornet et Flahault (3), *Heteroscytonema* McGregor et Sendall (1), *Petalonema* Berkeley ex Correns (3) and *Brasilonema* Fiore et al. (1). The latter

genus was confirmed by molecular phylogenetic analysis based on the 16S RNA. The study of populations of *S. ocellatum* in soil crusts of the southern and eastern parts of Ukraine showed their morphological similarity, but ecological role in the crusts varied depending on the soil type. The results indicate the need for further studies of natural populations of cyanobacteria dominating in soil crusts using an integrated approach to identify their hidden diversity.

ЦИАНОБАКТЕРИИ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ЕГО ПРИТОКОВ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е.Л. Воденеева^{1,2}, А.Г. Охапкин¹, П.В. Кулизин¹, Н.А. Старцева¹, Е.М. Шарagina¹

¹ Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Нижегородский филиал, Нижний Новгород, Россия
E-mail: vodeneeva@mail.ru

Цианобактерии (синезеленые водоросли) – древняя и широко распространенная в природе группа организмов, обладающая многообразными адаптациями к самым различным условиям существования, что способствует их широкому распространению в экосистемах разного типа. В водоемах при благоприятных условиях (низкий уровенный режим, малый водообмен, высокие летние температуры воды, повышенное содержание биогенных элементов – азота и фосфора) массовое развитие цианобактерий может привести к «цветению» воды, вызывающему самые серьезные последствия для обитателей водоемов и жизнедеятельности человека. В связи с этим анализ состава и роли данной группы организмов в сложении альгоценозов водных экосистем является актуальным при оценке их состояния и прогнозировании гидробиологического режима.

Бассейн Чебоксарского водохранилища входит в Средневолжский регион, имеющий важное хозяйственное значение. В последние годы на фоне катастрофических изменений гидрологического режима Волги активно обсуждается возможность подъема уровня воды в водохранилище до отметки 68 м, последствия которого непременно отразятся на биоте этого водоема. Прежде всего, это коснется автотрофного компонента, в котором возможна дальнейшая замена коренных диатомово-зеленых ценозов на цианопрокариотные. В связи с этим анализ состава синезеленых водорослей водохранилища и его притоков является своевременным и актуальным.

Цель настоящей работы – оценить таксономическую и ценогическую роль цианобактерий в сообществах фитопланктона Чебоксарского водохранилища и водотоков его бассейна. Материалом для настоящей работы послужили сведения о составе и развитии синезеленых водорослей, обнаруженных при изучении фитопланктона р. Волги и ее притоков на трассе будущего Чебоксарского водо-

хранилища от плотины Горьковской ГЭС до г. Чебоксары (1969–1980 гг.) [1], а также после зарегулирования стока (с 1981 г.). Перечень руководств, используемых для определения состава синезеленых водорослей и ревизии списка цианобактерий исследуемого водосбора, опубликован ранее [2].

Общее таксономическое разнообразие фитопланктона водных объектов Нижегородской области оказалось высоким, составляя более 1800 видов и внутривидовых таксонов водорослей с преобладанием в списке видов зеленых, диатомовых и эвгленовых. Видовое богатство синезеленых водорослей представлено 163 таксонами рангом ниже рода, составляя 9.1% от общего видового состава и занимающая четвертую ранговую позицию, причем в правобережных водоемах доля цианобактерий оказалась в 1.5 раза выше, чем в левобережье Волги. Подобное ранговое положение (3–4 позиция) цианобактерий и их вклад (9–13%) в общее видовое богатство выявлено в Чебоксарском водохранилище, крупных и средних водотоках, а также отмечалось ранее [1] для незарегулированного участка р. Волги, составляя на тот момент 92 видовых таксона (с учетом современных изменений их систематики и номенклатуры – 63). В малых речных экосистемах доля цианобактерий была невысокой (2–7% от общего видового богатства), уступая другим представителям альгофлоры – золотистым, динофитовым и др.

Перечень ведущих по разнообразию состава порядков включал *Oscillatoriales* (48% общего состава), *Chroococcales* (35%) и *Nostocales* (16.5%). Головная часть родового спектра продемонстрировала ведущие позиции родов *Phormidium*, *Pseudoanabaena*, *Microcystis*, *Dolichospermum*, *Oscillatoria*, *Pseudoanabaena*, *Aphanocapsa*, *Meristopedia*, *Chroococcus*, *Leptolyngbya*. В сумме они формировали 48% общего видового богатства цианопрокариот исследуемых водотоков.

Наиболее заметной ценотической ролью цианобактерий оказалась в условиях искусственного и естественного зарегулирования стока – в водохранилище и устьевых участках впадающих в него водотоков. Пик развития цианобактерий, как правило, приходился на лето (июль, август) – начало осени (третья декада сентября) при прогревании воды до 21–22 °С. В этот период наблюдался переход численности синезеленых водорослей к значениям выше 0.1 млн кл./л, а биомассы – выше 0.01 г/м³ [3]. На подъемах вегетации биомасса цианобактерий могла достигать значений, характерных для высокоэвтрофных водоемов – до 11–25 г/м³. Распределение цианобактерий по акватории водохранилища, как правило, было неоднородным и зависело от динамики температуры и общеклиматических особенностей. Наиболее высокие значения биомассы отмечались в озерном и среднем речном районах водохранилища, в альгоценозах которых до 95% численности и до 85% биомассы всего фитопланктона фор-

мировалось цианопрокариотами. В отдельные годы (например, третья декада августа 2012 г.) максимум обилия цианопрокариот устанавливался [4] в верхнем речном районе водоема, принимающем «цветущие» воды приплотинного участка Горьковского водохранилища. Средние численность и биомасса синезеленых по направлению к плотине Чебоксарской ГЭС снижались от 155.9 млн кл./л и 6.58 г/м³ до 40.2 млн кл./л и 0.93 г/м³.

В устьевых участках наиболее крупных притоков водохранилища доля цианобактерий в общем обилии альгоценозов, как правило, выражена менее значимо, чем в водохранилище, но в отдельные годы она могла достигать заметных значений – до 80% биомассы на пиках развития и до 35% годового баланса биомассы (реки Узола, Керженец, Ветлуга, Сура, Цивиль). В качестве массовых форм отмечались *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. wessenbergii* (Komárek) Komárek, *Dolichospermum flos-aquae* (Bréb. ex Born. et Flah.) Wacklin et al., *D. planctonicum* (Brunnth.) Wacklin et al., из которых первые два вида являются наиболее часто встречаемыми возбудителями «цветения» воды в волжских водохранилищах.

В отличие от водохранилища и крупных водотоков, в малых речных экосистемах, особенно в условиях заболоченного ландшафта левобережья, роль синезеленых водорослей как доминантов и субдоминантов в альгоценозах была выражена слабо. По-видимому, их развитие лимитировалось особенностями гидрохимического режима (низкая минерализация, слабокислая реакция среды), а также процессами гидродинамики. Отмеченные для некоторых рек (pH>5.7) доминанты были представлены в основном бентосными видами родов *Oscillatoria* (например, *O. limosa*, до 0.79 г/м³), *Lyngbya* и *Schizothrix*.

Таким образом, наиболее заметной таксономической и ценотической роль цианобактерий оказалась в Чебоксарском водохранилище и его крупных притоках (преимущественно в их устьевых участках). В этих водных объектах синезеленые водоросли занимали 3–4 позицию в общем видовом списке и формировали на пиках развития до 80–90% летней биомассы. В меньших по протяженности реках флористическое разнообразие и ценотическая роль цианобактерий снижались, что определялось особенностями гидродинамики, а для левобережных притоков также характером водосборной территории.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РГО «Экспедиция Плавучий университет Волжского бассейна» 02/2019-Р.

Литература

1. Юлова Г.А. Фитопланктон реки Волга от Городца до Чебоксар : дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1982. 288 с.

2. Охалкин А.Г., Воденеева Е.Л., Бондарев О.О. Видовой состав синезеленых водорослей планктона Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область) // *Algologia*. 2015. Т. 25, № 3. С. 265–277. doi: 10.15407/alg25.03.265.

3. Охалкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

4. Охалкин А.Г., Шарагина Е.М., Бондарев О.О. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования / // *Поволжский экологический журнал*. 2013. № 2. С. 190–199.

CYANOBACTERIA OF THE CHEBOKSAR RESERVOIR AND ITS TRIBUTARIES (NIZHNY NOVGOROD REGION)

E.L. Vodeneeva^{1,2}, A.G. Okhapkin¹, P.V. Kulizin¹, N.A. Startseva¹, E.M. Sharagina¹

¹Lobachevsky University, Institute of biology and biomedicine, department of botany and zoology, Nizhny Novgorod, Russia

²Nizhny Novgorod branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography", Nizhny Novgorod, Russia

According to the results of many years research, the taxonomic and cenotic roles of cyanobacteria in the phytoplankton communities of the Cheboksary reservoir and its tributaries have been determined. The higher taxonomic diversity of this group in the right-bank rivers is noted. It was revealed that the most noticeable development of cyanobacteria (up to 80–90% of the total summer biomass) is observed in July–September in the Cheboksary Reservoir and the mouth areas of its tributaries. Most frequently among the dominant species were noted *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. wessenbergii*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. planctonicum*.

ЦИАНОПРОКАРИОТА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ ЛЕНЫ

В.А. Габышев, А.П. Иванова

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

E-mail: a.p.ivanova@rambler.ru

В устьевой части р. Лена образует третью по площади среди крупнейших речных дельт мира и первую в России дельту площадью 30 тыс. км². Низовье р. Лены и прибрежные участки моря Лаптевых находятся под охраной Усть-Ленского заповедника и крупнейшего российского биосферного резервата «Лена-Дельта», площадью >60 тыс. км². Водоемы региона расположены за Полярным кругом, севернее 71° с.ш. в зоне сплошного залегания вечномерзлых грунтов, где в отсутствии дренажа распространены эфемерные водоемы: ручьи, мочажины. Регион богат болотами и озерами, характерными для арктической тундры. В низовье р. Лены, как и в низовьях других больших арктических рек, образуются крупные области смешения пресных и соленых вод, где могут формироваться так называемые маргинальные зоны.

Данные о водорослях водоемов устьевой части р. Лены разрознены. Наиболее полная работа, содержащая видовой список, сравнительный флористический анализ водорослей и сведения о сапробиологическом состоянии водоемов региона, – депонированная рукопись И.И. Васильевой и П.А. Ремигаило [2]. Некоторые данные о видовом составе синезеленых водорослей региона приводятся в отчетах Тиксинского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, а также в работах по водорослям моря Лаптевых [4].

Материалом послужили пробы фитопланктона, собранные в сентябре 2009 г. в р. Лене в районе о-ва Тит-Ары; в августе-сентябре 2014 г. в бухте Тикси и заливе Неелова, моря Лаптевых, а также в озерах побережья бухты Тикси, залива Неелова и протоки дельты Оленекская. Пробы фитопланктона отбирали с помощью планктонной сети Апштейна (газ SEFAR NITEX, размер ячеек 30 мкм) в литорали и пелагиали водоемов с поверхностного горизонта воды (0–0.3 м). Всего собрано и обработано 100 планктонных проб, их обработку проводили в лаборатории флористики и геоботаники Института биологических проблем криолитозоны по общепринятым методикам. Используются ранее не опубликованные данные из внутренних отчетов Института, полученные по материалам сборов на участках дельты в районе урочищ Хохочу, Чай-Тумус и Буор-Хая, в протоке Гусинка и в устье р. Тыллах в сентябре 1994 г. Также использованы фондовые материалы Усть-Ленского заповедника, сохранившиеся в форме видовых списков, полученных при обработке сборов, выполненных в бухте Тикси и р. Лене в районе о-ва Столб в 1980–1990 гг. При таксономической ревизии применяли систему, данную в работе [6]. Таксономическое положение отдельных видов, а также принадлежность водорослей к морской флоре уточняли по данным на интернет-портале Algaebase.org. Эколого-географические характеристики водорослей взяты из работы [1]. Для оценки флористического сходства использовали коэффициент Жаккара.

Исследованная акватория условно разделена на пять участков в соответствии с их положением на местности и особенностями гидрологии и морфометрии водных объектов. Преддельтовый участок включает р. Лену на отрезке от пос. Чекуровка до о-ва Столб. Дельтовый участок объединяет основные протоки (Оленекская, Большая Трофимовская, Сардахская, Арангастах-Юряге, Быковская, Гусинка), а также устье р. Тыллах и р. Лену возле урочища Чай-Тумус. Прибрежные участки моря Лаптевых (залив Неелова, бухта Тикси, губа Буор-Хая) и опресненная часть, примыкающая к авандельте, представляют собой взморье. В отдельную группу объединены девять озер ледникового, водно-эрозионного, эрозионно-термокарстового и речного происхождения, расположенные по берегам бухты

Тикси, залива Неелова и Оленекской протоки. Пробы из выжимок мхов, тундроболот, горных ручьев, мочажин берегов бухты Тикси, мыса Косистый, п-ова Быковский, отрогов Хараулахского хребта, островов Тит-Ары, Харданг-Сисе, Дунай, Арга-Муора-Сисэ объединены в группу «заболоченные участки».

В результате обобщения собственных и литературных данных в водоемах дельты р. Лены выявлен 81 вид синезеленых водорослей (83 таксона рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из одного класса, шести порядков, 17 семейств, 33 родов. *Cyanoprokaryota* составляет 12.5% от общего числа видов водорослей (646 таксонов). В преддельтовом участке – 32 вида (11.5% от общего числа видов для данного участка), в дельте – 17 видов (13.2%), в прибрежных участках моря Лаптевых – 35 (10.6%) и в выжимках, тундроболотах, горных ручьях, мочажинах – 28 видов (15.1%).

Выявлены три новых для альгофлоры Якутии вида и разновидности (*Merismopedia sabulicola* (Lagerh.) Geitler, *Pseudanabaena acicularis* (Nyg.) Anagn. et Komárek, *Cyanosaccus aegaeus* Anagn. et Pantazidou.).

Выделенные участки исследованного региона флористически существенно различаются. Коэффициент сходства видового состава синезеленых водорослей для большинства участков низкий и варьирует в пределах 0.08–0.17. Сходство флоры пар участков преддельтовый–дельта (0.40) и дельта–взморье (0.36) несколько выше из-за их смежного расположения. Наиболее высокое сходство альгофлоры получено для преддельтового участка и взморья (1.5), что является неожиданным для флоры в целом, учитывая различие условий, в которых развиваются водоросли преддельтового участка р. Лены и побережья моря Лаптевых. Для уточнения этих данных требуется более длительное изучение альгофлоры региона. Уровень видового разнообразия также значительно различается по участкам. Наиболее богаты в видовом отношении флоры взморья и преддельтового участка, заболоченные участки; флоры дельты р. Лены и озер уступают им в два раза.

Ведущие порядки – Nostocales (26 видов), Synechococcales (17), Oscillatoriales (10 видов). Ведущие семейства – *Nostocaceae* (13 видов), *Merismopediaceae* (11), *Aphanizomenonaceae* (11), *Microcystaceae* (9), *Oscillatoriaceae* (8 видов). По участкам семейства распределились следующим образом: *Aphanizomenonaceae* в дельте (6 видов), в прибрежных участках (9), в заболоченных участках *Nostocaceae* (7), *Oscillatoriaceae* (5 видов). Ведущие роды – *Dolichospermum* (9 видов), *Anabaena* (7), *Merismopedia*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Nostoc* (по 5 видов). По участкам ведущими родами вышли *Dolichospermum* преддельта (5 видов), дельта (4), прибрежные участки (8) и *Nostoc* (5) в заболоченных участках. Известно, что представители рода *Nos-*

tos отличаются видовым разнообразием в водоемах различных секторов Арктики (о-в Шпицберген [5] и Полярный Урал [3]).

Среди синезеленых 13.3% индикаторов рН воды, девять видов индифферентов и два алкалибионта. По отношению к солености воды 49.4% индикаторов, индифферентов 32.5%, галофилов 14.5%, галофобов и олигогалофобов по 1.2% от общего числа видов синезеленых водорослей. Количество планктонных видов водорослей больше, чем представителей бентоса, существенную часть везде составляют гетеротрофные виды, обитающие как в планктоне, так и в бентосе. Значительная часть флоры представлена космополитами (42.2% от общего количества синезеленых водорослей), доля бореальных и арктоальпийских видов невелика (меньше 7.2%).

Флора взморья наиболее богата в видовом отношении среди всех выделенных нами участков низовья р. Лены. Водоросли развиваются здесь на границе пресных и соленых вод, в так называемой маргинальной зоне, для которой часто отмечается увеличение видового богатства по сравнению с соседними местообитаниями. Наибольший вклад во флору представителей синезеленых отмечен для заболоченных участков, где по числу видов выделяется род *Nostoc*, для предельты и дельты – род *Dolichospermum*.

Альгофлора низовья р. Лены характеризуется богатым видовым составом, а водоемы исследованного региона сохраняют признаки ненарушенных арктических местообитаний. Река Лена, протекающая в меридиональном направлении, способствует переносу альгофлоры умеренного пояса в арктический регион. Ярко выраженный краевой эффект характерен для флоры взморья, что выражено в повышенном видовом богатстве. Морская флора оказывает влияние на видовой состав водорослей водоемов исследованного региона, которое заключается в заносе морских, солоновато-водных видов водорослей.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологических проблем криолитозоны СО РАН на 2017–2020 гг. по теме «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии», регистрационный номер АААА-А17-117020110056-0.

Литература

1. Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Студия Пилиес, 2006. 498 с.
2. Васильева И.И., Ремигайло П.А. Флора пресноводных водорослей Ленской дельты. Якутск, 1986. 24 с. Деп. в ВИНТИ. № 2414-В86.
3. Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 1994. 145 с.

4. Гогорев Р.М. Некоторые особенности горизонтального распределения фитопланктона в море Лаптевых (август-сентябрь 1993 г.) // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб.: Гидрометеиздат, 1994. С. 337–352.

5. Давыдов Д.А. *Cyanoprokaryota Шпицбергена, состояние изученности флоры* // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 2. С. 169–176.

6. *Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. I. Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta* / A.R.G. Gantner Verlag, Ruggell, 2006. 714 p.

CYANOPROKARYOTA OF THE LENA RIVER MOUTH

V. A. Gabyshev, A. P. Ivanova
Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia

This is the first attempt to integrate the data on *Cyanoprocaryota* from water bodies and streams of the Lena River mouth. The revision of the obtained data in line with the modern taxonomic summaries resulted in 81 species identified. The taxonomic algae structure characterized the studied water bodies as Arctic undisturbed ones. The analysis showed that the major transit Lena River, flowing longitudinally, contributes to the transfer of flora to the Arctic. The sea and freshwater mixing area showed the signs of the border effect.

TAXONOMIC EVALUATION OF NEW GENUS OF CYANOBACTRIA FROM KURIL ISLANDS

L.A. Gaysina^{1,2}, A. Saraf³, R.Z. Allaguvatova⁴, O.V. Polokhin⁴, P. Singh⁵

¹Department of Biocology and Biological Education,
M. Akmullah Bashkir State Pedagogical University, Ufa, Russia

²All-Russian Research Institute of Phytopathology,
B. Vyazyomy, Odintsovo district, Russia

³Department of Botany, Ramniranjan Jhunjhunwala College,
Ghatkopar, Mumbai, Maharashtra, India

⁴Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

⁵Department of Botany, Institute of Science, Banaras Hindu University,
Varanasi, Uttar Pradesh, India
E-mail: lira.gaisina@mail.ru

As per Komárek et al (2014), the order Nostocales is a unit comprising of a large and monophyletic cluster of filamentous cyanobacteria with highly diversified thallus and the ability to form specialized prominent cells – heterocytes and akinetes. One of the most complicated cluster of cyanobacteria belongs to the so-called *Anabaena*-group [1–3]. *Hydrocoryne* is a genus, morphologically similar to *Anabaena* [2]. It differs from *Anabaena* by the formation of firm sheaths. According to preliminary 16S rRNA gene sequencing, the genus *Hydrocoryne* belongs to a slightly isolated cluster of the traditional *Anabaena* genus [3].

It has been stressed, that the biodiversity, taxonomy and phylogenetic relationships of genera, listed above, is still very unclear and need more detailed investigations [2, 3, 5].

During the investigation of volcano soil from the Uturup Island (Kuril Islands), an interesting cyanobacterial strain Iturup 4, morphologically similar to *Anabaena*, was isolated.

Morphological analysis revealed, that in principle the strain was similar to the *Hydrocoryne* genus, but had unique features, for example, bulb-like end cells in young cultures. According to the 16S rRNA gene phylogenetic analysis, it was observed that the new strain occupies a separate position and represents a new phylogenetic lineage. The closest phylogenetic member of our strain is *Anabaena* sp. CAWBG526 (JX088106) with 99% similarity. The clade comprising of the strain Itupup 4 and *Anabaena* sp. CAWBG526 was found to be phylogenetically closest to the members of *Hydrocoryne* whereas it was well separated from the other well defined clusters i.e. *Anabaena sensu stricto*, *Dolichospermum*, *Nodularia*, *Halotia*, *Cyanospira*, *Aliinostoc* etc. Further 16S-23S ITS secondary structure analysis revealed that our strain showed novel secondary structures clearly differentiating it from the phylogenetically nearest genus i.e. *Hydrocoryne*. Unfortunately *Anabaena* CAWBG526 does not have ITS sequenced therefore was excluded from our analysis.

Thus, the morphological differences and separate phylogenetic position allow us to describe the strain Iturup 4 as a new genus of cyanobacteria.

The study was supported by an internal grant of M. Akmullah Bashkir State Pedagogical University of the 2019 year.

References

1. Komárek J. Nomenclatural changes in heterocytous cyanoprokaryotes (Cyanobacteria, Cyanophytes) // *Fottea*. 2012. V. 12, iss. 1. P. 141–148. doi: 10.5507/fot.2012.011
2. Cyanoprokaryota 3. Teil/3rd Part: Heterocytous genera /J. Komárek; ed. by B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/3. Springer Spektrum Berlin, Heidelberg, 2013. 1130 p.
3. Characterization of freshwater benthic biofilm-forming *Hydrocoryne* (Cyanobacteria) isolates from Antarctica / D.B. Genuário, D.M. Corrêa, J. Komárek, M.F. Fiore // *Journal of Phycology*. 2013. V. 49. P. 1142–1153. doi: 10.1111/jpy.12124
4. Phylogenetic and taxonomic position of the genus *Wollea* with the description of *Wollea salina* sp. nov. (Cyanobacteria, Nostocales) / E. Kozlíková-Zapomělová, T. Chatchawan, J. Kaštovský, J. Komárek // *Fottea*. 2016. V. 16, iss. 1. P. 43–55. doi: 10.5507/fot.2015.026
5. Phylogenetic and morphological evaluation of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Trichormus* and *Nostoc* (Nostocales, Cyanobacteria) / P. Raja-

niemi, P. Hrouzek, K. Kaštovský, R. Willame, A. Rantala, L. Hoffmann, J. Komárek, S. Sivonen // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2005. V. 55. P. 11–26. doi: 10.1099/ijs.0.63276-0

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ
О ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНО-ВОДОРОСЛЕВЫХ СООБЩЕСТВАХ
ЛИТОРАЛИ МЕРОМИКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА ШИРА
(РЕСПУБЛИКА ХАКАСИЯ, РОССИЯ)**

**Л.А. Гайсина¹, А.И. Фазлутдинова¹, О.Н. Мухина¹, Л.Ф. Ахмадеева¹,
А.О. Бульхин^{2,3}, Д.Ю. Rogozin^{2,3}**

¹ Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Уфа, Россия

² Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия

³ Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
E-mail: lira.gaisina@mail.ru

Меромиктические озера представляют собой водоемы, в которых наблюдается многолетняя стратификация водной толщи – меромиксия. Меромиксия зачастую вызывает накопление биогенных элементов в донных слоях водоемов, что оказывает воздействие на живые организмы [1]. Озеро Ши́ра находится на севере Республики Хакасия. Оно представляет собой солоноватый водоем с сульфатно-хлоридно-натриево-магниевым минеральным составом [2, 3]. Средняя соленость в миксолимнионе (верхнем слое воды) в период летней стратификации в 2002–2017 гг. составляла примерно 15 г л⁻¹, а в мониолимнионе была приблизительно равна 19 г л⁻¹ [4]. Несмотря на уникальность оз. Ши́ра, биоразнообразие цианобактерий и водорослей этого водоема остается неизученным.

Целью данной работы являлось изучение биоразнообразия цианобактериально-водорослевых сообществ литоральной зоны оз. Ши́ра.

Отбор проб производили на литорали озера (на глубине до 1 м) 21 октября 2018 г. Пробы воды отбирали простым зачерпыванием в пластиковые бутылки объемом 5 л, туда же насыпали камешки и песок, которые брали с глубины примерно 0,5 м.

Для выделения клональных культур цианобактерий и водорослей использовали метод разведения [5]. Изоляты культивировали на агаризованной среде Z8 [6] при комнатной температуре на люминестате при чередовании световой и темновой фаз 12:12 ч. Морфологию цианобактерий и водорослей исследовали с использованием микроскопа Axio Imager A2 (Carl Zeiss) с реализацией ДИК-контраста и системой визуализации Axio Vision 4.9. Морфология диатомовых водорослей исследовалась на слайдах, полученных путем кипяче-

ния почвенных образцов в концентрированной азотной кислоте с последующим ополаскиванием и высушиванием. Микрофотографии выполняли при помощи фотокамеры Axio Cam MRc (Carl Zeiss) при увеличении $\times 1000$. Для идентификации цианобактерий и водорослей использовали современные сводки и определители [7–14]. Для уточнения названия цианобактерий и водорослей использовали базу данных Algaebase [15].

В результате проведенных исследований было обнаружено 45 видов цианобактерий и эукариотических водорослей: Cyanobacteria – 7, Chlorophyta – 4, Bacillariophyta – 34 вида.

Цианобактерии были представлены видами-космополитами *Leptolyngbya voronichiniana* Anagnostidis & Komárek и cf. *Trichocoleus hospitus* (Hansgirg ex Gomont) Anagnostidis. Кроме того, были обнаружены *Phormidium* cf. *paulsenianum* J.B. Petersen, *Pseudophormidium* cf. *golenkinianum* (Gomont) Anagnostidis, *Ps. pauciramosum* (Anissimova) Anagnostidis, *Leptolyngbya perforans* (Geitler) Anagnostidis & Komárek, и *L. subtilissima* (Kützing ex Hansgirg) Komárek in Anagnostidis. Два последних вида являются типичными обитателями литорали пресноводных водоемов (Komárek, Anagnostidis, 2005).

Зеленые водоросли также были представлены видами, характеризующимися широким распространением в пресноводных экосистемах: *Oocystis lacustris* Chodat, *Chlorella* cf. *vulgaris* Beijerinck, *Chloroidium* cf. *saccharophilum* (W. Krüger) Darienko, Gustavs, Mudi-mu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl & Proschold, *Stigeoclonium* sp.

Наибольшим видовым разнообразием отличались представители отдела Bacillariophyta. Всего в оз. Ши́ра выявлено 34 вида и внутривидовых таксона диатомовых водорослей. Среди них представители родов *Achnantheidium*, *Amphora*, *Aulacoseira*, *Cocconeis*, *Cy-matopleura*, *Cymbella*, *Denticula*, *Encyonema*, *Eunotia*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Grunowia*, *Gyrosigma*, *Hantzschia*, *Kobayasiella*, *Navi-cula*, *Neosynedra*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Planothidium*, *Platessa*, *Stau-rosira* и *Ulnaria*. Найдено несколько редких видов: cf. *Fragilaria tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot, *Grunowia solgensis* (A. Cleve) Abo-al, *Grunowia tabellaria* (Grunow) Rabenhorst, cf. *Ulnaria capitata* (Ehrenberg) Compère.

По отношению к минерализации были выделены две группы: индифференты и галофобы. Следует отметить полное отсутствие в диатомовом комплексе галофилов. Наиболее многочисленная группа была представлена индифферентами (94%). Группа галофобов включала в себя два вида, обитающих в слабосоленых водоемах: *Eunotia fallax* A. Cleve и cf. *Fragilaria tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot.

Встреченные в данном водоеме диатомовые водоросли приспособлены к разным условиям обитания – встречались донные, планктонные, эпифитно-литоральные виды и виды-эпифиты. Большинство диатомей были эпифитами (32%) и имели донный образ жизни (35%), в эпифитно-литоральную группу входило 15% видов, к планктонным видам относилась *Neosynedra delicatissima* (Proshkina-Lavrenko) Bukhtiyarova.

Особенностью исследованного озера является преобладание алкалифильных видов диатомей. Также были обнаружены ацидофилы *Eunotia fallax* A. Cleve и *Kobayasiella subtilissima* (Cleve) Lange-Bertalot. Встречались и индифферентные по отношению к pH виды, такие как *Achnanthydium lineare* W. Smith, *Fragilaria capucina* var. *gracilis* (Østrup) Hustedt, *Gomphonema parvulum* (Kützing) Kützing и *Navicula radiosa* Kützing.

Географическая структура состава диатомовых водорослей исследованного озера также имеет свои особенности. Наиболее широко распространены космополитные виды (21 вид и внутривидовой таксон), бореальные виды представлены *Cymatopleura elliptica* (Brébisson) W. Smith, *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Brébisson, *Navicula radiosa* Kützing и *Platessa conspiciua* (Ant. Mayer) Lange-Bertalot. К аркто-альпийским видам относился только один представитель диатомовых водорослей – cf. *Fragilaria tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot.

Таким образом, предварительный анализ видового состава цианобактериально-водорослевых сообществ литорали оз. Шира показал преобладание диатомовых водорослей. Для получения более точной информации необходимы дальнейшие исследования с использованием молекулярно-генетических и электронно-микроскопических методов.

Исследования были выполнены при поддержке гранта РФФИ № 19-05-00428 и внутривузовского гранта Башкирского государственного педагогического университета им. М. Акмуллы 2019 г.

Литература

1. Rogozin D.Yu. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий. Красноярск: ИФ СО РАН, 2018. 230 с.
2. Parnachev V.P., Degermendzhy A.G. Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia // Aquatic Ecology. 2002. V. 36, iss. 2. P. 107–122. doi: 10.1023/A:1015670130522
3. Kalacheva G.S., Zhila N.O., Volova T.G. Lipid and hydrocarbon compositions of a collection strain and a wild sample of the green microalga *Botryococcus* // Aquatic Ecology. 2002. V. 36. P. 317–330. doi: 10.1023/A:1015615618420

4. Microbial community of the chemocline of the meromictic Lake Shunet (Khakassia, Russia) during summer stratification / D.Yu. Rogozin, M.Yu. Trusova, E.B. Khromechek, A.G. Degermendzhi // *Microbiology (Moscow)*. 2010. V. 79, iss. 2. P. 253–261. doi: 10.1134/S0026261710020189

5. Bohunická M., Pietrasiak N., Johansen J.R., Berrendero-Gymez E., Hauer T., Gaysina L.A., Lukešová A. *Roholtiella*, gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria) – a tapering and branching cyanobacteria of the family Nostocaceae // *Phytotaxa*. 2015. V. 197, iss. 2. P. 84–103. doi: 10.11646/phytotaxa.197.2.2

6. Isolation, culture, and toxicity testing of toxic freshwater cyanobacteria (blue-green algae) / W.W. Carmichael / ed. V. Shilov. *Fundamental research in homogenous catalysis 3*. Gordon & Breach, New York, 1986. P. 1249–1262.

7. Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.

8. Cyanoprokaryota. 2nd Part: Oscillatoriales / J. Komárek, K. Anagnostidis // Edited by B. Büdel, L. Krienitz, G. Gärtner, M. Shagerl. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Bd. 19/2. München: Spektrum Akademische Verlag, Elsevier GmbH, 2005. 759 p.

9. Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales / J. Komárek, B. Fott.; ed. by H.J. Elster, W. Ohle. *Die Binnengewässer XVI*. Schweizerbart Verlag, Stuttgart. 1983. 1044 p.

10. Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae. 1: Naviculaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, New-York: VEB Gustav Fischer Verlag, 1986. Bd 2. 876 p.

11. Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1988. Bd 2. 536 p.

12. Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae. 3: Centrales; Fragilariaceae, Eunotiaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1991a. Bd 2. 576 p.

13. Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae. 4: Ahnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamtliteraturverzeichnis* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1991b. Bd 2. 437 p.

14. Lange-Bertalot H., Krammer K. *Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Neue und wenig bekannte Taxa, neue Kombinationen und Synonyme sowie Bemerkungen und Ergänzungen zu den Naviculaceae* // *Bibliotheca Diatomologica*. 1987. V. 15. P. 1–289.

15. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; 2019. searched on 09 June 2019.

PRELIMINARY DATA ABOUT THE CYANOBACTERIAL-ALGAE COMMUNITIES
OF THE LITHORAL OF THE SHIRA MEROMICTIC LAKE
(REPUBLIC OF KHAKASSIA, RUSSIA)

L.A. Gaysina¹, A.I. Fazlutdinova¹, O.N. Mukhina¹, L.F. Akhmadeeva¹, A.O. Bulkin^{2,3},
D.Yu. Rogozin^{2,3}

¹ M. Akmullah Bashkir State Pedagogical University, Ufa, Russia

² Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

³ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

During the study of the biodiversity of cyanobacteria and algae of the littoral zone of the meromictic Lake Shira 45 species were found: Cyanobacteria – 7, Chlorophyta – 4, Bacillariophyta – 34 species. Cyanobacteria and green algae were represented mainly by species and genera with wide distributed in freshwater ecosystems: *Leptolyngbya voronichiniana*, cf. *Trichocoleus hospitus*, *Phormidium* cf. *paulsenianum*, *Pseudophormidium* cf. *golenkinianum*, *Ps. pauciramosum*, *Leptolyngbya perforans*, *L. subtilissima*, *Oocystis lacustris*, *Chlorella* cf. *vulgaris*, *Chloroidium* cf. *saccharophilum*, *Stigeoclonium* sp. Diatom algae were also represented by genera with the ubiquitous distribution: *Amphora*, *Aulacoseira*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Grunowia*, *Gyrosigma*, *Hantzschia*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Pinnularia*. To obtain more accurate information, further research using molecular-genetic and electron microscopic methods is needed.

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ НИЖНЕГО ДОНА В 2017–2018 ГОДАХ

Г.Ю. Глущенко

Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: gluschenko_gala@mail.ru

Для анализа экологического состояния водоемов широко используют показатели развития фитопланктона. Целью данного исследования было изучение современного состояния фитопланктона нижнего Дона, одной из задач – оценка состава и обилия цианопрокариот.

Материалом послужили пробы фитопланктона, отобранные в январе и апреле-ноябре 2017 г. в нижнем течении р. Дон (от станицы Кочетовская до авандельты). Исследования фитопланктона в мае и сентябре 2018 г. охватывали не только нижний Дон, но и Цимлянское водохранилище, которое оказывает непосредственное влияние на состояние реки ниже плотины.

Предварительные результаты исследований развития фитопланктона нижнего Дона 2017–2018 гг. показали некоторые особенности в цикле сезонной динамики. Обычно для данной акватории интенсивное развитие цианопрокариот начинается в июле и длится до сентября-октября, развиваясь вплоть до гиперцветения: 1.1–13.0 мг/л (2016 г.), 11.6 мг/л (2006–2009 гг.), 0.8–31.2 мг/л (1959–1972 гг.) [1]. В 2017 г. их появление в фитопланктоне и развитие до уровня доминантов-субдоминантов хотя и было зафиксировано

в типичные сроки, но средние значения биомассы были невысокими (для района р. Дон от г. Азов до станицы Кочетовская составили 0.5 ± 0.2 мг/л, для авандельты–дельты р. Дон – 0.8 ± 0.2 мг/л). Основными представителями цианопрокариот были виды *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Anagnostidinema amphibium* (Agardh ex Gomont) Strunecký et al., *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *M. smithii* Komárek & Anagnostidis, *Aphanocapsa delicatissima* West & G.S. West.

В 2018 г. уровень развития фитопланктона, состав его ценозообразующих видов в мае и сентябре в целом соответствовали сезонной динамике фитопланктона изучаемой акватории, с той лишь особенностью, что на фоне интенсивного половодья в весеннем фитопланктоне нижнего Дона было отмечено увеличение доли перифитонных и бентосных представителей диатомовых водорослей. Присутствующие в весеннем планктоне цианопрокариоты, в основном из порядка Oscillatoriales, составляли всего 1–4% от общей биомассы (биомасса в Цимлянском водохранилище – 4.9–13.9 мг/л, в нижнем Дону – 3.1–10.9 мг/л). В сентябре их доля возросла до 90–97%, из которой нитчатым азотфиксирующим, обладающим гетероцистами видам принадлежало 6–62%, безгетероцистным – 30–89% (общая биомасса в Цимлянском водохранилище – 7.4–61.6 мг/л, в нижнем Дону – 4.8–18.8 мг/л).

Исключение составляли некоторые районы – г. Калач-на-Дону, хутор Михайловский и станица Нижний Чир. На ст. Калач-на-Дону в мае биомассу фитопланктона формировали диатомовые и зеленые водоросли; на ст. Нижний Чир – различные группы фитофлагеллят; на ст. Михайловский – зеленые и динофитовые. В сентябре в районах г. Калач-на-Дону основу биомассы составляли динофлагелляты и диатомовые водоросли, в районе хутора Михайловский – криптофитовые и динофитовые, на остальной акватории – цианопрокариоты, которым принадлежало 12–16% от суммарной биомассы фитопланктона.

В мае и сентябре 2018 г. биомасса фитопланктона увеличивалась по направлению от Верхнего плеса Цимлянского водохранилища к Приплотинному участку, а после плотины, в нижнем течении р. Дон, значительно снижалась.

В весенний период доминировали диатомовые водоросли из родов *Cyclotella* (Kützing) Brébisson, 1838 и *Thalassiosira* Cleve, 1873, за исключением указанных ранее районов (*Peridiniopsis pennardii* (Lemmermann) Bourrelly, *Peridiniopsis* sp., *Gymnodinium* sp. (Dinophyta), *Cryptomonas reflexa* Skuja (Cryptophyta) и нановодоросли из отдела Chlorophyta). В сентябре в Приплотинном районе Цимлянского водохранилища лидировали Цианопрокариота: *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Microcystis*

aeruginosa, *Anagnostidinema amphibium*. Состав доминирующего комплекса фитопланктона нижнего Дона был сформирован *Microcystis aeruginosa* и *M. flos-aquae* (Wittrock) Kirchner. Так же, как и весной, на некоторых участках отмечено мозаичное доминирование динофитовых (*Peridinium lomnickii* Woloszynska, *Glochidinium penardiforme* (Lemmermann) Boltovskoy) и диатомовых (*Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen) водорослей в районе г. Калач-на-Дону и криптофитовых водорослей (*Cryptomonas reflexa*, *Komma caudata* (Geitler) Hill) в районе хутора Михайловский.

Таким образом, предварительные результаты исследования показали, что в развитии фитопланктона Цимлянского водохранилища в целом сохраняются отмеченные ранее закономерности [2]. Весной его облик определяют диатомовые водоросли, в летне-осенний период – цианопрокариоты, осенью на разных участках доминируют различные представители цианопрокариот, диатомовых и криптофитовых водорослей. Ежегодно с июля по октябрь в водохранилище наблюдается сильное «цветение» воды за счет развития цианопрокариот, биомасса фитопланктона превышает 11 мг/л, на отдельных участках за счет нагонных явлений она составляет более 50 мг/л. Следует отметить, что в последние десятилетия в водоеме отмечается изменение комплекса видов-возбудителей летнего «цветения». До конца 1980-х гг. преобладали виды родов *Microcystis* Lemmermann, 1907, *Aphanizomenon* Morren ex Bornet & Flahault, 1886, и *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet & Flahault) Wacklin, Hoffmann & Komárek, 2009. В последние годы к ним присоединился «планктотрихетовый» (осцилляториевый) комплекс. Наибольшего развития достигал *Planktothrix agardhii* [2]. По результатам 2018 г. еще добавилась *Anagnostidinema cf. amphibium*.

Предварительные результаты исследования развития фитопланктона нижнего течения р. Дон пока не позволяют говорить о его серьезных структурных трансформациях. Сезонная смена основных лидирующих видов фитопланктона данной акватории сходна с описанной ранее [1, 3]. Однако нельзя оставлять без внимания следующее:

– в сезонном ходе в 2017 г. был отмечен один весенний максимум биомассы фитопланктона (сформированный диатомовыми и фитофлагеллятами) и нетипичное отсутствие гиперцветения цианопрокариот;

– появление среди ценозообразующих видов в нижнем течении Дона доминантов, способных к миксотрофному типу питания (динофитовых и криптофитовых водорослей), присутствие которых свидетельствует о высоком уровне содержания органического вещества и об увеличении гетеротрофной составляющей в функционировании экосистемы [4];

– развитие представителей цианопрокариот из «планктотрихетового» комплекса: в среднем доля по биомассе за исследованные периоды в нижнем Дону составила в 2017 г. $7.3 \pm 8.0\%$, а в 2018 г. – $4.4 \pm 3.7\%$. Снижение пропорции в 2018 г., возможно, было связано с незначительным объемом данных либо с увеличением проточности, к которой чувствительны представители осцилляториевого комплекса. В Цимлянском водохранилище в 2018 г. их доля составляла $9.8 \pm 11.5\%$.

Развитие осцилляториевых водорослей в нижнем течении р. Дон и в Цимлянском водохранилище можно считать негативным явлением, так как они в большей степени, чем ранее доминирующие виды из порядка *Chroococcales*, способны ухудшать качество воды, в частности, *Planktothrix agardhii* способен выделять гораздо больше метаболитов, чем виды рода *Microcystis*. Это может приводить к усилению неприятных запахов воды и токсических эффектов [2]. Кроме того, представители осцилляториевого комплекса хорошо адаптированы к недостатку света и низкой температуре, высокому содержанию биогенных веществ ($P_{\text{общ}} > 0.05 - 0.06$ мг/л, $N_{\text{общ}} = 1 - 3$ мг/л), высокому соотношению N/P и значениям pH ($> 8 - 9$), выеданию зоопланктоном и характерны для заключительных стадий олиго-эвтрофной сукцессии [4, 5].

Работа выполнена в рамках Государственного задания НИР ЮИЦ РАН № АААА-А18-118122790121-5, а также при поддержке проекта РГО-РФФИ № 17-05-41145 а.

Литература

1. Лужняк О.Л. Современное состояние фитопланктона нижнего течения реки Дон в условиях антропогенного преобразования стока // Вода: химия и экология. 2017. № 9. С. 11–19.
2. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) / Д.А. Вехов, А.Н. Науменко, В.П. Горелов и др. // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: ГосНИОРХ, 2014. С. 116–145. doi: 10.13140/2.1.2469.7289
3. Дельта Дона: эволюция в условиях антропогенной трансформации стока / С.В. Жукова, Н.И. Сыроватка, А.Г. Беляев и др. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2009. 184 с.
4. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
5. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds, V. Huszar, C. Kruk et al. // J. Plankton Research. 2002. V. 24, N 5. P. 417–428. doi: 10.1093/plankt/24.5.417

CYANOPROKARYOTES OF THE LOWER DON IN 2017–2018

G.Yu. Glushchenko
Southern Scientific Center of RAS, Rostov-on-Don, Russia

Preliminary results of the study of the current state of the Lower Don's phytoplankton and particularly planktonic cyanoprokaryotes showed some peculiarities of its seasonal dynamics. In 2017, one spring maximum of phytoplankton biomass was recorded, formed by diatoms and phytoflagellates; an unusual absence of heavy cyanoprokaryotic bloom was marked. The emergence of dominants that are capable of a mixotrophic type of feeding (dinophytes and cryptophytes) among cenosis-forming species of the Lower Don was noted. A change in the share of the S1-type algae in the total biomass of phytoplankton was noted between different years. The results of the study of the Tsimlyanskoye reservoir showed that the same patterns as noted in the earlier studies remained in the functioning of phytoplankton as a whole. However, in recent decades, a change in the complex of summer-blooming cyanoprokaryotes has been observed in the reservoir.

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ
О БИОЦИДНОМ ДЕЙСТВИИ ЦИАНОБАКТЕРИЙ:
ТОКСИЧНОСТЬ ИЛИ ПРОЯВЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ**

Е.Б. Гольдин

Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Россия
E-mail: Evgeny_goldin@mail.ru, evgenygoldin05@gmail.com

В последние десятилетия «цветениям» воды и их возбудителям – цианобактериям (ЦБ) – в мировой науке уделяется особое внимание: эти явления приобретают глобальный характер, угрожая здоровью населения и благополучию окружающей среды. Растущий ущерб, наносимый традиционным занятиям населения, рекреации и социально-экономической структуре побережий, вызывает необходимость изменения существующего подхода к изучению ЦБ [1]. При этом зависимость расширения географии «цветений» от роста населения, интенсивности эксплуатации водных ресурсов и климатических изменений требует подготовки научно обоснованных политических и экономических мероприятий по преодолению сложившихся тенденций. Среди массовых видов ЦБ бассейна Азовского и Черного морей присутствуют: 1) продуценты токсических веществ, описанные в других акваториях, но пока не проявившие себя в регионе; 2) ЦБ, стимулирующие «цветения» в прибрежной зоне моря, преимущественно в зонах контакта морских и пресных вод – заливах и эстуариях; 3) пресноводные ЦБ, вызывающие «цветения» воды в соленых приморских озерах, прудах и заливах и 4) ЦБ – возбудители «цветений» в Азовском море. Изучение проблем массовых видов ЦБ в регионе и в мире тесно связано с выявлением происхождения и биолого-экологического значения «цветений» воды [2, 3].

Задачи инвентаризации и идентификации токсинов и биологически активных веществ (БАВ) ЦБ, их роли в межвидовых взаимоотношениях в экосистемах и влияния альгологического фактора на патологию человека и теплокровных животных весьма актуальны. Их решение тесно связано с выявлением причин и сути явления, как и формированием современного терминологического аппарата, базирующегося на фактическом материале. Изучение ЦБ ведется несколькими поколениями альгологов (с 1878 г.), и терминологические вопросы всегда вызывали острые дискуссии. Их причины заключаются в: 1) фрагментарном, разрозненном и незавершенном характере исследований продуцентов БАВ; 2) отсутствии стандартной многокомпонентной тест-системы для оценки уровня биологической активности ЦБ; 3) детальном изучении лишь ограниченного числа видов в зависимости от организационных или экономических мотивов; 4) действии целевых векторов различной направленности в альгологических программах, которые направлены на познание лишь отдельных аспектов явления; 5) отрыве токсикологии от биохимической экологии; 6) ограниченном исследовательском охвате ряда территорий и акваторий и 7) низком уровне обмена информацией. В результате отсутствуют объективная экологическая оценка формирования биологических защитных систем ЦБ, объяснение причин «цветений» воды, а также их прогнозирование и предотвращение.

Мы рассматриваем традиционное использование терминов «токсичные», «потенциально токсичные», «потенциально опасные», «вредные (harmful)» по отношению к массовым видам ЦБ как не вполне оправданное, зачастую находящееся в противоречии с последними научными данными и искажающее смысл явления (особенно это заметно в научном и учебном процессах) [4]. По всей вероятности, термин «токсины» нужно сохранить только для тех веществ, которые поражают позвоночных животных – рыб, водных и околоводных птиц и млекопитающих и, конечно, человека. Для этих соединений характерно специфическое действие, **зависящее от их химической природы**. Уровень токсичности, или продуцирование токсинов нетоксичными видами, может быть связан с неблагоприятными условиями окружающей среды, эвтрофированием, нарушением структуры пищевых цепей при избытке или недостатке N и P, присутствием видов-конкурентов, влиянием антропогенного фактора и т.д., а случаи гибели гидробионтов происходят из-за разложения избыточной биомассы. Поэтому, на наш взгляд, предпочтительнее говорить о биологической активности и/или биоцидных свойствах массовых видов ЦБ, рассматривая их в первую очередь как продуцентов БАВ, а не токсинов, принимая во внимание следующие факты.

1. ЦБ, в том числе возбудители «цветений», продуцируют БАВ различной химической природы (а не только токсины) с широким

спектром действия, которые, в отличие от известных токсинов, направлены на борьбу с конкурентами и фитофагами (а не только на их уничтожение) и влияют на их физиологические функции, например, терпены, липиды и другие метаболиты ЦБ нетоксичной природы. Такая система химических взаимодействий носит комплексный характер и действует во многих направлениях, представляя собой «часть продолжающегося ко-эволюционного сражения в условиях ограниченных ресурсов» (Julia Kubanek). В этих случаях БАВ могут быть важным инструментом в построении межвидовых взаимоотношений в водных экосистемах, и здесь возможна аналогия с «аллелопатическим действием» наземных организмов [5].

2. Растительоядные организмы в свою очередь оказывают влияние на показатели «цветений» и их распространение.

3. Система взаимоотношений, существующая в водных экосистемах, особенно эвтрофированных, включает продуцирование токсинов и БАВ, служащих средством защиты от фитофагов (аналогичный процесс происходит у высших растений в наземных экосистемах), в результате которого снижается или ингибируется активность этих организмов [5]. Например, некоторые токсины ЦБ ограничивают питание и размножение растительноядных членистоногих, но не вызывают у них летального эффекта, а стресс, вызываемый ЦБ, снижается за счет активности антиокислительных энзимов фитофага.

4. Некоторые виды ЦБ в природных и лабораторных условиях (например, *Microcystis*, *Nodularia*) имеют токсичные и нетоксичные популяции, формы и штаммы, характеризующиеся генетическими различиями, а в составе токсичных штаммов присутствуют клетки, продуцирующие и не продуцирующие токсины.

5. Связь «цветений» воды с токсинообразованием весьма условна, так как массовое размножение «токсичных» видов далеко не всегда приводит к изменению цвета воды, и, наоборот, обогащение водной среды избыточной биомассой и пигментами не означает присутствие в ней токсинов.

6. Влияние эвтрофикации, избыток или недостаток азота и фосфора на структуру пищевых цепей, биологическую активность и динамику возбудителей «цветений» воды не в равной степени применимо к различным видам.

Материалы исследований, выполненных в различных регионах планеты, заставляют внести коррективы в существовавшие ранее представления о некоторых «токсичных» и «потенциально токсичных» видах ЦБ, что позволяет говорить о связи уровня токсичности или продуцирования токсинов нетоксичными видами с различными причинами. К ним относятся неблагоприятные условия окружающей среды, присутствие видов-конкурентов и т.д., а зарегистриро-

ванные случаи гибели водных организмов могут происходить из-за разложения избыточной биомассы. Данные современных исследований свидетельствуют, что биолого-экологическое значение массовых видов ЦБ нельзя сводить только к проявлению токсичного эффекта: оно значительно сложнее и многограннее, и существующие подходы нуждаются в пересмотре. В настоящее время четко проявилась необходимость ведения комплексных исследований, базирующихся на тесном взаимодействии между пятью основными звеньями.

1. Изучение биоразнообразия ЦБ на уровне штаммов, популяций, видов и сообществ.

2. Исследование особенностей эколого-биохимического метаболизма на видовом, популяционном, ценогическом и экосистемном уровнях, включая способность к токсинообразованию и продуцированию БАВ – ингибиторов роста, развития и репродукции, репеллентов и детеррентов.

3. Изучение межвидовых отношений в экосистемах, включая роль в пищевых цепях и проявления биологической/биоцидной активности.

4. Использование модельных тест-объектов различного эволюционного уровня (бактерий, грибов, ЦБ, микроводорослей, макрофитов, простейших, нематод, членистоногих и т.д.) при проведении экспериментальных работ.

5. Исследование и разработка различных аспектов биофункционального значения таксономического разнообразия, в том числе биотехнологических приемов использования альгометаболитов в хозяйственной деятельности.

Первый аспект решения этой задачи состоит в проведении работ по раскрытию механизмов биологической/биоцидной активности гидробионтов и применении экосистемного подхода к изучению биоразнообразия. С другой стороны, формирование наиболее полных представлений о таксономическом составе гидробионтов способствует выявлению эколого-биохимической структуры взаимоотношений в водных экосистемах (например, присутствие в среде многокомпонентного набора вторичных метаболитов, в том числе токсинов, продуцируемых различными организмами, значительно усложняет и сдерживает процессы ее самоочищения).

С практической точки зрения биоцидные метаболиты ЦБ могут быть источником препаратов для сельского хозяйства и медицины, предназначенных для биологического контроля численности вредных организмов, что представляет собой одну из наиболее перспективных тенденций в прикладной альгологии.

Литература

1. Strategies for monitoring and managing mass populations of toxic cyanobacteria in recreational waters: a multi-interdisciplinary approach / A.N. Tyler, P.D. Hunter, L. Carvalho, J.A. Codd et al. // *Environ. Health*. 2009. Sup. 1. P. 1–8. doi: 10.1186/1476-069X-8-S1-S11
2. Gibble C.M., Peacock M.B., Kudela R.M. Evidence of freshwater algal toxins in marine shellfish: Implications for human and aquatic health // *Harmful Algae*. 2016. V. 59. P. 59–66. doi: 10.1016/j.hal.2016.09.007
3. Paerl W., Otten T.G., Kudela R. Mitigating the Expansion of Harmful Algal Blooms Across the Freshwater-to-Marine Continuum Hans // *Environ. Sci. Technol.* 2018. V. 52. P. 5519–5529. doi: 10.1021/acs.est.7b05950
4. Гольдин Е.Б. Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Симферополь: ТНУ, 2013. Вып. 9. С. 49–76.
5. Urrutia Cordero P., Ekvall M.K., Hansson L.A. Responses of cyanobacteria to herbivorous zooplankton across predator regimes: who mows the bloom? // *Freshwater Biology*. 2015. V. 60. P. 960–972. doi: 10.1111/fwb.12555

CURRENT CONCEPTIONS ABOUT CYANOBACTERIAL BIOCIDAL ACTION: TOXICITY OR IMPLICATION OF BIOLOGICAL ACTIVITY

E.B. Gol'din

V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Russia

Nowadays cyanobacterial water blooms obtain the global nature, and create a number of threats for human and environmental welfare, traditions, economy and infrastructure of coastal regions. This situation necessitates to change existing scientific approaches to cyanobacterial research. We need to clarify reasons of water blooms appearance, and their prediction and mitigation, to give real ecological evaluation of cyanobacterial defensive systems. In this sphere our suggestions are turned to some corrections in the process of estimation of complex interrelation systems existing between cyanobacteria and herbivorous organisms, in particular to demarcate toxic action from biological/biocidal activity using real facts in every specific case of antagonistic connections.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О БЕНТОСНЫХ ЦИАНОПРОКАРИОТА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

К.К. Горин, Р.Н. Белякова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: gorinbio@gmail.com

Финский залив считается наиболее подверженной антропогенному воздействию частью Балтийского моря [1], роль цианопрокариот на фоне антропогенных трансформаций экосистем зачастую является определяющей для его биотопов. Вследствие поступления биогенных веществ со сточными водами, тепловых загрязнений, глобального изменения климата, а также естественных гидрологи-

ческих процессов периодически происходит «цветение» воды, индуцированное цианопрокариотами.

Для экосистемы восточной части Финского залива важны мониторинговые исследования состояния природной среды, включающие в себя наблюдения за изменением структуры сообществ водорослей. Такие исследования проводятся здесь с конца 70-х гг. прошлого века по показателям фитопланктона. Исследования прикрепленных сообществ микроводорослей в этом районе имели скорее эпизодический характер.

Данные о микрофитобентосе восточной части Финского залива и Невской губы очень ограничены и неполны. Первые исследования водорослей бентоса в Невской губе проводились С.М. Вислоухом в 1913 г. При оценке санитарного состояния акватории им было отмечено 12 видов цианопрокариот (семь бентосных и пять вторично планктонных) [2]. В дальнейшем изучение фитобентоса велось эпизодически сотрудниками Зоологического института РАН в 1984 и 2003 гг. при сезонных наблюдениях за микрофитобентосом. За все это время были выявлены 42 вида цианопрокариот, причем 11 из них являлись планктонными [3]. В работе В.Н. Никулиной и Л.Н. Анохиной [4] приведен список из 171 вида водорослей перифитона Невской губы, из которых насчитывалось 32 вида цианопрокариот. Авторы отмечали, что по мере уменьшения доли диатомовых в численности и биомассе перифитона доля цианопрокариот и зеленых водорослей увеличивалась и достигала максимума к середине июля. С 2003 по 2009 г. Ю.И. Губелит проводились сборы и изучение видового состава микрофитобентоса в прибрежной зоне залива у г. Зеленогорска и пос. Репино. За этот период было выявлено 13 видов цианопрокариот, чей вклад в общий видовой состав – 16.9% от остальных водорослей.

Целенаправленные исследования бентосных цианопрокариот проводились авторами в прибрежной зоне акватории Невской губы в вегетационный период 2013 и 2014 гг., а также в прибрежьях о-ва Западный Березовый в июле 2017 г.

Невская губа – самый восточный район Финского залива отличающийся пресноводными условиями и выраженной антропогенной нагрузкой со стороны инфраструктуры г. Санкт-Петербурга.

В бентосе этого района было выявлено 67 видов цианопрокариот, представителей шести порядков. Наибольшим числом видов в этом районе были представлены порядки Nostocales – 24 вида из 12 родов, Synecococcales – 22 вида из 10 родов и Oscillatoriales – 11 видов из четырех родов. Представители порядков Chroococcales насчитывали семь видов из четырех родов, Pleurocapsales – два вида из двух родов, и один вид принадлежал к порядку Spirulinales.

Проведенный экологический анализ видового состава цианопрокариот показал наличие 37 бентосных видов. Среди них было отмечено 15 вторично планктонных видов, развивающихся в прикрепленном состоянии и впоследствии отрывающихся от субстрата. Для 17 видов характеристики местообитания не были установлены. Помимо бентосных цианопрокариот, в донных сообществах было встречено 13 планктонных видов. Большинство из них обнаружено в пробах, отобранных с рыхлых грунтов, на которые при воздействии прибойных течений часто могут оседать водоросли из планктона.

По отношению к солености воды 28 обнаруженных видов являются пресноводными, 26 – пресноводно-солонатоводными, три – солонатоводными, два – эвригалинными. Для 25 видов галобные характеристики не установлены. Преобладание пресноводных и пресноводно-солонатоводных видов обусловлено низкими показателями солености в водоеме (не более 1‰). Присутствие солонатоводных видов обычно для эстуариев крупных рек, поскольку вследствие перемешивания воды и действия течений показатели солености не остаются стабильными.

Меньшее количество видов было выявлено в прибрежье о-ва Западный Березовый: 50 видов из пяти порядков. Таксономическим разнообразием отличался порядок Nostocales – 18 видов из восьми родов, Synechococcales – 16 видов из 10 родов, Oscillatoriales – семь видов из пяти родов, Chroococcales – семь видов из трех родов, Spirulinales – два вида из одного рода.

В видовом составе бентосные вторично планктонные виды (13 видов) преобладали над истинно бентосными формами (5 видов). Помимо них в рыхлых грунтах встречались планктонные цианопрокариоты (10 видов). Для 22 видов характеристики местообитания не были установлены.

По отношению к солености воды 11 видов являлись пресноводными и два – солонатоводными. Для 37 видов галобные характеристики не установлены.

Литература

1. HELCOM, Baltic Marine Environmental Protection. Commission. Helsinki Commission. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage; Pard. D. Biological Determinands. 1988. 27 D.
2. Вислоух С.М. Краткий отчет о биологических исследованиях Невской губы в 1911–1912 гг. СПб., 1913. 98 с.
3. Губелит Ю.И. Фитоперифитон эстуария реки Невы / под. ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. СПб.-М., 2006. С. 96–104.
4. Никулина В.Н., Анохина Л.Е. Флористический состав планктона и перифитона // Невская губа. Гидробиологические исследования. Л.: Наука, 1987. С 14–20.

5. Губелит Ю.И. Структура и функционирование прибрежных альгоценозов восточной части Финского залива : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2011. 201 с.

PRELIMINARY DATA ON BENTIC CYANOPROKARYOTA WEST PART OF GULF OF FINLAND BALTIC SEA

K.K. Gorin, R.N. Beljakova
Komarov Botanical Institute of RAS, Saint-Petersburg, Russia

Species composition and diversity, environmental features, of benthic Cyanoprokaryotes coastal habitats of the Neva Bay and West Berezovy Island of the Gulf of Finland was studied in the research. In the Neva Bay, was discovered 67 species from 6 orders of Cyanoprokaryotes and in Bay and West Berezovy Island benthos was investigated 50 species from 5 orders.

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ
ПРИ МОНИТОРИНГЕ ТОКСИЧНЫХ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ
«ЦВЕТЕНИЙ»**

**Н.Ю. Григорьева¹, Т.Р. Жангиров², А.С. Перков², С.А. Иванова², А.А. Лисс²,
Д.Д. Снарская³, Л.В. Чистякова⁴**

¹ Научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН,
Санкт-Петербург, Россия

² Государственный электротехнический университет «ЛЭТИ»
им. В.И. Ульянова (Ленина), Санкт-Петербург, Россия

³ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

⁴ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: renes3@mail.ru

При мониторинге цианобактериальных «цветений» водоемов одной из основных задач является оценка видового разнообразия цианобактериальных сообществ. В настоящее время возможности оперативного экологического мониторинга открытых водоемов ограничены невозможностью автоматизации ряда процессов, таких как исследование видового разнообразия организмов, формирующих цианобактериальные сообщества, и контроль их физиологического состояния, определяющего вероятность развития токсичного цианобактериального «цветения». Известно, что увеличение концентрации растворенных в воде нитратов, фосфатов, силикатов и т.п. создает оптимальные условия для быстрого, лавинообразного размножения цианобактерий, так называемого «цветения». Однако, будет ли это «цветение» токсичным, определяется видовым разнообразием конкретного цианобактериального сообщества.

Традиционно видовое разнообразие определяется с помощью прямого микроскопирования проб. Этот метод достаточно трудозатратен и субъективен, что исключает его применение в задачах непрерывного и оперативного экологического мониторинга. Альтерна-

тивными методами дифференциации видов фитопланктона в натуральных пробах являются спектрофотометрические методы. В их основе лежит определение таксономической принадлежности фотосинтезирующих организмов на основе разного количественного и качественного состава фотоактивных пигментов в фотосинтетическом аппарате. В литературе представлен ряд исследований, основанных на анализе как спектров поглощения, так и спектров флуоресценции микроводорослей [1–2]. Однако, до настоящего времени исследователям удавалось разделить только те крупные классы фитопланктона, которые сильно различались по исходному набору основных фотопигментов, при этом все цианобактерии выделялись как единая группа. Несколько лет назад авторами данной работы была разработана методика дифференциации цианобактерий до рода/штамма по сериям спектров собственной флуоресценции отдельных живых клеток [3–5], полученным при возбуждении разными длинами волн видимого диапазона. Универсальность предложенной методики позволяет использовать ее для исследования любых цианобактериальных штаммов, как культивируемых, так и некультивируемых.

Стандартная математическая задача классификации решается на основе спектроскопических данных по 23 штаммам цианобактерий из коллекции CALU. В данной работе дифференциация цианобактерий осуществляется искусственной нейронной сетью (ИНС) на основе 63 параметров, извлеченных из серии семи спектров собственной флуоресценции, полученных для каждой исследуемой клетки [3]. Для обучения ИНС используется метод обратного распространения ошибки, а в качестве метода обучения выбран метод наискорейшего спуска. Точность дифференциации штаммов составила 98.2%. Обучение нейронной сети проводилось на основе спектров собственной флуоресценции 16 штаммов цианобактерий. Еще семь штаммов были выделены как тестовые для проверки корректности работы нейронной сети по распознаванию новых штаммов.

На рис. 1 представлены четыре характерных серии спектров, полученных на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе Leica TCS-SP5 и используемых для дифференциации штаммов. Подробно методика снятия спектров описана в работе [3].

Модельная нейронная сеть на выходе для каждого наблюдения (для каждой серии спектров отдельной клетки) дает вероятность принадлежности к целевым классам (т.е. к рассматриваемым штаммам). Таким образом, результаты работы сети можно представить в виде столбчатых диаграмм (рис. 2), отражающих правильность классификации по распределениям вероятностей для различных штаммов (на рис. 2, слева). Каждый цвет в столбце соответствует одному из 16 рассматриваемых штаммов. Процентное соотношение цветов в столбце показывает распределение вероятности принадлежности к целевым классам (штаммам).

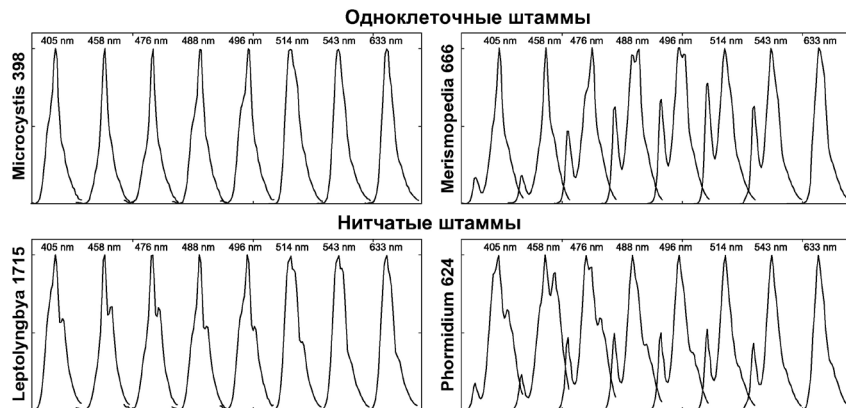


Рис. 1. Характерные серии спектров собственной флуоресценции отдельных клеток цианобактерий для четырех штаммов из коллекции CALU. Цифры над графиками показывают длину волны возбуждающего излучения. Для удобства представления все спектры сдвинуты вдоль оси длин волн на 200 нм друг относительно друга.

В отличие от других классификаторов, классификатор, построенный на основе нейронной сети, обладает так называемой способностью к обобщению, т.е. нейронная сеть способна распознавать новые, неизвестные ей штаммы цианобактерий и предлагать возможные варианты их родовой принадлежности в процентном соотношении. Справа на рис. 2 представлен результат работы нейронной сети.

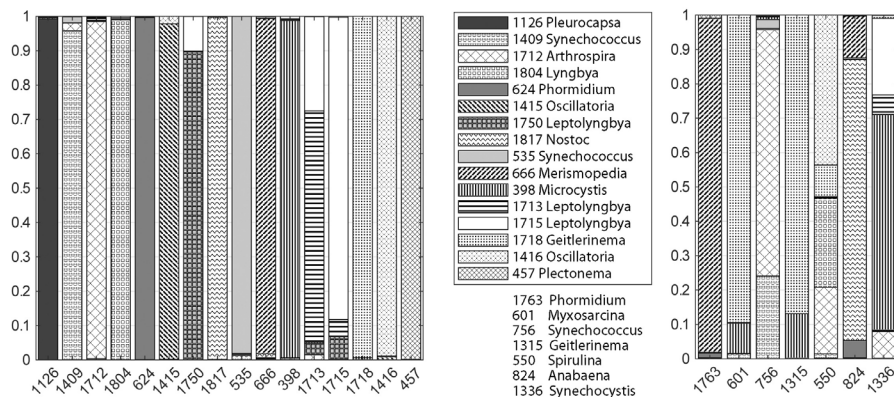


Рис. 2. Результат распознавания соответствующих штаммов цианобактерий нейронной сетью. Цифры внизу нумеруют штаммы из коллекции CALU. Левая панель – распознавание исходных 16 штаммов, правая панель – распознавание штаммов, не участвовавших в обучении нейронной сети.

ти по семи штаммам, не присутствовавшим в обучающей выборке. Штаммы 1336 *Synechocystis* и 1315 *Geitlerinema* классификатор отнес к близким родам *Microcystis* и *Geitlerinema*, а для остальных штаммов предложил возможные варианты классификации. Поскольку близких родов в обучающей выборке не было, предложено распределение вероятности по ближайшим целевым классам.

Данная классификация проведена на основе статистического анализа математических характеристик спектров собственной флуоресценции отдельных живых клеток и исключает субъективность, присущую методам прямого микроскопирования проб. Кроме того, формализованный подход к обработке данных дает возможность автоматизировать процедуру классификации штаммов цианобактерий в натуральных пробах при организации непрерывного мониторинга водных объектов.

Образцы штаммов цианобактерий предоставлены Ресурсным центром «Культивирование микроорганизмов» НП СПбГУ. Экспериментальные данные получены с использованием оборудования РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» НП СПбГУ.

Литература

1. Using absorbance and fluorescence spectra to discriminate microalgae / D. Millie, O. Schofield, G. Kirkpatrick, G. Johnsen, T. Evens // *European Journal of Phycology*. 2002. V. 37, N. 3. P. 313–322.
2. MacIntyre H.L., Lawrenz E., Richardson T.L. Taxonomic discrimination of phytoplankton by spectral fluorescence // *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications*. Springer, Dordrecht, 2010. P. 129–169. doi: 10.1007/978-90-481-9268-7_7
3. Grigoryeva N., Chistyakova L. Fluorescence Microscopic Spectroscopy for Investigation and Monitoring of Biological Diversity and Physiological State of Cyanobacterial Cultures // *Cyanobacteria* / ed. by A. Tiwari. IntechOpen, 2018. P. 11–43. doi: 10.5772/intechopen.78044
4. Применение линейного дискриминантного анализа для классификации цианобактерий по спектрам собственной флуоресценции / Т.Р. Жангиров, А.С. Перков, Н.Ю. Григорьева, Л.В. Чистякова, А.А. Лисс // *Известия ЛЭТИ*, 2018. Т. 5. С. 45–55.
5. Григорьева Н.Ю., Чистякова Л.В., Лисс А.А. Спектроскопические методы определения физиологического состояния синезеленых водорослей после слабых внешних воздействий // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 6. С. 989–1000.

NEURAL NETWORKS APPLICATION FOR MONITORING OF TOXIC CYANOBACTERIAL BLOOMS

N.Yu. Grigoryeva¹, T.R. Zhangirov², A.S. Perkov², S.A. Ivanova², A.A. Liss²,
D.D. Snarskaya³, L.V. Chistyakova⁴

¹ Research Center for Ecological Safety RAS, Saint-Petersburg, Russia

² State electrotechnical university, Saint-Petersburg, Russia

³ Saint-Petersburg state university, Saint-Petersburg, Russia

⁴ Zoological institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

One of the main tasks of the environmental monitoring of cyanobacterial "blooms" is an assess to the species diversity of cyanobacterial community. This paper presents an example of the use of neural network technologies for automatic differentiation of cyanobacterial strains according to their single-cell self-fluorescence spectra *in vivo*. The standard classification problem is solved on the basis of spectroscopic data for 23 cyanobacterial strains from the CALU collection from Saint-Petersburg state university. A feed-forward neural network with one hidden layer was used for implementation of classifier. The trained neural network shows high quality of classification near 98% and good recognition quality for new strains. The application of this technique allows to increase the efficiency of environmental monitoring by automating the process of the cyanobacterial strains differentiation in the full-scale samples and to reveal the potentially toxic groups.

РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В СТАБИЛИЗАЦИИ ПОЧВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

Л.И. Домрачева^{1,2}, А.И. Фокина³

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

² Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

³ Вятский государственный университет, Киров, Россия

E-mail: dli-alga@mail.ru

Массированное антропогенное воздействие на почву приводит к ее физической, химической и биологической деградации. Среди путей, способствующих возвращению «здоровья» почвы, определенное место занимают мероприятия по активизации полезной почвенной микробиоты, а также создание биопрепаратов на основе микроорганизмов, которые при интродукции в почву способны снижать стрессовые воздействия на нее. Особое место в ряду подобных микроорганизмов занимают цианобактерии [1]. Постоянно вегетируя в толще почвы, они способны к массовому размножению на ее поверхности, образуя визуально заметные налеты («цветение» почвы) или многовидовые биопленки. Определения, проведенные в природных условиях, показали, что для цианобактерий при благоприятных условиях характерны высокие темпы размножения со временем генерации в пределах 10 ч, высокая удельная скорость роста ($\lambda = 1.66 \cdot \text{сут.}^{-1}$), а в акинетах некоторых видов (например, *Cylindrospermum licheniforme*, который часто является эдификатором «цветения» почвы

в агроэкосистемах) формируются нити, содержащие до 50 вегетативных клеток, обеспечивающих быструю пространственную экспансию [2]. Плотность цианобактериальных популяций при «цветении» почвы в различных экотопах варьирует в широких пределах. В табл. 1 приведены максимальные размерные показатели цианобактериального компонента альго-цианобактериальных комплексов, зарегистрированные нами при «цветении» почвы на территории Кировской области.

В других случаях, когда цианобактерии развиваются на поверхности почвы в виде многовидовых биопленок (например, *Nostoc commune*), плотность цианобактериальных популяций еще выше и достигает 25 млрд кл./г биопленки, а длина цианобактериальных нитей свыше 8 км/г пленки. Особая значимость органического вещества цианобактерий в почвенных экосистемах обусловлена тем, что их продукция составляет от 458 до 1129% от показателей одномоментной биомассы. С учетом площади покрытия почвы «цветением» месячная продукция может достигать 831 кг/га. Поэтому биопленки и поверхностные разрастания на почве становятся очагами размножения представителей другой микробиоты (водорослей различных отделов, грамположительных и грамотрицательных бактерий, микромицетов, простейших), которая находит в подобных ценозах укрытие, пищу, среду обитания. Состав и количественное обилие микроорганизмов в подобных ценозах определяются как сезонными факторами, так и динамикой биогенных элементов в почве, активностью альго-цианофагов, спецификой поллютантов, попадающих в почвы в результате антропогенных воздействий. Численность сапротрофных бактерий может достигать до $5.5 \cdot 10^9$ в 1 г «цветущей» почвы, а длина грибного мицелия – до 82 м/см². В биопленках при формировании их сетчато-нитчатой структуры длина мице-

Таблица 1

Количественная характеристика цианобактериальных популяций при «цветении» почвы

Экотоп	Численность, тыс. кл./см	Биомасса, мг/см ²	Длина нитей, м/см ²
Агроэкосистемы			
Поле	20000	0.7000	68.0
Луг	25000	0.0875	64.0
Сад	53000	1.8550	185.5
Урбоэкосистемы (зоны города)			
Парковая	18000	0.6300	55.8
Селитебная	18000	0.6300	63.0
Транспортная	46860	1.6401	149.8
Промышленная	92000	3.2200	294.4

лия еще больше – до 2489 м/г биопленки [2]. В любом случае наличие биопленок или феномена «цветения» почвы приводит к ускорению микробиологических процессов, следствием которых становится пополнение почвы органическим веществом, формирование ее структуры и в определенной степени детоксикация загрязняющих веществ и обезвреживание патогенов.

Устойчивость цианобактерий к стрессовым условиям, генетически обусловленная древностью их происхождения, приводит к тому, что именно данная группа микроорганизмов начинает доминировать при техногенном загрязнении почвы различными поллютантами минерального и органического происхождения. Явление цианифитизации фототрофных микробных комплексов мы диагностировали как при искусственном внесении в почву солей тяжелых металлов и пестицидов, так и при изучении структурных особенностей фототрофных комплексов почвенных образцов, отобранных в местах возможного антропогенного загрязнения – промышленной и автотранспортной зонах города (табл. 2).

Адаптационные возможности цианобактерий к неблагоприятным природным и антропогенным факторам во многом обусловле-

Таблица 2

**Влияние поллютантов
на структуру фототрофных микробных комплексов, %**

Группы поллютантов	Водоросли	Цианобактерии
Ионы тяжелых металлов (свинец)		
Контроль	46.1	53.9
Pb ²⁺ (600 мг/кг почвы)	27.7	72.3
Pb ²⁺ (1200 мг/кг почвы)	14.9	85.1
Ионы тяжелых металлов (медь)		
Контроль	33.1	64.9
Cu ²⁺ (3 мг/кг почвы)	20.0	80.0
Cu ²⁺ (150 мг/кг почвы)	17.9	82.1
Cu ²⁺ (300 мг/кг почвы)	12.7	87.3
Пестициды		
Контроль	93.0	7.0
Симазин	4.8	95.2
ДДТ	13.3	86.7
Гексахлорбензол	8.2	91.8
Дивиденд стар	15.1	84.9
Пивот	8.5	91.5
Азид натрия	25.3	74.7
Комплексное загрязнение почвы в различных зонах г. Кирова		
Контроль (фоновая территория)	63.3	36.7
Промышленная зона (ТЭЦ-4)	1.7	98.3
Промышленная зона (ТЭЦ-5)	2.8	97.2
Автотранспортная зона	1.7	98.3

**Влияние цианобактерии *Fischerella muscicola*
на степень развития фитопатогенных грибов
на поверхности питательной среды, %**

Вариант	<i>Fusarium culmorum</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Fusarium poae</i>
Контроль	100	100	100
<i>Fischerella muscicola</i>	20	5	75

ны особенностями их метаболизма: наиболее совершенной авторофией: по углероду – кислородный фотосинтез и по азоту – азотфиксация. Кроме того, в процессе эволюции цианобактерии выработали различные механизмы детоксикации веществ, способных вызывать гибель других организмов. К числу подобных механизмов в первую очередь относится высокая сорбционная активность с параллельными механизмами внеклеточного или внутриклеточного связывания токсикантов [3, 4]. Конкуренентоспособность почвенных цианобактерий основана, в частности, и на такой их способности, как синтез биологически активных веществ, обеспечивающих подавление размножения других микроорганизмов, например, патогенов [5].

Так, неоднократно в модельных лабораторных и полевых опытах нами была отмечена способность различных видов цианобактерий рода *Nostoc* ограничивать размножение фитопатогенных грибов рода *Fusarium* [2]. Подобная антифузариозная активность в последние годы выявлена и у цианобактерии *Fischerella muscicola* (табл. 3).

Эти свойства цианобактерий (обезвреживание патогенов и детоксикация поллютантов) чрезвычайно важны в прикладном аспекте, поскольку позволяют в перспективе создавать биопрепараты полифункционального действия, способствующие биореставрации химически и биологически загрязненных почв.

Литература

1. Potential application of blue green algae / H.C. Chakdar, S.D. Jadhav, D.W. Dhar, S. Pabbi // Jr. of Scientific and Industrial Research. 2012. V. 71. P. 13–20.
2. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.
3. Kumar B.N.P., Manaboobi S., Satyam S. Cyanobacteria: a potential natural source for drug discovery and bioremediation // Jr. of Industrial Pollution Control. 2016. N 32 (2). P. 508–517.
4. Микроорганизмы как агенты биомониторинга и биоремедиации загрязненных почв / под общ. ред. Т.Я. Ашихминой, Л.И. Домрачевой. Киров: Науч. изд-во ВятГУ, 2018. 254 с.
5. Osman R.K., Goda H.A., Higazy A.M. Evaluation of some extra- and intracellular cyanobacterial extracts as antimicrobial agents // Int. Jr. of Advanced Research. 2015. V. 3, N 5. P. 852–864.

ROLE OF CYANOBACTERIA IN STABILIZATION OF SOIL ECOSYSTEMS

L.I. Domracheva^{1,2}, A.I. Fokina³

¹Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

³Vyatsky State University, Kirov, Russia

Soil cyanobacteria, multiplying on the surface of the soil, cause its “blooming” or the formation of multiple biofilms. In such phototrophic ecosystems, the number of cyanobacterial populations can reach tens of millions of cells per 1 cm² with a total length of filaments from 50 to 300 m/cm² when the soil «blooms» and up to 8 km/g of biofilm with products exceeding hundreds of one-time biomass. The resistance of cyanobacteria to toxicants of various chemical nature leads to the phenomenon of cyanofitization of phototrophic microbial complexes. The ability of cyanobacteria to sorption and detoxification of pollutants, as well as to suppress the development of pathogens are the basis for the creation of multi-functional biopreparations intended for the remediation of chemically and biologically contaminated soils.

РЕАКЦИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ УГЛЕВОДОРОДНЫМ ТОПЛИВОМ В ПОЛЕВОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

М.Ф. Дорохова, Е.Б. Двуреченская

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: dorochova@mail.ru

Изучение цианобактерий проведено в рамках комплексных исследований биологической активности почв южной тайги, загрязненных углеводородным топливом. В окрестностях учебно-научной базы МГУ Сатино (Калужская область, Боровский район) в типичных для этой территории ландшафтах на семи ключевых участках были заложены экспериментальные площадки: фоновые размером 0.5×1.5 м и на пяти ключевых участках размером 0.5×0.5 м – площадки с внесением углеводородного топлива (табл. 1). Загрязнение (бензин А-92, керосин и дизельное топливо) внесено таким образом, что в слое 0–10 см почв была создана одинаковая первичная нагрузка загрязняющего вещества, равная 500 г/кг.

Пробы для альгологических исследований отобраны через четыре года после начала эксперимента из верхних горизонтов почв (0–10 см): под лесными фитоценозами – из горизонтов А0+А1, под луговыми фитоценозами – из горизонтов Аv+А1 и Аv+Р (на полях). Обработка проб осуществлена по общепринятой в почвенной альгологии методике [2].

Внесение высокой дозы углеводородного топлива во всех вариантах эксперимента привело к невозобновлению травяного покрова в следующий вегетационный сезон. В последующие годы началось постепенное заселение загрязненных почв на экспериментальных площадках травянистыми растениями. Вторичные сукцессии,

Таблица 1

Характеристика ключевых участков [1, с дополнениями]

№ ключевых участков	Рельеф	Почвы	Растительность	Фоновые площадки	Площадки с внесением топлива
1	Водораздельная поверхность	Дерново-подзолистая	Осиново-березово-еловый кислично-зеленомошный лес (120 лет) Дубово-еловый с осиной и березой лещиновый широколиственный лес (100 лет)	+	-
2	-«-	Агро-дерново-подзолистая контактно-глебоватая	Посевы ячменя и тимофеевки	+	-
7	-«-	Дерново-подзолистая контактно-глебоватая	Березово-еловый с осиной и дубом зеленомошно-мертвопокровный лес (посадки ели, 60 лет)	+	+
6	-«-	Дерново-подзолистая контактно-глебоватая залежная	Злаково-сорнотравный закустаренный луг	+	+
4	-«-	Агро-дерново-подзолистая	Сорнотравно-злаковый (овсяницево-гребенниковый) луг	+	+
3	Склон ложбины стока ледниковых вод	Дерново-подзолистая грунтово-глебоватая	Елово-березовый папоротниково-кисличный лес	+	+
5	Высокая пойма р. Протвы	Аллювиальная дерновая карбонатная	Высокотравно-таволгово-пырейный пойменный луг	+	+

по-видимому, можно отнести к типу квазипервичных. Через четыре года после заливки углеводородного топлива на экспериментальных площадках группировки травянистых растений характеризовались низким видовым разнообразием (от одного вида на ключевом участке 3 до семи видов на ключевом участке 6) и невысоким проактивным покрытием.

В таежной зоне период острого токсического действия углеводородов на почвенную микробиоту непродолжительный и составляет в среднем 1.0–1.5 года, к этому времени верхние горизонты почв освобождаются от основной массы загрязнителя. Период от 1.0–1.5 до 4.5–5.5 лет с момента загрязнения характеризуется «вспышкой» развития почвенных микроорганизмов (в первую очередь углеводородокисляющих) [3]. Именно к этому этапу приурочено активное формирование сообществ почвенных водорослей и цианобактерий, что описано многими исследователями.

В общей сложности в фоновых и загрязненных почвах обнаружено 29 видов цианобактерий: Oscillatoriales – 17, Nostocales – 7, Chroococcales – 5.

В фоновых почвах найдено 24 вида: Oscillatoriales – 12 (50.0%), Nostocales – 7 (29.2%), Chroococcales – 5 (20.8%). Состав цианобактерий, соотношение с водорослевым компонентом в альго-цианобактериальных сообществах, степень доминирования в незагрязненных почвах четко различались в зависимости от типа растительности (табл. 2). В дерново-подзолистых почвах под субклимаксовыми лесными фитоценозами развивались комплексы цианобактерий с преобладанием видов порядков Chroococcales (5 видов) и Oscillatoriales (4 вида). Во всех лесных почвах наибольшее число видов принадлежит роду *Leptolyngbya*, в комплекс доминирующих видов цианобактерии не входят. В альго-цианобактериальных сообществах под луговыми фитоценозами доля цианобактерий возрастает, некоторые виды имеют статус доминантов. Наиболее разнообразны представители порядков Oscillatoriales и Nostocales (в освоенных почвах – с характерными для них [4] видами родов *Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Trichormus*), в залежных – со свойственными для суходольных лугов таежной зоны видами родов *Leptolyngbya*, *Phormidium*, *Symploca*, *Trichocoleus*, *Calothrix*, *Tolypothrix*.

Восстановление биологической активности сильно загрязненных углеводородным топливом почв в ландшафтах южной тайги идет быстро, о чем свидетельствуют довольно высокое видовое разнообразие и структура фототрофного блока микробных сообществ, через четыре года после загрязнения приобретающая черты сходства с альго-цианобактериальными сообществами незагрязненных почв (табл. 2). В загрязненных почвах обнаружено 20 видов цианобактерий: Oscillatoriales – 14 (70.0%), Nostocales – 5 (25.0%), Chroococ-

Характеристика цианобактериальных комплексов

Варианты эксперимента	Число видов ЦБ*/% от общего числа видов микрорототрофов**	Общее число видов микрорототрофов	Число видов ЦБ:число видов водорослей	Спектр жизненных форм ЦБ
Ключевой участок 1				
Фон	10/20.4	49	1:3.9	C4CF1P3Amph2
Ключевой участок 2				
Фон	15/18.6	81	1:4.4	C1CF4P7M1Amph2
Ключевой участок 7				
Фон	6/16.7	36	1:5.0	CF3P3
Бензин	2/6.9	29	1:13.5	C1P1
Керосин	2/9.5	21	1:9.5	CF1P1
ДТ***	5/21.7	23	1:3.6	CF2P3
Ключевой участок 6				
Фон	12/30.0	40	1:2.3	CF3P7PF1M1
Бензин	11/ 32.3	34	1:2.1	CF2P7PF1M1
Керосин	10/30.3	33	1:2.3	CF2P6PF1M1
ДТ	9/31.0	29	1:2.2	CF3P5M1
Ключевой участок 4				
Фон	11/30.6	36	1:2.3	CF2P7M1Amph1
Бензин	11/31.4	35	1:2.2	CF2P9
Керосин	12/33.4	36	1:2.0	CF3P8M1
ДТ	12/36.4	33	1:1.8	CF3P7PF1M1
Ключевой участок 3				
Фон	2/6.1	33	1:15.5	C1P1
Бензин	1/5.0	20	1:19.0	P1
Керосин	2/9.1	22	1:10.0	P2
ДТ	1/4.2	24	1:23.0	P1
Ключевой участок 5				
Фон	6/24.0	25	1:3.2	CF2P4
Бензин	9/36.0	25	1:3.2	CF1P7Amph1
Керосин	10/38.5	26	1:1.6	CF2P7M1
ДТ	8/36.4	22	1:1.8	CF1P6M1

* Цианобактерии.

** Цианобактерии + водоросли (без диатомовых).

*** Дизельное топливо.

sales – 1 (5.0%); 17 из них – общие с фоновыми почвами. Специфическими для загрязненных почв видами являются *Phormidium animale* (Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komarek, *Phormidium corium* Gomont и *Phormidium* sp. В заселении загрязненных почв на рассматриваемой стадии сукцессии в основном принимают участие виды, обитающие в фоновых почвах не только «своего» ландшафта, но и прилежащих территорий. Так, в формировании комплекса цианобактерий загрязненных агродерново-подзолистых почв принимают участие виды фоновой залежной дерново-подзолистой почвы

(коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского $K_s = 0.50-0.54$), а загрязненных аллювиальных дерновых карбонатных почв – виды незагрязненных агродерново-подзолистых ($K_s = 0.51-0.53$) и залежных ($K_s = 0.57$) почв. Во всех почвах на загрязненных экспериментальных площадках по числу видов преобладают роды *Leptolyngbya* и *Phormidium* – представители Р-жизненной формы (ксерофиты, тяготеющие к незадернованным участкам почвы). Наиболее часто доминирует *Leptolyngbya nostocorum* (Bornet ex Gomont) Anagnostidis et Komarek, в отличие от незагрязненных почв. Дизельное топливо оказывает наиболее сильное воздействие на состав альго-цианобактериальных сообществ большинства изученных почв.

Литература

1. Общегеографическая практика в Подмосковье / науч. ред. Г.И. Рычагов. М.: Географический факультет МГУ, 2007. 360 с.
2. Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
3. Самоочищение и рекультивация нефтезагрязненных почв Предуралья и Западной Сибири / А.А. Оборин, И.Г. Калачникова, Т.А. Масливец и др. // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М., 1988. С. 140–158.
4. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

REACTION OF CYANOBACTERIA ON SOIL POLLUTION BY HYDROCARBONIC FUELS IN THE FIELD EXPERIMENT

M.F. Dorokhova, E.B. Dvurechenskaya
M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

In the field experiment, done in the landscapes of south taiga, there was a research dedicated to the influence of high dose hydrocarbonic fuels (gasoline A-92, kerosene and diesel fuel) on soil cyanobacteria. 4 years after the start of the research, the cyanobacterial complexes are quite diversified and the structure of the algal-cyanobacterial communities is receiving features, similar to the algal-cyanobacterial communities located in non-polluted soils.

ИЗВЕСТКОВЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ И КАЛЬЦИМИКРОБЫ В ВЕРХНЕМ ДЕВОНЕ И НИЖНЕМ КАРБОНЕ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА

С.А. Дуб, О.Ю. Мельничук
Институт геологии и геохимии УрО РАН, Екатеринбург, Россия
E-mail: sapurin@igg.uran.ru

Верхнедевонские и нижнекаменноугольные отложения часто содержат многочисленные остатки известковых цианобактерий и других кальцимикробов. Предполагается, что их массовое распростра-

нение в это время было обусловлено значительным падением парциального давления углекислого газа в атмосфере [5]. Кроме того, позднедевонский биотический кризис, затронувший многоклеточных рифообразователей, позволил микроорганизмам занять их экологическую нишу.

Кальцимикробы широко распространены в отложениях рассматриваемого стратиграфического интервала на восточном склоне Среднего Урала. В частности, уникальные по количеству этих фоссилий лагерштетты известны из губинского горизонта франского яруса верхнего девона (разрезы «Кодинка» и «Першино»), а также кизеловского горизонта турнейского (разрез «Першино») и бурлинского горизонта визейского яруса (разрез «Мироново») нижнего карбона [1–3 и др.]. В нижних частях верхнефранской преимущественно терригенной кодинской свиты (толщи I и III) залегают пачки карбонатных пород (координаты N 56°26'2", E 61°46'34" и N 56°25'40", E 61°45'52"). Для них характерны многочисленные онколиты, оболочки которых состоят из нитей *Rothpletzella* и реже *Girvanella*, прочие кальцимикробы (*Izhella*, *Epiphyton*) встречаются лишь на отдельных уровнях. Вероятнее всего, небольшие области карбонатного осадконакопления находились в пределах крупной дельтовой системы и особенности существования биоты в них определялись миграцией речных рукавов. В разрезе изолированной карбонатной платформы (на р. Реж напротив с. Першино) в известняках верхнего франа присутствуют органогенные постройки (N 57°25'15", E 61°29'12"), представленные строматопороидеями и в меньшей степени ренальцидами (*Renalcis*, *Izhella*, *Shuguria* и т.п.). Предполагается, что они слагали атолловидную структуру на ранних этапах развития платформы. В этом же разрезе на более высоком стратиграфическом уровне (кизеловский горизонт, N 57°25'44.8", E 61°28'26.7" и смежные скальные выходы) распространены такие таксоны, как *Ortonella*, *Bevocastria* и *Hedstroemia*. Их представители здесь встречаются в многочисленных обломках или ядрах онколитов. Глубина бассейна в это время примерно соответствовала базису действия нормальных волн, а небольшие положительные структуры, сложенные в основном микробиалитами и соответствующие приподнятым участкам дна, служили непосредственным источником обломков. В бурлинском горизонте (в разрезе «Мироново», N 57°28'50", E 61°43'23") встречаются те же кустистовидные кальцимикробы, что и в кизеловском (преобладают *Ortonella*), но здесь они в большинстве случаев находятся *in situ*; осадконакопление происходило в литоральных-супралиторальных обстановках. Наиболее характерные для указанных отложений формы представлены на рис. 1 и 2.

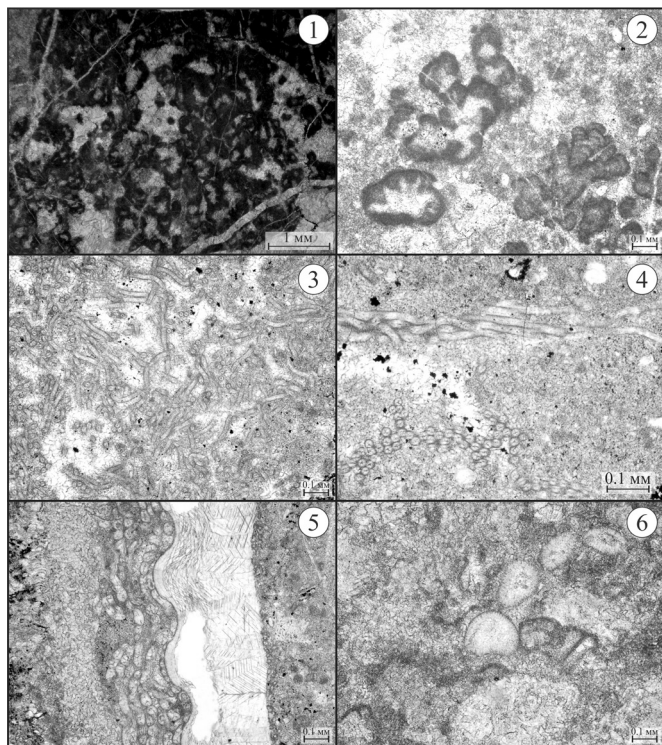


Рис. 1. Известковые цианобактерии и кальцимикробы верхнего девона (1 – разрез «Першино», 2–6 – «Кодинка»): 1 – массовые скопления *Renalcis devonicus* Johnson в составе кальцимикробно-строматопоридных построек, 2 – *Izhella nubiformis* Antropov (в левой части фото) и *Epiphyton durum* Korde (справа внизу), 3 – *Girvanella problematica* Nicholson and Etheridge, 4 – *Subtifloria delicata* Maslov в продольном (вверху) и в поперечном (внизу) сечении, 5 – нити *Rothpletzella gotlandica* (Rothpletz) Wood (поперечные и косые сечения) на внешней поверхности раковины брахиоподы, слева – инкрустация, состоящая из перекристаллизованных чехлов *Girvanella* sp., 6 – разрозненные остатки *Wetheredella* sp.

Роль кальцимикробов в осадочном процессе за рассматриваемый интервал времени менялась. Если в позднем фране они в основном инкрустировали подвижный (образовывали оболочки в онколитах) и неподвижный (входили в состав органогенных построек в качестве биогермообразователей второго плана) субстраты, то в позднетурнейском и ранневизейском веках эти организмы принимали непосредственное участие в формировании иловых холмов и слагали ядра обособленных микробиалитов. Однако в позднем визе доля рассматриваемых фоссилий в карбонатных отложениях восточ-

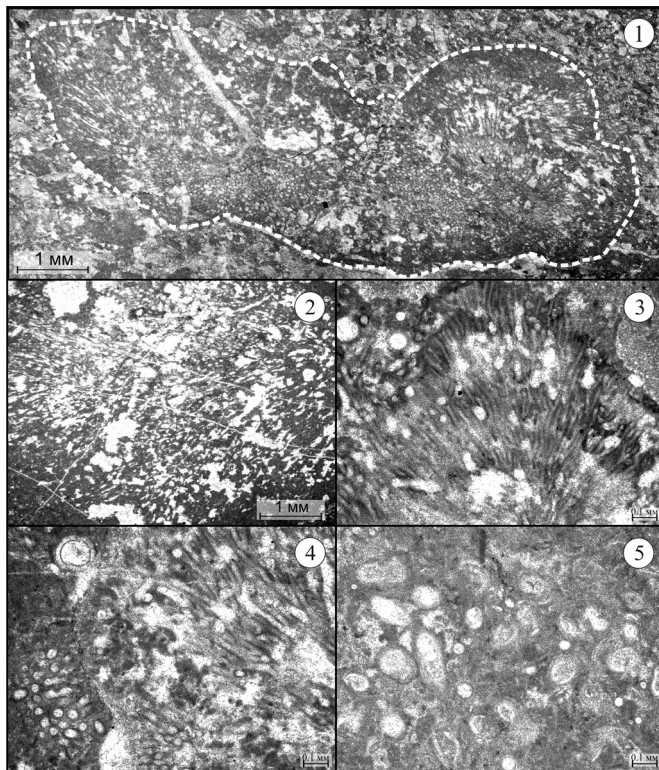


Рис. 2. Известковые цианобактерии и кальцимикробы нижнего карбона (1, 2 – разрез «Першино», 3–5 – «Мираново»): 1 – фрагмент крупной колонии *Ortonella furcata* Garwood (продольные и поперечные сечения, контуры выделены пунктиром), 2 – *Bevocastria conglobata* Garwood (косое сечение), 3 – *Ortonella kershopensis* Garwood (продольное сечение), 4 – *Ortonella* sp. (справа – продольное сечение, слева – поперечные и косые), 5 – *Hedstroemia* sp. (поперечное сечение).

ного склона Среднего Урала стала существенно меньше, что, вероятно, связано с восстановлением экосистем Metazoa-рифостроителей.

Работа выполнена в соответствии с темой № АААА-А18-1180530900 44-1 Государственного задания ИГГ УрО РАН.

Литература

1. Анфимов А.Л. Водорослевые ассоциации в верхнефранских известняках разреза «Кодинка» восточного склона Среднего Урала // Ежегодник-2005. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. С. 6–12.
2. Степанова Т.И., Кучева Н.А., Постоляко М.В. Литолого-стратиграфическая характеристика нижневизейских карбонатных отложений бас-

сейна реки Реж (мироновская свита) на восточном склоне Среднего Урала // Литосфера. 2008. № 5. С. 15–38.

3. Чувашов Б.И., Шуйский В.П., Пилосова О.Э. Основные типы органических построек верхнего девона Урала // Ежегодник-1996. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 1997. С. 22–27.

4. James N.P., Gravestock D.I. Lower Cambrian shelf and shelf margin buildups, Flinders Ranges, South Australia // Sedimentology. 1990. V. 37. P. 455–480.

5. Riding R. Calcified cyanobacteria // Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Science Series. Springer. Heidelberg. 2011. P. 211–223.

CALCIFIED CYANOBACTERIA AND CALCIMICROBES
IN UPPER DEVONIAN AND LOWER CARBONIFEROUS
AT THE EASTERN SLOPE OF MIDDLE URALS

S.A. Dub, O.Yu. Melnichuk
Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Ural Branch of RAS,
Ekaterinburg, Russia

Calcimicrobe-rich deposits are known from the Gubinskian Regional Substage (RS) of Frasnian, as well as from the Kizelovian RS of Tournaisian and the Burlinian RS of Viséan, which outcrops on the eastern slope of the Middle Urals [1–3]. In lower parts of the Kodinka Formation (Upper Frasnian) there are carbonate units with numerous oncolites, which cortex made of *Rothpletzella* and *Girvanella* filaments; other calcimicrobes (*Izhella*, *Epiphyton*) are less common. Bioherms of the same age formed by Stromatoporoidea and renalcides (*Renalcis*, *Izhella*, *Shuguria*) are located in the Pershino section. *Ortonella*, *Bevocastria* and *Hedstroemia* taxa are common in scattered microbialites in the Upper Tournaisian of the same section. Bush-like calcimicrobes are also abundant in the Lower Viséan (the Mironovo section), where in most cases they are found in situ.

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ИЗ НАЗЕМНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ
ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

И.Н. Егорова¹, Е.Н. Максимова², Г.С. Тупикова (Шамбуева)³

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

² Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

E-mail: egorova@sifibr.irk.ru

Предпринята попытка обобщить сведения о водорослях, населяющих наземные местообитания в условиях гор Южной Сибири и северной Монголии. Работа основана на ряде опубликованных данных исследователей Салаиро-Кузнецкого нагорья, Алтая, Саян, Прихубсугулья, Прибайкалья и Забайкалья, Алданского нагорья, Станового хребта. Частично библиография, на которую опирались авторы, отражена ранее [1]. Используются также оригинальные не опубликованные материалы. Номенклатура приведена в соответствии с современными данными, в подавляющем большинстве случаев согласно AlgaeBase [4].

Горные системы Южной Сибири и северной Монголии связаны тектонически, морфоструктурно, орографически и ландшафтно [2], расположены преимущественно в глубине Азиатского континента, удалены от океанов. Территория характеризуется сильно пересеченным рельефом, большими амплитудами высот, резко-континентальным климатом, разнообразием и контрастностью почвенно-растительного покрова. Здесь представлены высокогорные формации, таежные леса и степи.

В наземных местообитаниях рассматриваемого региона зарегистрированы 314 таксонов цианопрокариот видового и внутривидового ранга. Их доля составляет около 30% от общего числа видов водорослей. Цианопрокариоты – одна из ведущих групп, представленная 77 родами. Из них на восемь родов – *Phormidium* (36 видовых и внутривидовых таксонов), *Leptolyngbya* (24), *Nostoc* (24), *Oscillatoria* (14), *Anabaena* (12), *Calothrix* (12), *Schizothrix* (12), *Stigonema* (11) – приходится около 46% от общего состава цианопрокариот. Доля 22 родов, насчитывающих 3–9 видов и подвидов (*Cylindrospermum*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanocapsa*, *Kamptonema*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Scytonema*, *Synechocystis*, *Tolypothrix*, *Jaaginema*, *Trichormus*, *Pseudanabaena*, *Aphanothece*, *Gloeocapsopsis*, *Plectonema*, *Anagnostidinema*, *Fischerella*, *Hassallia*, *Merismopedia*, *Microcystis*, *Nodularia*), составляет 36% от общего числа. Только 18% от числа зарегистрированных цианопрокариот приходится на одно-двухвидовые таксоны, однако, это большинство (47 из 77) таксонов родового ранга.

В составе цианопрокариот из наземных местообитаний присутствуют и виды, характерные для водной среды, в частности, *Woronichinia compacta* (Lemmermann) Komárek et Hindák (= *Gomphosphaeria lacustris* Chodat f. *compacta* (Lemmermann) Elenkin). Водоросль отмечена в исследованиях гидроотвалов горнодобывающей промышленности в Кузнецкой котловине (Салаиро-Кузнецкое нагорье) [3].

Большинство изысканий было проведено начиная со второй половины XX в. Как правило, изучались транспортно доступные районы, во многих случаях это межгорные котловины и понижения. Исследования охватили и естественные, и трансформированные человеком экосистемы. Однако, территория в целом остается слабо исследованной в силу своей труднодоступности.

Работа выполнена в рамках Государственного задания 52.1.10 на 2019 г.

Литература

1. Егорова И.Н., Максимова Е.Н., Шамбуева Г.С. Исследования наземных водорослей в Байкальском регионе // Криптогамная биота Северной Азии: Материалы Всероссийской полевой школы-конф. Иркутск, 2018. С. 3–7.

2. Сочава В.Б., Тимофеев Д.А. Физико-географические области Северной Азии // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1968. Вып. 19. С. 3–19.

3. Шушуева М. Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск, 1977. С. 57–85.

4. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2019. <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 15–31 V 2019).

CYANOPROKARYOTA OF TERRESTRIAL HABITATS OF SOUTHERN SIBERIA AND NORTHERN MONGOLIA MOUNTAINS

I.N. Egorova¹, E.N. Maksimova², G.S. Tupikova¹

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russia

² Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

The literature and original data on the species diversity of terrestrial algae in the North Mongolia and South Siberia mountains are summarized. 314 species and subspecies taxa were registered. They belong to 77 genera. The greatest number of species registered in the genera *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Calothrix*, *Schizothrix*, *Stigonema*.

More intensively studied transport accessible areas of the region.

CYANOPROKARYOTA (CYANOBACTERIA) ВОДОЕМОВ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

Т.В. Еремкина

Уральский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («УралНИРО»), Екатеринбург, Россия

E-mail: tver60@mail.ru

Одной из актуальных задач современной гидробиологии является сравнительное изучение таксономического разнообразия и эколого-географического распределения водорослей в разнотипных водных экосистемах в условиях изменений природных и антропогенных факторов. Несмотря на длительную (со второй половины XVIII в.) историю гидробиологических исследований на Среднем Урале, в Свердловской области до настоящего времени отсутствует обобщающая сводка альгофлоры, которая отражала бы разнообразие альгологического генофонда региона. В настоящей работе впервые обобщены и проанализированы результаты оригинальных исследований, литературные и архивные данные (1934–2018 гг.) о видовом составе цианопрокариот 75 разнотипных водных объектов Свердловской области (34 рек, 12 водохранилищ, семи прудов, 21 озеро и одного болота).

Свердловская область расположена в пределах 56°03' и 61°57' с.ш., 57°14' и 66°11' в.д. в умеренном поясе на стыке трех круп-

ных физико-географических стран: центральная часть – в пределах Уральской равнинно-горной страны, юго-восточная часть – в пределах Восточно-Европейской равнинной страны, восточная часть – в пределах Западно-Сибирской равнинной страны. На территории области насчитывается более 2.5 тыс. озер с общей площадью зеркала 1100 км², 18414 рек суммарной протяженности более 68 тыс. км, 134 водохранилища емкостью более 1.0 млн. м³ каждое, более 1200 прудов емкостью от 50 до 700 тыс. м³, 1671 болото (болота занимают около 15% территории области) [1].

Для поверхностных вод региона характерна широкая вариативность гидрохимических показателей, обусловленная не только природными, но и антропогенными факторами: pH – от 3.3 до 10.0, минерализация – от 50 до 6000 мг/дм³, цветность воды – от 2 до 280 градусов цветности. Вода большинства водоемов принадлежит к гидрокарбонатному классу группе кальция, однако встречаются аazonальные районы с водами гидрокарбонатного класса магниевой и натриевой групп, а также сульфатно-кальциевые воды. Широко распространены тяжелые металлы (Cu, Ni, V, Mo, Cr, Mn, Pb) и железо.

За основу классификации при оценке таксономической структуры цианопрокариот (цианобактерий) взята система, используемая в альгологической базе данных AlgaeBase [2]. При эколого-географической характеристике водорослей основывались на данных [3].

К настоящему времени сводный список цианопрокариот исследуемых водоемов насчитывает 174 вида, разновидности и формы из семи порядков, 27 семейств и 69 родов. Общее число видов, внутривидовых таксонов и таксонов, идентифицированных только до рода, составляет 189 таксонов, что сопоставимо с флорой цианопрокариот водоемов Челябинской области, включающей с учетом последних номенклатурных преобразований 185 таксонов [4]. Пропорции флоры цианопрокариот исследуемых водоемов составили 1.0:2.6:6.4:7.0, родовая насыщенность – 1.0:2.5.

В сводном списке преобладают представители порядков Synechococcales и Nostocales, формируя 58.7% от общего разнообразия цианопрокариот (табл. 1). Аналогичное соотношение крупных таксономических единиц установлено при изучении альгофлоры водоемов Челябинской области, где доля этих порядков достигает 60.5%.

На долю 10 наиболее богато представленных семейств приходится 76.2% от общего видового состава цианопрокариот (табл. 2). Спектры ведущих семейств цианопрокариот водоемов Свердловской и Челябинской областей свидетельствуют о том, что между регионами существует определенное флористическое различие, более ярко выраженное на родовом уровне (табл. 3).

Таблица 1

**Таксономическая структура цианопрокариот
водоемов Свердловской области**

Порядок	Семейство	Род	Вид	Внутривидовые таксоны	Идентифицировано до рода
Nostocales	7	16	32	11	6
Chroococcales	5	9	29	4	2
Oscillatoriales	5	14	25	5	3
Pleurocapsales	1	1	1	0	0
Pseudanabaenales	1	2	3	0	0
Spirulinales	1	2	6	0	0
Synechococcales	7	25	57	1	4
Всего	27	69	153	21	15

Таблица 2

**Флористические спектры ведущих семейств цианопрокариот
в водоемах Свердловской и Челябинской областей**

Свердловская область			Челябинская область		
Ранг	Семейство	Количество таксонов (% от общего списка цианопрокариот)	Ранг	Семейство	Количество таксонов (% от общего списка цианопрокариот)
1	<i>Oscillatoriaceae</i>	23 (12.2)	1	<i>Merismopediaceae</i>	27 (14.6)
2	<i>Aphanizomenonaceae</i>	21 (11.1)	2	<i>Oscillatoriaceae</i>	24 (12.9)
3	<i>Merismopediaceae</i>	19 (10.0)	3	<i>Nostocaceae</i>	22 (11.9)
4	<i>Microcystaceae</i>	17 (9.0)	4	<i>Aphanizomenonaceae</i>	18 (9.7)
5	<i>Nostocaceae</i>	16 (8.5)	5	<i>Microcystaceae</i>	14 (7.6)
6	<i>Pseudanabaenaceae</i>	11 (5.8)	6-7	<i>Coelosphaeriaceae</i>	12 (6.5)
7-8	<i>Leptolyngbyaceae</i>	10 (5.3)	6-7	<i>Leptolyngbyaceae</i>	12 (6.5)
7-8	<i>Synechococcaceae</i>	10 (5.3)	8	<i>Chroococcaceae</i>	11 (5.9)
9	<i>Coelosphaeriaceae</i>	9 (4.8)	9	<i>Synechococcaceae</i>	9 (4.9)
10	<i>Chroococcaceae</i>	8 (4.2)			
	Всего	144 (76.2)		Всего	149 (80.5)

Доля семейств с одновидовым представительством является весьма значительной и составила 37.0%, что характерно для бореальных флор, в том числе флор водоемов Уральского региона [4].

Существенное количество маловидовых родов также характерно для флор водоемов бореальной зоны. В исследуемых водных объектах роды с одним-двумя видами составили 73.9% от общего количества выявленных родов.

В озерах Свердловской области выявлено 111 таксонов цианопрокариот, в водохранилищах – 107, в реках – 99, в прудах – 39. Наиболее распространены в водоемах области (встречаемость 50%) следующие виды цианопрокариот: *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs

Таблица 3
Флористические спектры ведущих родов цианопрокариот в водоемах Свердловской и Челябинской областей

Ранг	Свердловская область		Челябинская область		Количество таксонов (%)
	Ранг	Род	Ранг	Род	
1	1	<i>Microcystis</i> Kützing ex Lemmermann	1	<i>Anabaena</i> Bory de Saint-Vincent ex Bornet & Flahault	18 (9.7)
2	2	<i>Anabaena</i> Bory de Saint-Vincent ex Bornet & Flahault	2	<i>Dolichospermum</i> (Ralfs ex Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek	12 (6.5)
3–4	3–4	<i>Dolichospermum</i> (Ralfs ex Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek	3–5	<i>Microcystis</i> Kützing ex Lemmermann	10 (5.4)
3–4	3–4	<i>Oscillatoria</i> Vaucher ex Gomont	3–5	<i>Phormidium</i> Kützing ex Gomont	10 (5.4)
5	5	<i>Aphanocapsa</i> C. Nageli	3–5	<i>Aphanocapsa</i> C. Nageli	10 (5.4)
6–10	6–10	<i>Aphanothece</i> C. Nageli	6	<i>Oscillatoria</i> Vaucher ex Gomont	8 (4.3)
6–10	6–10	<i>Chroococcus</i> Nageli	7–8	<i>Chroococcus</i> Nageli	7 (3.8)
6–10	6–10	<i>Phormidium</i> Kützing ex Gomont	7–8	<i>Merismopedia</i> F. J. F. Meyen	7 (3.8)
6–10	6–10	<i>Merismopedia</i> F. J. F. Meyen	9	<i>Synechocystis</i> C. Sauva-geau	6 (3.2)
6–10	6–10	<i>Jaaginema</i> Anagnostidis & Komárek 1988	10	<i>Aphanothece</i> C. Nageli	5 (2.7)
		Всего		Всего	93 (50.2)

ex Bornet et Flahault 1888, *Chroococcus minutus* (Kützing) Nägeli 1849, *Dolichospermum flos-aquae* ([Lyngbye] Brébisson ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffmann et Komárek 2009, *Leptolyngbya foveolara* (Gomont) Anagnostidis & Komárek 1988, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing 1846, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek 1988. Специфический комплекс видов, обнаруженных в каком-либо одном водоеме, объединил 89 таксонов рангом ниже рода (51.2% от общего таксономического разнообразия цианопрокариот).

Эколого-географический анализ сводного списка цианопрокариот показал, что среди таксонов с известным географическим распределением 64.5% – космополиты. Доля голарктических видов составляет 24.3%, бореальные (6.5%) и аркто-альпийские (4.7%) виды представлены единично. По типу местообитания преобладают планктонные и планктонно-бентосные формы (76.0%). Доля бентосных видов составила 15.7%, эпифитов – 5.0%, почвенных форм – 3.3%. По отношению к реофильности большинство видов (59.5%) индифферентны, местообитания со стоячими водами предпочитают 40.5% цианопрокариот. Обитатели чистых вод формируют 21.2% от общего числа выявленных видов-индикаторов сапробности. Виды-индикаторы органического загрязнения среды составили 78.8%, из них 51.8% могут успешно вегетировать как в чистых, так и в загрязненных органикой водах (χ - β , α - β , β - α , α - α). Из 61 вида-индикатора солености преобладают (70.5%) индифференты, 24.6% – галофилы, доля галофобов незначительна. По отношению к активной реакции водной среды 70% от общего количества видов-индикаторов составляют индифференты.

Полученные данные свидетельствуют о разнообразии флоры цианопрокариот в водоемах Свердловской области и необходимости дальнейшего изучения их распространения и развития в водных объектах региона.

Литература

1. Водные ресурсы Свердловской области / под науч. ред. Н.Б. Прохоровой. Екатеринбург: Изд-во АМБ, 2004. 432 с.
2. AlgaeBase: database of information on algae. URL: <http://www.algae-base.org>.
3. Баринава С.С., Медведева О.В., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
4. Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 308 с.

CYANOPROKARYOTA (CYANOBACTERIA)
IN WATER BODIES OF THE SVERDLOVSK REGION (MIDDLE URALS)

T.V. Eremkina
The Ural Branch of VNIRO, Ekaterinburg, Russia

The paper for the first time summarizes and analyzes the results of original research, literature and archival data (1934-2018) of species composition of Cyanoprokaryota of 75 water bodies of the Sverdlovsk region (34 rivers, 12 reservoirs, 7 ponds, 21 lakes and 1 swamp). The check-list of Cyanoprokaryota of the studied water bodies includes 174 species, varieties and forms of 7 orders, 27 families and 69 genera. In lakes of the Sverdlovsk region 111 taxa of Cyanoprokaryota, in reservoirs – 107, in rivers – 99, in ponds – 39 were revealed. The check-list is dominated by representatives of the orders *Synechococcales* and *Nostocales*, forming 58.7% of the total diversity of Cyanoprokaryota.

**БИОГЕННОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФОСФОРИТОВ
И РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ИХ ОБРАЗОВАНИИ**

Е.А. Жегалло
Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка, Москва, Россия
E-mail: ezheg@paleo.ru

Фосфоритами принято считать осадочные породы, больше чем на 50% сложенные фосфатными минералами – кальциевыми фосфатами, относящимися к группе фторапатита. Хотя фосфориты изучают уже более 150 лет, универсальной концепции образования фосфоритов нет. Во-первых, из-за того, что первичный источник фосфора является полигенным, и для каждого конкретного случая нужно определить пропорции того или иного фактора (биогеогенный, сносогенный, апвеллинг, вулканизм и т.д.). Во-вторых, места накопления отложений также являются разными. Фосфориты являются преимущественно морскими породами, хотя в редких случаях они могут образовываться и на суше (озерные). Но даже морские условия образования фосфоритов достаточно различны: от сублиторали до верхней части континентального склона (глубина около 500 м); от полуизолированных морей, проливов до океанов. В-третьих, способ отложения – имеется ввиду форма первичного накопления фосфата. Именно этот аспект фосфоритообразования до сих пор вызывает массу споров – существуют разные гипотезы фосфоритообразования: биолитная, хемогенная (химическая), биогеогенно-хемогенная (биохимическая), биогеогенно-диагенетическая, вулканогенная, метасоматическая.

Одним из первых о присутствии бактериоморфных остатков в фосфоритах и об их возможном участии в формировании последних писал Н.Г. Кассин [5, 6]. В 1930-е гг. годы Л. Кайе в своих работах указал не только на наличие бактерий в фосфоритах (кокковидные бактерии), но и высказал гипотезу о важной роли бактериальных сообществ в фосфатогенезе [14]. Одним из ярких сторонников

большого значения бактерий в образовании осадочных пород, в том числе и фосфоритов, был А.Г. Вологдин [2, 3]. Г.И. Бушинский [1] в своей монографии в заключительной главе о задачах дальнейшего изучения фосфоритов подчеркнул необходимость изучить биохимические и бактериальные процессы. Но только с началом изучения фосфоритов при помощи просвечивающего и сканирующего электронных микроскопов (конец 1960-х–начало 1970-х гг.) появилась возможность получать достоверные данные о микроскопических и ультромикроскопических биологических объектах.

В 1979 г. Г.Н. Батулин и В.Т. Дубинчук опубликовали книгу «Микроструктуры океанских фосфоритов. Атлас микрофотографий». Среди выделенных ими типов микроструктуры был органо-генный, обусловленный наличием в породе остатков микропланктона, микрофауны и костного детрита.

В 1987 г. вышла монография «Ультрамикроструктуры фосфоритов (Атлас фотографий)» коллектива авторов [8]. Эта работа явилась первой сводкой по ультрамикроструктурам фосфоритов разных типов (желваковых, зернистых, микрозернистых, гипергенных), из разных районов мира и разного возраста. В монографии неоднократно подчеркивается огромная роль биогенного (в том числе и бактериоморфного) фактора в образовании морских первичных желваковых и зернистых фосфоритов.

Мало работ было специально посвящено биоморфным структурам, наиболее интересными из них являлись статья С. Риггса [9] по фосфоритам Флориды, в которых он выделил массу бактериоморфных структур разного облика; исследование фосфатных строматолитов в Польских Татрах К. Краевски [15] и статья Д. Соудри и И. Шампетье [16]] о важной роли цианобактерий в образовании кампанских фосфоритов Израиля.

Параллельно с электронно-микроскопическим изучением фосфоритов, а в ряде случаев вместе, начиная с 1965 г., началось изучение фосфатных строматолитов. Первые фосфатные строматолиты были найдены в Горной Шории, месторождение Белка [7], потом они были обнаружены в Индии штаты Раджастан (араваллийская супергруппа) и Уттар-Прадеш (формации Тал и Ганголиат), но их считали уникальными образованиями. Со временем строматолиты стали находить в фосфоритах разного возраста в разных регионах мира. В 1988 г. вышла книга Э.А. Еганова «Фосфоритообразование и строматолиты», в которой рассматриваются варианты процессов фосфатизации и окремнения, образования криптозернистых и микрозернистых фосфоритов.

С 1983 г. в Северной Монголии (Прихубсугулье) стал работать кембрийский отряд ССМПЭ. Одним из аспектов его деятельности было уточнение возраста хубсугульских фосфоритов, поиски орга-

нических остатков. Для этого было привлечено и электронно-микроскопическое исследование фосфоритов, которое для них ни кем ранее не проводилось. В результате в 1988 г. на IV Всесоюзном совещании «Проблемы геологии фосфоритов» в Таллинне был сделан доклад А.Ю. Розановым и Е.А. Жегалло «Некоторые аспекты изучения древнего фосфатонакопления», а в 1989 г. ими была опубликована статья «К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии» [10]. Авторы продемонстрировали результаты электронно-микроскопического исследования хубсугульских фосфоритов МНР, до этого большинством исследователей считавшихся эталоном хемогенных фосфоритов. Благодаря разработанной авторами методике подготовки образцов для изучения на сканирующем электронном микроскопе (СКАНе), впервые были получены прекрасные фотографии, на которых видно, что скрытоструктурные и микрозернистые фосфориты целиком состоят из фосфатизированных цианобактерий, прекрасно выраженных морфологически и практически неотличимых от современных [17]. До этого времени большинство исследователей генезис хубсугульских фосфоритов связывали с хемогенным выпадением фосфора из наддонных вод в зоне действия апвеллинга и считали их эталоном хемогенных фосфоритов.

Все фосфориты Хубсугульского месторождения по структурной классификации предложенной В.Т. Фроловым [12] можно разделить на пелитоморфные (скрыто-структурные и микрозернистые) и фанеромерные (брекчиевые). Все типы фосфоритов были тщательно изучены, и было установлено, что: 1) скрыто-структурные – однородные плотные фосфаты, в которых от нитчатых цианобактерий остались только следы в виде трубчатых полостей, а толщина этих слоев – миллиметры и сантиметры; 2) микрозернистые сложены микрожелвачками размером, колеблющимся в пределах десятков или сотен микрон, состоящими из фосфатизированных фрагментов цианобактериального мата в карбонатном матриксе, значительно реже – микроонколитами; 3) брекчиевые или доломитистые фосфориты – самые бедные по содержанию фосфора, фосфорит в них присутствует в виде угловатых обломков скрыто-структурного фосфата разнообразной формы, доломитовый цемент. Таким образом, можно утверждать, что во всех типах хубсугульских руд фосфатная составляющая является фосфатизированным цианобактериальным матом, разница только в типе образованной породы. Цианобактериальный мат был образован нитчатыми бактериями, реже встречаются коккоидные формы, скорее всего пурпурных бактерий. Необходимо отметить, что сохранность фосфатизированных цианобактерий уникальна, что позволило их сравнить с современными видами.

Эти исследования сыграли важнейшую роль в признании биогенной природы фосфоритов и положили начало новому этапу их из-

учения. В результате хубсугульские фосфориты стали первым модельным объектом в бактериальной палеонтологии [4, 11]. В последующие годы продолжалось изучение биогенной составляющей фосфоритов разного возраста, образовавшихся в различных условиях (было исследовано более 40 месторождений от крупных бассейнов до мелких фосфатопроявлений). В результате были более точно и полно определены, а в большинстве случаев впервые, выделены комплексы органических остатков, образующих фосфориты, и намечены закономерности процесса начального фосфатогенеза. Все полученные данные были опубликованы в трех монографиях [13], посвященных фосфоритам и более чем в 20 статьях. Эти работы показали, что хемогенная гипотеза образования фосфоритов является несостоятельной. Было доказано, что все осадочные фосфориты, кроме вторично переотложенных форм, являются биогенными, простой хемогенной садки фосфатов без присутствия органики не происходило.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), поддержана грантами РФФИ № 17-04-00317 и 04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

Литература

1. Бушинский Г.И. Древние фосфориты Азии и их генезис. М.: Наука, 1866. 230 с.
2. Вологдин А.Г., Корде К.Б. Об одной малоизученной, но важной группе ископаемых организмов // ДАН СССР. 1945. Т. 49. № 9. С. 698–701.
3. Вологдин А.Г. Геологическая деятельность микроорганизмов // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1947. № 3. С. 19–38.
4. Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Жмур С.И. и др. Бактериальная палеонтология и исследования углистых хондритов // Палеонтологический журнал. 1999. № 4. С. 103–125.
5. Кассин Н.Г. Фосфориты севера Вятской губернии // Вестник Геологического комитета. 1925. № 5. С. 13–18.
6. Кассин Н.Г. Общая геологическая карта европейской части СССР. Лист 107 // Труды Геологического комитета. 1928. Вып. 158.
7. Красильникова Н.А., Пауль Р.К. Строматолитовые фосфориты Горной Шории // Геология и геофизика. 1983. № 1. С. 63–68.
8. Миртов Ю.В., Занин Ю.Н., Красильникова Н.А. и др. Ультрамикроструктуры фосфоритов: Атлас фотографий. М.: Наука, 1987. 224 с.
9. Риггс С.П. Петрология третичной фосфоритовой системы Флориды // Геология месторождений фосфоритов. М.: Мир, 1983. С. 38–84.
10. Розанов А.Ю., Жегалло Е.А. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии // Литология и полезные ископаемые. 1989. № 3. С. 67–82.
11. Розанов А.Ю., Заварзин Г.А., Герасименко Л.М. и др. Бактериальная палеонтология. Учебное пособие. Палеонтологический институт РАН, М., 2002. 152 с.

12. Фролов В.Т. Литология. М.: Изд-во МГУ, 1993. Кн. 2. 432 с.
13. Школьник Э.Л., Тан Тяньфу, Еганов Э.А. и др. Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Владивосток: Дальнаука, 1999. 207 с.
14. Cayeur L. Phosphates sedimentaires et bacteries // C.r. Soc. Geol. France. 1936. N 16. P. 216.
15. Krajewski K.R. Phosphate microstromatolites in the High-Tatric Albian limestone in the Polish Tatras MTs // Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. geol. et geogr. 1981. N 29. P. 175–183.
16. Soudry D., Champetier Y. Microbial processes in the Negev phosphorites (Southern Israel) // Sedimentology. 1983. V. 30. P. 411–423.
17. Zhegallo E.A., Rozanov A.Yu., Ushatinskaya G.T. et al. Atlas of Microorganisms from Ancient Phosphorites of Khubsugul (Mongolia). NASA, MS-FC, Huntsville, Alabama. 2002. 167 p.

BIOGENIC ORIGIN OF PHOSPHORITES
AND THE ROLE OF CYANOBACTERIA IN THEIR

E.A.Zhegallo
Paleontological Institute A.A. Borisyak RAS, Moscow, Russia

The history of concepts of phosphorite accumulation in the last 150 years and several hypotheses of the origin of phosphorites are discussed. The electron microscopic study of phosphorites from the Khubsugul Deposit allowed the hypothesis of their biological origin to be confirmed for the first time. This was an important contribution to all subsequent studies of phosphorites, which became the first model object of bacterial paleontology.

**ГЕТЕРОЦИСТНЫЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ
В АССОЦИАЦИИ С *MARCHANTIA POLIMORPHA*:
НОВЫЕ ИЗОЛЯТЫ ИЗ ПОДМОСКОВЬЯ**

О.Ф.Женавчук, Е.А. Карбышева, Л.Е. Михеева
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
E-mail: yennifer.v@gmail.com

Цианобактерии способны образовывать стабильные симбиотические ассоциации с самыми различными эукариотическими организмами, такими как грибы, растения, простейшие, губки и др. В подавляющем большинстве случаев такие ассоциации являются факультативными для цианобактерий, поскольку они сохраняют способность к росту и размножению и вне организмов-партнеров.

Гетероцистные азотфиксирующие цианобактерии порядка *Nostocales* встречаются в пресных и соленых водах, в почвах, на камнях во всех климатических зонах, включая экстремальные условия пустынь, горячих источников, приполярных областей. Хорошо известна способность филаментозных цианобактерий формировать пленочные обрастания на любых поверхностях, таких как водные растения, стволы, камни, памятники, строения, которые часто слу-

жат источником выделения многочисленных новых штаммов-изолятов азотфиксирующих цианобактерий.

В коллекции кафедры генетики МГУ имеется несколько штаммов цианобактерий *Anabaena/Nostoc*, первоначально выделенных во Вьетнаме с листьев и корней растений риса, что, как минимум, позволяет их считать эпифитными изолятами [1]. Наиболее известными и хорошо изученными примерами стабильных симбиотических ассоциаций являются, во-первых, внутриклеточный симбиоз факультативно-гетеротрофного штамма *Nostoc punctiforme* (ATCC29133 или PCC73102) и голосеменных растений *Macrozamia* sp. и покрытосеменных растений *Gunnera* sp. и, во-вторых, экстраклеточный симбиоз штаммов *Anabaena/Nostoc* и водного папоротника *Azolla* [2].

Природа симбиоза цианобактерий с мохообразными (отдел Bryophyta) изучена еще недостаточно, но такие ассоциации широко распространены, имеют естественную природу и большое значение в накоплении биомассы и почвообразовании в условиях сурового климата приполярных зон, тундры, высокогорья, где мохообразные и лишайники являются основными первичными продуцентами. В boreальных лесах умеренной зоны мохообразные занимают до 65% почвенного покрова и обеспечивают до 50% поступающего в экосистему связанного азота. Цианобактерии, колонизируя растения мхов, получают надежный субстрат для роста и обеспечивают растения дополнительным азотным питанием за счет азотфиксации.

Ассоциативные штаммы цианобактерий, в большинстве случаев относящиеся к азотфиксирующим родам *Nostoc*, *Anabaena*, *Trichortus*, были выделены из отдельных растений мхов, принадлежащих различным группам мохообразных – антоцеротовым, листостебельным и печеночным мхам.

В рамках данного исследования растения *Marchantia polymorpha* были собраны в августе 2016 г. в лесной прибрежной зоне р. Раздериha в районе станции Луговая (Савеловское направление Московской железной дороги – 56°04' N, 37°50' E). На первом этапе растения многократно отмывали стерильной дистиллированной водой и далее готовили две пробы. Проба I представляла собой дополнительный интенсивный смыв с чистого растительного материала стерильной безазотистой средой Bg11₀ [3], высеянный после центрифугирования на агаризованную среду того же состава. Для получения цианобактериальной пробы II вторично отмые растения помещали непосредственно на чашки с агаризованной безазотистой средой и в дальнейшем отбирали цианобактерии, вырастающие на агаре по краям таллома маршанции. Чашки инкубировали в течение трех-четырех недель в люминостате при постоянном освещении и температуре 32 °C, т.е. в селективных условиях для отбора гетероцистных цианобактерий, фиксирующих азот в аэробных условиях.

Отобранные отдельные колонии или расплзающиеся по агару зоны роста цианобактерий пересеивали на среду, первоначально содержащую гентамицин и нистатин для очистки цианобактерий от сопутствующей микрофлоры. Многоэтапное субклонирование отдельных изолятов цианобактерий позволило получить аксеничные культуры, из которых выделили ДНК для получения первоначального генотипирования по последовательности генов 16S-rPHK.

Секвенирование ПЦР-фрагментов участков генов 16S-rPHK (со стандартными праймерами для цианобактерий) проводили в ЗАО «Евроген» (Москва). Анализ секвенированных последовательностей проводили в программе SequenceScannerv1.0. Оценку сходства последовательностей гена 16S-rPHK изолятов цианобактерий проводили с помощью программы Blast на веб-сервере NCBI (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Множественные выравнивания нуклеотидных последовательностей проводили, используя алгоритм ClustalW.

Результаты проведенных исследований (см. таблицу) выявляют большое таксономическое разнообразие среди полученных штаммов-изолятов, относящихся к семейству *Nostocaceae*. Наши эксперименты показали, что все выделенные штаммы, кроме MP 23-14, являются факультативными гетеротрофами и способны расти в темноте с использованием фруктозы. Штамм MP 23-14 является представителем фило типичных *Anabaena* sp., которых можно найти среди эпифитных цианобактерий, выделяемых с листьев других растений, например, с листьев растений риса [1]. Штамм MP-24-31 является представителем группы многочисленных изолятов свободноживущего вида *Trichormus variabilis*, способного к факультативному внеклеточному симбиозу с папоротником *Azolla* и с печеночными мхам *Blasia pusilla* [4, 5]. Штамм MP-23-13 представляет группу изолятов факультативных цианобионтов, выделенных с растений мхов *Blasia pusilla* и *Pleurozium schreberi*, и родственных модельному факультативно-симбиотическому штамму *Nostoc punctiforme* ATCC29133.

Штаммы MP 24-52 и MP 24-18, хотя и кластеризуются с одним из представителей рода *Cronbergia* (*Cylindrospermum*), несколько отличаются друг от друга как по морфологическим признакам, так и по последовательности нуклеотидов в секвенированных фрагментах генов 16S-rPHK.

Характерно, что согласно имеющимся в банке данных сведениям, таксономически близкие к выделенным нами штаммам изоляты являются, главным образом, обитателями почв, рисовых полей и мелких водоемов, где и образуют взаимовыгодные симбиотические ассоциации с другими организмами, в основном с растениями. Дальнейшие физиологические и генетические исследования позволят более развернуто охарактеризовать выделенные штаммы и их геномы, а также изучить их возможное влияние на рост растений.

Результаты сравнительного анализа последовательностей генов 16S – рРНК для штаммов цианобактерий, выделенных в данной работе

№ пробы	Штамм	Размер секвенированной последовательности	Штаммы с наибольшей гомологией в генах 16S рРНК	Место изоляции референтного штамма из базы данных	Идентичность	Номер GeneBank референтного штамма
II	MP 24-31	1421	<i>Anabaena variabilis</i> ATCC29413 (<i>Trichormus variabilis</i> ATCC29413)	1964, пруд, Миссисипи, США	1420/1420 (100%)	CP000117.1
I	MP 23-14	837	<i>Dolichosporum (Anabaena) viguieri</i> SAG 27.79	1955, почва, Франция	837/837 (100%)	KT290327.1
I, II	MP 24-6	1364	<i>Nostoc</i> sp. BS363	1943, почва, Швейцария	1361/1364 (99.78%)	KM019933.1
I	MP 23-21	841	<i>Nostoc</i> sp. 152 (<i>Nostoc</i> sp. PCC 9237/1)	1986, оз. Sääksjärgi, Финляндия	836/841 (99.40%)	AJ133161.1
I	MP 23-5	734	<i>Anabaena</i> sp. MACC-206	Почва, Югославия	719/730 (98.49%)	MH702213.1
II	MP 24-52	1078	<i>Cronbergia (Cylindrospermum) siamensis</i> SAG 11.82	1977 г. Таиланд, Бангкок, рисовое поле	929/974 (94.97%)	GQ389643.1
II	MP 24-18	1080			972/977 (99.49%)	
I, II	MP 23-41	1114	<i>Nostoc (Desmonostoc) muscorum</i> SAG 57.79	1952, почва, Франция	1112/1114 (99.82%)	KM019934.1
I, II	MP 24-12	832	<i>Nostoc</i> sp. BR36	Поверхность почвы, Природный парк «Лас Барденас» Наварра, Испания	830/832 (99.76%)	MK478700.1
I, II	MP 23-13	814	<i>Nostoc</i> sp. KVJ20	Симбионт печенючника <i>Blasia pusilla</i> , Северная Норвегия	814/814 (100%)	EU022731.1
			<i>Nostoc</i> sp. SKSF3	Почва, Шиботн, Норвегия	814/814 (100%)	EU022723.1

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-01-098.

Литература

1. Молекулярно-генетический анализ новых штаммов *Anabaena*, выделенных из растительно-цианобактериального сообщества / Л.Е. Михеева, Е.А. Карбышева, Н.В. Белавина, С.В. Шестаков // Микробиология. 2010. Т. 79, № 5. С. 639–646.
2. Bergman B., Rai A.N., Rasmussen U. Cyanobacterial associations // Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations / eds. C. Elmerich, W. Newton. New York: Springer. 2007. P. 233–256.
3. Genetic assignment, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria / R. Rippka, J. Deruelles, J.B. Waterbury, M. Herdman, R.Y. Stanier // J. Gen. Microbiol. 1979. V. 111. P. 1–61.
4. Genomic Changes Associated with the Evolutionary Transitions of *Nostoc* to a Plant Symbiont / D. Warshan, A. Liaimer, E. Pederson et al. // Mol. Boil. Evol. 2018. V. 35, N 5. P. 1160–1175. doi: 10.1093/molbev/msy029
5. Fingerprinting cyanobionts and hosts of the *Azolla* symbiosis by DNA amplification / J. Kim, K. Krawczyk, W.P. Lorentz, W.J. Zimmerman // World J. Microbiol. Biotechnol. 1997. V. 13. P. 97–101.

HETEROCYSTOUS CYANOBACTERIA IN ASSOCIATION WITH *MARCHANTIA POLIMORPHA*: NEW ISOLATES FROM MOSCOW REGION

O.F. Zhenuvchuk, E.A. Karbysheva, L.E. Mikheeva
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Cyanobacteria are capable to form stable epiphytic or symbiotic associations with all types of mosses. In this research several new strains of heterocystous cyanobacteria were isolated from the the surface of thallus of liverwort *Marchantia polymorpha* picked up in boreal forest near river in Moscow region. Almost all isolated strains are facultative heterotrophs. According to the nucleotide sequence of 16S-rRNA genes, various isolates were identified as representatives of the genera *Trichormus*, *Cronbergia*, *Nostoc*, *Anabaena*. Further physiological and genetic studies will allow a more detailed characterization of the isolated strains and their genomes, as well as to study their possible impact on plant growth.

ТРОМБОЛИТЫ И СТРОМАТОЛИТЫ ЛАГУНЫ ДЕ ЛОС-СИСНЕС (ЧИЛИЙСКАЯ ПАТАГОНИЯ)

Л.В. Зайцева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия
E-mail: l.zaytseva@mai.ru

Микробиолиты – минеральные образования, сформированные микробными сообществами, среди которых часто доминируют цианобактерии. Такие образования представляют научный интерес для многих направлений, в том числе и для палеонтологии. Мно-

го научных работ связано с изучением микробных сообществ в которых доминируют цианобактерии, производящие микробные маты и образующие слоистые микробиолиты – строматолиты. Состав же и функции микробных сообществ, которые образуют сгустковые и комковатые микробиолиты без явной слоистости, названные тромболитами, остаются еще мало изученными, хотя они были достаточно распространены в прошлом. В отечественной литературе подобные образования давно описывались как сгустки, а более крупные – комки и, соответственно, выделялись сгустково-комковатые структуры карбонатных пород.

Тромболиты распространены от протерозойских времен и широко представлены в мезозое. Такие сгустковые структуры формируются при бактериальной кальцификации внеклеточного матрикса и других клеточных продуктов. Современные сгустковые микробиолиты известны из морской и пресноводной среды, понимание их микробного происхождения представляет большой интерес и для подобных явлений в прошлом в истории Земли. В мире в настоящее время установлено несколько мест, где микробиолиты, такие как строматолиты и тромболиты, являются современными и содержат живые микроорганизмы. Современные микробиолиты в виде строматолитов и тромболитов можно рассматривать как модельные системы для получения представления о биотических взаимодействиях в древних микробиолитах. Лагуна де Лос-Сиснес (Laguna de Los Cisnes) находится на о-ве Огненная Земля в 6 км на север от г. Порвенир (Чили) и является в настоящее время местом, где образуются микробиолиты в виде строматолитов и тромболитов, которые содержат живые микроорганизмы. Координаты точки отбора образцов: 53°15'00.3" S, 70°20'46.4" W, образцы были отобраны в ноябре 2015 г. Материал собран А.А. Прокиным (ИБВВ РАН) в ходе выполнения гранта РНФ 14-14-01134. Лагуна де Лос-Сиснес является частью озерной системы, которая сформировалась более 16 000 лет назад после отступления ледников. На окраине Лагуны де Лос-Сиснес развиваются образования микробиолитов в форме полукруглых вытянутых куполов (рис. 1-1, 1-2), которые соответствуют тромболитовым матам и строматолитам [1]. Исследование строения и вещественного состава микробиолитов проводили комплексом методов в ПИН РАН (Москва). Изучение образцов методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с применением рентгеноспектрального микроанализа (РСМА) проводили на электронном микроскопе EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (Великобритания). Определение минерального состава строматолитов проводили методом ИК-спектроскопии (ИКС) на ИК-Фурье спектрометре FI/IR-41 с использованием приставки НПВО PIKE MIRacle™ (США) и на рентгеновском дифрактометре. Гидрохимические ха-

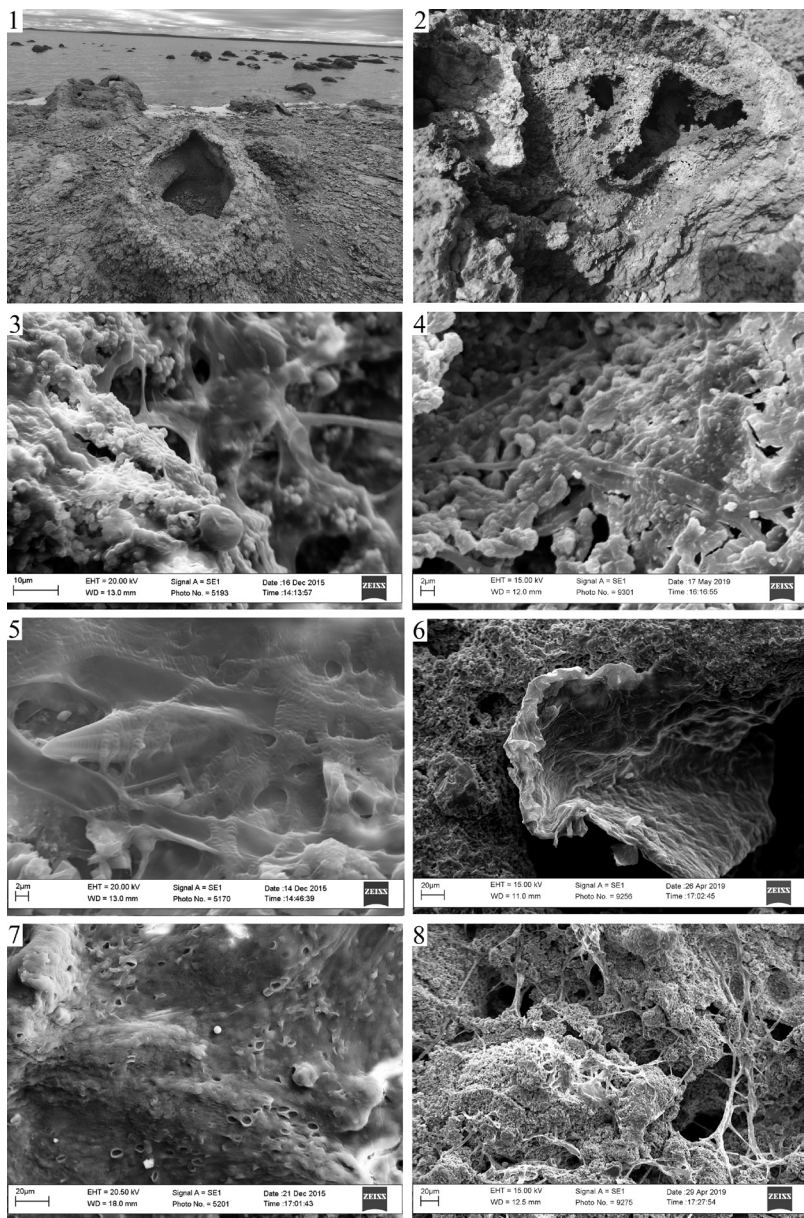


Рис. 1. На окраине Лагуны де Лос-Сиснес развиваются образования микробиолитов.

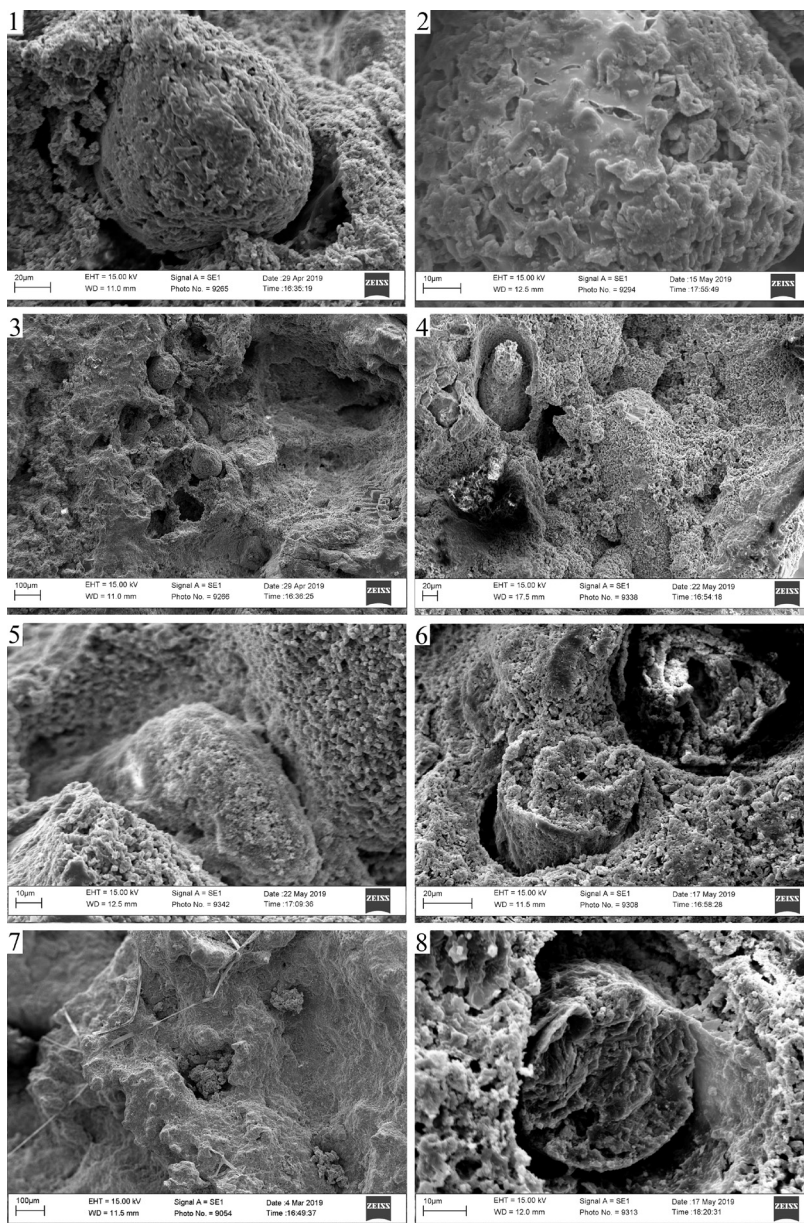


Рис. 2. Сгустко-комковатые структуры в микробиолите.

рактеристики Лагуны де Лос-Сиснес: рН 9.42, соленость – 50 г/л, общая щелочность – 415 мМ.

Как показали результаты исследования материалов методами РСМА, РФА и ИКС, микробиолиты имеют карбонатный состав. Наиболее распространенными минералами в них являются магнезиальные кальциты с различным соотношением Са и Mg. В большей степени это высокомагнезиальные кальциты ($d_{104} = 2.96$) с содержанием $MgCO_3$ около 20% и в меньшей степени – высокомагнезиальные кальциты ($d_{104} = 2.91$) с содержанием $MgCO_3$ около 40% [2]. Значительную часть в составе микробиолита наряду с магнезиальными кальцитами составляет минерал моногидрокальцит ($CaCO_3 \cdot H_2O$), который достаточно редко встречается в природе. Моногидрокальцит – неустойчивый минерал и позже переходит в кальцит или арагонит. Для его образования необходим ряд особых условий, в том числе и присутствие водорослей [2]. Также в составе микробиолита в ряде участков можно отметить присутствие мелкокристаллических масс на контакте с органическими включениями. Это предполагаемый аморфный карбонат кальция «АСС» [3], из которого может образовываться моногидрокальцит. Вышепредставленные данные по минеральному составу подтверждены результатами ИКС. СЭМ-микроскопия позволила рассмотреть бактериальные формы в микробиолите, представленные на рис. 1-3–1-8: нитчатые и коккоидные формы бактерий в составе микробиолита (1-3), минерализованные чехлы нитчатых бактерий (1-4), биопленки, образованные нитчатыми цианобактериями (1-5), пленки экзополисахарида с нитями цианобактерий (1-6), отпечатки бактерий в экзополисахариде (1-7), цианобактериальные нити на контакте с минеральными комками (1-8). Также были изучены сгустко-комковатые структуры в микробиолите, представленные на рис. 2-1–2-8: шарообразные минерализованные сгустки (2-1) с биопленками на внешней поверхности шара (2-2), шарообразные минерализованные сгустки размером около 100 мк (2-3), сгустки в виде торпед (2-4), сгустки микрозернистого слоистого образования в карбонатном цементе (2-5), комки в виде закрученных минерализованных пленок (2-6), общий вид комков в микробиолите (2-7), перекристаллизованный сгусток, заключенный в Mg-Са цементе (2-8).

Таким образом, проведенные исследования подтвердили важную роль циано-бактериальных сообществ в образовании современных тремболитов и строматолитов.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН № 17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»), поддержана грантом РФФИ № 17-04-00324 и Министерством высшего образования и науки РФ.

Литература

1. The unexplored geobiological heritage of Chile: key to understand the past and future. October 2015 Conference: XIV Congreso geológico Chileno At: Coquimbo, Chile V. AT4 SIM 5. 2.
2. Нечипоренко Г.О., Бондаренко Г.П. Условия образования морских карбонатов М.: Наука, 1988. 136 с.
3. Transformation of amorphous calcium carbonate into monohydrocalcite in aqueous solution: a biomimetic mineralization study / Y.Y. Wang, Q.Z. Yao, G.T. Zhou, S.Q. Fu // Eur. J. Mineral. 2015. N 27. P. 717–729. doi: 10.1127/ejm/2015/0027-2486

THROMBOLITE AND STROMATOLITES OF THE LAGOON DE LOS CISNES (CHILEAN PATAGONIA)

L.V. Zaitseva

Borissiak Paleontological Institute of the RAS, Moscow, Russia

Studies have confirmed the key role of cyano-bacterial communities in the formation of modern thrombolites and stromatolites. Modern microbialite Laguna de Los Cisnes (Laguna de Los Cisnes) in the form of stromatolites and thrombolites can be considered as a model system to understand biotic interactions in the ancient microbialite.

ПОИСК ШТАММОВ БАКТЕРИЙ С АНТИЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОЙ АКТИВНОСТЬЮ ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ «ЦВЕТЕНИЯ» ВОДЫ

А.А. Зубишина, К.А. Матвеева, Ю.В. Зайцева, С.И. Сиделев

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, Ярославль, Россия

Региональный центр экологической безопасности водных ресурсов,

Ярославль, Россия

E-mail: alla1812@yandex.ru

Проблема «цветения» пресноводных водоемов является очень актуальной как в России, так и во всем мире. Отрицательные последствия этих процессов хорошо известны. Многие физические и химические методы борьбы с избыточным продуцированием цианобактериальной биомассы трудоемки, дороги и потенциально опасны для окружающей среды. Поэтому внимание исследователей было обращено на альтернативный подход, который подразумевает использование в качестве способа контроля цианобактерий биотические факторы, как наиболее «естественные» (сформированные в результате длительных эволюционных взаимоотношений) и экологически безопасные.

В качестве потенциальных агентов биологического контроля цианобактерий могут быть использованы разные группы гидробионтов – от вирусов до рыб. Одним из самых эффективных альгицидных действий обладают микроорганизмы.

Для постановки опытов на антагонистическую активность в качестве тест-объекта была взята аксеничная культура цианобактерии *Synechocystis* sp. штамм PCC6803 (получена из лаборатории электрогенных фотопроцессов НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского), а в качестве образцов природного «цветения» воды были отобраны сетные пробы фитопланктона из высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) с доминированием цианобактерий из родов *Limnothrix*, *Microcystis*, *Pseudanabaena*, *Plankthothrix*. Культивирование производилось в колбах Эрленмейера на модифицированной среде BG-11 [1] в люминостате «Флора» при комнатной температуре и освещенности 30 мкмоль фотонов м⁻²с⁻¹ с фотопериодом 12 ч день/12 ч ночь. Для экспериментов по совместному культивированию с бактериями *Synechocystis* sp. PCC6803 высевали в виде газона на чашки Петри с твердой агаризованной средой BG-11.

Исследуемые штаммы бактерий были получены из коллекции микроорганизмов кафедры ботаники и микробиологии ЯрГУ, штамм *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 – из коллекции ИМГ РАН. Способность бактерий подавлять развитие цианобактерий определяли методом совместного культивирования на твердой и жидкой питательных средах.

Бактериальные штаммы высевали газоном на агаризованную среду BG-11 с добавлением глюкозы (до 0.25%) и экспонировали в термостате в течение двух-трех суток при температуре 28 °С.

Из агаризованной среды с газоном бактериального штамма вырезали блоки диаметром 10 мм и помещали на газон с культурой *Synechocystis* sp. PCC6803. В качестве контроля использовали чистый агаровый блок. Чашки экспонировались в климатостате КС-200 при температуре 23 °С, освещенности 6000 люкс и фотопериоде 12 ч день/12 ч ночь. Об антицианобактериальной активности исследуемых штаммов бактерий судили по величине зоны подавления роста культуры *Synechocystis* sp. на 7–10-е сутки культивирования. Эксперимент проводился в двух-пяти повторностях.

Предварительное определение способности бактерий подавлять цианобактерии в природных образцах «цветения» воды проводили тем же методом совместного культивирования. Эксперимент с использованием естественного цианобактериального сообщества оз. Неро был поставлен в день отбора проб, результаты фиксировали на пятые сутки экспозиции. Выращивание бактерий для совместного культивирования с цианобактериями в жидкой среде проводили в стеклянных пробирках на среде BG-11 с добавлением глюкозы в орбитальном шейкере-инкубаторе ES-20 (BioSan, Латвия) при температуре 28 °С в течение двух дней. В колбы Эрленмейера после тщательного перемешивания вносили 15 мл фитопланктонной пробы, а затем 30 мл среды с культурой бактерий *Ps. aeruginosa* PAO1

либо *Ps. chlororaphis* subsp. *aurantiaca* GRP225. В качестве контроля использовали фитопланктонную пробу с добавлением среды BG-11. Опыт проводили в двух повторностях, результат оценивали визуально, состояние клеток цианобактерий – по флуоресценции хлорофилла с помощью микроскопа Axioskop 40 Zeiss (Германия).

В ходе скрининговых исследований на проявление антагонизма в отношении цианобактерий были проверены 70 штаммов бактериальных культур к росту на агаризованной среде BG-11 с добавлением глюкозы. Ввиду того, что в природных водах содержится органическое вещество, которое может потребляться бактериями, мы немного обогащали среду BG-11 глюкозой в качестве дополнительного источника углерода для получения достаточной плотности клеток. Хорошее развитие на такой небогатой по углероду среде позволяет отобрать наиболее продуктивные и неприхотливые штаммы, которые могут наращивать высокую биомассу при их использовании в качестве биопрепарата в естественных водоемах.

На втором этапе, используя блочно-диффузный метод, отобрали штаммы, продуцирующие антибиотические вещества, диффундирующие в среду с цианобактериальным газоном. Антагонистическое действие выражалось в появлении вокруг блока с бактериями зоны, прозрачной или окрашенной, с четким или диффузным краем, в границах которой полностью или частично подавлялось развитие цианобактерии. Некоторые штаммы показали противоположное, т.е. стимулирующее действие на тестовый вид.

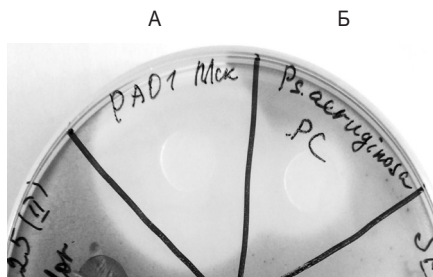
В результате работ нами были отобраны 14 штаммов потенциальных продуцентов антибиотических веществ (см. таблицу), с разной интенсивностью подавляющих размножение тестового цианобактериального штамма *Synechocystis* sp. PCC6803. Предварительно они были идентифицированы на основании микробиологических и биохимических тестов. Одним из самых эффективных штаммов-антагонистов оказался *Ps. aeruginosa* PAO1. Определение таксономической принадлежности остальных штаммов бактерий было проведено на основе анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рНК.

Штаммы *Ps. aeruginosa* GRP226 и *Ps. aeruginosa* PAO1, полученные из разных источников, но принадлежащие к одному виду, показали в эксперименте разную степень антицианобактериальной активности (см. рисунок). У штамма *Ps. aeruginosa* PAO1, показавшего себя одним из сильнейших антагонистов, диаметр зоны ингибирования составил в среднем 2.06 ± 0.38 см, а у *Ps. aeruginosa* GRP226 – 1.27 ± 0.16 см. Эта разница оказалась статистически значимой (Т-критерий Вилкоксона, $p = 0.043$, $n = 5$).

Штаммы бактерий, проявившие антицианобактериальную активность

№	Штамм	Вид
1	GRP225	<i>Ps. chlororaphis</i> subsp. <i>aurantiaca</i>
2	GRP 226	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>
3	GRT 36	<i>Pseudomonas</i> sp.
4	GRT 212	<i>Pantoea</i> sp.
5	JR 15	<i>Commamonas testosteroni</i>
6	SEP 26	<i>Pseudomonas marginalis</i>
7	SEP 35	Не идентифицирован
8	SEP 210	<i>Pseudomonas syringae</i>
9	SR 212	<i>Pseudomonas marginalis</i>
10	SR 215	<i>Pseudomonas marginalis</i>
11	VE 22	Не идентифицирован
12	VR 49	Не идентифицирован
13	VR 411	Не идентифицирован
14	PAO1	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>

Были отобраны два штамма (*Ps. aeruginosa* PAO1 и *Ps. chlororaphis* GRP225), показавшие хороший рост на агаре и высокую активность по отношению к тестовой культуре цианобактерий, для оценки возможности их культивирования в жидкой среде. В условиях роста на бедной минеральной среде бактерии развиваются, но дают относительно низкую плотность культуры. Методом совместного культивирования была проверена способность штаммов *Ps. aeruginosa* PAO1 и *Ps. chlororaphis* GRP225 подавлять естественное цианобактериальное сообщество «цветения». В ходе эксперимента были отмечены изменения относительно контроля в виде пожелтения и обесцвечивания фитопланктонной биомассы при действии обоих штаммов, а также помутнения суспензии и пенообразования в колбе с *Ps. aeruginosa* PAO1. Помутнение и окрашивание раствора в голубоватый цвет наблюдалось уже в первые несколько часов эксперимента. На пятые сутки клетки цианобактерий в колбах с добавлением штамма *Ps. aeruginosa* PAO1 практически полностью лизировались. Проверка на флуоресцентном микроскопе подтвердила отмирание клеток. Штамм *Ps. chlororaphis* GRP225 проявлял меньшую антицианобактериальную активность по сравнению *Ps. aeruginosa* PAO1, ингибируя, но не вызывая полного лизиса клеток.



Отличие диаметров зоны ингибирования цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC6803 двумя штаммами *Ps. aeruginosa*: А – PAO1, Б – GRP226.

Анализируя результаты исследования, можно отметить, что восемь из 14 штаммов, проявивших антицианобактериальную активность, относились к роду *Pseudomonas*. Такая широкая представленность определяется тем, что виды этого рода способны развиваться в самых различных природных условиях в широком интервале температур и утилизировать различные источники углерода. Отдельные виды представляют собой настоящие «фабрики антибиотиков». К настоящему времени из бактерий рода *Pseudomonas* выделено более 50 антибиотических веществ, а из *Ps. aeruginosa* – более 30 [2]. В нашем исследовании штамм этого вида оказался одним из самых эффективных и проявлял высокую антибиотическую активность как по отношению к тестовой цианобактерии *Synechocystis* sp., так и к многовидовому цианобактериальному сообществу. Механизм антицианобактериального действия *Ps. aeruginosa* и других видов рода *Pseudomonas* описан в литературе и определяется действием выделяемых экзометаболитов, например антибиотиков, литических ферментов и других биологически активных веществ [2, 3]. Поэтому изучение данного направления может оказаться полезным для решения экологической проблемы токсичного цианобактериального «цветения» водоемов биологическими методами.

Исследование финансировалось за счет средств гранта ЯрГУ № ОР-2G-08/2018.

Литература

1. Allen M.M., Stanier R.Y. Growth and division of some unicellular blue-green algae // *Microbiology*, 1968. V. 51, N 2. P. 199–202.
2. Смирнов В.В., Киприанова Е.А. Бактерии рода *Pseudomonas*. Киев: Наукова думка, 1990. 264 с.
3. Kang Y.H., Park C.S., Han M.S. *Pseudomonas aeruginosa* UCBPP-PA14 a useful bacterium capable of lysing *Microcystis aeruginosa* cells and degrading microcystins // *Journal of applied phycology*. 2012. V. 24, N 6. P. 1517–1525. doi: 10.1007/s10811-012-9812-6

SEARCH OF THE BACTERIAL STRAINS WITH ANTI-CYANOBACTERIAL ACTIVITY FOR BIOLOGICAL CONTROL OF “WATER BLOOM”

A.A. Zubishina, K.A. Matveeva, Y.V. Zaitseva, S.I. Sidelev
Yaroslavl State University, Regional Center for Ecological Safety of Water Resources,
Yaroslavl, Russia

The problem of cyanobacterial harmful blooms (cyanoHABs) is very important. Many physical and chemical methods for control cyanoHABs are difficult, expensive and potentially dangerous for the environment. Bacteria can be potential biological agents against cyanobacteria. 14 bacterial strains with potential ability to produce cyanocidal compounds, most of which belonged to the genus *Pseudomonas*, were selected. Strains showed anti-cyanobacterial activity on solid and liquid media, both for cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC6803 and natural cyanoHAB.

БИОКРИСТАЛЛОГЕНЕЗИС В ЦИАНОФИТАХ ИЗ ВОДНЫХ СИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

В.И. Каткова, Т.П. Митюшева

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: katkova@geo.komisc.ru

Цианобактерии, обитающие в различных природных средах, участвуют в круговороте вещества на Земле, образовании осадочных пород и связанных с ними полезных ископаемых. Включение биогенного фактора в минералогенезис способствует формированию кристаллических образований, отличающихся от аналогов абиогенных минералов формой, строением и свойствами. Ранее проведенными исследованиями современного минералообразования в различных водоемах Республики Коми было установлено, что основным минералом, формирующимся в гликокаликсе колоний ностока сливовидного карстовых озер Тимана «Параськины озера», является кварц (SiO_2) [1], зафиксированы также полевой шпат и слюда в качестве примесных минералов. Частичная карбонатизация колоний цианобактерий рода Ривулярия имела место *in situ* из соленоватых Cl-Na техногенно загрязненных вод руч. Богадельский в с. Серегово [2]. В гликокаликсе колоний Ривулярия *ex situ* кальцит формируется в виде скелетных кристаллов и шестоватых агрегатов. В образцах в качестве примесных минералов также были определены галит, карналлит, бассанит, кварц. Сведения о процессах накопления биоминералов цианобактериями в пресных водоемах северных регионов России отсутствуют.

Целью данной работы является обсуждение генетических аспектов минералообразования в цианобактериальных колониях, обитающих в природных ультрапресных водоемах европейского Севера.

Материалом для данной работы послужили исследования, проведенные в южных районах Республики Коми на озерах Сыктывдинского района в июле 2016 г. Объектами для изучения послужили высушенные формы колоний цианобактерий рода Глеотрихия, порядок Ностокальных (*Gloeotrichia*, *ordo Nostocaceae*) озер Сейты и Вадкерос. Средний размер колоний цианобактерий рода Глеотрихия из природного оз. Сейты составляет 0.5 см, оз. Вадкерос – до 1 см. В связи с малыми размерами объектов исследований для каждого метода были использованы отдельные колонии. Для определения минеральных фаз колонии предварительно подвергались обжигу при температуре 300 °С.

Озеро Сейты с площадью водоема 0.6 км² расположено в долине р. Вычегда. Координаты мест отбора образцов колоний цианобактерий и вод в оз. Сейты – 61°47'35.2" с.ш., 51°13'18.9" в.д. Пойменное

оз. Вадкерос ($61^{\circ}17'20.4''$ с.ш., $50^{\circ}36'35.6''$ в.д.) находится в долине р. Сысола (левый приток р. Вычегда), имеет площадь водоема менее 0.5 км^2 . Воды озер ультрапресные (0.2 г/л) гидрокарбонатные кальциево-магниевого состава, слабощелочные ($\text{pH } 7.7\text{--}7.8$). Температура озерных вод $23\text{--}24.07.2016 \text{ г.}$ была $23.7\text{--}26.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Исследования цианобактерий проведены в ЦКП УрО РАН «Геонаука» (ИГ Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар) оптическим (МБС-10), рентгеноструктурным (рентгеновский дифрактометр Shimadzu XRD 6000, аналитик Ю.С. Симакова) и ИК-спектроскопическим (фурье-спектрометр ИнфраЛюм ФТ-02, аналитик М.Ф. Самотолкова) методами. Морфологические особенности микроминеральных включений изучены с использованием СЭМ (JSM 6400 JEOL, VEGA3 TESCAN) и микронзондового анализа (аналитик В.Н. Филиппов). Химический состав вод изучен в лабораториях ИГ Коми НЦ УрО РАН и ИБ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар).

Исследования структурными методами озоленных форм колоний цианобактерий рода Глеотрихия озер Сейты и Вадкерос показали, что основной минеральной составляющей всех образцов является кварц (SiO_2). Экстремумы на рентгеновских дифрактограммах – 4.26, 3.33, 2.45, 1.82 Е. На РЭМ-изображениях визуализируются редкие зерна кварца размером до 250 мкм , различающиеся по морфологии (округлые, гранные). Низкотемпературная модификация кварца также является основной минеральной составляющей цианобактерий носток сливовидный [1] и также зафиксирована в колониях Ривулярии [2]. Наличие Si в воде в количестве $2.3\text{--}3.7 \text{ мг/л}$ свидетельствует о возможности избирательного накопления кремния водорослями с последующим формированием минерала на поверхности колоний. С другой стороны, не исключается и захват кристаллов кварца из окружающей среды. На поверхности колонии (обр. Сейты) визуализируются скопления диатомей и неустановленная биота (нити микромицета?). Полосы в области 780 и 1096 см^{-1} на ИК-спектре характерны для аморфного кремнезема и обусловлены присутствием диатомей.

Кроме того, методом РЭМ и микронзондового анализа в гликокаликсе цианофитов зафиксированы единичные зерна полевых шпатов округлой формы с признаками растворения и размерами $60\text{--}100 \text{ мкм}$: микроклин (KAlSi_3O_8) и альбит ($\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$). Они присутствуют в качестве примесных минералов. По условиям формирования они могут быть аутигенного и аллотигенного генезиса. Ранее при исследовании микроминеральных включений в твердых и мягких тканях зубов человека были зафиксированы аутигенные зерна кварца, полевых шпатов и увеллита [3].

Микронзондовым анализом и методом РЭМ в гликокаликсе колоний цианобактерий также диагностирован кальцит (CaCO_3) с со-

держанием Са до 34 мас.%. Слабые полосы 875 и 1440 см^{-1} на ИК-спектре связаны с колебаниями CO_3^{2-} групп в кальците (обр. Вадкерос). Формирование кальцита из этих вод озер затруднено в связи с низкими содержаниями ионов кальция. Концентрация Ca^{2+} изменяется в диапазоне от 9.0 (оз. Сейты) до 32.8 мг/л (оз. Вадкерос), что обусловлено особенностями состава пород площади водосбора.

Заслуживает особого внимания факт обнаружения уэвеллита ($\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) в образцах колоний цианобактерий рода Глеотрихия обоих озер. Согласно РЭМ-изображениям, палочковидные кристаллы оксалата кальция размером 2–4 мкм располагаются между трихомами и на их поверхностях (рис. 1а). По данным микрозондового анализа, содержание кальция в них составляет 15–18 мас.%. На дифрактограмме озоленных колоний цианобактерий присутствуют экстремумы, принадлежащие уэвеллиту – 5.91, 3.65, 2.97 Е. Слабые полосы в области 780 и 1318 см^{-1} на ИК-спектрах (деформационные и валентные колебания СО-групп) указывают на наличие кристаллов оксалата кальция (рис. 1б). Полагаем, что микромитцы, являясь партнером цианобактериям по симбиозу, ферментируют гликокаликс с образованием оксалат-ионов с последующей кристаллизацией уэвеллита. Ранее [3] было высказано предположение, что кристаллы оксалата кальция являются биомаркером жизнедеятельности грибковой микрофлоры в организме человека.

На РЭМ-изображениях (обр. Сейты) четко визуализируются валютинные гранулы фосфатного состава в цитоплазме клеток (рис. 2а, б). Содержание фосфора в цитоплазме клеток составляет 2.25–4.81 мас.%, между нитями в гликокаликсе – до 36 мас.%. Кро-

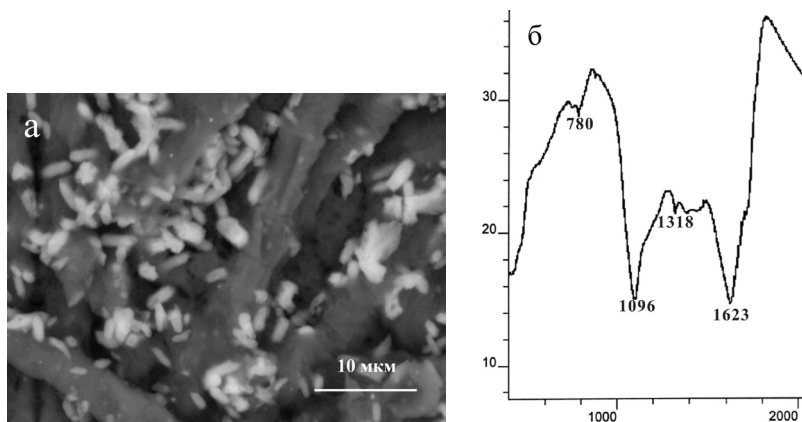


Рис. 1. Зерна уэвеллита ($\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) между нитями и на поверхности цианобактерий оз. Сейты: в режиме отраженных электронов (а), ИК-спектр колонии после обжига при температуре 300 °С (б).

ме фосфора в гликокаликсе определены по данным микрозондового анализа (в мас. %): Ca (1.7–5.0), S (0.35–0.67), K (0.17–0.42), Mg (0–0.08) [2].

Известно, что в природных условиях количество фосфора, поглощаемого водорослями, превышает их истинные потребности с целью сохранения жизнедеятельности при неблагоприятных условиях [4]. Экспериментально было показано [3], что при наличии в кристаллизационной среде кальция, фосфора и азота в сочетании с углеводами в процессе жизнедеятельности *Aspergillus niger* образуются кристаллы уэвеллита, уэдделлита, кварца, октакальцийфосфата. Однако при отсутствии или недостатке фосфора в среде, как правило, формируются кристаллы кальцита. Содержание фосфора в воде оз. Сейты составляет 82 мкг/л, что свидетельствует о более благоприятных условиях для накопления полифосфатов в клетках цианобактерий, чем в оз. Вадкерос (27 мкг/л).

Таким образом показано, что основной минеральной составляющей в цианофитах порядка Ностокальных, обитающих как в ультрапресных, так и в более минерализованных водах европейского Севера, является кварц. Зерна полевых шпатов (микроклин и альбит), зафиксированные в качестве примесных минералов, и кварц могут иметь как аутигенное, так и аллотигенное происхождение. Уэвеллит и полифосфаты в цианофитах обнаружены в ультрапресных водоемах с малыми содержаниями химических элементов. Уэвеллит и кальцит имеют аутигенное происхождение. Формирование биоминералов (кварца, кальцита, уэвеллита и др.) независимо от условий кристаллизации происходит в пределах слизистых чехлов, а не в структуре клеток. Накопление полифосфатов характерно как для цитоплазмы клеток, так и для поверхности нитей водорослей.

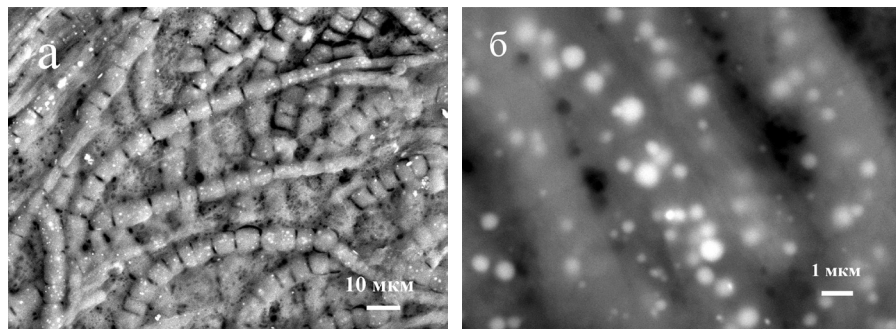


Рис. 2. РЭМ-изображение фрагмента высушенной колонии цианобактерий (оз. Сейты). Трихомы Глеотрихии в гликокаликсе (а), фосфатные гранулы в структуре клеток (б).

Литература

1. Каткова В.И., Митюшева Т.П., Патова Е.Н. Гидробионтолиты как следствие биоминеральных взаимодействий (на примере харовых водорослей и цианобактерий озер Тимана) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар: Геопринт, 2014. С. 24–27.
2. Минеральные включения в цианобактериях из водных объектов юга Республики Коми / В.И. Каткова, Т.П. Митюшева, В.Н. Филиппов, Ю.С. Симакова // Вестник Кольского научного центра РАН. 2017. № 4. С. 65–71.
3. Каткова В.И. Биоминералогия стоматолитов. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 111 с.
4. Хупер Ф. Происхождение и судьба органических соединений // Фосфор в окружающей среде. М.: Мир, 1977. С. 462–481.

BIOCRISTALLOGENESIS IN CYANOPHYTES OF WATER SYSTEMS OF THE EUROPEAN NORTH

V. I. Katkova, T. P. Mityusheva

Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktvykar, Russia

In this paper, the analysis of minerals formed in the course of development of cyanobacteria genus *Gleotrichia*, (ordo Nostocaceae), living in ultrafresh lake waters (Seity and Vadkeros) of the European North was carried out. It is established that the main mineral crystallized in cyanophytes is quartz. Low levels of chemical elements in water cause selective accumulation of Si, Ca, P, K by algae, followed by the minerals and polyphosphates formation. Albite, microcline, calcite, and whewellite grains are fixed in glycocalyx as impurity minerals. An assumption about the authigenic origin of biominerals is made. Regardless of the conditions, their crystallization occurs within the mucous covers, and not in the structure of cyanophyte cells. The accumulation of polyphosphates occurs both in the cytoplasm of cells and on the surface of the algae strands.

РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОПРОКАРИОТ НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМОВ ГОРОДА МОСКВА

Е.М. Кезля, Е.И. Мальцев, Н.А. Мартыненко, З.В. Кривова, М.С. Куликовский
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия
E-mail: melosira@mail.ru

Гидрографическая система г. Москва включает комплекс водных объектов, состоящий из более чем 140 рек и ручьев, 170 расположенных на них (руслowych) водоемов, четырех озер и более 400 прудов различного происхождения. Водоросли водоемов Москвы изучены весьма неравномерно. По цианопрокариотам имеются данные только по р. Москва [3], где к настоящему времени отмечено 35 видов, и по четырём прудам, расположенным в г. Зеленоград, где показано 65 видов [2].

В начале 2019 г. сотрудниками лаборатории молекулярной систематики водных растений ИФР РАН начата работа по изучению водорослей водоемов г. Москва.

Цель работы – создание современной базы морфологических, физиологических, экологических и молекулярно-генетических данных автотрофных организмов для мониторинга состояния водных экосистем города. Для изучения были выбраны водоемы и участки р. Москва, большинство из которых являются зонами отдыха и используются для купания. Цианопрокариотам в этой работе уделяется особое внимание как потенциальным продуцентам цианотоксинов.

Материалом для настоящей работы послужили пробы планктона и бентоса, собранные в 10 точках в черте города: на трех участках р. Москва (на Ленинском пляже, в Филевском парке и на пляже в Серебряном бору), Большом Строгинском затоне, трех прудах (Мещерском, Большом садовом и на пруду, расположенном у главного входа в Ботанический сад им. Н.В. Цицина), на канале им. Москвы в районе Левобережного пляжа, на оз. Белое и на участке Химкинского водохранилища в апреле и июле 2019 г. Пробы собраны по стандартным методикам [1]. Часть проб сразу фиксировали, часть использовали для выделения водорослей в культуру.

В докладе будут представлены предварительные данные по изучению видового состава цианопрокариот исследованных водоемов с использованием как морфологических признаков, так и генетического маркера 16S рДНК, данные по динамике их численности в различных биотопах, а также результаты тестирования выделенных штаммов цианобактерий на наличие генов синтеза основных цианотоксинов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 19-34-70016_мол_а_мос.

Литература

1. Водоросли. Справочник / С.П. Вассер и др. Киев.: Наукова думка, 1989. 605 с.
2. Романова О.Л. Анализ пространственно-временной изменчивости альгофлоры искусственных водоемов в черте города: автореф. ... дис. к.б.н. М., 2006. 24 с.
3. Тумбинская, Л.В. Альгофлора реки Москвы в черте города: автореф. ... дис. к.б.н. М., 2006. 22 с.

DIVERSITY OF CYANOPROKARIOTA IN SOME WATERS OF MOSKOW

E.M. Kezlya, Y.I. Maltsev, N.A. Martynenko, Z.V. Krivova, M.S. Kulikovskiy
K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow. Russia

The report will present preliminary data on species composition of cyanoprokaryotes from some water bodiness of Moscow, using both morphological and 16S rDNA genetic marker, data on the dynamics of their numbers in various biotopes, as well as the results of testing isolated strains for the presence of cyanotoxin are given.

ВЛИЯНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОЙ ИНОКУЛЯЦИИ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Е. В. Коваль¹, С.Ю. Огородникова²

¹ Вятский государственный университет, Киров, Россия

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: undina2-10@yandex.ru

Цианобактерии (ЦБ) способны образовывать симбиозы с другими организмами, в том числе с растениями. При объединении ЦБ формируют с организмом-партнером единое целое со структурными и функциональными взаимосвязями [1]. Например, ЦБ *Nostoc* sp. при инокулировании проростков пшеницы в гидропонной культуре проникает в корни и локализуется внутри эпидермальных и кортексных клеток растения и в межклеточных пространствах [2]. При этом в подобных растительно-цианобактериальных сообществах повышается устойчивость к действию неблагоприятных факторов среды за счет выделения ЦБ и бактериями-спутниками широкого спектра экзометаболитов, в частности, ауксино- и гиббериллиноподобных веществ (ростостимулирующий эффект), антибиотиков (устойчивость к корневым гнилям и болезням растений), слизи, полисахариды, ферменты (для расщепления поллютантов до нетоксичных форм) и т.д. [3]. Целью работы было оценить влияние цианобактериальной обработки на жизнедеятельность растений ячменя, прорастающих в условиях загрязнения метилфосфоновой кислотой (МФК).

Объектом исследования были проростки ярового ячменя сорта Новичок. В качестве симбионта для предпосевной обработки семян ячменя использовали альгологически чистые культуры ЦБ *Nostoc linckia*, *N. muscorum*, *N. paludosum*, а также природные многовидовые биопленки (БП). Видовой состав БП составляли *N. commune* (доминирующий вид), *N. punctiforme*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Plectonema nostocorum* и др. [4]. Для опытов культура ЦБ была предоставлена музеем фототрофных микроорганизмов ВятГСХА.

Семена ячменя проращивали в чашках Петри на дистиллированной воде в течение семи дней с гомогенизированной суспензией культур ЦБ, многовидовых БП с доминированием ЦБ и без них. Титр культуры клеток ЦБ и суспензии БП с доминированием ЦБ в опытах составлял $n \cdot 10^7$ кл./мл. Недельные проростки пересаживали в сосуды в песчаный субстрат, увлажненный до 60% от полной влагоемкости раствором МФК (0.05 моль/л), приготовленным на питательном растворе Кюпа. Контроль – питательный раствор Кюпа. На 14-й день определяли содержание пластидных пигментов в ли-

стях, активность процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в растительных летках и показатели линейного роста ячменя.

Интенсивность процессов ПОЛ анализировали по цветной реакции тиобарбитуровой кислоты с малоновым диальдегидом (МДА), который образуется в процессе ПОЛ [5]. Содержание пластидных пигментов определяли в ацетоновой вытяжке спектрофотометрически [6]. **Опыты были выполнены в трехкратной повторности.** Полученные данные обрабатывали с использованием стандартных статистических методов.

Инокуляция семян ЦБ при проращивании приводила к изменению интенсивности процессов ПОЛ в корнях и листьях опытных растений. ЦБ *N. linckia* снижала интенсивность процессов ПОЛ в листьях ячменя (рис. 1А), а обработка семян ЦБ *N. paludosum* – в корнях ячменя (рис. 1В). Инокуляция семян альгологически чистыми культурами ЦБ оказывала протекторное действие на растения, которые выращивали в условиях загрязнения песка МФК. Снижение интенсивности процессов ПОЛ в листьях ячменя отмечали при воздействии МФК и всех видов ЦБ по сравнению с растениями, которые не обрабатывали ЦБ. Инокуляция семян ЦБ *N. paludo-*

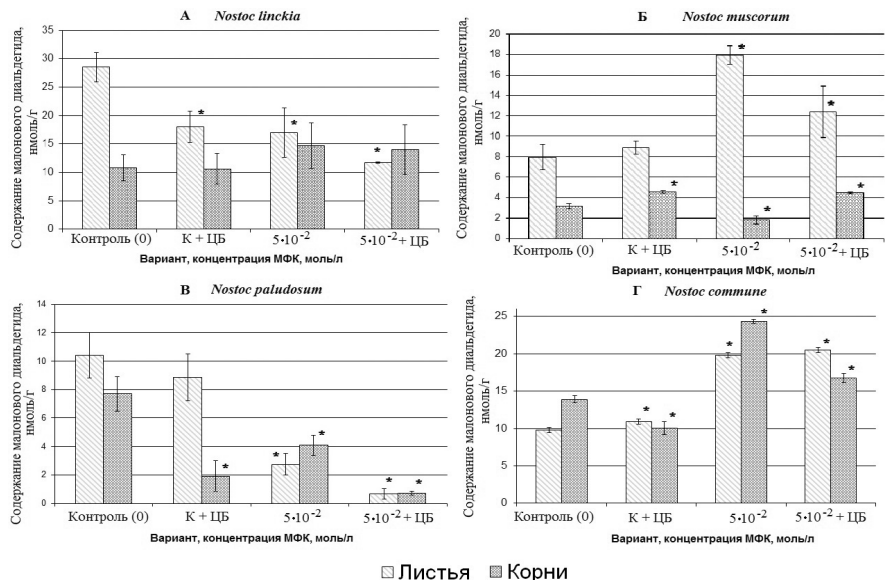


Рис. 1. Влияние МФК и инокуляции семян ЦБ и природными БП на интенсивность процессов ПОЛ в корнях и листьях ячменя: А – *N. linckia*; Б – *N. muscorum*; В – *N. paludosum*; Г – многокомпонентные БП с доминированием *N. commune*; * различия достоверны при $P \geq 0.05$.

sum в большей степени способствовала снижению количества МДА в клетках растений, выращенных в присутствии МФК (рис. 1В). Наиболее чувствительны к инокуляции семян ЦБ были листья, накопление в них МДА было ниже, чем в варианте с МФК.

Снижение интенсивности процессов ПОЛ, вероятно, происходило благодаря активации антиоксидантной защиты в растительных клетках. Каротиноиды выполняют в клетке функции фотосборщиков и фотопротекторов, являясь частью антиоксидантной системы. Отмечено, что в условиях загрязнения субстрата МФК инокуляция растений ЦБ стимулировала накопление хлорофиллов и каротиноидов, что согласуется с низким уровнем МДА в листьях (см. таблицу).

Инокуляция семян природными БП с доминированием *N. commune*, в целом, оказала положительный эффект на жизнедеятельность растений ячменя. Отмечали уменьшение интенсивности процессов ПОЛ в корнях опытных растений (рис. 1Г), накопление хлорофиллов и каротиноидов в листьях (см. таблицу). Однако, обработка семян БП не снижала фитотоксического действия МФК. В вариантах с действием МФК в листьях и корнях растений отмечали высокое содержание МДА, при этом инокуляция семян БП снижала интенсивность процессов ПОЛ лишь в корнях ячменя. Обработка семян БП с доминированием *N. commune* не снижала токсического эффекта МФК на пигментный комплекс, накопление пластидных пигментов в листьях опытных растений было на 40% ниже по сравнению с контролем, отмечали образование некрозов.

Инокуляция семян ЦБ положительно сказывалась на росте ячменя (рис. 2). Обработка семян альгологически чистыми культурами снижала ростингибирующее действие МФК на корни (рис. 2А, Б, В). Длина корней ячменя в опытах с предпосевной инокуляцией семян ЦБ и действием МФК была на 10–15% выше по сравнению с растениями, которые выращивали на загрязненном МФК субстрате без ЦБ. Обработка семян многовидовыми БП не снижала ингибирующего действия МФК на рост корней. Эти данные согласуются с

Влияние метилфосфоновой кислоты и цианобактериальной инокуляции на накопление пластидных пигментов в листьях ячменя

Вариант	<i>N. linckia</i>		<i>N. muscorum</i>		<i>N. paludosum</i>		Биопленки с доминированием <i>N. commune</i>	
	Карот.	Хл. (а+б)	Карот.	Хл. (а+б)	Карот.	Хл. (а+б)	Карот.	Хл. (а+б)
	содержание, % к контролю							
ЦБ	95	113	156*	169*	410*	174*	151*	143*
МФК	112	128*	109	112	461*	179*	61*	62*
МФК+ЦБ	115	148*	128*	136*	418*	152*	60*	58*

Примечание. Карот. – каротиноиды, Хл. – хлорофиллы.

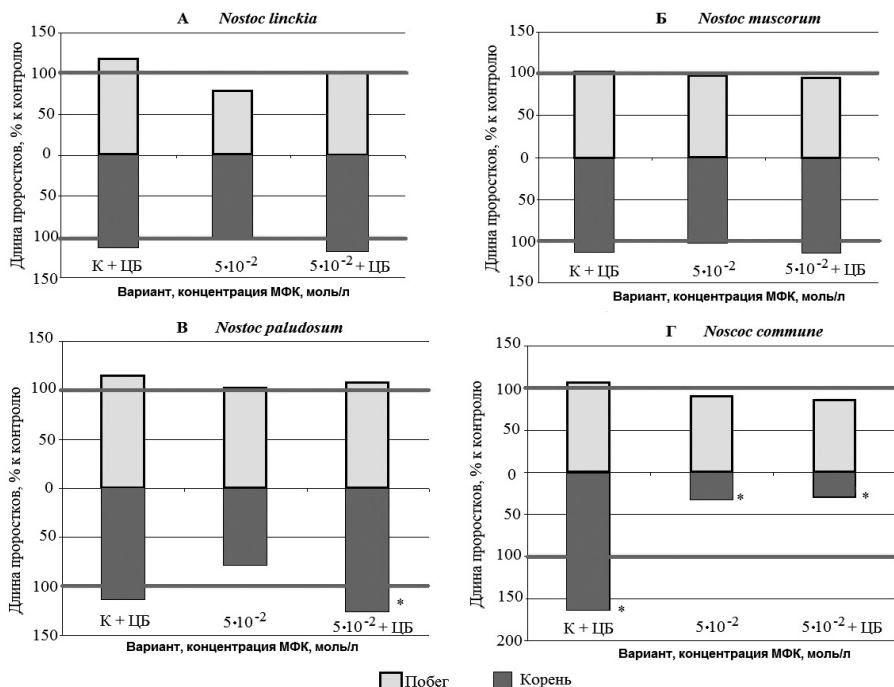


Рис. 2. Влияние МФК и инокуляции семян ЦБ на показатели линейного роста ячменя (песчаная культура): А – *N. linckia*; Б – *N. muscorum*; В – *N. paludosum*; Г – природные многокомпонентные БП с доминированием *N. commune*.

биохимическими изменениями в клетках, вызванными обработкой растений природными БП с доминированием *N. commune*, в условиях загрязнения песка МФК.

Таким образом, в опытах на песчаной культуре выявлено, что обработка семян альгологически чистыми культурами ЦБ *N. muscorum*, *N. linckia*, *N. paludosum* оказывала протекторное действие на растения в условиях загрязнения МФК. Инокуляция семян альгологически чистыми культурами ЦБ снижала интенсивность процессов ПОЛ в клетках, способствовала накоплению пластидных пигментов и оказывала ростостимулирующее действие на растения в условиях загрязнения МФК. Обработка семян многовидовыми БП с доминированием *N. commune* не снижала фитотоксического действия МФК на растения, что, по-видимому, обусловлено особенностями функционирования многовидового консорциума в условиях химического загрязнения.

Литература

1. Домрачева Л.И. Цветение почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.
2. Gantar M. Mechanical damage of roots provides enhanced colonization of the wheat endorhizosphere by the dinitrogen-fixing cyanobacterium *Nostoc* sp. Strain 2S9B // Biol. Fertil. Soils. 2000. V. 32, iss. 3. P. 390–395.
3. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями / ред. В.В. Игнатов. М.: Наука, 2005. 262 с.
4. Биопленки *Nostoc commune* – особая микробная сфера / Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова, О.А. Пегушина, А.И. Фокина // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 15–20.
5. Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. 208 с.
6. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–171.

INFLUENCE OF CYANOBACTERIAL INOCULATION ON PLANT VIABILITY IN THE CONDITIONS OF CHEMICAL POLLUTION

E.V. Koval¹, S.Yu. Ogorodnikova²

¹ Vyatka State University, Kirov, Russia

² Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktывkar, Russia

The effect of pre-sowing inoculation of barley seeds with cyanobacteria *Nostoc muscorum*, *N. linckia*, *N. paludosum* and multi-species biofilms dominated by *N. commune* on the state of plants, grown with sandy substrate contaminated by methylphosphonic acid (MPA) was studied. Seed treatment with algologically pure cyanobacterial cultures protected plants from MPA contamination. Seed inoculation with algologically pure cultures of the cyanobacteria reduced the intensity of lipid peroxidation processes in cells, contributed to the accumulation of plastid pigments and stimulated plant growth when the substrate was contaminated. Seed treatment with multi-species biofilms dominated by *N. commune* did not reduce the phytotoxic effect of MPA on plants.

ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ («ЦИАНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ») В НАУЧНОМ НАСЛЕДИИ Г.А. НАДСОНА

Н.Н. Колотилова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: kolotilovan@mail.ru

В 2017 г. отмечалось 150-летие со дня рождения крупного российского ботаника и микробиолога, организатора науки академика Георгия Адамовича Надсона (1967–1939) [1], в 2019 г. исполнилось 80 лет со дня трагической гибели ученого. Юбилейные даты, радостные или горькие, как правило, служат хорошим поводом оглянуться в прошлое, отдать дань памяти, напомнить о жизни и деятельности человека, найти новые грани в его научном наследии и взглянуть на них с позиций современности.

Георгий Адамович Надсон родился 23 апреля 1867 г. в Киеве, с 1879 г. жил в Санкт-Петербурге. По окончании Пятой Санкт-Петербургской гимназии (1885 г.) он поступил на физико-математический факультет Императорского Санкт-Петербургского университета, который окончил в 1889 г. с дипломом первой степени. Его непосредственными учителями были академик А.С. Фаминцын и И.П. Бородин. Наибольшее влияние на формирование молодого ученого оказал Андрей Сергеевич Фаминцын, энциклопедически образованный ученый, основатель физиологии растений в нашей стране. Под его руководством Г.А. Надсоном была написана первая научная работа «Образование крахмала в хлорофилоносных клетках растений», за которую автор был удостоен золотой медали. По окончании университета Георгий Адамович был оставлен для подготовки к получению профессорского звания на кафедре ботаники. В 1891 г. он был утвержден хранителем ботанического кабинета университета. Первым направлением его научных поисков стало изучение биологии низших растений; этой темой он продолжал интересоваться фактически до конца жизни, несмотря на разнообразные научные интересы. Объектами ранних исследований Г.А. Надсона были преимущественно водоросли, грибы, в том числе дрожжи, а также бактерии (пурпурные, зеленые и бесцветные серные бактерии, светящиеся бактерии и др.). В 1892 г. Г.А. Надсон был командирован в Европу, где в лаборатории О. Бючли в Германии изучал цитологию бактерий и циановых (синезеленых) водорослей; большое значение имели и его полевые исследования на о-ве Гельголанд и других биологических станциях. В 1895 г. он защитил диссертацию на степень магистра ботаники «О строении протопласта циановых водорослей», а в 1903 г. – диссертацию на степень доктора ботаники «Микроорганизмы как геологические деятели».

В 1899 г. Г.А. Надсон получил должность библиотекаря Санкт-Петербургского ботанического сада. С момента основания Женского медицинского института (1897 г.) Георгий Адамович читал в нем лекции по ботанике и общей микробиологии, до 1929 г. возглавлял кафедру ботаники. Также он читал лекции по бактериологии на Высших женских естественных курсах М.А. Лохвицкой-Скалон и в других учебных заведениях. В 1914 г. Г.А. Надсоном был создан «Журнал микробиологии» – первый отечественный научный микробиологический журнал, что оказало большое влияние на развитие микробиологии в России.

Активная научная и организационная деятельность Г.А. Надсона продолжалась и после революции 1917 г. Он был одним из основателей Государственного рентгенологического и радиологического института в Петрограде (1918 г.), где работал с 1918 по 1937 г. Здесь им были проведены основополагающие исследования в обла-

сти изучения изменчивости микроорганизмов, заложившие основы генетики микроорганизмов.

В 1928 г. Г.А. Надсон был избран членом-корреспондентом, а в 1929 г. – членом АН СССР. В 1930 г. им была организована Микробиологическая лаборатория АН СССР, которая после переезда вместе с Академией наук в Москву была превращена в Институт микробиологии АН СССР. Здесь была создана крупнейшая отечественная школа микробиологов. Сегодня Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН в составе ФИЦ РАН является главным научным микробиологическим институтом в нашей стране. Г.А. Надсон был его первым директором и возглавлял его до 1937 г.

С 1936 г. в СССР активизировались знаменитые «партийные чистки», не обошли они и Институт микробиологии. Особому преследованию подвергались исследования, связанные с изучением изменчивости и наследственности. 29 октября 1937 г. Г.А. Надсон был арестован по сфабрикованному обвинению в контрреволюционной деятельности и участии в террористической организации; 14 апреля 1939 г. он был приговорен по обвинению в участии в террористической организации, а 15 апреля расстрелян и похоронен на «Коммунарке». Реабилитирован в 1956 г. [2].

Долгое время имя и научные достижения Г.А. Надсона практически не упоминались в печати. В связи со 100-летием со дня рождения в 1967 г. был опубликован двухтомный сборник его избранных трудов, что способствовало возрождению интереса к его работам. В 2019 г. благодаря проекту «Последний адрес» на месте дома, где жил в Москве Г.А. Надсон, был установлен мемориальный знак.

Среди многочисленных научных исследований Г.А. Надсона заметное место занимают работы, связанные с изучением цианобактерий (синезеленых, или циановых водорослей). Можно отметить три основных направления таких исследований, тематика которых долгое время сохраняла свою актуальность.

Одна из первых фундаментальных работ Г.А.Надсона – его магистерская диссертация (1895 г.) – была посвящена цитологии синезеленых водорослей [3]. Используя методические возможности того времени, он подтверждает отсутствие оформленного ядра у циановых водорослей, описывает структурированность их цитоплазмы, наличие включений пигментов и запасных веществ. Задолго до появления терминов «прокариоты» и «эукариоты» ученый фактически оперирует представлениями об этих типах структуры клеток. Нужно отметить, что подобные представления, которые активно обсуждались в Санкт-Петербургском университете в лаборатории учителя Г.А. Надсона А.С. Фаминцына, впоследствии нашли отражение в гипотезах об эволюции клетки и, в частности, теории эндосимбиогенеза. В заключительной части работы, сохраняя название

«протопласта» для клеточного содержимого организмов с оформленным ядром, Г.А. Надсон предлагает для протопласта синезеленых водорослей и бактерий новый термин – «архипласт», подчеркивая этим, что, вероятно, он является «наиболее простым и примитивным из ныне известных жизненных субстратов» [3, с. 74].

Второе направление исследований связано с изучением свойств и функции пигментов, а также исследованием влияния света на окраску синезеленых водорослей. Используя различные растворители, Надсон одним из первых получает хотя бы частично очищенные препараты пигментов грибов, лишайников, водорослей, сравнивает их физико-химические свойства. Еще в 1891 г. им было проведено одно из наиболее подробных и тщательных для того времени исследований спектральных свойств и химических особенностей фикоцианина, выделенного из клеток осциллятории (*Oscillaria frolichii* Ktz.) [4]. Позднее, исследуя влияние силы света (освещенности) на окраску *Phormidium laminosum* Gomont., ученый выдвигает новое для науки предположение о защитной роли некоторых пигментов водорослей «против слишком яркого и потому вредного света» [5, с. 227].

Одной из любимых тем исследований Г.А. Надсона стало изучение сверлящих водорослей, в том числе синезеленых. К этим исследованиям, начатым на рубеже веков [6], он возвращался до конца своей жизни. Начало исследований было положено наблюдениями на о-ве Гельголанд за раковинами рачков *Balanus*, а затем различных моллюсков, окрашенными и изъеденными сверлящими водорослями, среди которых автор отметил представителей *Hyella*, *Plectonema*, а также зеленой водоросли *Gomontia*. В дальнейшем представители *Huella caespitosa* Born. et Flah. были обнаружены не только на различных раковинах, но и «вкрапленными» в известковые породы, слагающие остров, показана их роль в разрушении меловых утесов. Позднее сверлящие водоросли были обнаружены Г.А. Надсоном в тропическом поясе Атлантики, Черном и Каспийском морях, а также на известковых породах в некоторых пресноводных водоемах России, Франции, Северной Америки. Им была дана характеристика ряда их представителей, описано их географическое распространение. Наиболее подробно обсуждались физиологические особенности и геологическое значение представителей рода *Hyella*. Механизм воздействия на карбонатные породы связан, по мнению Г.А. Надсона, с выделением водорослями щавелевой кислоты.

В своем фундаментальном исследовании, посвященном сверлящим водорослям, Г.А. Надсон подчеркнул их роль в круговороте кальция, разрушении и растворении известковых отложений, что тогда было мало освещено в литературе. Статья кончается словами: «Сверлящие водоросли широко распространены на Земле и давно на

ней живут. Их роль, малозаметная на первый взгляд, в итоге поистине грандиозна. Миллионы лет медленно, но упорно и непрерывно сверлят они камни и раковины, разрыхляют их и облегчают прибою и волнам их разрушительную работу... и вновь вовлекается ими кальций в великий круговорот» [6, с. 112].

Литература

1. Курсанова Т.А. Судьба ученого в контексте идеологической борьбы в Академии наук в СССР. К 150-летию академика Г.А. Надсона (1867–1939) // Историко-биологические исследования. 2017. Т. 9, № 3. С. 54–79.
2. Захаров-Гезехус И.А. Георгий Адамович Надсон // Выпускники Петербургского университета: шесть судеб. М.: Ваш формат, 2017. С. 56–79.
3. Надсон Г.А. О строении протопласта циановых водорослей // Избранные труды. М.: Наука, 1967. Т. 1. С. 66–75.
4. Надсон Г.А. Заметка о фикоциане осциллярий и его отношениях к другим растительным пигментам // Избранные труды. М.: Наука, 1967. Т. 1. С. 60–66.
5. Надсон Г.А. О влиянии силы света на окраску водорослей // Избранные труды. М.: Наука, 1967. Т. 1. С. 219–229.
6. Надсон Г.А. Сверлящие водоросли и их значение в природе // Избранные труды. М.: Наука, 1967. Т. 1. С. 95–113.

SOME PROBLEMS OF THE INVESTIGATIONS OF CYANOBACTERIA (CYANOPHYCEAE) IN THE SCIENTIFIC HERITAGE OF G.A.NADSON

N.N. Kolotilova

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

G.A. Nadson (1867–1939) is an outstanding scientist and organizer of science, the founder and the first director of the Institute of Microbiology, he was executed in 1939. The most important branch of his pioneer investigations is linked with the X-ray and UV-induced mutagenesis of yeasts.

The scientific heritage of Nadson is rich: these are works on the geological activity of microorganisms, on symbiotic and antagonistic interrelations of organisms, on pigments and their functions, on the biology and cytology of sulfur bacteria, luminescent bacteria, algae, fungi and yeasts, etc. Among these different scientific branches we can note three directions linked with the study of cyanobacteria (blue-green algae, or Cyanophyceae). This is the cytological study of the protoplast structure of blue-green algae, analysis of their pigments and the investigations of the ecology of boring algae and their role in the cycle of calcium.

ПОТЕНЦИАЛЬНОЕ УЧАСТИЕ НАРУЖНЫХ КАРБОАНГИДРАЗ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В CO_2 -КОНЦЕНТРИРУЮЩЕМ МЕХАНИЗМЕ

Е.В. Куприянова, М.А. Синетова, К.С. Мионов, А.В. Леусенко,
Д.А. Габриелян, Н.А. Пронина
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия
E-mail: ivlaanov@mail.ru

Цианобактерии являются одними из древнейших организмов на нашей планете. Их остатки обнаруживают в осадочных породах, возраст которых составляет около 3.8 млрд лет. Становление оксигенного фотосинтеза у цианобактерий происходило примерно 3.5 млрд лет назад, когда концентрация CO_2 в атмосфере была по разным оценкам в 100–1000 раз выше современной, а O_2 практически отсутствовал. Таким образом, ранняя модель фотосинтетического аппарата была приспособлена именно к этим условиям. В последующие 1.5 млрд лет в составе атмосферы произошли глобальные изменения [1]. В результате минерализации циано-бактериальных сообществ и образования строматолитов, огромное количество CO_2 оказалось связанным в карбонаты. Одновременно фотосинтетический O_2 постепенно насыщал атмосферу. Примерно 2 млрд лет назад уровень его содержания достиг 1% от современного, что ознаменовало начало атмосферы современного, окислительного типа.

Новые условия оказались для фотоавтотрофов критическими. Атмосферная концентрация CO_2 стала ниже $K_m(\text{CO}_2)$ для рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы (РБФК/О); одновременно ситуация осложнялась усилением доли оксигеназной реакции, катализируемой этим бифункциональным ферментом. Как результат, в новых условиях ранняя модель фотосинтеза перестала эффективно выполнять свои функции, что привело к формированию адаптивных механизмов, позволяющих сохранять фотосинтетическую продуктивность.

CO_2 -концентрирующий механизм цианобактерий и микроводорослей (ССМ, от англ. « CO_2 -concentrating mechanism») является одной из стратегий адаптации к низкому уровню CO_2 в современной атмосфере. Результатом его работы стало поддержание высокой концентрации молекул CO_2 вблизи активных центров РБФК/О, что способствует повышению эффективности реакции карбоксилирования. При ССМ наравне с C_4 - и САМ-фотосинтезом клетка, по сути, восстанавливает внутри себя условия ранней CO_2 -богатой атмосферы. Однако, в отличие от механизмов концентрирования CO_2 , функционирующих у C_4 - и САМ-растений, ССМ относится к индуцибельным процессам, который включается только при снижении concentra-

ции неорганического углерода (C_i) в окружающей среде. Еще одной стратегией адаптации к условиям современной атмосферы является C_3 -фотосинтез, основанный на увеличении аффинности РБФК/О к CO_2 . Примечательно, что цианобактерии и микроводоросли также утилизируют углерод по C_3 -типу, однако РБФК/О сохраняет низкое сродство к CO_2 , а ССМ служит как бы «надстройкой» к циклу Кальвина-Бенсона.

Действие ССМ основано на слаженной работе систем поглощения C_i и работе ферментов карбоангидраз (КА), катализирующих обратимую реакцию гидратации диоксида углерода: $CO_2 + H_2O = H^+ + HCO_3^-$. КА имеют крайне широкое распространение в живой природе и обнаружены у представителей всех групп живых организмов. Белки, обладающие КА-активностью, могут иметь различия в первичной аминокислотной последовательности, трехмерной структуре, структуре активного сайта и каталитических свойствах, иметь разную внутриклеточную локализацию, а также выполнять различные функциональные и физиологические роли. У цианобактерий КА расположены в карбоксисомах, тилакоидных мембранах либо ассоциированы с клеточными оболочками.

Эффект CO_2 -концентрирования при ССМ цианобактерий достигается путем последовательного образования внутриклеточного пула C_i в виде HCO_3^- при участии транспортеров бикарбоната (BCT1, SbtA и VicA) и систем поглощения CO_2 (NDH-1_{3/4}). Далее HCO_3^- при участии карбоксисомальных КА превращается в CO_2 в непосредственной близости от активных центров РБФК/О. К карбоксисомальным КА у разных цианобактерий относятся белки CsaA/CsoSCA и CsmM. Карбоксисомы представляют собой специализированный микрокомпартмент, отделенный от содержимого цитоплазмы белковой оболочкой. Нахождение РБФК/О и КА в карбоксисомах в непосредственной близости друг от друга предотвращает утечку CO_2 и обеспечивает эффективность карбоксилирования рибулозо-1,5-бисфосфата. Таким образом, классическая схема работы ССМ цианобактерий не требует участия иных форм КА, кроме карбоксисомальной.

К наружным КА цианобактерий относятся белки EcaA и EcaB, открытые более 20 лет назад. Их потенциальное местонахождение во внешних от цитоплазматической мембраны слоях клетки изначально предполагалось в связи с присутствием сигнальной лидерной последовательности у EcaA и наличием гипотетического сайта связывания с липидами липопротеинов у EcaB. Недавнее исследование показало, что основное количество EcaB связано с тилакоидными мембранами, и только небольшая часть белка ассоциирована с цитоплазматической мембраной или находится в периплазме [2]. Одновременно присутствие EcaA во внешних клеточных слоях цианобактерий

нобактерий на настоящее время показано только для двух видов – *Anabaena* sp. PCC 7120 [3] и *Cyanothece* sp. ATCC 51142 [4].

Поскольку долгое время после открытия EcaA и EcaB их ферментативная активность не была подтверждена, данный факт ставил под сомнение их физиологическую значимость. Было показано, что, по крайней мере, у *Synechococcus elongatus* PCC 7942 EcaA не имеет определенной роли в CO₂-концентрировании [3]. Помимо потенциального участия наружных КА в ССМ, рассматривались теории, что они могут способствовать работе транспортеров C₁, служить сенсорами уровня CO₂ в окружающей среде или же предотвращать утечку CO₂ из клеток. Однако, до сих пор эти предположения не нашли ясного подтверждения.

Наличие специфической КА активности у EcaB было установлено совсем недавно [2]. Роль этого белка пока определена только для тилакоидной формы EcaB, которая вовлечена в регуляцию конверсии CO₂ в HCO₃⁻ с помощью систем поглощения CO₂ (NDH-1_{3/4}) и участвует в диссипации избытка световой энергии и предотвращении фотоингибирования. Наше недавнее открытие специфической КА активности у рекомбинантного белка EcaA из *Synechococcus elongatus* PCC 7942 не смогло дать ответа на вопрос о его физиологической роли у этой пресноводной цианобактерии в силу того, что присутствие EcaA у самих клеток *Synechococcus* не очевидно. Одновременно для EcaA из морской цианобактерии *Cyanothece* sp. ATCC 51142 КА активность была подтверждена нами как *in vivo* на целых клетках, так и *in vitro* на примере рекомбинантного белка [4]. Более того, на настоящий момент EcaA из *Cyanothece* sp. ATCC 51142 является единственным известным белком, достоверно обеспечивающим наружную КА-активность у цианобактерий.

Содержание и активность EcaA во фракции периплазматических белков клеток *Cyanothece*, выращенных при естественной атмосферной концентрации CO₂ (0.04%), была выше по сравнению с таковыми, культивирование которых происходило при 1.7% CO₂ [4]. Данный факт может указывать на участие EcaA в ССМ у *Cyanothece*. Однако, нам не удалось подтвердить это напрямую по анализу изменения экспрессии гена *ecaA* при адаптации к пониженному содержанию CO₂. Уровень транскрипта *ecaA* в условиях эксперимента изменялся незначительно, в отличие от отчетливого увеличения уровня мРНК маркерных генов индуцибельных компонентов ССМ. Известно, что многие гены, продукты которых участвуют в CO₂-концентрировании, не индуцируются в условиях низкого содержания экзогенного C₁. Таким образом, отсутствие транскрипционной активации *ecaA* не может служить абсолютным доказательством того, что соответствующая КА не принимает участия в ССМ.

Говоря о роли наружных КА цианобактерий в ССМ, необходимо учитывать теории эволюционного происхождения этого механизма. Ранее нами было выдвинуто предположение, что в Докембрии в клетках цианобактерий мог функционировать так называемый «пре-ССМ», компонент которого несли иную функцию, отличную от CO_2 -концентрирования. Пре-ССМ мог работать на ограничение потока C_1 внутрь клетки из CO_2 -богатой среды, одновременно обеспечивая базовое протекание фотосинтетических реакций. Такое ограничение могло достигаться путем предварительной конверсии CO_2 в HCO_3^- в периплазматическом пространстве клетки при участии наружных КА с последующим контролем поглощения HCO_3^- низкоаффинными транспортными системами (ТС). Наличие наружных карбоангидраз и низкоаффинных ТС показано для современных реликтовых алкалофильных цианобактерий – прямых потомков микробных сообществ Докембрия [5]. Нами было выдвинуто предположение, что наружные КА могли также принимать опосредованное участие в стоке атмосферного CO_2 при минерализации древних циано-бактериальных сообществ и формировании строматолитов. Одновременно низкоаффинные ТС алкалофильных цианобактерий, очевидно, по сей день выполняют функцию по регулированию потока HCO_3^- , поступающего в клетку из C_1 -богатой среды содовых озер.

После появления кислородной атмосферы пре-ССМ, вероятно, эволюционировал до создания того CO_2 -концентрирующего механизма, который функционирует в клетках современных цианобактерий. Гены наружных КА могли остаться в геноме этих прокариот в виде артефакта или же соответствующие им белки приобрели иную физиологическую роль, которую еще предстоит установить.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 19-04-00457 и РНФ 14-14-00904.

Литература

1. Заварзин Г.А. Становление биосферы // Вестник РАН. 2001. Т. 71, № 11. С. 988–1001.
2. A thylakoid-located carbonic anhydrase regulates CO_2 uptake in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 / N. Sun, X. Han, M. Xu, A. Kaplan, G.S. Espie, H. Mi // *New Phytol.* 2019. V. 222, N 1. P. 206–217.
3. Soltés-Rak E., Mulligan M.E., Coleman J.R. Identification and characterization of gene encoding a vertebrate-type carbonic anhydrase in cyanobacteria // *J. Bacteriol.* 1997. V. 179, N 3. P. 769–774.
4. Highly active extracellular α -class carbonic anhydrase of *Cyanothece* sp. ATCC 51142 / E.V. Kupriyanova, M.A. Sinetova, K.S. Mironov, G.V. Novikova, L.A. Dykman, M.V. Rodionova, D.A. Gabrielyan, D.A. Los // *Biochimie.* 2019. V. 160, N 1. P. 200–209. doi: 10.1016/j.biochi.2019.03.009
5. Куприянова Е.В., Самылина О.С. CO_2 -концентрирующий механизм и его особенности у галоалкалофильных цианобактерий // *Микробиология.* 2015. Т. 84, № 2. С. 144–159.

POTENTIAL INVOLVEMENT OF EXTRACELLULAR CARBONIC ANHYDRASES
OF CYANOBACTERIA IN CO₂-CONCENTRATING MECHANISM

E.V. Kupriyanova, M.A. Sinetova, K.S. Mironov, A.V. Leusenko,
D.A. Gabrielyan, N.A. Pronina
K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia

The early model of photosynthetic machinery was adapted to conditions of the ancient atmosphere with a high [CO₂]/[O₂] ratio. Under modern environment with low atmospheric CO₂ concentration photoautotrophic organisms are forced to support mechanisms which allow to maintain high photosynthetic activity. CO₂-concentrating mechanism (CCM) of cyanobacteria is a such adaptive mechanism, which operation before the Calvin-Benson cycle provides high [CO₂]/[O₂] ratio in the vicinity of the Rubisco, to promote the carboxylation reaction and suppress the oxygenase reaction. General CCM scheme is based on the cooperation of inorganic carbon uptake systems and carboxysomal carbonic anhydrases (CAs). The potential participation of extracellular CAs, which enzymatic activity was only recently proven, in cyanobacterial CCM is discussed.

**ИЗУЧЕНИЕ СОСТАВА НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ МЕТАБОЛИТОВ
ЦИАНОБАКТЕРИЙ И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ
В НАКОПИТЕЛЬНОЙ КУЛЬТУРЕ И ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ
ИХ ПРИМЕНЕНИЯ В БОРЬБЕ С «ЦВЕТЕНИЕМ» ВОДЫ**

Е.А. Курашов¹, Ю.В. Батаева², Ю.В. Крылова³, М.С. Саткалиева²

¹ Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург, Россия

² Астраханский государственный университет, Астрахань, Россия

³ Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Санкт-Петербург, Россия

E-mail: aveatab@mail.ru

В водных экосистемах низкомолекулярные органические соединения (НОС) являются продукцией водорослей, цианобактерий и макрофитов [1]. Благодаря синтезу и выделению в окружающую среду различных НОС водоросли и цианобактерии вступают в разнообразные взаимоотношения в альгоценозах, важнейшими из которых являются аллелопатические [2]. Расшировка механизмов образования метаболитов фитопланктона, установление их химической природы и трансформации в водной среде представляет большой интерес для получения природных противомикробных, антифунгальных и антиводорослевых препаратов путем управляемого биосинтеза с использованием водорослей.

Цель работы – исследовать качественный и количественный состав растворенных НОС (вторичных метаболитов) цианобактерий и микроводорослей в экспериментальных микроэкосистемах с использованием метода хромато-масс-спектрометрии.

Опытная накопительная культура, полученная на основе речной воды, отобранной в р. Ахтубе (рукав р. Волги) на территории Астраханской области, культивировалась в лаборатории биотехно-

логий Астраханского госуниверситета на основе питательной среды BG_N11 для цианобактерий. Культивирование проводили при температуре 22-25 °С и естественном освещении. Для выделения экзометаболитов 500 см³ отфильтрованной культуральной среды экстрагировали 6 мл гексана. Экстракты сохраняли в морозильной камере до проведения хромато-масс-спектрометрического исследования. В статье приведены данные по трем точкам наблюдений за микроэкосистемой: первая проба – постановка накопительной культуры с внесением речной воды и питательной среды; вторая – спустя две недели после культивирования; третья проба – через месяц после культивирования.

Состав НОС микроводорослей в накопительной культуре выявляли в полученных гексановых экстрактах на хромато-масс-спектрометрическом комплексе TRACE DSQ II (Thermo Electron Corporation) с квадрупольным масс-анализатором. Идентификацию обнаруженных веществ проводили с использованием библиотек масс-спектров «NIST-2005» и «Wiley».

Хроматографический анализ трех исследованных проб показал, что в культуральной среде водорослей и цианобактерий находятся насыщенные, ненасыщенные и ароматические углеводороды, карбоновые кислоты, фенольные и терпеновые соединения и их производные.

В начальной пробе (нативная речная вода р. Ахтубы) обнаружено 22 НОС, из которых шесть неидентифицированных. Среди 22 соединений наибольшее процентное содержание от общего объема экстракта приходится на лимонен (1-метил-4-проп-1-ен-2-илциклогексен) (19.71%) и 2-гептеналь (12.84%), которые относятся к терпенам и терпеноидам. Данные соединения широко распространены в природе и имеют важное значение для сохранения экологического баланса в межвидовых взаимоотношениях бактерий, цианобактерий, микроводорослей и их симбионтов, макрофитов, простейших, беспозвоночных и растений, а также между различными трофическими уровнями [3]. Эти метаболиты проявляют широкий спектр биологических свойств и участвуют практически во всех функциональных проявлениях действия низкомолекулярных органических веществ в водоемах.

Выявлены соединения: гексанон, гексанол, фталаты, додекан, тетрадекан. Содержание ароматических соединений (фталатов) в первой пробе составляло от 2.27 до 3.65%.

В начальной пробе присутствовали алканы – додекан и тетрадекан. Во второй срок наблюдений в микроэкосистеме уже были обнаружены 13 соединений алканового ряда (включая упомянутые выше) с содержанием 0.48–7.27%, что однозначно связано с функционированием альго-бактериального сообщества. В достаточно вы-

соких концентрациях появились гексакозан и гептакозан (6.44 и 7.27%). Всего во второй пробе обнаружено 32 НОС, из которых четыре не идентифицированы. В наибольшей концентрации содержалась бензойная кислота (12.05%), которая отсутствовала в первой пробе. Она участвует в аллелопатических взаимодействиях многих наземных и водных растений. Бензойная кислота в свободном виде и в виде сложных эфиров встречается в составе многих растений и животных.

Во второй пробе присутствуют те же фталаты, соединение камфора, которая известна как антибактериальный агент с активными антагонистическими свойствами. Появились жирные кислоты, суммарная концентрация составила 1.52% от общего количества НОС. Особое внимание заслуживает обнаруженный маноол, отличающийся значимыми биохимическими, фармакологическими, физиологическими и токсикологическими свойствами. Так, маноол является одним из главных компонентов эфирного масла рдеста маленького.

Проходящая в накопительной культуре сукцессия привела к увеличению числа обнаруживаемых в культуральной жидкости НОС. Об этом свидетельствуют результаты исследования третьей пробы, в которой было обнаружено уже 53 соединения, восемь из которых остались неидентифицированными. Состав соединений третьей пробы существенно отличается от первой и второй разнообразием компонентного состава, увеличением доли терпенов, насыщенных углеводов, спиртов, альдегидов, кетонов.

Оценка сходства компонентного состава НОС культуральной жидкости микроэкосистемы в разные сроки по индексам сходства Жаккара и Сьеренсена показала, что с течением времени состав экзометаболитов сильно изменился. Так, наибольшие отличия наблюдались между исходной водой и культуральной жидкостью спустя месяц после культивирования. Это показывает, что состав присутствующих в воде НОС прежде всего определяется функционирующей микрофлорой.

Следует отметить, что к третьему сроку наблюдений (месяц существования микроэкосистемы) по сравнению со вторым сроком произошло значительное снижение как числа присутствующих в воде алканов (с 13 до 4), так и их относительного содержания (с 55.16 до 30.48%). При этом наиболее высоко было процентное содержание октакозана, которое выросло с 5.06 до 23.78%. Абсолютная концентрация алканов снизилась с 0.128 до 0.076 мг/л. Высокое содержание в составе НОС третьего срока отмечено также для терпена (Е)-3,7-диметилгект-2-ена (7.14%).

Выявленные в третьей пробе додецен и тетрадецен относят к антропогенным соединениям и рассматривают их как загрязнителей окружающей среды. Однако факт их отсутствия в исходной воде и

во второй срок наблюдений (через две недели) показывает, что они синтезируются микрофлорой, являясь ее экзометаболитами.

В течение месяца инкубирования накопительной культуры проводили визуальные и микроскопические наблюдения за развитием альгофлоры. В культуральной среде трех проб выявлены представители цианобактерий, диатомовых, зеленых и эвгленовых водорослей, но доминирующими оказались цианобактерии, а наибольшим разнообразием отличались диатомовые водоросли.

Изучение альгофлоры показало доминирование в исходной пробе цианобактерий вида *Gomphosphaeria naegelina* (Kutz.) и диатомовых водорослей вида *Cocconeis placentula* (Ehr.), *Navicula* sp. (Bory.). Встречались цианобактерии *Gloeocapsa* sp. (Kutz.), диатомовые водоросли *Stephanodiscus* sp. (Ehr.), *Gomphonema constrictum* (Ehr.), *Melosira* sp. (Ag.), *Cyclotella* sp. (Kutz.), *Cymbella* sp. (Ag.), зеленые водоросли *Chlamidomonas simplex* (Pasch.), эвгленовые *Trachelomonas verrucosa* (Stokes).

При микроскопическом анализе второй пробы, обнаружено увеличение числа клеток цианобактерий вида *Gloeocapsa* sp. в толще среды до 4.9×10^2 кл./мл по сравнению с первой пробой. Присутствовали цианобактерии *Gomphosphaeria* sp., диатомовые водоросли *Navicula* sp., *Cocconeis* sp., *Stephanodiscus* sp., *Cymbella* sp., зеленые водоросли *Chlorella vulgaris* (Beij.).

Микроскопическое исследование третьей пробы показало доминирование (7.0×10^4 кл./мл) в толще среды цианобактерий рода *Gloeocapsa*, в поверхностной пленке – диатомовых водорослей рода *Navicula*. Присутствовали *Cymbella* sp., *Cocconeis placentula*, *Nitzschia* sp. (Hass), *Ankistrodesmus angustus* (Bern), *Actinastrum* sp. (Lagerh.), *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus* sp. (Turp).

В результате анализа альгофлоры культуральной среды обнаружено превалирование в первой пробе цианобактерий вида *G. naegelina*, в третьей пробе – цианобактерий вида *Gloeocapsa* sp., т.е. произошла замена доминантов. Причем эти доминанты отмечены практически в одинаковых количествах: *G. naegelina* – 6.8×10^4 кл./мл (исходная проба), *Gloeocapsa* sp. – 7.0×10^4 кл./мл (через месяц культивирования). В третьей пробе обнаружены скопления зеленых водорослей *C. vulgaris* и *Scenedesmus* sp. Присутствие в большой концентрации (23.78%) октакозана в третьей пробе совпало с массовым развитием цианобактерий *Gloeocapsa* sp. в присутствии диатомовых водорослей рода *Navicula* и зеленых водорослей родов *Chlorella* и *Scenedesmus*.

Микроорганизмы в водной экосистеме находятся в сложном биоценозе, характеризующемся различными взаимоотношениями как между собой, так и с водорослями и макрофитами. Микроорганизмы являются индикаторами, наиболее быстро реагирующими на

изменение окружающей среды. Их развитие и активность находятся в прямой связи с составом органических и неорганических веществ в среде, так как микроорганизмы способны разрушать соединения естественного и антропогенного происхождения.

Эксперименты показали, что увеличение состава и концентрации метаболитов в культуральной среде микрözкосистемы после одного месяца культивирования обусловливается увеличением численности наряду с изменениями в составе водорослей и цианобактерий.

В результате проведенных исследований обнаружен широкий спектр метаболитов водорослей и цианобактерий, которые отражали интенсивно протекающие между ними эколого-биохимические взаимодействия, в том числе и аллелопатические.

Учитывая, что аллелопатическая активность водорослей и цианобактерий обусловлена, как правило, не одним специфическим для конкретных видов соединением, а совокупностью веществ разной природы, обнаруженные в экзометаболитных комплексах разнообразные физиологически активные соединения, обладающие аллелохимическим потенциалом и оказывающие влияние на различные стороны метаболизма клеток водорослей, очевидно, являются значимым фактором формирования и функционирования альгофлоры, поэтому продуцируемые метаболиты водорослей и цианобактерий являются перспективными агентами в борьбе с «цветением» воды.

Исследования выполнены в рамках гранта РФФИ № 13-04-90744 «Оценка состава метаболитов альго-бактериальных сообществ в зависимости от их структуры и видовой разнообразия».

Литература

1. Кирпенко Н.И., Курашов Е.А., Крылова Ю.В. Экзогенные метаболитные комплексы двух синезеленых водорослей в моно- и смешанных культурах / Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Сер. Біологія. 2010. Т. 43, № 2. С. 241–244.
2. Aloysio Da S Ferrao-Filho. Cyanobacteria: Ecology, Toxicology and Management / New York: Nova Science Pub Inc., 2013. 225 p.
3. Amsler C. Algal chemical ecology / Berlin-London: Springer, 2008. 314 p.

BY THE METHOD OF CHROMATO-MASS-SPECTROMETRY INVESTIGATION
OF THE CHEMICAL COMPOSITION OF METABOLITES OF MICROALGAE
AND CYANOBACTERIA IN THE ACCUMULATIVE CULTURE
AND ASSESSMENT OF PROSPECTS OF THEIR USE
IN THE STRUGGLE WITH THE "BLOOM" OF WATER

E.A. Kurashov¹, Y.V. Bataeva², Y.V. Krylova³, M.S. Satkalieva²

¹ Institute of Limnology at the RAS, St. Petersburg, Russia

² Astrakhan State University, Astrakhan, Russia

³ Russian research Institute of fisheries and Oceanography, St. Petersburg, Russia

In aquatic ecosystems, low molecular weight organic compounds are produced by algae, cyanobacteria and macrophytes. Experiments have shown that an increase in the composition and concentration of metabolites in the culture medium of the microecosystem after one month of cultivation is due to an increase in the number along with changes in the composition of algae and cyanobacteria. As a result of the research, a wide range of metabolites of algae and cyanobacteria was found, which reflected the intensive ecological and biochemical interactions between them, including allelopathic ones.

**МИКРОБИАЛЬНЫЕ МИКРОСТРУКТУРЫ
В НИЖНЕКЕМБРИЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ СИБИРИ**

С.Н. Макаренко¹, А.А. Иванов²

¹ Томский государственный университет, Томск, Россия

² Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

E-mail: s.makarenko@ggf.tsu.ru

Современные бактериальные маты (БМ) – сложные сообщества микроорганизмов, среди которых доминируют цианобактерии. Внешне это пленки плесени диаметром от нескольких миллиметров до 2 см, покрывающие субстрат. БМ представляют собой закрытую сбалансированную экосистему с четким разделением на несколько слоев. Плотный верхний слой (поверхность роста) толщиной 1.0–1.5 мм населен цианобактериями-фотосинтетиками и облигатно-аэробными гетеротрофами. Под ней находится подкладка (1 мм), где обитают микроорганизмы, осуществляющие бескислородный фотосинтез, и факультативные аэробы-гетеротрофы. Фотосинтетики приспособились к поглощению в спектре, отличном от спектра цианобактерий верхнего слоя, что позволяет максимально эффективно использовать поступающую в сообщество энергию солнца. Два верхних слоя относятся к фотической зоне, нижележащая толстая бескислородная зона населена различными анаэробами. Нарастание БМ происходит за счет осаждения в верхнем слое карбоната кальция (обычно) или других нерастворимых соединений (фосфора, кремния и др.) при положительном фототаксисе, характерном для организмов зоны роста. Вещество, из которого построен строма-лит, самим БМ не создается: деятельность микроорганизмов лишь структурирует его отложение, придавая причудливые формы. Со-

временные БМ распространены в местах с экстремальными условиями обитания: на дне водоемов с повышенной соленостью (залив Шарк-Бэй в Австралии и др.).

Древние строматолиты, как и современные, развивались в мелководных бассейнах. Форма построек во многом зависела от гидродинамического режима, рельефа дна, текстура построек характеризуется закономерной микрослоистостью, обусловленной чередованием темных и светлых слоев. Строматолиты формировались за счет литификации (минерализации) БМ. Докембрийские и фанерозойские строматолитовые постройки синезеленых водорослей (цианобионтов) широко распространены, имеют разнообразную высоту и форму [1–3].

Маломощная строматолитовая пластовая постройка, входящая в состав бельской свиты нижнего кембрия, пройдена скважиной Хандинская 11Р (юг Восточной Сибири, вблизи северной части оз. Байкал). Под бельской свитой залегает усольская свита, из которой в некоторых районах ее развития, проводится промышленная добыча лучшей в мире соли (г. Усолье Сибирское). Образцы строматолитов бельской свиты изучены с глубин 1554.5 и 1570.0 м. В шлифах обнаружены фрагменты редко сохраняющихся микробильных микроструктур цианобактериальных сообществ (см. вклейку: рис. I, II). Поверхности литифицированных БМ (пластовых строматолитов) окрашены в коричневатый цвет за счет окисления и трассируются в породе мелкозубчатыми стилолитами, сформировавшимися в диагенезе и выполненными черным глинисто-органическим веществом. В шлифах между многочисленными округлыми ячейками с находящимися в них бактериями коккоидной формы (микрোকлонии) присутствуют остатки фоссиллизированной биопленки (внеклеточный полимерный матрикс – EPS) (см. вклейку: рис. I, II) [4]. Пленка участками пропитана сульфидами железа. Современные серные бактерии – анаэробы, имеют сферическую или овальную форму, образуют агрегаты клеток, окруженные слизью, растут при освещении и температуре 20–47 °С. Внутри слоев строматолитов, ближе к поверхности, наблюдаются минерализованные тончайшие нити цианобактерий, скопления сульфатредуцирующих бактерий коккоидной формы, синезеленых водорослей морфологического ряда *Renalcis* – *Gemma* – *Korilophyton* (см. вклейку: рис. II). Микроанализ породы, выполненный на растровом электронном микроскопе (РЭМ), показал повышенное содержание серы на фоне карбонатной составляющей, что может являться результатом активной жизнедеятельности сульфатредуцирующих бактерий в кембрии.

Результаты изучения показывают, что условия роста строматолитов в засолоненных морских лагунах кембрия на юге Сибирской платформы являются достаточно близкими к экстремальным условиям их существования в современном мире.

Литература

1. Раабен М.Е. Строматолиты / ред. А.Ю. Розанов. Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. С. 52–58.
2. Маленкина С.Ю. Юрские микробиальные постройки Русской плиты: органоминализация и породообразующие организмы // Водоросли в эволюции биосферы. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2014. С. 170–186. <http://www.paleo.ru/institute/publications/geo>.
3. Генетические особенности нижнедевонских карбонатных отложений окрестностей поселка Ши́ра (Республика Хакасия) / Н.А. Макаренко, С.Н. Макаренко, С.А. Родыгин, А.Л. Архипов, И.В. Котельникова // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2012. № 1. С. 30–36.
4. Stolz J. Structure of microbial mats and biofilms // Microbial sediments / eds. R.E. Riding, S.M. Awramik. Berlin: Springer-Verlag, 2000. P. 1–8. doi: 10.1007/978-3-662-04036-2_1

MICROBIAL MICROSTRUCTURE IN THE LOWER CAMBRIAN DEPOSITS OF THE SIBERIA

S.N. Makarenko¹, A.A. Ivanov²

¹Tomsk State University, Tomsk, Russia

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Stromatolite buildings (bacterial mats) are widespread from Precambrian to modern times. They represent the microecosystem created by the microbial community. An important role is played by cyano- and sulfate-reducing bacteria. In ancient stromatolites microbial forms are rarely preserved. Interesting data was obtained by the study of stromatolites at the Khandinskaya 11R borehole section from Eastern Siberia. For the first time filamentous and coccoid forms of bacteria were found in thin sections.

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ НЕКОТОРЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ УРОЧИЩА СОРОКАОЗЕРКИ (РЕСПУБЛИКА ХАКАСИЯ)

Е.Г. Макеева

Государственный природный заповедник «Хакасский», Абакан, Россия
Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, Абакан, Россия
E-mail: meg77@yandex.ru

Урочище Сорокаозерки – ровный заболоченный участок, расположенный в центре Койбальской степи в Алтайском районе Республики Хакасия. Оно представляет собой цепочку многочисленных озер (Заливное, Столбовое, Мойрыхколь, Адайколь, Окельколь и др.), протянувшуюся на расстояние около 20 км. Водоемы небольшие по площади (от 0.01 и меньше до 0.5 км²), преимущественно мелководные, пресноводные или солоноватоводные. Все крупные озера сообщаются между собой протоками в виде каналов, проис-

хождение их котловин связано с деятельностью р. Енисей – это старичные озера.

Рельеф окрестностей озер бугристо-дюнный, занятый равнинно-солончаково-песчаной степью (денудационно-аккумулятивная равнина с абсолютными высотами 300–350 м над ур.м.). По берегам озера встречаются мочажинные болота, солончаковые луга и солончаки.

Несмотря на то, что урочище входит в Перспективный список водно-болотных угодий Рамсарской конвенции, имеющих международное значение [1], на части его территории планируется разработка Бейского каменноугольного месторождения (Северо-Западного и Юго-Восточного Кирбинских участков).

Наиболее крупными озерами, расположенными в районе проектируемых участков разреза, являются озера Большое и Столбовое. Данные озера не попадают в зону отработки, предполагается полное сохранение среды для обитания птиц, использование озер в рекреационных целях, хотя в будущем в оз. Большое планируется сброс очищенных карьерных вод [2].

В границу земельных отводов участков также попадает заболоченное мелководное оз. Орасттай, которое будет находиться в непосредственной близости от горных работ, рядом с внешним отвалом. Так как это озеро не имеет постоянной подпитки, как озера Большое и Столбовое, в первые годы работы предприятия озеро будет осушено в результате образования депрессионной воронки [2].

Площадь оз. Большое (Харыхколь) – 0.33 км², длина озера – 1.8 км, ширина – 0.4 км (по данным Google Earth Pro на октябрь 2018 г.). Максимальная глубина – 1.5 м, преобладают глубины около 1 м. Сухой остаток 1.1–2.3 г/л, рН – 7.3–7.4 [2]. Озеро питается тальми водами, осадками, а также подпитывается из ирригационного сбросного канала Койбальской оросительной системы. Вся акватория озера к концу лета зарастает макрофитами.

Озеро Столбовое имеет длину 1.57 км, ширину – 0.37 км, площадь водного зеркала – 0.40 км² (по данным Google Earth Pro на октябрь 2018 г.). Средняя глубина – 0.56 м. Сухой остаток 0.7–1.4 г/л, рН – 7.3 [2]. Озеро связано протокой с оз. Большое.

Длина оз. Орасттай – 0.5 км, ширина озера составляет 0.39 км, площадь поверхности водного зеркала – 0.14 км² (по данным Google Earth Pro на октябрь 2018 г.). Средняя глубина – 0.36 м. Сухой остаток 0.9–2.4 г/л, рН – 9.8–10.0 [2]. Озеро получает подпитку только от осадков и грунтовых вод.

Дно озер в основном илистое, илы (черный и серый) с запахом сероводорода. Берега песчаные или галечниковые, в большей части заболоченные, имеются обширные заросли тростника, камыша и рогаза.

Цель данной работы – исследование видового состава, распространения и роли Cyanoprokaryota в альгологических сообществах озер Большое, Столбовое, Орасттай до периода повышенного антропогенного воздействия на водные объекты. Публикации по водорослям данных озер отсутствуют (среди доступных нам источников).

В основу работы положены материалы обработки качественных проб (планктонных, бентосных и перифитонных). Гидробиологические полевые работы проводились в 2018 г. во второй декаде августа. С озер Большое и Столбовое отобрано по 10 проб, с оз. Орасттай – пять. Планктон собирали с помощью сети Апштейна и склянками с поверхности воды, бентос – зачерпыванием склянками грунтов с уреза воды до глубин 0.9 м. Перифитон собирали с макрофитов. Пробы фиксировали спиртом. Видовой состав водорослей определяли с помощью светового микроскопа «Olympus» при увеличении 100×10.

Идентификацию водорослей осуществляли, используя отечественные определители [3], а также сводки зарубежных авторов [4, 5].

Всего за период исследования в озерах выявлено 34 вида цианопрокариот, принадлежащих к 25 родам, 16 семействам, пяти порядкам. Из обнаруженных родов 16 являются одновидовыми, девять – двувидовыми.

Наибольшее видовое богатство Cyanoprokaryota отмечено в оз. Большое – 19 видов: *Chroococcus quaternarius* M.D. Zalessky, *C. turgidus* (Kützing) Nägeli, *Gloeocapsa alpina* Nägeli, *G. biformis* Ercegovic, *Gomphosphaeria aponina* Kützing, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, *M. pulverea* (H.C. Wood) Forti, *Cylindrospermum muscicola* Kützing ex Bornet et Flahault, *Oscillatoria tenuis* C. Agardh ex Gomont, *Snowella arachnoidea* Komárek et Hindák, *S. lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák, *Romeria okensis* (C. Meyer) Hindák, *Eucapsis alpina* F.E. Clements et H.L. Schantz, *Limnococcus limneticus* (Lemmermann) Komárková, Jezberová, O. Komárek et Zapomelová, *Merismopedia tranquilla* (Ehrenberg) Trevisan, *Synechocystis aquatilis* Sauvageau, *Pseudanabaena papillaterminata* (Kiselev) Kukk, *Cyanodictyon planctonicum* B.A. Mayer, *Rhabdoderma vermiculare* Fott. Частота встречаемых видов в препаратах не превышала значения 3 по шкале Стармаха. Ведущая роль в озере принадлежала диатомовым и зеленым водорослям.

В оз. Столбовое выявлено 18 видов цианопрокариот: *Aphanothece microscopica* Nägeli, *A. stagnina* (Sprengel) A. Braun, *Chroococcus turgidus*, *Microcystis pulverea*, *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault, *Nostoc linckia* Bornet ex Bornet et Flahault, *Calothrix elenkinii* Kossinskaja, *C. epiphytica* West et G.S. West, *Geitlerinema nematodes* (Skuja) Anagnostidis, *Oscillatoria sancta* Kützing ex Gomont, *O. tenuis*, *Phormidium breve* (Kützing ex Gomont)

Anagnostidis et Komárek, *P. variable* Azevedo et C.L. Sant'Anna, *Spirulina major* Kützing ex Gomont, *Snowella lacustris*, *Tapinothrix janthina* (Bornet et Flahault) Bohunická et J.R. Johansen, *Merismopedia tranquilla*, *Cyanodictyon planctonicum*. Несмотря на то, что водоемы сообщаются, общих видов с оз. Большое всего пять (*Chroococcus turgidus*, *Microcystis pulverea*, *Oscillatoria tenuis*, *Snowella lacustris*, *Cyanodictyon planctonicum*). Все они относятся к числу широко распространенных в водоемах Хакасии видов. Озеро отличается присутствием видов, относящихся к порядку Nostocales: *Nodularia spumigena*, *Nostoc linckia*, *Calothrix elenkinii*, *C. epiphytica*, не встречающихся в других исследуемых водных объектах. Как и в оз. Большое, в Столбовом не наблюдалось доминирования цианей, преобладали диатомовые и зеленые водоросли.

В оз. Орастай обнаружено восемь видов, относящихся к отделу Цианопрокaryota: *Chroococcus turgidus*, *Geitlerinema nematodes*, *Trichodesmium lacustre* Klebahn, *Phormidium breve*, *P. variable*, *Aphanocapsa nubila* Komárek et H.J. Kling, *Pseudanabaena catenata* Lauterborn, *Cyanodictyon planctonicum*. Ведущая роль принадлежала диатомовым, синезеленым и зеленым водорослям. В грунтах озера и перифитоне из цианопрокариот преобладал *Phormidium variable*.

Общими для всех трех озер являлись только два вида: *Chroococcus turgidus* и *Cyanodictyon planctonicum*. «Цветение» воды, вызванное цианопрокариотами, не обнаружено.

Таким образом, перед изменениями в экосистемах озер, вызванными влиянием разреза, проведено исследование видового состава водорослей, в том числе и цианопрокариот, что позволит в дальнейшем вести мониторинг за антропогенно нарушенными водными объектами.

Литература

1. Водно-болотные угодья России. Т. 3. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции / под общ. ред. В.Г. Кривенко. М.: Wetlands International Global Series, 2000. 490 с.
2. Разработка участков Юго-Восточный Кирбинский и Северо-Западный Кирбинский Бейского каменноугольного месторождения / Материалы оценки воздействия на окружающую среду хозяйственной и иной деятельности Т. 1. Текстовая часть 465-765-15 ОВОС.ТЧ. 2017. 165 с. URL: <http://krasnodar.bdu.su/wp-content/uploads/sites/173/2017>.
3. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
4. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 2. Teil: Oscillatoriales // Susswasserflora von Mitteleuropa. München: Spektrum, Akad. Verl., 2005. Bd. 19/2. 759 p.
5. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota 1. Teil: Chroococcales // Susswasserflora von Mitteleuropa. Heidelberg, Berlin: Spektrum, Akad. Verl., 1998. Bd. 19. 548 p.

THE CYANOPROKARYOTA OF SOME WATER OBJECTS
OF THE SOROKAOZYORKY NATURAL BOUNDARY (KHAKASSIA REPUBLIC)

E.G. Makeeva
«Khakassky» State Nature Reserve, Abakan, Russia
Khakass State University by Katanov, Abakan, Russia

The first data on the composition of Cyanoprokaryota of lakes Bolshoe, Stolbovov, Orasttay of the natural boundary Sorokaozyorky (Khakassia Republic) are given. In the lakes 34 species of Cyanoprokaryota were found. The majority of species has a low frequency of occurrence, except for *Phormidium variabile*, dominant in the most saline lake Orasttay.

УЧАСТИЕ ЦАНОБАКТЕРИА В СТРУКТУРЕ ПОЧВЕННОЙ БИОТЫ
ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ ЗРЕЛЫХ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н.А. Малахова
Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия
E-mail: shymen@inbox.ru

Считается, что биосфера, которой миллионы лет, достигла климаксового состояния с очень закрытым циклом азота и весьма константной скоростью процессов его круговорота [1]. Изучение качественных и количественных характеристик всех процессов круговорота азота позволит установить сукцессии биоты в почвах разных экосистем и, в частности, в таежных почвах Западной Сибири под лесами разного возраста, которые практически не изучены.

Задачей работы стало выяснение особенностей альгологической составляющей и оценка участия *Cyanobacteria* в трансформации азота в почвах ненарушенных лесных экосистем таежной зоны Западной Сибири.

Основными объектами послужили отобранные почвенные образцы разреза, заложенного в Томской области Томского района Томь-Яйского междуречья зрелого сосново-березового леса. Для выявления видового состава водорослей использовали метод водных и чашечных культур со стеклами обрастания. Фитоценотический анализ альгогруппировок основывался на выявлении комплекса доминантных видов [2], характере пространственного распределения водорослей. Доминантные виды выделяли на основе определения балла обилия по 15-балльной шкале [3].

В дерново-позолистой почве исследованного леса обнаружен 81 вид (включая внутривидовые таксоны) водорослей. Отмечается превалирование по числу видов зеленых и желтозеленых водорослей из родов *Clamydomonas*, *Chlorococcum*, *Bracteacoccus*, *Pleurochloris*, *Ellipsoidion*. Им сопутствуют нитчатые водоросли из этих же отделов

родов *Ulothrix*, *Heterothrix*, *Chlorhormidium*. Среди синезеленых наиболее характерными были представители колониальных и одноклеточных форм: *Synechococcus cedrorum* Sauv., *Synechocystis aquatilis* Sauv., *Aphanothece stagnina* (Spreng.) B.-Peters. et Geitl., *Microcystis pulveria* f. *incerta* (Lemm.) Elenk., *Gloeocapsa minor* (Kütz.) Holterb. *ampl.*, из нитчатых единично встречались *Syploca muralis* Kütz. и *Plectonema boryanum* Gom. Это соответствует зональному характеру альгогруппировок, а малое число видов синезеленых и диатомовых – литературным данным о низком видовом разнообразии названных отделов в дерново-подзолистых почвах хвойных лесов.

Доминантный комплекс альгогруппировок представлен характерными для лесных экосистем видами водорослей из отделов зеленых и желтозеленых. Основная доля принадлежит X-форме (до 30%), представленной преимущественно одноклеточными тенелюбивыми видами желтозеленых, неустойчивых к засухе и экстремальным температурам. Виды С-формы способны образовывать слизь, предохраняющую клетки от высыхания. Большая часть из них – представители порядка Chlamydomonadales. Обильно встречаемые в верхних горизонтах хламидомонады наибольшее развитие имеют в условиях подзолистых и дерново-подзолистых почв. Возможность существования их в местообитаниях, где многие виды водорослей представлены слабо или не развиваются вообще, по всей вероятности, связана с большой конкурентной способностью. Доля видов Ch-формы, обладающих резистентностью к природным и антропогенным факторам, в том числе почвенным альгофагам, довольно значительна (21%). Нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли H-формы, неустойчивые к повышенному освещению, составили 12%. Наибольшее разнообразие и обилие зеленых нитчаток, наблюдаемое в подстилках исследованной почвы, частично связано с тем, что эти водоросли предпочитают высокие концентрации питательного раствора. Виды amph-формы, способные развиваться как в водной, так и почвенной среде при достаточной влажности, менее многочисленны (6%). Представители синезеленых Cf-, P-форм, не характерные для хвойных лесов, в совокупности составили 4%, а M- и V-формы вообще отсутствовали.

Максимальная видовая насыщенность водорослей характерна для подстилки и дернового горизонта почвы. Во всех зарегистрированных отделах почвенных водорослей наблюдается снижение числа видов в глубину по почвенному профилю. Это свидетельствует о насыщенной видовой активности водорослей в подстилке и дерновом горизонте дерново-подзолистой почвы.

В распределении видов водорослей по горизонтам почвенного профиля отмечается та же тенденция, что и для альгофлоры в целом. Лидируют отделы *Chlorophyta* и *Xanthophyta*.

Наибольшей численностью водорослей характеризуются верхние горизонты дерново-подзолистой почвы. Функциональную значимость в соответствии с количественными показателями приобретает группа зеленых+желтозеленых водорослей. В значительном отрыве определяется нагрузка *Cyanobacteria* в подстилке и дерновинном слое почвы. Это соотносится с данными, что основную массу составляют зеленые и желтозеленые водоросли, а наименьшее количество клеток приходится на долю *Cyanobacteria* и диатомовых водорослей.

Таким образом, по ведущему положению отделов, а также фитоценотической организации, сложившуюся альгогруппировку можно отнести к зональному типу.

Литература

1. Roswall T. The internal nitrogen cycle between microorganisms, vegetation and soil // Ecol. bul. 1976. N 22. P. 157–167.
2. Штина Э.А., Голлербах, М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с.
3. Кабиров Р.Р., Шилова И.И. Почвенные водоросли свалок и полигонов твердых бытовых отходов и промышленных отходов в условиях крупного промышленного города // Экология. 1990. № 5. С. 10–18.

THE PARTICIPATION OF CYANOBACTERIA IN THE STRUCTURE OF SOIL BIOTA SOD-PODZOLIC SOILS OF A MATURE TAIGA ECOSYSTEMS OF WESTERN SIBERIA

N.Ah. Malakhova

Novosibirsk state agrarian University, Novosibirsk, Russia

The task of the work was to clarify the features of the algological component and to assess the participation of Cyanobacteria in the transformation of nitrogen in the soils of undisturbed forest ecosystems of the taiga zone of Western Siberia. The main objects were selected soil samples of the section laid in the Tomsk region of the Tomsk region of the Tom-Yay Interfluvium of Mature pine-birch forest.

According to the leading position of the departments, as well as the phytocenotic organization, the existing algogroup can be considered a zonal type.

РАЗНООБРАЗИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *NOSTOC* В СТЕПНОЙ ЗОНЕ УКРАИНЫ

Е.И. Мальцев, Е.М. Кезля, С.Ю. Мальцева, М.С. Куликовский
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия
E-mail: ye.maltsev@gmail.com

Одним из наиболее сложных в плане таксономии и в то же время широко распространенным цианопрокариотическим родом со многими морфо- и генотипами является *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault. На сегодняшний день таксономия рода в полном объёме

ме неясна – в мире описано около 250–300 видов и внутривидовых таксонов, многие из которых могут не идентифицироваться на основе исключительно морфологических критериев. Различные виды *Nostoc* имеют сложную экологию и изменяющиеся жизненные циклы, что также является дополнительным осложнением при идентификации естественных популяций. При этом использование комбинации молекулярных, морфологических и экологических методов позволило в последнее время из рода *Nostoc* выделить несколько новых родов: *Desmonostoc* Hrouzek et Ventura и *Mojavia* Reháková et Johansen.

На протяжении последних десятилетий представители рода *Nostoc* становились многократными объектами исследования, однако видовое разнообразие и биогеография рода в почвенных и пресноводных экосистемах изучены неравномерно. Например, для флоры Европы известно около 30 видов *Nostoc*, для флоры Японии – чуть более 10, а для такой огромной и богатой разнотипными экосистемами территории, как Азия – всего не более 30 видов.

Первые данные о разнообразии водорослей и цианопрокариот на территории степной зоны Украины начали появляться во втором десятилетии XX в. и связаны с работами К.И. Мейера, который посвятил несколько публикаций флоре залива Сиваш. 1920-е гг. сопровождалось увеличением количества исследований пресноводных и морских водорослей региона в первую очередь за счет работ Э.М. Аптекарь, Н.Т. Дедусенко-Щеголевой и А.И. Прошкиной-Лавренко. В 1930-е гг. альголого-флористические работы продолжались, а к числу исследователей присоединились М.А. Гордиенко, Е.К. Косинская и Я.В. Ролл. В 1950-е гг. начинается новый этап исследования разнообразия цианопрокариот степной зоны и связан он с работами А.В. Евдущенко, К.С. Владимировой и А.М. Матвиенко, при этом основными объектами оставались реки Днепр, Дунай, Днестр и Южный Буг с их притоками, залив Сиваш, лиманы Азовского моря и Северного Причерноморья. С 1960-х гг. начинается целенаправленное изучение почвенных водорослей и цианопрокариот степных лесов З.С. Гаухман, которое позже было продолжено С.П. Черевко. В 1992 г. была опубликована монография Л.П. Приходьковой «Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины», которая подытожила многолетние исследования цианопрокариот разных фитоценозов степей Украины, в том числе байрачных лесов и ползащитных полос. Вопросы видового разнообразия, структуры и экологических особенностей почвенных водорослей и цианопрокариот природных и искусственных лесных биогеоценозов, в том числе и рекультивационных, были раскрыты в монографии И.А. Мальцевой «Почвенные водоросли лесов степной зоны Украины» в 2009 г. Особенности состава флоры водорослей и цианопрокариот техногенных

экосистем на территории Днепропетровской области были представлены в монографии О.А. Барановой «Водоросли железорудных отвалов и хвостохранилищ Криворожья», опубликованной в 2012 г. Современный этап исследования разнообразия цианопрокариот на территории степей Украины характеризуется изучением их состава в биоте разных подгоризонтов лесной подстилки [1], почв дубрав и дубовых насаждений [2], песчаных местообитаний Северного Приазовья [3], а также выяснением особенностей влияния лесообразующей породы на состав сообществ водорослей и цианопрокариот в почве и лесной подстилке [4].

Одним из результатов более чем 100-летней научной работы являются данные о находке 16 видов и одного внутривидового таксона из рода *Nostoc* в пресноводных, морских, гипергалинных и почвенных экосистемах степной зоны Украины [1–5]. Среди видов, образующих макроскопические колонии сферической или яйцевидной формы, отмечены *N. caeruleum* Lyngbye ex Bornet et Flahault, *N. kihlmanii* Lemmermann, *N. pruniforme* [Linnaeus] Agardh ex Bornet et Flahault, *N. sphaericum* Vaucher ex Bornet et Flahault и *N. sphaeroides* Kützing ex **Bornet et Flahault**. **Виды, формирующие макроскопические колонии неправильной или асимметричной формы, представлены** *N. edaphicum* Kondrateva, *N. linckia* [Roth] Bornet et Flahault, *N. microscopicum* Carmichael ex Bornet et Flahault, *N. punctiforme* (Kützing ex Hariot) Hariot, *N. verrucosum* [Linnaeus] Vaucher ex Bornet et Flahault и *N. commune* Vaucher ex **Bornet et Flahault**. **К видам, образующим микроскопические колонии и зафиксированным на территории степей Украины, принадлежат** *N. calcicola* Brébisson ex Bornet et Flahault, *N. ellipso sporum* [Desmazières] Rabenhorst ex Bornet et Flahault, *N. gelatinosum* Schousboe ex Bornet et Flahault, *N. halophilum* Hansgirg, *N. paludosum* Kützing ex Bornet et Flahault и *N. paludosum* f. *longius*.

Среди вышеперечисленных видов *Nostoc* не все характеризовались широким распространением в фитоценозах степной зоны. Так, *N. kihlmanii*, *N. pruniforme*, *N. verrucosum* и *N. caeruleum* отмечались только в пресноводных экосистемах южной части среднего течения Днепра и его притоков. Для *N. edaphicum*, *N. gelatinosum* и *N. halophilum* зафиксирована приуроченность к солончакам и песчаным косам на побережьях Черного и Азовского морей. Колонии *N. ellipso sporum* можно часто обнаружить на почве заливных лугов, а также этот вид был идентифицирован в хвойной подстилке Алтагирского леса. *N. sphaeroides* был выявлен на коре можжевельника виргинского (*Juniperus virginiana* L.) в одноименном насаждении Старо-Бердянского леса. Оставшиеся виды *Nostoc* можно отнести к широко распространенным в степной зоне, так как они фиксировались в почвах настоящих и полынных степей, агроценозов, ли-

ственных и хвойных насаждений, заливных лугов; на солончаках, а также отвалах и хвостохранилищах горно-обогатительных комбинатов. Среди представителей родов, выделенных из *Nostoc*, в почвах разного состава часто фиксируется *Desmonostoc muscorum* (Agardh ex Barnet et Flahault) Hrouzek et Ventura. Несмотря на то, что подавляющее большинство из существующих находок видов *Nostoc* сделано на основе морфологических и экологических характеристик, нами на сегодняшний день с помощью молекулярно-генетических методов подтверждено наличие популяций *N. ellipsosporum*, *N. punctiforme*, *N. sphaeroides*, *N. commune* и *N. calcicola* на территории степной зоны Украины.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00326 А.

Литература

1. Specific features of algal communities in forest litter of forest biogeocenoses of the Steppe zone / Y.I. Maltsev, A.Ye. Pakhomov, I.A. Maltseva // Contemporary Problems of Ecology. 2017. V. 10, N 1. P. 71–76. doi: 10.1134/S1995425517010085
2. Soil algae of the oak groves of the steppe zone of Ukraine / I.A. Maltseva, Y.I. Maltsev, A.N. Solonenko // International Journal on Algae. 2017. V. 19, N 3. P. 215–226. doi: 10.1615/InterJAlgae.v19.i3.20
3. Diversity of Cyanoprokaryota in sandy habitats in Pryazov National Natural Park (Ukraine) / S.O. Yarovyι, L.I. Arabadzhi, A.M. Solonenko, O.G. Bren, Y.I. Maltsev, A.V. Matsyura // Ukrainian journal of ecology. 2017. V. 7, N 2. P. 91–95. doi: 10.15421/2017_24
4. The influence of forest-forming tree species on diversity and spatial distribution of algae in forest litter / Y. Maltsev, I. Maltseva // Folia Oecologica. 2018. V. 45, N 2. P. 12–21. doi: 10.2478/foecol-2018-0008
5. Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography, Vol. 1: Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophora and Rhodophyta / P.M. Tsarenko, S. Wasser, E. Nevo. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag, 2006. 714 p.

THE DIVERSITY OF THE GENUS NOSTOC IN THE STEPPE ZONE OF UKRAINE

Y.I. Maltsev, E.M. Kezlya, S.Yu. Maltseva, M.S. Kulikovskiy
K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia

One of the most complicated in taxonomy and widespread cyanoprokaryotic genus with many morpho- and genotypes is *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault. Taxonomic diversity and phylogenetic relationships within this group remain insufficiently studied. One of the main reasons for this situation is morphological traits that are poorly distinguishable under a light microscope. In this case, the use of molecular-genetic methods, along with the study of the ecological characteristics is important. For nowadays, 16 species and 1 intraspecific taxon from the genus *Nostoc* were found in freshwater, marine, hypersaline

and soil ecosystems of the Ukrainian Steppe. Using molecular genetic methods, we confirmed the presence of the populations of *Nostoc ellipsosporum*, *Nostoc punctiforme*, *Nostoc sphaeroides*, *Nostoc commune* and *Nostoc calcicola* on the territory of the steppe zone of Ukraine.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТОКСИГЕННЫХ ЦИАНОПРОКАРИОТ В НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМАХ ГОРОДА МОСКВЫ

Н.А. Мартыненко, Е.С. Гусев, Е.М. Кезля, М.С. Куликовский
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия
E-mail: nikita-martynenko@yandex.ru

Цианопрокариоты играют важную роль в водных экосистемах всей планеты. Продолжительные периоды высокой температуры и повышенное содержание биогенных элементов в воде часто благоприятствуют вспышке численности этой группы микроорганизмов, что приводит к возникновению так называемого «цветения» воды. Данное явление вызывает ряд негативных последствий, наиболее опасное из которых – отравление животных и человека цианотоксинами. К этой группе веществ относятся разнообразные по химической структуре (пептиды, алкалоиды) и механизмам токсического действия (ингибиторы протеинфосфатаз, биосинтеза белков, ацетилхолинэстеразы, блокаторы натриевых каналов) вторичные метаболиты цианобактерий. В водных объектах по всему миру обнаруживаются гепатотоксины (микроцистины, цилиндроспермопсин), вызывающие некротические повреждения печени. Также опасны и нейротоксины (анатоксин-а, сакситоксины), являющиеся причиной неврологических эффектов, судорог, конвульсий, паралича дыхательных мышц. Многие цианобактериальные токсины обладают канцерогенным и мутагенным эффектами. В водоемах умеренной зоны к основным токсигенным цианобактериям относятся виды родов *Aphanizomenon*, *Dolichospermum* (*Anabaena*), *Microcystis* и *Planktothrix*.

Массовое развитие цианобактерий не всегда сопровождается продуцированием токсинов, поскольку в воде могут доминировать нетоксигенные популяции, морфологически неотличимые от токсигенных. В связи с этим возникает проблема обнаружения цианей, обладающих свойством продуцировать токсины. Молекулярно-генетический подход является довольно эффективным методом в их обнаружении. Амплификация и секвенирование гена *тсу*, ответственного за биосинтез микроцистинов, дали начало «молекулярной эре» в изучении цианотоксинов. Так появилась возможность выявлять наличие токсигенных цианобактерий в воде задолго до того, как содержание микроцистинов превысит опасный для жизни уровень.

Москва – город федерального значения в центральном регионе европейской части России, столица Российской Федерации. На территории города с населением более 12 млн человек расположено более 600 водоемов, подавляющее большинство которых искусственные. Водные объекты города в процессе хозяйственной деятельности испытывают рекреационные нагрузки, используются для хозяйственно-питьевого и технического водоснабжения, судоходства и других целей. Общая площадь водоемов города составляет 9.74 км². Высокая интенсивность пользования городскими водоемами делает актуальным изучение токсигенных цианобактерий в фитопланктоне данных водоемов. В докладе будут представлены результаты молекулярно-генетического анализа, направленного на выявление токсигенных цианобактерий в некоторых водоемах г. Москвы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 19-34-70016_мол_а_мос.

MOLECULAR-GENETIC IDENTIFICATION OF TOXIGENIC CYANOPROKARIOTES IN SOME WATER RESERVOIRS OF MOSCOW

N.A. Martynenko, E.S. Gusev, E.M. Kezlya, M.S. Kulikovskiy
K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow

Cyanoprokaryotes play an important role in the aquatic ecosystems of the World. Long periods of water warming and high concentration of biogenic elements often favor the irruption of these microorganisms. It leads to the appearance of the so-called “water bloom”. This phenomenon causes a number of negative consequences, the most dangerous of which is the poisoning of animals and humans with cyanotoxins. The cyanobacterial “water bloom” is not always accompanied by the production of toxins due to domination of the non-toxigenic populations, which are morphologically indistinguishable from toxigenic. In this regard, there is the problem of detecting toxigenic cyanoprocaryotes. Molecular genetic approach is effective method of their detection. The report will contain the results of a molecular genetic analysis aimed to identification of toxigenic cyanobacteria in some water reservoirs of Moscow.

СТРОМАТОЛИТЫ – ИНДИКАТОРЫ БИОГЕОЛОГИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ В РАННЕМ ПАЛЕОЗОЕ (ТИМАНО-СЕВЕРОУРАЛЬСКИЙ РЕГИОН)

В.А. Матвеев
Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
E-mail: vamatveev@geo.komisc.ru

Строматолиты обычно рассматриваются как биогенно-осадочные образования – продукты механического захвата, связывания и осаждения частиц осадка, которые формировались микроорганизмами, главным образом цианобактериями [5].

В Тимано-Североуральском регионе в силурийское время формирование строматолитов происходило в лландовери, венлоке и лудлове. В это время территория Тимано-Североуральского палеобассейна представляла собой часть эпиконтинентального морского бассейна с выровненными крайне мелководными областями осадконакопления [1].

Самое продолжительное и масштабное развитие строматолитовых построек в силуре происходило в среднем лландовери. В разрезе филиппгьельского горизонта лландовери на западном склоне Приполярного Урала мощность строматолитовых пластов достигает 10 м. Строматолиты характеризуются преимущественно уплощенными куполовидными и пластовыми постройками, которые образуют биостромы. В венлоке и лудлове строматолиты характеризуются большим разнообразием форм и размеров построек, которые представлены как небольшими, так и крупными дисковидными, шаровидными, караваевидными, куполовидными и столбчатыми постройками с мозговидной отдельностью до 50 см в диаметре. Строматолиты образуют как простые, так и сложные биостромы и биогермы.

При изучении силурийских разрезов Тимано-Североуральского региона было установлено, что в слоях, перекрывающих и подстилающих строматолитовые постройки, практически отсутствует бен-

тосная фауна, только в отдельных слоях наблюдаются мало мощные прослои со скоплениями тонких створок раковин остракод, фрагментов пелеципод и строматопороидей.

Взаимоотношение строматолитов и другой бентосной биоты отмечал В.П. Маслов [4], который сделал вывод, что строматолиты являются «антагонистами» животных и растений, которые не могли существовать в мелководных условиях с ненормальной соленостью.

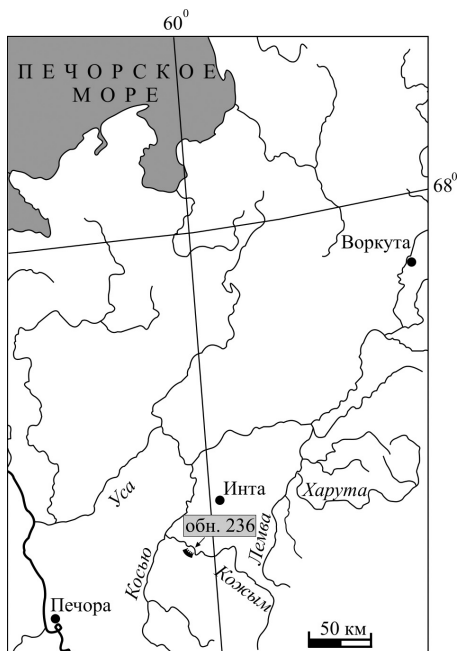


Схема местонахождения изученного обнажения 236 (широта $65^{\circ}40'0.86''$ С, долгота $59^{\circ}45'2.09''$ В).

В результате изучения терригенно-карбонатного разреза сизимского горизонта лудлова в бассейне р. Кожым (обн. 236) (см. рисунок) было прослежено отчетливое уменьшение таксономического разнообразия и численности бентосной фауны. При этом вверх по разрезу наблюдается увеличение количества строматолитовых слоев и их мощности.

Этот разрез представлен ритмичным чередованием известняков и доломитов с фрагментами брахиопод, остракод, пелиципод, гастропод и трилобитов (в шлифах) с прослоями глин, известняков строматолитовых и доломитов со строматопороидеями [3].

По условиям осадконакопления и распространению органических остатков в разрезе сизимского горизонта лудлова выделяются две толщи. Нижняя толща сложена чередованием известняков и доломитов с прослоями известняков глинистых, заключающих скопления гастропод, пелиципод и остракод. Брахиоподы представлены монотаксонными сообществами *Didymothyris didyma* и *Morynorhynchus*.

Верхняя толща отличается от нижней тем, что в ней наблюдается постепенное сокращение биоразнообразия и отчетливо проявляются седиментационные признаки обмеления – появление известняков оолитовых, микробиальных ступчатых, увеличение слоев со строматолитами, прослоев известняков глинистых, известняков лито- и биокластовых с плоскогалечными конгломератами, трещинами усыхания и поверхностями перерывов. Строматолиты представлены двумя типами построек – пластовыми и куполовидными. Пластовые постройки мощностью до 10 см с мелкобугристой поверхностью (размеры бугорков от 1 до 3 см) (см. вклейку: рис. IIIА), куполовидные постройки высотой до 15 см и диаметром до 0.4 м (см. вклейку: рис. IIIС, D). **Пространство между строматолитовыми постройками** заполнено темным, коричневато-серым мелкокристаллическим доломитом, в котором наблюдаются скопления окатанного тонкого карбонатного кластического материала. Микроструктура строматолита характеризуется тонкой волнистой микрослойчатостью, обусловлена чередованием темных плотных органогенных и более светлых микритовых слоев. В шлифах отмечаются тонкие разнонаправленные каналы, заполненные мелким спаритовым кальцитом (см. вклейку: рис. IIIВ). **Из ископаемых остатков в этой толще** встречаются скопления брахиопод *D. didyma* (Dalman), остатки позвоночных, фрагменты раковины пелиципод, гастропод, остракод.

Усиление регрессивных тенденций в позднем лудлове, увеличение слоев со строматолитами, наблюдаемое в верхней части разреза, и сокращение таксономического разнообразия бентосной биоты, которое завершилось исчезновением лудловских брахиопод, остракод, конодонтов *Adctenognathodus* и перерывом в осадконакоплении, свидетельствует о крупной экосистемной перестройке [2].

Таким образом, строматолитообразование на отдельных этапах развития Североуральского морского бассейна в силуре сопровождается вымиранием практически всех основных групп бентосной фауны. Понижение уровня моря и широкое развитие строматолитообразующей биоты отрицательно сказались на условиях обитания бентосной фауны и ее таксономическом разнообразии, что позволяет считать процесс строматолитообразования индикатором кризисных изменений морских экосистем.

Работа проведена в рамках Госпрограммы № ГРАААА-А17-1171212700 38-1 и при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 18-5-5-00.

Литература

1. Жемчугова В.А., Мельников С.В., Данилов В.Н. Нижний палеозой Печорского нефтегазоносного бассейна (строение, условия образования, нефтегазоносность). М.: Изд-во Академии горных наук, 2001. 110 с.
2. Безносова Т.М., Матвеев В.А., Соколова Л.В. Биостратиграфический и событийно-стратиграфический рубеж лудлова и пржидола на западном склоне Приполярного Урала // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 11. С. 31–37.
3. Матвеев В.А., Канев Б.И. Особенности строения верхнелудловских отложений в опорном разрезе силура на западном склоне Приполярного Урала // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 8. С. 3–8.
4. Маслов В.П. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Наука, 1956. 300 с. (Труды ГИН АН СССР; вып. 160).
5. Stromatolites / ed. M.R. Walter. Amsterdam: Elsevier, 1976. 790 p.

STROMATOLITES AS INDICATORS OF THE GEOBIOLOGICAL EVENTS IN THE EARLY PALEOZOIC (TIMAN-SEVEROURALSK REGION)

V.A. Matveev

Institute of Geology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

The study of sections conducted by the author for the first time revealed a wide vertical and lateral distribution of stromatolite structures in the Silurian of the Timan-North Ural region. The stromatolite-forming biota demonstrates resistance to extremely unfavorable ecological conditions at certain stages of the development of the basin. Therefore, stromatolites can be used to identify crisis biogeological events in the Early Paleozoic.

**СЕКВЕНИРОВАНИЕ ГЕНОМА КОНСОРЦИУМА IPPAS В-1204,
СОСТОЯЩЕГО ИЗ ЦИАНОБАКТЕРИИ *LEPTOLYNGBYA SP.*
И АЛЬФА-ПРОТЕОБАКТЕРИИ *PORPHYROBACTER SP.***

К.С. Миронов, П.А. Леусенко, Е.В. Куприянова, М.А. Синетова, Д.А. Лось
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия
E-mail: kirill.mironoff@gmail.com

Микробный консорциум, включающий два основных компонента – цианобактерию и альфа-протеобактерию, выделенный из пресноводного озера ледникового происхождения Толбо-Нуур, которое расположено в западной части Монголии, задепонирован в коллекции микроводорослей и цианобактерий IPPAS под номером В-1204.

Консорциум культивировали в фотоавтотрофных условиях на питательной среде BG-11 в условиях освещения 50 мкмоль м⁻² с⁻¹ квантов света люминесцентных ламп. Культуру продували стерильной воздушно-газовой смесью, содержавшей 1.5% CO₂ (л/л). Выделение ДНК проводили с помощью классического фенольного метода. Секвенирование было проведено посредством технологической платформы Ion Torrent PGM (Термофишер). Библиотеку ДНК-фрагментов для Ion PGM готовили по протоколам фирмы NEB с использованием NEBNext Fast DNA Library Prep Set for Ion Torrent. 500-п.н. фрагменты использовали для изотермической амплификации в эмульсионной ПЦР (IA 500 Kit, Термофишер). Полученные сферы обогащали с помощью Ion OneTouch ES и использовали для секвенирования с помощью Ion PGM Hi-Q View Sequencing Kit.

В ходе секвенирования было получено 2 282 411 прочтений Ion PGM. Полученные данные были использованы для сборки генома *de novo* с помощью геномного ассемблера MIRA v4.9.5_2. Геномы из общей сборки были разделены с помощью MaxBin v2.2.4, а также вручную с помощью BLASN поиска против nt-базы данных (NCBI). В качестве параметра завершенности для каждого полученного набора контигов использовали результат анализа в программе BUSCO v3, который составил 98.3% для *Leptolyngbya sp.* (по базе данных цианобактериальных групп ортологов) и 92.8% для *Porphyrobacter sp.* (по набору ортологов, характерных для протеобактерий). Аннотация геномов была проведена на сервере NCBI с использованием PGAP протокола. Филогенетический анализ 16S-РНК для двух компонентов консорциума показал, что цианобактерия формирует единый кластер вместе с видами *Leptolyngbya sp.* (см. вклейку: рис. IVA), а альфа-протеобактерия, аналогично, относится к роду *Porphyrobacter* (см. вклейку: рис. IVB).

Сравнительный 16S-метагеномный анализ накопительной культуры, а затем изолированного консорциума позволяет утверждать,

что очистка штамма цианобактерии путем серийных разбавлений культур, перемежающихся с культивированием на селективных средах, позволила снизить исходное количество видов, присутствовавших в изначальной накопительной культуре, с 23 до двух мажорных, формирующих полученный «минимальный» консорциум. Между тем, в настоящий момент все попытки получить изолированную культуру *Leptolyngbya* sp. IPPAS B-1204 не увенчались успехом. С помощью флуоресцентной микроскопии нами было показано, что клетки *Porphyrobacter* sp. не просто сосуществуют с цианобактериальными, а находятся в тесном физическом и пространственном взаимодействии (см. вклейку: рис. IVC, D). Нами также было продемонстрировано, что цианобактериальный компонент консорциума негативно влияет на рост альфа-протеобактерии. Анализ генома *Leptolyngbya* sp. с помощью программы antiSMASH выявил многочисленные генные кластеры и опероны, ответственные за биосинтез алкалоидов, антибиотиков, пептидов с противомикробной активностью, а также лассо-пептида. На основании вышеизложенных фактов и данных можно охарактеризовать взаимодействие между двумя компонентами консорциума как антибиоз [1].

Работа выполнена при поддержке РНФ и была проведена в рамках проектов 14-24-00020 и 14-14-00904.

Литература

1. Draft Genome Sequences of a Putative Prokaryotic Consortium (IPPAS B-1204) Consisting of a Cyanobacterium (*Leptolyngbya* sp.) and an Alpha-proteobacterium (*Porphyrobacter* sp.) / K.S. Mironov, P.A. Leusenko, V.V. Ustinova, K. Bolatkhan, B.K. Zayadan, E.V. Kupriyanova, M. Shumskaya, M.A. Sinetova, D.A. Los // Microbiology Resource Announcements 8: e01637-18. doi: 10.1128/MRA.01637-18

DRAFT GENOME SEQUENCES OF A PUTATIVE PROKARYOTIC CONSORTIUM (IPPAS B-1204) CONSISTING OF A CYANOBACTERIUM (LEPTOLYNGBYA SP.) AND AN ALPHAPROTEOBACTERIUM (PORPHYROBACTER SP.)

K.S. Mironov, P.A. Leusenko, E.V. Kupriyanova, M.A. Sinetova, D.A. Los
Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia

A new consortium of a *Leptolyngbya* sp. and a *Porphyrobacter* sp. was isolated from an alpine Mongolian Tolbo Lake. The genomes of both consortium-forming species were sequenced. We found that the *Leptolyngbya* sp. negatively affected the growth of its partner *Porphyrobacter*, suggesting the components of consortium to be in antibiosis relationship. The consortium has been deposited in the Collection of Microalgae and Cyanobacteria of the Institute of Plant Physiology, Moscow, Russia, under the accession number IPPAS B-1204.

РАЗРАБОТКА МЕТОДИКИ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ЦИАНОБАКТЕРИЙ ПРИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОМ ИССЛЕДОВАНИИ ЭПИЛИТОНА

Е.С. Мирошниченко

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского,
Севастополь, Россия

E-mail: *mircyano@gmail.com*

Количественные характеристики сообществ бактерий и цианобактерий являются одними из основных параметров, необходимых для понимания закономерностей функционирования микробиоценоза. В настоящее время ведется поиск эффективного микробиологического метода изучения эпилитона природного материала с неровных поверхностей твердых субстратов (камни, обломки скал и др.), а литературные сведения о подобных работах очень скудны. В связи с этим нами была разработана оригинальная методика, позволяющая наиболее полно провести количественный учет цианобактерий и бактерий в единой пробе эпилитона [1]. Во всех пробах определяли общую численность бактерий (ОЧБ) и цианобактерий (ОЧЦБ) методом люминесцентной микроскопии и исследовали разнообразие форм клеток цианобактерий.

Первый этап работы был посвящен выбору способа отбора микробиологического материала в эпилитоне твердых субстратов. В ноябре 2011 г. нами был произведен трехкратный отбор проб обрастания с трех крупных камней в литорали бухты Белокаменка (западный берег среднего колена Кольского залива Баренцева моря). Сбор материала совершали тремя разными способами – соскоб стерильным скальпелем, чистка стерильной зубной щеткой с синтетической щетиной средней жесткости и смыв стерильной ватной палочкой заводского производства. Для ограничения определенной поверхности камня использовали стерильную металлическую рамку площадью 10 см². Все используемые инструменты были простерилизованы автоклавированием при 0.5 атм. ($t = 112\text{ }^{\circ}\text{C}$, 15–20 мин.). Собранный оброст помещали в стерильные пробирки с 20 мл безбактериальной стерильной морской воды.

Из полученных данных видно, что наибольшее количество прокариот обнаружено в пробах, собранных с помощью зубных щеток (табл. 1), но при этом доля ОЧЦБ от ОЧБ была не более 10%, в то время как таковая в других вариантах достигала в среднем 52 и 25%.

Очевидно, что зубная щетка, с одной стороны, эффективно собирает микроорганизмы из микротрещин субстрата, а с другой стороны, может повредить клетки некоторых представителей цианобактерий. Кроме того, обнаруживается неудобство при использовании

Таблица 1

**Численность бактерий (ОЧБ) и цианобактерий (ОЧЦБ)
в пробах эпилитона, отобранных разными способами**

Способ сбора	Скальпель			Зубная щетка			Ватная палочка		
	Камень								
Учетные характеристики	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	№ 3
ОЧБ×10 ³ , кл./см ²	698	120	954	12374	9645	13327	5743	2483	3010
ОЧЦБ×10 ³ , кл./см ²	340	74	438	919	121	1325	1530	338	1020
Доля в ОЧЦБ/ОЧБ, %	49	62	46	7	1	10	27	14	34
Доля в шаровидных/ нитчатых ЦБ, %	73/27	88/22	91/9	59/41	45/55	52/48	31/69	25/75	37/63

данного способа отбора проб для микробиологических целей, так как появляется необходимость иметь большое количество стерильных зубных щеток (по одной для каждой повторности проб), а также промывание зубных щеток не может обеспечить полную десорбцию бактериальных клеток от щетинок. Скальпель и одноразовые ватные палочки не имеют подобных недостатков.

В пробах, отобранных с помощью скальпеля, отмечены наименьшие значения численности бактерий и цианобактерий. В этих пробах преобладали шаровидные цианобактерии, в то время как в пробах после ватных палочек – нитчатые цианобактерии. В пробах после зубной щетки присутствовали как шаровидные, так и нитчатые формы клеток примерно в равном объеме (табл. 1). Таким образом, для наиболее корректного исследования состава бактериально-эпилитона необходимо проводить сначала соскоб скальпелем исследуемой поверхности для сбора клеток шаровидных цианобактерий и сопутствующих бактерий, а затем собирать оставшуюся массу бактерий и нитчатых цианобактерий ватными палочками. Собранные соскоб и смыв надо соединить в одной пробирке с 20 мл безбактериальной стерильной морской воды.

Второй этап работы проводили в ноябре-декабре 2011 г. (табл. 2). Пробы эпилитона собирали на трех станциях западного берега Кольского залива Баренцева моря: станция 1 – мыс Притыка (южное колено залива), станция 2 – Абрам-мыс (южное колено залива), станция 3 – бухта Белокаменка (среднее колено залива). Результаты численности бактерий и цианобактерий сравнивали в пробах эпилитона, собранных методом объединения соскоба и смыва материала с 10 см² поверхности на валунах, расположенных непосредственно на литорали, и с площади поверхности 10 см² на небольших камнях (около 200–250 см³) после транспортировки в лабораторию.

В результате анализа полученных данных (табл. 2) значительных различий в количестве бактерий в пробах обнаружено не было: стандартное отклонение для каждой выборки количественных дан-

Таблица 2

**Количество бактерий и цианобактерий эпилимтона,
собранного с валунов на литорали и с камней в лаборатории**

Станции	Горизонт литорали	Параметры			
		ОЧЦБ×10 ⁶ , кл./см ²		ОЧБ×10 ⁶ , кл./см ²	
		Ноябрь (на литорали)	Декабрь (в лаборатории)	Ноябрь (на литорали)	Декабрь (в лаборатории)
1	Верхний	7.377	6.075	18.212	48.091
	Средний	0.165	0.529	10.936	20.992
	Нижний	0.140	0.248	3.941	25.607
2	Верхний	2.604	3.476	32.552	88.553
	Средний	8.320	13.425	21.138	76.980
	Нижний	3.493	2.718	76.674	147.064
3	Верхний	0.248	0.969	50.889	41.931
	Средний	0.168	0.380	9.025	23.263
	Нижний	0.134	0.169	20.867	26.540
Среднее значение		2.517	3.110	27.137	55.447
Стандартное отклонение σ		3.275	4.345	23.267	42.041

ных близко к соответствующему среднему значению численности бактерий и цианобактерий. Исходя из удобства проведения исследования, учитывая сложные климатические условия Крайнего Севера, было принято решение отбирать камни объемом примерно 200–250 см³ с литорали, транспортировать их в 100 мл фильтрованной стерильной морской воды в стерильных стеклянных емкостях в лабораторию, в которой должна быть проведена описанная выше обработка проб.

Третий этап разработки методики посвятили выбору трансект, что при исследовании приливо-отливной зоны имеет большое значение, так как на разных горизонтах литорали существует ряд индивидуальных факторов, влияющих на развитие сообществ организмов обрастания. Отбор проб проводили на трех станциях в трех повторах ежемесячно в период с декабря 2011 г. по апрель 2012 г. на верхней, средней и нижней литорали во время сизигийного отлива. Всего было отобрано 270 проб. Обработку проб обрастания выполняли в лаборатории указанным выше методом соскоба и смыва и получали по девять пробирок с суспензией микроорганизмов с каждой станции. В результате выявлено, что наименьший разброс значений численности бактерий и цианобактерий эпилимтона на всех трех станциях приходится на пробы с нижнего горизонта литорали (табл. 3).

Так, разброс значений для ОЧЦБ в пробах с верхней и средней литорали составил четыре порядка, для ОЧБ с верхней и средней литорали – три порядка, а для ОЧЦБ и ОЧБ в пробах с нижней литорали – всего два соседних порядка.

Таблица 3

Минимальное (N_{\min}) и максимальное (N_{\max}) количество бактерий и цианобактерий эпилимтона, обнаруженных на разных горизонтах литорали станций в период с декабря 2011 г. по апрель 2012 г.

Станция	Горизонт литорали	ОЦБ $\times 10^6$, кл./см ²		ОЧБ $\times 10^6$, кл./см ²	
		N_{\min}	N_{\max}	N_{\min}	N_{\max}
1	Верхний	2.446	41.019	26.986	100.983
	Средний	0.005	5.646	20.882	84.792
	Нижний	0.496	5.107	15.302	285.803
2	Верхний	0.195	4.415	23.900	106.307
	Средний	0.363	13.425	30.370	151.420
	Нижний	0.189	2.718	27.768	147.064
3	Верхний	0	0.969	9.603	65.114
	Средний	0.005	0.911	4.970	40.318
	Нижний	0.166	1.849	14.553	61.524
Разброс значений	Верхний	0–1.95 $\times 10^5$ –4.1 $\times 10^7$		9.6 $\times 10^6$ –1.1 $\times 10^8$	
	Средний	5.0 $\times 10^3$ –1.3 $\times 10^6$		4.97 $\times 10^6$ –1.5 $\times 10^8$	
	Нижний	1.7 $\times 10^5$ –5.1 $\times 10^6$		1.5 $\times 10^7$ –2.9 $\times 10^8$	

Установленный факт высокой стабильности количественных характеристик микробного сообщества эпилимтона нижней литорали можно объяснить тем, что здесь субстраты лишь периодически и кратковременно находятся без воды в течение нескольких дней в месяц во время сизигийных отливов. Следовательно, влияние на эпилимтон нижней литорали таких факторов, как высушивание, замерзание, нагревание, инсоляция, механическое воздействие выражено в меньшей степени по сравнению со средним и верхним горизонтами литорали.

Разработанная оригинальная методика отбора проб эпилимтона для микробиологических исследований гетеротрофных бактерий и цианобактерий в биопленках позволяет не только наиболее точно учитывать их количество, но и дает возможность использовать полученный материал для лабораторного культивирования, изоляции штаммов и изучения их свойств.

Литература

1. Мирошниченко Е.С. Бактериоценозы эпилимтона южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря : дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2016. 176 с.

DEVELOPMENT OF METHODS FOR CYANOBACTERIA QUANTIFICATION
IN THE MICROBIOLOGICAL STUDIES OF EPILITHON

E.S. Miroshnichenko

Institute of marine biological research named A.O. Kovalevsky, Sevastopol, Russia

The paper describes the process of the development of methods for cyanobacteria quantification in a single sample of epilithon in the microbiological studies. The samples of the epilithon collected from three stations in the southern and middle parts of the Kola Bay (Barents Sea) in the different ways using sterile tools and materials. The most acceptable for microbiological study of fouling is a combined method of scraping with a scalpel and washing with a cotton swab of epilithon within a limited frame of the surface of a small stone collected from the lower littoral during a low-water period, after its transportation it the laboratory.

**РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ
В ФОРМИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЧВЕННЫХ КОРОЧЕК
ПРИМОРСКИХ ПЕСЧАНЫХ ДЮН (БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ, ГЕРМАНИЯ)**

Т.И. Михайлюк¹, К. Глазер², У. Карстен²

¹ Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

² Университет города Росток, Росток, Германия

E-mail: t-mikhailyuk@ukr.net

Биологические почвенные корочки (БПК) – сложная микро-экосистема, включающая разные компоненты: бактерии, грибы, водоросли, лишайники, мхи, протисты, беспозвоночных животных, а также некоторые высшие растения. Данное явление широко распространено в природе во всех климатических зонах, где рост высших растений лимитирован определенными неблагоприятными факторами среды [1]. Значение БПК в природе очень высоко (круговорот веществ, цепи питания, стабилизация почвы и повышение ее качественного состава и плодородия и т.д.), особенно в экосистемах с разреженной высшей растительностью (пустыни, саванны, ксерофитные степи, отвалы горнодобывающей промышленности, пожарища, прибрежные песчаные дюны и др.).

Прибрежные песчаные дюны представляют собой уникальные местообитания в переходной зоне между наземной и морской экосистемой, где создается динамичная среда с достаточно жесткими условиями существования и стрессовыми факторами: ветер и подвижность субстрата, бедного питательными веществами и водой, периодические высокие температуры на поверхности субстрата, интенсивное освещение, возможность затопления и засоления. БПК песчаных дюн приморских экосистем представляют собой первые стадии растительной сукцессии, обеспечивающие дальнейшее заселение субстрата высшими растениями, а также стабилизацию почвы и защиту прибрежной полосы. Однако данные о составе, функциях

и экологических особенностях этих криптогамных группировок с прибрежных экосистем умеренной зоны все еще недостаточны.

Данное сообщение посвящено исследованию видового состава цианобактерий и водорослей БПК песчаных дюн Балтийского моря (Германия). Материал отобран из шести локалитетов, расположенных вдоль береговой линии: окрестностей Ридензи, городов Варнемюнде, Бад Преров, Хайлигендамм, а также островов Рюген и Усдом. Всего исследовано с помощью классических (микроскопических и культуральных) методов 36 проб БПК. Определение некоторых видов уточнено с помощью молекулярно-филогенетических методов при исследовании гена, кодирующего маленькую субъединицу рРНК, и участка ITS. Особенности методики и частично результаты исследования материала с островов Рюген и Усдом представлены в наших предыдущих работах [2, 3].

В целом, при исследовании БПК прибрежных песчаных дюн выявлено 111 видов цианобактерий и водорослей (табл. 1). Следует отметить, что цианобактерии составляют около 25% полученного видового состава БПК, а наиболее многочисленными являются зеленые водоросли (около 50%). Наибольшим количеством видов представлены нитчатые гомо- и гетероцитные цианобактерии порядков *Synechococcales*, *Oscillatoriales* и *Nostocales*. Среди доминирующих видов в БПК песчаных дюн значительно представлены нитчатые цианобактерии (табл. 2), которые сплетаясь и склеивая почвенные частицы образуют основу корочки. Однако, в некоторых условиях, БПК составлены видами рода *Klebsormidium*, которые также формируют их основу. В большинстве исследованных локалитетов были выявлены как цианобактериальные, так и клебсормидиевые БПК, а также БПК смешанного типа. Однако, Бад Преров, песчаные дюны которого покрыты сосновым лесом, характеризовался низким

Таблица 1

Видовой состав цианобактерий и водорослей БПК прибрежных песчаных дюн Балтийского моря

Отдел, порядок	Количество видов, ед./%						
	Ридензи	Варнемюнде	Бад Преров	Рюген	Усдом	Хайлигендамм	Всего
Цуанопрокариота	4/13.8	17/37.0	7/12.5	17/25.8	16/24.7	18/39.1	28/25.2
Chroococcales		1		1	1		3
Synechococcales	1	7	3	5	5	5	7
Oscillatoriales	3	3	2	5	3	5	10
Nostocales		6	2	6	7	8	8
Chlorophyta	14/48.3	17/37.0	30/53.6	30/45.5	27/41.5	13/28.3	52/46.8
Streptophyta	3/10.3	6/13.0	11/19.6	6/9.1	9/13.8	8/17.4	15/13.5
Ochrophyta	8/27.6	6/13.0	8/14.3	13/19.6	13/20.0	7/15.2	16/14.4
Всего	29	46	56	66	65	46	111

количеством цианобактерий и преимущественно клебсормидиевыми БПК, тогда как на островах Рюген и Усдом БПК были в основном сформированы разнообразными видами цианобактерий.

Наиболее распространенной доминирующей цианобактерией БПК песчаных дюн является *Microcoleus vaginatus*, выявленный практически во всех исследованных локалитетах. Данный представитель, вероятно, является комплексом нескольких морфологически близких (криптичных) видов. Выявлено, что состав цианобактериальных доминантов зависит от физико-химических свойств песка. Так, было обнаружено, что в локалитетах, характеризующихся средней фракцией песка, доминантами являются преимущественно виды *Oscillatoriales* с толстыми трихомами. Тогда как в локалитетах с мелкой фракцией песка доминируют представители *Nostocales*. Такие БПК обнаружены на Варнемюнде, Хайлигендамм и о-ве Усдом.

Были обнаружены также редкие и интересные цианобактерии в составе БПК исследованных песчаных дюн. Среди них *Timaviella* sp., *Wollea* sp., *Leptolyngbya* cf. *carnea*, *Phormidesmis* sp., *Trichocoleus* sp., *Anagnostidinema* cf. *carotinosum*, *Hormosilla* cf. *pringsheimii*, *Crinalium magnum*. Штамм *Crinalium magnum* был нами детально исследован и предложен как эпитип этого вида [4].

Таблица 2

Доминирующие виды цианобактерий и водорослей БПК прибрежных песчаных дюн Балтийского моря

	Ридензи	Варне- мюнде	Бад Преров	Рюген	Усдом	Хайли- гендамм
<i>Stenomitos</i> sp.		+		Д	Д	+
<i>Timaviella</i> sp.		+	+	+	Д	+
<i>Phormidesmis</i> sp.		+	+	Д	+	+
<i>Microcoleus vaginatus</i>	Д	Д	Д	Д	Д	+
<i>Lyngbya</i> sp.			+	Д		+
<i>Coleophasciculus</i> sp.				Д		
<i>Nostoc</i> cf. <i>linckia</i>		Д		+	+	+
<i>Nostoc</i> cf. <i>edaphicum</i>		Д		+	Д	Д
<i>Nostoc</i> cf. <i>commune</i>		+			Д	+
<i>Wollea</i> sp.				Д	Д	Д
<i>Lobochlamys</i> sp.	Д		+	Д		
<i>Tetradasmus arenicola</i>	+	+	+	Д	+	+
<i>Interfilum paradoxum</i>		+	Д	+	+	+
<i>Klebsormidium flaccidum</i>	Д	Д	Д	Д	+	+
<i>Klebsormidium crenulatum</i>	+	Д	Д	+	Д	Д
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>subtile</i>	+	Д	Д	+	+	+
<i>Klebsormidium elegans</i>			Д			

Примечание. Д – вид присутствует в БПК в качестве доминанта, + – вид единично встречается в БПК.

Работа частично поддержана фондом Александра фон Гумбольдта, Германия (Alexander von Humboldt Stiftung, Deutschland).

Литература

1. Weber B., Büdel B., Belnap J. Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Springer, 2016. 541 p.
2. Composition of biological soil crusts from sand dunes of the Baltic Sea coast, in the context of an integrative approach to the taxonomy of microalgae and cyanobacteria / T. Mikhailyuk, K. Glaser, P. Tsarenko, E. Demchenko, U. Karsten // Eur. J. Phycol. 2019. doi: 10.1080/09670262.2018.1557257
3. Biological soil crusts from coastal dunes at the Baltic Sea: cyanobacterial and algal biodiversity and related soil properties / K. Schulz, T. Mikhailyuk, M. Dreßler, P. Leinweber, U. Karsten // Microbial Ecology. 2016. N 71. P. 178–193. doi: 10.1007/s00248-015-0691-7
4. New record of noteworthy genus *Crinalium* Crow (Oscillatoriales, Cyanobacteria) on the sand dunes of the Baltic Sea in Germany: epitypification and emendation of *Crinalium magnum* Fritsch et John based on an integrative approach / T.I. Mikhailyuk, O.N. Vinogradova, A. Holzinger, K. Glaser, E. Samolov, U. Karsten // Phytotaxa. 2019. V. 400, N 3. P. 165–179. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.400.3.4>

ROLE OF CYANOBACTERIA IN FORMATION OF BIOLOGICAL SOIL CRUSTS FROM MARITIME SAND DUNES (BALTIC SEA, GERMANY)

T.I. Mikhailyuk¹, K. Glaser², U. Karsten²

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

²University of Rostock, Rostock, Germany

Cyanobacteria and algae were investigated in biological soil crusts from maritime sand dunes of Baltic sea (Germany) in 6 localities: environs of Riedensee, cities Warnemünde, Bad Prerow, Heiligendamm, as well as islands Rügen and Usedom. 111 species of cyanobacteria and algae were found using classical and molecular-phylogenetic methods. Cyanobacteria represent 25% of species composition. Representatives of Synechococcales, Oscillatoriales and Nostocales are mostly dominated in investigated biological soil crusts, but *Klebsormidium* also formed crusts in some localities. The most typical dominating cyanobacteria in investigated biological soil crusts is *Microcoleus vaginatus*. Composition of cyanobacterial dominants mostly depends on physical peculiarities of sand (size of sand grains). Several rare and interesting cyanobacteria were found in investigated biological soil crusts.

ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОПРОКАРИОТ И ВОДОРΟΣЛЕЙ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

И.В. Новаковская, Ю.А. Дубровский, Е.Н. Патова, А.Б. Новаковский,
И.Н. Стерлягова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: novakovskaya@ib.komisc.ru

Почвенные водоросли – автотрофные микроорганизмы, которые обитают на поверхности и в толще почвы – являются важным и постоянным компонентом любой наземной экосистемы. Эти организмы участвуют в формировании почв и круговороте основных биогенных элементов, препятствуют эрозионным процессам. На формирование водорослевых сообществ оказывают влияние различные экологические факторы, такие как содержание азота, кислотность, влажность почвы, освещенность. В природных экосистемах влияние того или иного фактора среды бывает сложно оценить, так как они воздействуют на организм в комплексе, и разовые измерения, проведенные в момент отбора материала, не всегда отражают долговременные условия местообитаний.

Целью настоящего исследования было оценить зависимость распределения видового разнообразия цианопрокариот и водорослей в разных типах сообществ Северного Урала от влажности почвы, содержания азота, активной реакции почвенного раствора и освещенности, выявленных при помощи экологических шкал Элленберга.

Почвенно-альгологические пробы были отобраны стандартными методами, принятыми в почвенной альгологии, в конце июня–начале июля 2017 г. в бассейне р. Тельпос-ю (горный массив Тельпос-из, гора Тельпос, 1617 м над ур.м.; 63°52' с.ш., 59°01' в.д.), Северный Урал. Всего было изучено 10 смешанных почвенно-альгологических проб площадью 3–5 см² и толщиной 2 см из восьми сообществ (каждая проба состояла из пяти-шести индивидуальных образцов). Для описания растительности пробных площадей использовали стандартные методы, принятые в геоботанике. Все исследованные сообщества в зависимости от особенностей состава и структуры нижних ярусов были разбиты на четыре типа: лишайниковые, зеленомошные, долгомошные и травяные. Влажность, рН, богатство почвы, освещенность были определены с помощью экологических шкал Элленберга. Видовое разнообразие цианопрокариот и водорослей выявляли прямым микроскопированием проб, а также с использованием накопительных и монокультур. Для культивирования применяли почвенную вытяжку, жидкую и агаризованную среды 3N-BBM, Vg11. Определение видов проводили на микроскопе

Nikon Eclipse80i, оборудованном ДИК-контрастом, при увеличении до $\times 1000$. Для идентификации видов использовали отечественные и зарубежные определители [1–5].

Анализ полученных результатов показал, что сообщества почвенных водорослей наиболее сильно реагируют на изменение таких факторов среды, как содержание азота, влажность и pH почвы. Мы не обнаружили связи показателя видового разнообразия цианопрокариот и водорослей с уровнем освещенности местообитания. Значения баллов Элленберга по шкалам содержания азота, влажности и кислотности почвы возрастают от лишайниковых к травяным сообществам, одновременно при этом наблюдается увеличение видового разнообразия почвенных водорослей.

Лишайниковые сообщества характеризуются бедными, сухими и кислыми почвами. Это приводит к тому, что уровень видового разнообразия почвенных водорослей здесь невысок. В альгогруппировках преобладают одноклеточные и многоклеточные формы. Выявлено от 9 до 15 (в среднем – 11) видов почвенных водорослей. Виды цианопрокариот, способные фиксировать молекулярный азот, составляют 14%. Они представлены таксонами из родов *Fischerella* и *Stigonema*. Высокую частоту встречаемости в этом типе сообществ имели зеленые микроводоросли *Myrmecia bisecta* Reisingl, *Pleurastrum terricola* (Bristol) D.M. John, *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott, *Sporotetras polydermatica* (Kütz.) Kostikov, Darienko, Lukešová & L. Hoffm., а также представители родов *Mesotaenium* и *Trebouxia*. Выявлены специфические таксоны, которые отражают условия местообитания: криофильный вид *Chloromonas reticulata* (Gorzh.) Gobi, способный обитать на поверхности снега и вызывать его окрашивание за счет вторичной пигментации в ответ на УФ-излучение; ацидофильный вид *Fischerella muscicola* Gomont, который обитает преимущественно в северном умеренном поясе на кислых субстратах; виды-фотобионты лишайников *Asterochloris excentrica* (Archibald) Skaloud & Peksa и *Trebouxia* sp.

Сообщества зеленомошного типа характеризуются более богатыми почвами, менее кислой средой и более влажными условиями за счет хорошо развитого покрова из зеленых мхов. Здесь преобладают одноклеточные водоросли, доля многоклеточных и колониальных несколько ниже. В сообществах этого типа отмечали от 9 до 20 таксонов, в среднем 14. Азотфиксирующие виды составляют 20%. Это виды родов *Fischerella*, *Nostoc*, *Stigonema*. Высокую частоту встречаемости имели виды *Myrmecia incisa* Reisingl, *Pseudococcomyxa simplex*, *Sporotetras polydermatica*, а также таксоны из родов *Chlamydomonas*, *Mesotaenium*, *Nostoc* и *Stigonema*. В этом типе найдены два новых вида для северо-востока европейской части России – *Coelastrella striolata* var. *multistriata* (Trenkw.) Kalina & Punčoch.

и *Desmotetra stigmatica* Deason & G.L. Floyd. К числу специфич-ных таксонов можно отнести влаголюбивые виды, которые способ-ны формировать слизистые колонии на мхах: *Coccomyxa subglobosa* Pascher, *Fischerella punctiforme* Har., а также *Stigonema mamillosum* C. Agardh ex Bornet & Flahault, *Cosmarium* spp., *Klebsormidium ni-tens* (Kütz.) Lokhorst.

Долгомощные сообщества отличаются более влажными услови-ями по сравнению с зеленомошными. Здесь преобладают многокле-точные водоросли. Видовое разнообразие изменялось от 12 до 18 ви-дов, среднее число видов – 15. Доля азотфиксаторов увеличивается до 25%. Комплекс фиксирующих азот видов формируют *Calothrix*, *Desmonostoc*, *Scytonema*, *Tolypothrix*. С высокой частотой встреча-ли вид *Sporotetras polydermatica*, а также представителей из родов *Aphanocapsa*, *Elliptochloris*, *Nostoc*, *Leptosira* и *Pseudococcomyxa*. Выявлен новый вид для северо-востока европейской части России – *Schizochlamydeella minutissima* Broady. В этих местообитаниях по-являются виды, которые обитают на поверхности влажной почвы и мхах: *Calothrix parietina* Thur. ex Bornet & Flahault, *Desmonostoc muscorum* (C. Agardh ex Bornet & Flahault) Hrouzek & Ventura, *Phor-midium aeruginoso-caeruleum* (Gomont) Anagn. & Komárek, *Schizochla-mydeella minutissima*, *Scytonema hofmannii* C. Agardh ex Bornet & Flahault, *Tolypothrix tenuis* Kütz. ex Bornet & Flahault.

Сообщества травяного типа на данный момент представлены одной пробной площадью. Полученные нами результаты и литера-турные данные показывают, что такие сообщества характеризуются в районе исследований относительно богатыми и влажными поч-вами с низкой кислотностью. В них доминирующая роль принад-лежит одноклеточным водорослям, невысокий процент составляют многоклеточные организмы, не обнаружено колониальных и азот-фиксирующих видов. Отмечено 15 видов почвенных водорослей, при этом список водорослей является достаточно специфичным. Только в этом сообществе выявлены виды *Chlorella vulgaris* Beij., *Radiosphaera minuta* Herndon, а также влаголюбивые виды диато-мовых водорослей, которые предпочитают нейтральную pH среды – *Hantzschia amphioxys* (Ehrenb.) Grunow, *Pinnularia borealis* Ehrenb., *Navicula* sp., а также амфибиальный вид *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) P.C. Silva, Mattox & W.H. Blackw.

В ходе работы получены первые данные о видовом разнообра-зии почвенных цианопрокариот и водорослей района исследований. Всего было выявлено 74 вида из пяти отделов: Суанпрокарыота – 22 таксона, Ochrophyta – 1, Bacillariophyta – 3, Chlorophyceae – 41 и Streptophyta – 7. Показано, что состав и структура альгогруппиро-вок сообществ горных тундр и редколесий зависят от основных эко-логических факторов. Полученные зависимости между видовым со-

ставом почвенных водорослей и экологическими характеристиками соответствующих местообитаний хорошо согласуются со сведениями о биологии и экологии обнаруженных видов.

Исследования выполнены в рамках бюджетной темы № АААА-А19-119011790022-1 и при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ №18-04-00643.

Литература

1. Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales*). СПб.: Наука, 1998. 352 с.
2. Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen, Auflage 2. Berlin Heidelberg: Springer Spektrum, 2014. 773 p.
3. Komárek J. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota III: Nostocales, Stigonematales, Bd. 19/3. Berlin: Springer Spektrum, 2013. 1130 p.
4. Komárek J., Anagnostidis K. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota I: Chroococcales, Bd. 19/1. Berlin Heidelberg: Springer Spektrum, 1998. 548 p.
5. Komárek J., Anagnostidis K. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota II: Oscillatoriales, Bd. 19/2. München: Springer Spektrum, 2005. 643 p.

EFFECT OF MAIN ECOLOGICAL FACTORS ON SPECIES DIVERSITY OF CYANOPROKARYOTA AND ALGAE IN THE TERRESTRIAL ECOSYSTEMS OF THE NORTHERN URALS

I.V. Novakovskaya, Yu.A. Dubrovsky, E.N. Patova, A.B. Novakovskiy,
I.N. Sterlyagova

Institute of biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

We studied how main ecological factors influence the composition and structure of cyanoprokaryota and algal communities in the lichen, green moss, hair cap moss and herb communities in the Northern Urals. Positive correlation was found between Ellenberg ecological values (soil humidity, soil nitrogen and soil acidity) and the level of cyanoprokaryota and microalgae species diversity on the gradient from lichen to herb type. The obtained relations between the species composition of soil algae and environmental factors are conformed to the known biology and ecology of these species.

АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ЛЕСНОГО ЗАБОЛОЧЕННОГО ОЗЕРА (РАЙОН КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА)

Е.Н. Патова¹, О.В. Анисимова²

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

Звенигородская биологическая станция, Москва, Россия

E-mail: patova@ib.komisc.ru, flora_0a@mail.ru

Цианопрокариоты/Цианобактерии обладают уникальной способностью фиксировать из атмосферы углерод и молекулярный азот, благодаря чему эта группа прокариотных организмов способна осваивать широкий спектр местообитаний различных природных регионов. Также азотфиксирующие цианопрокариоты играют важную роль в азотном балансе болотных и озерных комплексов северных регионов. Цель работы – оценка разнообразия и обилия гетероцитных азотфиксирующих цианопрокариот озера, расположенного в лесном массиве на сфагновом болоте (Кандалакшский залив).

Сбор проб выполнен О.В. Анисимовой в июле 2018 г. в заболоченном оз. Круглое (N 66°32'33.0", E 33°08'16.3", высота 28 м над ур.м.). Озеро заболочено более чем на 90%, сплавина довольно плотная, имеются провалы и торфяные пустоши. Болотная растительность сформирована в основном сфагновыми мхами, по краю сплавины встречаются осоки, вахта, морошка, водяника, андромеда, ряска; в озере отмечены заросли сфагнов, пузырчатки, кубышки. Вода озера коричневого цвета, электропроводность воды 27.2 мкСм/см, pH 5.53. Видовое разнообразие цианопрокариот изучено в живых и фиксированных пробах.

В исследованном водоеме выявлено девять видов diazotrophic цианопрокариот: *Anabaena* sp., *Calothrix fusca* Bornet et Flahault, *Calothrix* sp., *Hapalosiphon pumilus* Kirchner ex Bornet et Flahault., *Microchaete tenera* Thuret ex Bornet et Flahault, *Nostoc paludosum* Kützing ex Bornet et Flahault, *Scytonema hofmannii* C. Agardh ex Bornet et Flahault, *Stigonema ocellatum* [Dillwyn] Thuret ex Bornet et Flahault, *Tolypothrix tenuis* Kützing ex Bornet et Flahault. Большинство выявленных видов широко распространены в пресных низкоминерализованных северных водоемах со слабокислой реакцией водной среды, а также отмечены в моховых ассоциациях болотных комплексов [1]. Все азотфиксирующие виды в исследованном водоеме имели относительно высокое обилие. К комплексу доминантов могут быть отнесены *Hapalosiphon pumilus* и *Stigonema ocellatum*. Планируется проведение оценки азотфиксирующей активности цианопрокариот для данного типа заболоченных экосистем Кандалакшского залива.

Исследования выполнены при финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00643 и 18-04-00171.

Литература

1. Davidov D., Patova E. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic // *Hydrobiologia*. 2018. V. 811. P. 119–137. doi: 10.1007/s10750-017-3400-3

NITROGEN-FIXING CYANOPROCARIOTES OF FOREST BOGGY LAKE (KANDALAKSH BAY AREA)

E.N. Patova¹, O.V. Anisimova²

¹ Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

² Lomonosov Moscow State University, Zvenigorod Biological Station, Moskow, Russia

Цианопрокариоты/Цианобактерии имеют уникальную способность захватывать углерод и молекулярный азот из атмосферы, благодаря этой группе прокарйотических организмов способных ассимилировать широкий спектр сред обитания различных природных регионов. Включая азотфиксирующие цианопрокариоты играют важную роль в азотном балансе болот и озерных комплексов в северных регионах. Целью работы является оценка разнообразия и обилия гетероцистных азотфиксирующих цианопрокариот в озере, расположенном в лесу на сфагновом болоте (Кандалакшский залив).

Сборка образцов выполнена О.В. Анисимовой в июле 2018 года в болотном озере Кружлово. В исследуемом резервуаре были идентифицированы следующие виды: *Anabaena* sp., *Calothrix fusca*, *Calothrix* sp., *Hapalosiphon pumilus*, *Microchaete tenera*, *Nostoc paludosum*, *Scytonema hofmannii*, *Stigonema ocellatum*, *Tolypothrix tenuis*. Большинство идентифицированных видов распространены в пресных низкосолевых северных водоемах со слабокислой реакцией водной среды, а также в ассоциациях мхов болотных комплексов.

НИЗКОТЕМПЕРАТУРНАЯ КОНСЕРВАЦИЯ *GLAUCOSPIRA LAXISSIMA* (G.S. WEST)

Д.И. Петрухина

Калужский государственный университет им. К.Э. Циолковского, Калуга, Россия

E-mail: daria.petrukhina@outlook.com

Вопрос долговременной криоконсервации цианобактерий требует дальнейшего изучения, кроме того, для *Glaucospira* sp. (как и видов *Spirulina*) нет сообщений об успешной длительной криоконсервации. Возможно, это связано с тем, что представителей *Spirulina* и *Arthrospira* (теперь *Limnospira* [1]) очень часто путают, и даже в научной литературе эти названия употребляются как синонимы. Согласно современной таксономии, эти роды филогенетически настолько не родственны, что включены в разные порядки. Исследуемый же штамм SAG 256.80 далеко отстоит как от штаммов, отнесенных к роду *Spirulina*, так и от штаммов, отнесенных к ро-

ду *Arthrospira*, т.е. таксономическое положение этого штамма остается неясным. В некоторых работах данный штамм использовали как внешнюю группу. Есть предложение на основании морфологических различий выделить *G. laxissima* в отдельный род *Glaucospira* с неясным пока филогенетическим положением [2].

В работе была адаптирована методика низкотемпературного консервирования *G. laxissima* штамм SAG 256.80, позволяющая сохранять клетки один год. Нами было опробовано 10 веществ (ДМСО, глюкоза, гуммиарабик, этанол, сахароза, D-сорбитол, L-пролин, декстрин, метанол, глицерин), для которых ранее была показана возможность их применения в качестве криопротекторов при криоконсервации различных цианобактерий и водорослей, преимущественно в концентрациях от 5 до 20%.

Из тестируемых криопротекторов криозащитные свойства продемонстрировали ДМСО и глюкоза в концентрациях 5, 10 и 15%. Выживаемость цианобактерий после низкотемпературной консервации в течение одного года оценивали как процент проб с выжившими цианобактериями от общего количества проб (n=18, в пяти повторах). Наибольшая выживаемость с ДМСО составила 18.5% (с ДМСО 10%), наилучший процент выживаемости при использовании глюкозы составил 7.22% (глюкоза 10%). Применение смеси 10% ДМСО и 10% глюкозы позволило избежать развития контаминирования, поскольку использовали неаксенный штамм. Выживаемость цианобактерий (% числа криофлаконов с выжившими цианобактериями от их общего количества) составила 40%.

В разряд выживших клеток в тех вариантах, в которых рост после консервации возобновлялся, попала большая часть популяции. Скорость роста цианобактерий после 25 сут. рекультивирования (% от исходной культуры) после одного года низкотемпературной консервации в присутствии 10% ДМСО либо комбинированного криопротектора составила 23.7 и 20.66 % соответственно.

Биомассу выращивали на полной питательной среде Заррука в конических колбах с широким горлышком в стандартных условиях (при 30 °С с постоянным перемешиванием в 110 об./мин., фото-периодом в 16 ч и средней интенсивностью света 21 мкмоль·м⁻²·с⁻¹). К отобранной для замораживания в стерильный флакон биомассе цианобактерий добавляли равный объем свежей питательной среды Заррука и инкубировали в течение 4 ч в стандартных условиях. Перед замораживанием биомассу цианобактерий инкубировали в полипропиленовых криофлаконах с криопротектором в темноте при постоянном перемешивании, помещали в контейнер для пассивного замораживания с изо-пропанолом и в морозильник при -80 °С. Срок хранения составлял минимум один год.

При проведении рекультивирования после консервации оттаявшее содержимое криофлаконов сразу полностью переносили в стерильную колбу с питательной средой Заррука. Таким образом, использовали клетки цианобактерий после оттаивания без предварительного удаления криопротектора, что позволило добиться минимальной травмируемости клеток и значительно сократило время их подготовки к рекультивированию. Также было предложено, что для предотвращения фотоокисления необходимо культивировать в течение первых 40 мин. при комнатной температуре в полной темноте. Затем в течение следующих 2 ч рекомендуется культивировать при низком освещении ($10\text{--}12 \text{ мкмоль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$), а далее – при стандартных условиях.

Выбор *Glaucospira* sp. (*Spirulina*) как объекта исследования был обусловлен тем, что несмотря на то, что они не используются столь широко, как *Arthrospira*, из-за сходства состава метаболитов имеют высокий потенциал к использованию в биотехнологии. Коммерческое использование многих штаммов *Arthrospira* может быть закрыто патентами, а спирулины – нет. Поэтому их изучение перспективно с практической точки зрения для производства метаболитов и биодобавок. Предложенная методика (скорость охлаждения $-1 \text{ }^\circ\text{C}$ в минуту до $-80 \text{ }^\circ\text{C}$ и хранение при этой температуре) ранее не применялась к цианобактериям рода *Glaucospira* и позволила впервые сохранить жизнеспособными вид *G. laxissima* в течение длительного времени (один год).

Литература

1. Nowicka-Krawczyk P., Mühlsteinová R., Hauer T. Detailed characterization of the *Arthrospira* type species separating commercially grown taxa into the new genus *Limnospira* (Cyanobacteria) // Scientific Reports. 2019. V. 9. Article number: 694.
2. Simic S.B., Komárek J., Đorđević N.B. The Confirmation of the genus *Glaucospira* (Cyanobacteria) and the Occurrence of *Glaucospira laxissima* (G.S. West) comb. nova in Serbia // Cryptogamie, Algologie. 2014. V. 35 (3). P. 259–267. doi: 10.7872/crya.v35.iss3.2014.259

GLAUCOSPIRA LAXISSIMA (G. S. WEST) STORAGE

D.I. Petrukhina
Tsiolkovsky Kaluga State University, Kaluga, Russia

This paper addresses growth of strain SAG 256.80 of cyanobacteria *Glaucospira laxissima* after long-term preservation under minus $80 \text{ }^\circ\text{C}$. 10%-glucose and DMSO solution have been used for *G. laxissima* storage in liquid suspension cultures. Renewed growth of *G. laxissima* culture after cryopreservation for 1 year in a minus $80 \text{ }^\circ\text{C}$ deep freezer has been observed.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦИАНОПРОКАРИОТ В ЛИТОБИОНТНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА ПОВЕРХНОСТИ ГРАНИТОВ-РАПАКИВИ

О.А. Родина, В.Н. Никитина, Д.Ю. Власов

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: oxanarod@yandex.ru

Цианопрокариоты и другие микроорганизмы формируют биопленки на открытых скальных поверхностях. В карьерах гранитов-рапакиви на территории Южной Финляндии (карьер I – карьер Монферрана: N 60°34.207' E 027°43.835'; карьер II: N 60°31.855' E 027°39.698'; карьер III: N 60°32.101' E 027°39.823'; карьер IV: N 60°44.413' E 028°00.564') нами были отобраны для исследования следующие типы сообществ с поверхности гранита: зеленые корковидные наслоения, во влажном состоянии – мягкие и слизистые (1 тип); темноокрашенные корковидные наслоения (2 тип); первичная почва под мхами (3 тип); почва под сосудистыми растениями в местах выветривания гранита (4 тип); первичная почва под лишайниками (5 тип); пигментированные пленки преимущественно красного и рыжего цвета, сросшиеся с поверхностью камня (6 тип); светлоокрашенные пленки белого и бежевого цвета, сросшиеся с поверхностью камня (7 тип).

Цель исследования – определение видового состава и экологических характеристик цианопрокариот в различных типах биопленок на поверхности гранитов-рапакиви на территории Южной Финляндии.

Сбор проб проводился в октябре 2015 г. в стерильные контейнеры объемом до 120 мл. Для идентификации цианопрокариот проводили прямое микрофотографирование проб после их отстаивания в дистиллированной воде, используя стандартные определители [1–3].

Всего в ходе нашего исследования было выявлено 54 таксона цианопрокариот, относящихся к пяти порядкам, 16 семействам, 23 родам. Из них в карьере I (карьер Монферрана) выявлено 10 таксонов, карьере II – 20, карьере III – девять, карьере IV – 26, на крепости Карела (для сравнения) – всего шесть таксонов.

Из пяти порядков наибольшим количеством семейств (4), родов (7) и видов (21) представлены порядки Synechococcales и Chroococcales (16 видов). Из 16 семейств наиболее широко представлено сем. *Leptolyngbyaceae* (11 таксонов). Самым разнообразным в видовом отношении и по встречаемости является род *Leptolyngbya*, в составе которого отмечено восемь видов (15% выявленного разнообразия). Порядок Gloeobacterales представлен всего одним видом *Gloeobacter violaceus*.

В биопленках 4 и 5 типов цианопрокариоты выявлены не были. Скорее всего, это связано с переходным состоянием субстрата, который не является характерным для литофильных местообитаний и еще недостаточно сформирован для геофитона. При этом в первичной почве под мхами цианопрокариоты были обнаружены (все-го три вида). Мы связываем это со способностью мхов удерживать влагу, обеспечивая более комфортные условия для обитания микроорганизмов.

В качестве доминанта биопленок на гранитах в целом и, в частности, для первого типа наслоений определен вид *Gloeocapsa atrata*, который не был выявлен нами на крепости Карела. В отличие от доминанта, широко представленный вид *Leptolyngbya foveolarum* был встречен во всех точках отбора проб. Для 2 типа биопленок доминантными являются виды *Calothrix parietina* и *Gloeocapsopsis magma*. Данные виды определяют внешний вид биопленок и наслоений. Для первичных почв (3 тип) невозможно определить доминантные виды, так как находки цианопрокариот были единичными.

В пигментированных наслоениях (6 тип) происходит комбинирование доминантных видов, отмеченных для 1 и 2 типов наслоений: *Leptolyngbya foveolarum* и *Gloeocapsopsis magma*. Цветовая гамма данного типа наслоений, скорее всего, связана не только с видовым составом, но и с характеристиками субстрата. В светлоокрашенных наслоениях доминирует *Leptolyngbya angustissima*.

Попарное сравнение таксономических списков различных типов биопленок с использованием индекса Сьеренсена-Чекановского показывает наибольший индекс сходства (0.48) для пигментированных светлых и ярких пленок, сросшихся с камнем. Низкие индексы сходства между выделенными типами биопленок (см. таблицу) свидетельствуют о различии таксономического состава цианопрокариот в биопленках различных окрасок. Полученные данные указывают на возможность предварительной оценки состава биопленок в зависимости от их цвета.

Типы биопленок различаются не только составом таксонов цианопрокариот, но также их количеством и экологическими характеристиками (составом жизненных форм цианопрокариот). Первый

Значения индекса сходства Сьеренсена-Чекановского для попарного сравнения типов биопленок

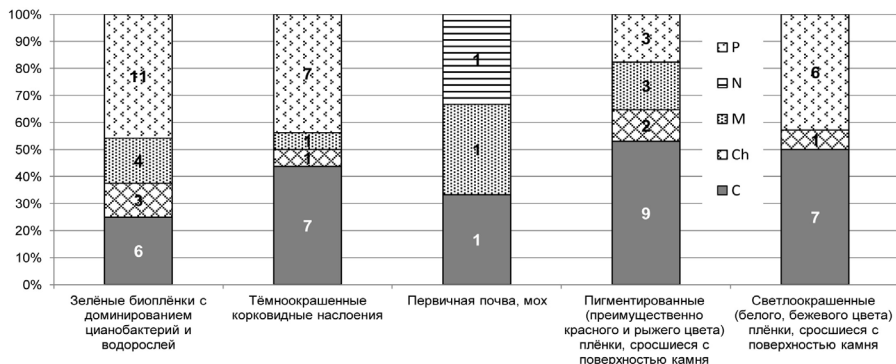
Типы биопленок и поверхностных наслоений на граните	1	2	3	6
2 – темноокрашенные корковидные наслоения	0.11			
3 – первичная почва под мхами	0.17	0.12		
6 – пигментированные пленки красного и рыжего цвета	0.34	0.34	0.11	
7 – светлоокрашенные пленки белого и бежевого цвета	0.27	0.25	0.13	0.48

тип биопленок представлен 24 видами, 2 тип – 16, 3 тип – тремя, 6 тип – 17, 7 тип – 14.

Жизненные формы выявленных цианопрокариот распределены в соответствии с классификацией по Штиной [4]. Ch-форма – одноклеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли, обитающие в толще почвы, но при благоприятной влажности дающие разрастания и на поверхности почвы. Это виды, отличающиеся исключительной выносливостью к различным экстремальным условиям и обычно обозначаемые как «убиквисты». Вероятно, в эту форму надо включить и *Synechococcus*, и *Synechocystis*. C-форма включает одноклеточные колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь. Обитают как в толще почвы, так и формируют тонкие слизистые пленки или хлопья на поверхности почвы. В отличие от Ch-формы, относящиеся сюда виды более требовательны к воде и переносят высыхание в виде спор, зигот, реже – в вегетативном состоянии, но тогда слизь отличается большей водоудерживающей способностью. P-форма – нитевидные синезеленые, не образующие значительной слизи. Они рассеяны в толще почвы, оплетая почвенные частицы, или образуют на поверхности тонкие кожистые пленки. M-форма – синезеленые в виде более или менее слизистых нитей, образующих макроскопически заметные корочки или дерновинки на поверхности почвы. Отличаются исключительной засухоустойчивостью и теплостойкостью. N-форма – виды рода *Nostoc* с наземными макроскопическими талломами. Световыносливые и засухоустойчивые виды – пойкилоксерофиты.

Характеристика жизненных форм цианопрокариот является важным экологическим показателем. Он показывает, в первую очередь, для каких форм цианопрокариот подходят те или иные изучаемые условия, во вторую – какие условия обнаруженные организмы создают для остального сообщества. Среди изученных цианопрокариот преобладают C-формы (20 таксонов) и P-формы (23 таксона), формирующие слизистые биопленки (C-форма) или тонкие кожистые биопленки, сильно срастающиеся с субстратом (P-форма). В первом типе биопленок преобладают (45%) P-формы (см. рисунок). Это, возможно, связано с тем, что в местах образования таких биопленок имеется достаточное количество влаги, и цианопрокариотам нет необходимости защищаться дополнительным слизистым чехлом. Во 2, 6 и 7 типах биопленок преобладают C-формы, что говорит о более сухих условиях и необходимости защищаться слизистыми чехлами и пигментацией.

Таким образом, в семи типах биопленок на поверхности гранита-рапакиви было выявлено разнообразие цианопрокариот (54 таксона). Видовой состав биопленок, различающихся по цвету, разнообразен. Встречаются как общие для всех типов биопленок таксоны,



Соотношение жизненных форм *Cyanoprokaryota* для каждого из выделенных типов биопленок.

так и специфичные для каждого типа виды. Характеристика жизненных форм цианопрокариот свидетельствует об их распределении в зависимости от условий увлажнения.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 19-17-00141.

Литература

1. Голлебах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли / Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 653 с.
2. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Part: Chroococcales. Berlin: Spektrum, 1998. 548 p.
3. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Part: Oscillatoriales. Berlin: Spektrum, 2005. 759 p.
4. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF CYANOPROCARIOTES IN LITOBiotic COMMUNITIES ON GRANITE-RAPAKIVI SURFACE

O.A. Rodina, V.N. Nikitina, D.Yu. Vlasov
Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Cyanoprokaryotes and other microorganisms form biofilms on the stone surfaces. In 4 quarries of rapakivi granites in southern Finland, we have sampled 7 types of communities from the granite surface. The aim of the study is to determine the species composition and ecological characteristics of cyanoprokaryotes in various biofilm types on the rapakivi granite surfaces in southern Finland. During the study on the surface of rapakivi granites a variety of cyanoprokaryotes was described (54 taxa). The *Leptolyngbya* is the most diverse genus in which 8 species are noted (15% of the detected diversity). The species composition of biofilms, differing in color, is heterogeneous. There are both common for all types of biofilm taxa, and specific for each type of species. The characteristics of life forms of cyanoprokaryotes are discussed.

РОЛЬ ЦИАНОПРОКАРИОТ В ФИТОПЛАНКТОНЕ ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ

В.М. Самойленко¹, А.А. Свирид²

¹ Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь

² Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка,
Минск, Беларусь

E-mail: versam@tut.by

Озеро Лукомское (Витебская область, Беларусь) является одним из крупнейших в Беларуси, его площадь составляет 36.7 км², средняя глубина – 6.7 м, максимальная глубина – 11.5 м. С начала 1970-х гг. используется в качестве водоема-охладителя тепловой электростанции. В 1989 г. на сбросном канале ТЭС введен в эксплуатацию садковый комплекс по выращиванию карпа, который стал мощным источником биогенных элементов. Результаты первых исследований фитопланктона, относящиеся к 1930-м гг. [1], свидетельствовали о преобладании в фитопланктоне, в том числе летом, диатомовых водорослей. Отмечались кратковременные «вспышки» численности *Gloeotrichia echinulata* (J.S. Smith.) P. Richt., вызывающие «цветение» воды. Численность фитопланктона колебалась от 23.5 до 43.2 млн кл./дм³.

В первое 10-летие после пуска ТЭС летняя биомасса фитопланктона была невысокой – 1.4–5.4 г/м³. В этот период влияние подогрева на экосистему компенсировалось бурным развитием популяции дрейссены, вселившейся в водоем в конце 1960-х гг. Цианопрокариоты развивались слабо, их летняя численность варьировала в диапазоне 0.01–3.21 млн кл./дм³, биомасса – 0.02–0.48 г/м³. Цианеи составляли 21% общей численности и 4% биомассы. Обычными представителями были виды родов *Gomphosphaeria* Kütz., *Oscillatoria* Vauch., *Gloeocapsa* (Kütz.) et Hollerb., *Microcystis pulvereae* (Wood.) Elenk. f. *pulvereae*. Ни один из видов не развивался массово.

В 1980-е гг. с ростом фосфорной нагрузки все большее значение приобретают цианопрокариоты. Их средняя удельная численность возросла по сравнению с 1970-ми гг. в 2.5 раза, биомасса – в шесть раз. В течение летней стагнации наблюдались один или два максимума биомассы, отмечалось «цветение» воды, которое со временем усиливалось. В разные годы агентами «цветения» выступали *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. pulvereae*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah., *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Synechocystis aquatilis* Sauv. Иногда фиксировали несколько кратковременных вспышек *Gloeotrichia echinulata*. Часто в период «цветения» происходила смена одного вида другим. Численность видов рода *Microcystis* в период «цветения» в поверхностных горизонтах

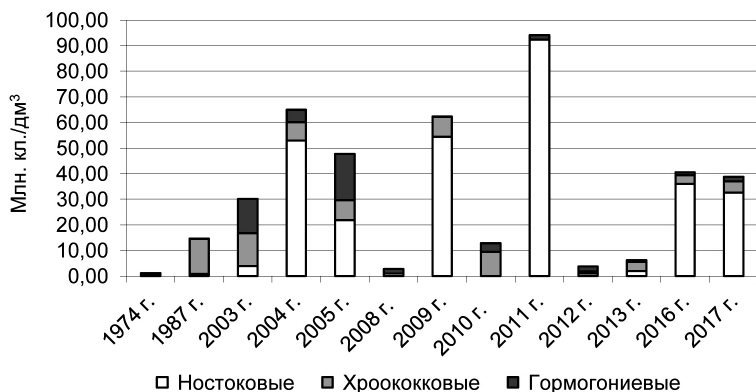
достигала 75.0 млн кл./дм³, а в среднем для этого периода – около 10 млн кл./дм³. Суммарная биомасса водорослей колебалась в пределах 3.5–8.3 г/м³ и в среднем составила 5.8 г/м³. Доля цианопрокариот достигала 89% численности и 53% биомассы сообщества.

Усиление вегетации цианопрокариот продолжалось в 1990-е гг. Основная роль принадлежала представителям рода *Microcystis*. Так, в 1992 г. численность их клеток в 1 л поверхностных горизонтов достигала 284.3 млн при средней для озера 80.1 млн. Вклад в общую численность достигал 90%, общую биомассу – 80%. Интенсификация эвтрофирования была обусловлена вводом в эксплуатацию садкового комплекса. Не утилизированные корма и экскременты рыб стали мощным дополнительным источником биогенных элементов в экосистеме водоема. Средняя численность водорослей для этого периода составила 38.2 млн кл./дм³, биомасса – 5.6 г/м³.

Начало 2000-х гг. характеризуется значительным усилением темпов эвтрофирования. В этот период наряду с ростом вегетации цианопрокариот возрастает значение диатомовых водорослей, которые составляли 21% численности и 62% биомассы сообщества. Диапазон численности фитопланктона укладывался в пределы 53–90 при средней для данного периода 76.5 млн кл./дм³. Относительная численность цианей достигала в среднем 72%. Общая биомасса фитопланктона заключалась в пределах 31.8–42.4 г/м³, в среднем составила 37.2 г/м³. На долю цианопрокариот приходилось 23% всей биомассы.

До 2005 г. сообщество носило полидоминантный характер. Как правило, комплекс доминант составляли цианеи, и только в 2003 г. доминировала *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim. с численностью 22 млн кл./дм³. Массовыми видами цианей в разные годы были *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aph. elenkinii* Kissel., *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. Преобладавший ранее *Microcystis aeruginosa* стал менее многочисленным и перешел в ранг субдоминантов. Максимальных значений в этот период достигала плотность *Aphanizomenon flos-aquae* (50 млн кл./дм³ в 2004 г.).

Последующие годы характеризуются значительными колебаниями интенсивности вегетации цианопрокариот, которые определяют уровень развития всего сообщества в целом: периоды слабой вегетации фитопланктона (5.8 млн кл./дм³ – 2008 г.) чередуются с максимально высокими значениями численности (98.7 млн кл./дм³ – 2011 г.), что в значительной мере обусловлено погодными условиями на фоне сохраняющейся высокой фосфорной нагрузки. В августе 2011 г. содержание PO₄³⁻ в водной толще достигло наибольшего за весь период значения – 0.16 мгP/дм³. Облик фитопланктона определяет *Aphanizomenon flos-aquae*, который все чаще становится единственным доминантом, достигая числен-



Изменение численности водорослей разных классов цианопрокариот в процессе эвтрофирования водоема-охладителя.

ности 27.03–92.34 млн кл./дм³ (62–94% всей численности сообщества). Рекордно высокая плотность афанизомена отмечена в августе 2011 г. в подогреваемой части акватории водоема-охладителя – 172 млн кл./дм³. В годы со слабым развитием *Aph. flos-aquae* сообщество имело полидоминантный характер с преобладанием представителей рода *Anabaena* (*A. spiroides* Kleb., *A. flos-aquae* Bréb. ex Born, *A. planctonica* Brunth.), *Aphanizomenon elenkinii*, *Sinechocystis aquatilis*, *Planktolyngbia* sp.

Изменение численности водорослей разных классов цианопрокариот в процессе эвтрофирования водоема-охладителя представлено на рисунке.

Таким образом, сукцессия доминирующего комплекса фитопланктона водоема-охладителя по мере нарастания его эвтрофирования заключается в смене хроококковых, представленных в основном микроцистисами, ностоковыми с преобладанием афанизоменов. Гормогониевые, среди которых преобладала *Pseudanabaena limnetica* Lemm., играли заметную роль на первых этапах интенсификации эвтрофирования водоема.

Преобладание гетероцистных форм, способных фиксировать атмосферный азот, свидетельствует о высокой концентрации фосфора в экосистеме, несмотря на прекращение работы садкового комплекса.

Литература

1. Акимова О.Д. К флоре озер Белоруссии // Ученые записки химического и биологического факультетов БГУ. 1936. Т. 28. С. 129–175.

ROLE OF CYANOPROCARIOTS IN PHYTOPLANKTON OF THE COOLING POND

V.M. Samoyilenco¹, A.A. Svirid²

¹ Belarusian State University, Minsk, Belarus

² Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank, Minsk, Belarus

Results of long-term researches of a phytoplankton of a cooling waterbody of the Lukomlsky state district power station are presented. The stages of the development of the dominant phytoplankton complex, due to various anthropogenic and natural factors, are identified. Changes in the species composition, abundance and biomass of cyanoprokaryotes, testifying to a process intensification of eutrophication are shown.

**РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ФИКСАЦИИ АЗОТА
В СОДОВЫХ ОЗЕРАХ КУЛУНДИНСКОЙ СТЕПИ**

О.С. Самылина¹, З.Б. Намсараев², Т.П. Турова¹

¹ Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва, Россия

² Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт»,
Москва, Россия

E-mail: *olga.samyлина@gmail.com*

Содовые озера являются экстремальными местообитаниями, где высокие значения рН сочетаются с высокой соленостью и щелочностью. Они распространены в аридных и криоаридных климатических зонах, а также в вулканических кратерах и кальдерах [1]. Озера Кулундинской степи (Алтайский край) – единственный пример гиперсоленых (до 400 г/л) содовых озер на территории России. Для них характерен переменный гидрологический режим с высокоамплитудными циклическими колебаниями физико-химических параметров (температуры, концентрации рассолов, соотношения карбонат/бикарбонат ионов и т.д.) при незначительных колебаниях рН (от 9.7 до 10.5).

Содовые озера являются экосистемами с высокой продуктивностью, которую обеспечивают цианобактерии и некоторые эукариотические водоросли. Доступность азота является одним из важнейших лимитирующих факторов, причем способностью фиксировать атмосферный азот обладают только прокариоты. Известно, что цианобактерии вносят существенный вклад в фиксацию азота в морских и пресноводных экосистемах, но их роль в фиксации азота в содовых озерах практически не изучена. В связи с этим целью работы было определение закономерностей фиксации азота фототрофными сообществами содовых озер Кулундинской степи и выявление роли цианобактерий в этом процессе. Материалом для исследования послужили образцы фототрофных сообществ, отобранные в летние периоды с 2008 по 2016 г. из следующих содовых озер: Петуховское содовое (Ключевской район), Горчины 1, 3 и Танатары I, II, III, VI (Михайловский район).

Наиболее широко в исследуемых озерах были распространены альго-цианобактериальные сообщества с нитчатой зеленой водорослью *Ctenocladus circinnatus* в качестве эдификатора (*Ctenocladus*-сообщества). Они представляли собой рыхлую фототрофную биомассу, где среди нитей *C. circinnatus* развивались другие фототрофы – цианобактерии, пурпурные бактерии, диатомовые водоросли и т.д. Реже в исследованных озерах встречались цианобактериальные пленки [2]. Развитие этих типов сообществ происходило в широком диапазоне солености (от 25 до 200 г/л), причем гетероцистные цианобактерии массово развивались при солености рапы до 60 г/л, а нитчатые негетероцистные – вплоть до 200 г/л. Среди гетероцистных цианобактерий за период исследования выявлены представители рода *Nodularia* (*N. harveyana*, *N. spumigena*). Кроме того, при невысоких соленостях встречались нитчатые негетероцистные цианобактерии *Arthrospira* sp., *Spirulina* spp., *Phormidium etoshii* и *Halomiconema* sp., а также одноклеточные *Chroococcus turgidus*, *Cyanobacterium* sp. При солености от 55 до 200 г/л доминировали нитчатые негетероцистные цианобактерии *Geitlerinema* sp. и *Nodosilinea* sp. [2]. При максимальных засолениях (350–400 г/л) *Ctenocladus*-сообщества и/или цианобактериальные пленки в рапе озер не наблюдались, но между кристаллами троны развивались эндоэвапоритовые фототрофные сообщества с доминированием одноклеточных цианобактерий *Euhalothece* sp., пурпурных серных бактерий *Ectothiorhodospira* sp. и одноклеточных зеленых водорослей *Dunaliella* sp. (*Euhalothece*-сообщества).

Методом ацетиленредукции была выявлена способность природных фототрофных сообществ фиксировать атмосферный азот во всем диапазоне солености, наблюдаемом в период исследований (25–400 г/л). При этом скорости продукции этилена достигали максимальных значений (до 30 нмоль C_2H_4 /мл·ч) при солености рапы до 100 г/л и резко снижались (до 1.5 нмоль C_2H_4 /мл·ч) при более высоком содержании солей. Сообщества с доминированием гетероцистных цианобактерий (*Nodularia* sp.) проявляли высокую световую и темновую азотфиксирующую активность в диапазоне 25–60 г/л. Сообщества с доминированием нитчатых негетероцистных цианобактерий (*Geitlerinema* sp., *Nodosilinea* sp.) демонстрировали светозависимую азотфиксацию в диапазоне 55–100 г/л, при этом дневные скорости значительно превышали ночные. В диапазоне 160–200 г/л темновая азотфиксация превышала или была сопоставима со световой, что указывает на преимущественную активность хемотрофных бактерий и может быть связано со сменой *Ctenocladus*-сообществ на *Euhalothece*-сообщества. По данным молекулярно-биологических исследований среди нефототрофных азотфиксаторов наиболее широко представлены сульфатредуцирующие дельтапротеобактерии,

кlostридии и хемотрофные гаммапротеобактерии [3, 4]. При максимальных засолениях (350–400 г/л) и явном развитии *Euhalothece*-сообществ световая фиксация азота снова начинала превышать темновую.

Светозависимый характер фиксации азота и разнообразие *nifH*-генов в широком диапазоне солёности указывает на важную роль в этом процессе фототрофных азотфиксаторов, в первую очередь цианобактерий. В природных сообществах из исследуемых содовых озёр были выявлены последовательности *nifH*-генов, принадлежащие представителям *Nodularia*, *Geitlerinema*, *Nodosilinea* и *Euhalothece* [3, 4], что подтверждает это предположение. Филогенетический анализ последовательностей генов 16S и *nifH* у выделенных в культуры штаммов *Geitlerinema* sp. T6-1124 (Танатар VI), *Nodosilinea* sp. T6-1119 (Танатар VI), *Euhalothece* sp. T2-1114 (Танатар II) и *Nodularia* sp. 10KLT1 (Танатар I) подтвердил их таксономическое положение и идентичность последовательностей *nifH*-генов таковым из природных образцов. Топология филогенетических деревьев, построенных по последовательностям генов 16S и *nifH*, в значительной степени совпадала. Исключение составила только последовательность гена *nifH* штамма *Geitlerinema* sp. T6-1124, которая вместе со штаммом *Coleofasciculus (Microcoleus) chthonoplastes* PCC 7420 выделилась в отдельный субкластер внутри кластера *Deltaproteobacteria*. *C. chthonoplastes* является организмом-космополитом, широко распространённым в солёных местообитаниях, где он формирует цианобактериальные маты и строматолиты. Предполагается, что *nif*-оперон (*nifHDKENB*) мог быть получен этой цианобактерией в результате горизонтального переноса от сульфатредуцирующих бактерий [5].

Методом ацетиленредукции определена способность фиксировать азот различными штаммами *Geitlerinema* sp. (G3-1101, P-1104, G1-1207, T3-1112), *Nodosilinea* sp. (P-1105, T6-1119) и *Euhalothece* sp. (T2-1114, T3-1123), выделёнными из исследуемых содовых озёр. На среде, моделирующей состав рапы содового озера и содержащей 1 М $\text{Na}_2\text{CO}_3 + \text{NaHCO}_3$ (pH 10), нитрогеназная активность выявлена у всех штаммов в режиме чередования световой и темновой фаз инкубирования (16/8 ч), причём активность одноклеточных цианобактерий *Euhalothece* sp. (до 2.4 нмоль C_2H_4 /мг сух.в.ч) значительно превышала таковую у нитчатых цианобактерий *Geitlerinema* sp. и *Nodosilinea* sp. (до 0.6 нмоль C_2H_4 /мг сух.в.ч).

Таким образом, в результате наших исследований было установлено, что фототрофные сообщества из содовых озёр Кулундинской степи проявляют светозависимую способность фиксировать молекулярный азот в широком диапазоне солёности – от 25 до 400 г/л. Среди цианобактерий, способных фиксировать азот при различных

соленостях, распространены как гетероцистные (*Nodularia*), так и нитчатые негетероцистные (*Geitlerinema*, *Nodosilinea*) и одноклеточные (*Euhalothece*). Представители этих родов могут служить важным источником связанных форм азота в содовых озерах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-04-00377.

Литература

1. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes / D.Y. Sorokin, T. Berben, E.D. Melton, L. Overmars, C. Vavourakis, G. Mauzer // *Extremophiles*. 2014. V. 18, N 5. P. 791–809. doi: 10.1007/s00792-014-0670-9
2. Альго-бактериальные сообщества содовых озер Кулундинской степи (Алтайский край, Россия) / О.С. Самылина, Ф.В. Сапожников, О.Ю. Гайнанова, А.В. Рябова, М.А. Никитин, Д.Ю. Сорокин // *Микробиология*. 2015. Т. 84, № 1. С. 107–119. doi: 10.7868/S0026365614060172
3. Анализ разнообразия диазотрофов в осадках соленых и содовых озер с использованием гена *nifH* в качестве молекулярного маркера / Т.П. Турова, Н.В. Слободова, Б. К. Бумажкин, М.В. Сухачева, Д.Ю. Сорокин // *Микробиология*. 2014. Т. 83, № 5. С. 583–598. doi: 10.7868/S0026365614040168
4. Effect of salinity on diazotrophic activity and microbial composition of phototrophic communities from Bitter-1 soda lake (Kulunda Steppe, Russia) / Z. Namsaraev, O. Samylyna, M. Sukhacheva, G. Borisenko, D. Sorokin, T. Tourouva // *Extremophiles*. 2018. V. 22, N 4. P. 651–663. doi: 10.1007/s00792-018-1026-7
5. Horizontal transfer of the nitrogen fixation gene cluster in the cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes* / H. Bolhuis, I. Severin, V. Confurius-Guns, U.I.A. Wollenzien, L.J. Stal // *ISME Journal*. 2010. V. 4. P. 121–130.

ROLE OF CYANOBACTERIA IN NITROGEN FIXATION IN KULUNDA STEPPE SODA LAKES

O.S. Samylyna¹, Z.B. Namsaraev², T.P. Tourouva¹

¹Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology RAS,
Moscow, Russia

²NRC “Kurchatov Institute”, Moscow, Russia

Nitrogen fixation (NF) potential of phototrophic microbial communities was studied in a variety of Kulunda Steppe (Altai, Russia) soda lakes during several years (2008–2016) with a wide range of salinity (25–400 g/l). The phototrophic communities in these lakes were represented by the *Ctenocladus*-associations with cyanobacteria, cyanobacterial biofilms and endoevaporitic *Euhalothece*-communities. Salinity was the major factor influencing phototrophic community composition in nature and its NF potential. Diversity of dominating nitrogen-fixing cyanobacteria included heterocystous (*Nodularia* spp.), filamentous non-heterocystous (*Geitlerinema* sp., *Nodosilinea* sp.) and unicellular (*Euhalothece* sp.) cyanobacteria. All of them possess *nifH*-genes and ability to NF in laboratory cultures. Communities dominated by heterocystous cyanobacteria exhibited light-independent NF at total salinity up to 60 g/l. Communities dominated by non-heterocystous filamentous and/or unicellular cyanobacteria exhibited light-dependent NF at higher salinity.

**СТРУКТУРА И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
ОАЗИСА БАНГЕРА (АНТАРКТИДА)**

Ф.В. Сапожников¹, О.Ю. Калинина²

¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

E-mail: fil_aralsky@mail.ru

Оазисы континентальной Антарктиды – и среди них оазис Бангера – это примеры крайне своеобразных скально-озерных ландшафтов, в большинстве своем лишенных высшей растительности, за исключением моховых островков. Главным и наиболее масштабным фотосинтезирующим компонентом экосистем этих ландшафтов, свободных от снежного покрова в летний период, являются цианопрокариотные маты, покрывающие как дно водоемов, так и, зачастую, влажные участки их прибрежных зон, наиболее близкие к воде. Также цианопрокариоты образуют в таких местах мощные сообщества в пределах моховых подушек и среди лишайников, покрывающих скалы и временно оказывающихся под водой. В пределах оазиса Бангера нами были изучены цианопрокариотные таксоцены разнотипных водоемов: озер, ручьев, а также моховых и лишайниковых куртин, оказавшихся на длительное время на дне временных ультрамелководных водоемов. По результатам сборов, проведенных в 62-й и 63-й Российских антарктических экспедициях, удалось выявить 100 видов и внутривидовых таксонов цианопрокариот, в разных сочетаниях населявших 17 локаций, в разной степени различавшихся биотопически. Для эпилитона прибрежных мелководных озер были описаны характерные сообщества с учетом особенностей их состава, а также структурной и пространственной организации.

Анализ видовой и пространственной структуры альгоценозов оазиса Бангера был сделан на материале, взятом О.Ю. Калининой в ходе 62-й и 63-й Российских антарктических экспедиций ААНИИ в ходе летних сезонов 2016–2017 и 2017–2018 гг. во второй декаде января. Образцы сообществ были получены в разнотипных биотопах, располагавшихся на расстоянии сотен метров и даже километров друг от друга. Ценозы были изучены в 17 различных местообитаниях (локациях) (табл. 1). Прибрежный биотоп оз. Фигурное в районе Российской антарктической станции «Оазис» был обследован в оба сезона, а остальные местообитания – в сезон 63-й экспедиции. Особенность этих исследований состояла в том, что анализ образцов цианобактериальных матов, микроэпилитона, микроэпифитона мхов и лишайников провели в живом состоянии на сырых препаратах при рабочем увеличении $\times 400$ и $\times 1000$ светового микроско-

Таблица 1

Локации отбора проб в различных биотопах оазиса Бангера

Точка	Местообитание	Широта	Долгота	Дата	Биотоп
1	Озеро фигурное	S66°16'45.44"	E100°44'51.79"	12.01.2017	Эпилитон камней на мелководьях с переходом в цианобактериальные маты
2	Озеро фигурное	S66°16'33.01"	E100°43'1.79"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководье
3	Ручей, текущий в оз. Фигурное из-под снежника	S66°16'28.04"	E100°42'35.83"	12.01.2018	Эпилитон камней на дне ручья
4	Озеро № 1	S66°16'41.46"	E100°40'9.99"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях с переходом в цианобактериальные маты
5	Озеро № 2	S66°16'44.94"	E100°40'49.54"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях с переходом в цианобактериальные маты
6	Озеро Долгое	S66°16'59.36"	E100°39'46.51"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях
7	Бухта Извилистая	S66°16'2.67"	E100°39'34.15"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях
8	Озеро № 3	S66°15'57.20"	E100°40'58.19"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях с переходом в цианобактериальные маты, литоральная ванна
9	Озеро № 4	S66°15'54.71"	E100°42'1.22"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях
10	Озеро № 5	S66°16'1.18"	E100°44'4.82"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях
11	Образцы мха в лужах на скальном краю между ручьем в долине и бухтой Извилистая	S66°16'21.57"	E100°40'55.72"	12.01.2018	Мох на дне временной лужицы
12	Лишайник в луже в долине между озерами № 1 и 2	S66°16'34.50"	E100°40'49.54"	12.01.2018	Лишайник на камне под водой в луже рядом с ручьем
13	Ручей в долине между бухтой Извилистая и озером № 1	S66°16'33.51"	E100°40'27.91"	12.01.2018	Эпилитон камней на дне ручья
14	Озеро фигурное	S66°16'45.44"	E100°44'51.79"	12.01.2018	Эпилитон камней на мелководьях
15	Озеро Долгое	S66°16'59.36"	E100°39'46.51"	12.01.2018	Плавающий мат
16	Озеро Фигурное	S66°16'33.01"	E100°43'1.79"	12.01.2018	Плавающий мат
17	Озеро № 3	S66°15'57.20"	E100°40'58.19"	12.01.2018	Мат на стонно-нагонной полосе

па Carl Zeiss Primo Star, предназначенного для полевых исследований. На всех образцах с помощью встроенной цифровой камеры высокого разрешения производили фотодокументирование фрагментов сообществ для лучшего понимания их пространственной организации. Совмещение анализа состава и структуры микрофитных сообществ в живом виде с их фотодокументированием было сделано для оазиса Бангера впервые. При статистической обработке результатов применяли алгоритмы пакета программ статистического анализа экологических данных PRIMER-6.

Цианопрокариоты и другие микрофиты были отмечены на 16 локациях. В пробах из локации № 7 были обнаружены только пленчатые колонии гетеротрофных бактерий. По остальным локациям суммарно были отмечены виды и подвиды в числе 100 (66.7% от всей найденной микрофитной флоры). Цианобактерии ощутимо преобладали во всех 16 сообществах. В основной массе случаев именно их нитчатые виды формировали структурную основу ценозов (разнонитчатые «джунгли» микрофитных сообществ), совокупно доминируя по всем показателям обилия. Исключением была локация № 13. Эпилитон на дне ручья, текущего из Озера № 1 в бухту Извилистую, был сформирован в основном золотисто-рыжими пальмеллевидными макроколониями хризомонады *Chrysoreinhardia feldmannii*. Здесь же росли колонии ностоков (*Nostoc microscopicum*) и политрихомные конгломерации *Microcoleus vaginatus*, но на фоне массового развития рыжих пальмелл эдификатора они носили характер вкраплений. В свою очередь, число видов цианобактерий по локациям колебалось от одного (локация № 15, плавучий мат, *Leptolyngbya antarctica*, оз. Долгое) до 29 (локации № 2, 14, эпилитон камней на мелководье, оз. Фигурное), в среднем составляя 13.

В общей сложности были отмечены представители 31 рода. Средняя насыщенность родов видами была довольно высокой – 3.23 вида на род. В этом плане существенно выделялись *Nostoc* – 13 видов, *Leptolyngbya* – 11, *Gloeocapsa* – 9, *Oscillatoria* – 8 и *Chroococcus* – 7. Родов, отмеченных по выборке локаций пятью видами, было два (*Tolypothrix* и *Phormidium*), четырьмя – три (*Aphanocapsa*, *Dichothrix* и *Schizothrix*), тремя – два (*Aphanothece* и *Calothrix*), двумя – пять (*Anabaena*, *Cyanothece*, *Geitlerinema*, *Limnothrix* и *Pseudanabaena*), одним видом – 14 (*Asterocapsa*, *Coelosphaeriopsis*, *Cylindrocapsa*, *Dactylothamnus*, *Eucapsis*, *Gloeocapsopsis*, *Gloeothece*, *Hassallia*, *Heteroleibleinia*, *Hydrocoryne*, *Microcoleus*, *Spirulina*, *Tychonema* и *Xenococcus*). По одному виду была представлена почти половина родов (45.16%). С одной стороны, такое распределение говорит о высоком таксономическом разнообразии флоры цианобактерий оазиса Бангера, с другой – об общей суровости условий обитания, когда проникновение почти половины родов в крайне разнородную по микро-

ландшафтам среду оказалось возможно лишь для одного вида. Диапазоны распространения отдельных видов изменялись в широких пределах – от 6.25 до 56.25% от 16 локаций. Максимально широко была распространена *Leptolyngbya antarctica* – тонкотрихомный вид, образующий большие «войлочные» массивы из переплетенных чехлов своих трихомов. Эти массивы формировали «матрикс» более чем половины изученных ценозов. Добавим к этому, что 46 из 100 видов и внутривидовых таксонов были отмечены только в какой-либо одной из 16 возможных локаций. Это свидетельствует о довольно высокой специфичности флоры местообитаний. Оценка сходства флоры локаций, выполненная с использованием индекса Сьеренсена при учете 54 видов и внутривидовых таксонов, отмеченных более чем в одной локации, показала среднее сходство на уровне 13.98%, т.е. местообитания существенно различались по составу флоры.

С помощью методов MDS- и кластер-анализа (пакет программ статистического анализа экологических данных PRIMER-6) мы оценили возможность существования флористических группировок, приуроченных к определенным биотопам. Было показано, что биотоп оказывал общее влияние на состав флоры на уровне, близком к высоко достоверному ($\text{Global R} = 0.536$, $p = 0.2\%$), а межгруппо-

Таблица 2

Виды, характерные для микропилитона камней на мелководьях прибрежной зоны озер оазиса Бангера

Виды и подвиды	Распространение по локациям биотопа, %	Av.Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Dichothrix austrogeorgica</i>	0.86	4.93	1.37	18.1	18.1
<i>Limnothrix vacuolifera</i>	0.86	4.93	1.37	18.1	36.19
<i>Tolypothrix cf. conglutinata</i>	0.57	1.75	0.59	6.4	42.6
<i>Leptolyngbya antarctica</i>	0.57	1.53	0.61	5.61	48.21
<i>Leptolyngbya cf. foveolarum</i>	0.43	1.41	0.39	5.18	53.38
<i>Leptolyngbya valderiana</i>	0.43	1.19	0.38	4.35	57.73
<i>Oscillatoria tenuis</i>	0.43	1.15	0.38	4.21	61.94
<i>Chroococcus minutus</i>	0.43	1.05	0.39	3.84	65.78
<i>Chroococcus limneticus</i>	0.43	1.01	0.38	3.71	69.49
<i>Oscillatoria rupicola</i>	0.43	0.96	0.39	3.52	73.01
<i>Calothrix elsteri</i>	0.43	0.93	0.39	3.4	76.41
<i>Dichothrix gypsophila</i>	0.43	0.91	0.39	3.36	79.77
<i>Chroococcus minimus</i>	0.43	0.84	0.39	3.09	82.86
<i>Dactylothamnus antarcticus</i>	0.43	0.7	0.4	2.55	85.41
<i>Dichothrix orsiniana</i>	0.43	0.7	0.4	2.55	87.97
<i>Gloeocapsa alpina</i>	0.29	0.33	0.22	1.2	89.17
<i>Gloeocapsa biformis</i>	0.29	0.31	0.22	1.13	90.3

Примечание. Среднее внутригрупповое сходство сообществ 27.26%.

вые различия незначительно доминировали над внутрigrupповыми. Наиболее дискретно выделялась только одна флористическая группировка, характеризующая микроэпилитон камней (с переходом в маты) на мелководьях прибрежной зоны озер. Процедура SIMPER (пакет программ PRIMER-6) позволила выделить набор видов, характеризующих эту группировку (табл. 2).

Крупнотрихомные *Dichothrix austrogeorgica* и *Tolypothrix* cf. *conglutinata* и тонкотрихомные *Leptolyngbya antarctica* и *Limnothrix vacuolifera* - формировали структурную основу сообществ эпилитной группировки в виде «войлока» из тонкотрихомных талломов, армированного пучками крупнотрихомных форм. В различных случаях в обустройстве облика ценозов им сопутствовали *Leptolyngbya* cf. *foveolarum*, *L. valderiana*, *Calothrix elsteri*, *Dactylothamnos antarcticus*, *Dichothrix orsiniana* и *D. gypsophila*, а виды *Oscillatoria tenuis* и *O. rupicola* при движении разрыхляли толщу «войлока». Дополнительную механическую прочность и термостойкость ценозам сообщали колонии *Chroococcus minutus*, *Ch. limneticus*, *Ch. minimus*, *Gloeocapsa alpina* и *G. biformis*.

STRUCTURE AND SPATIAL ORGANIZATION OF THE CYANOBACTERIAL COMMUNITIES OF THE BUNGER HILLS (ANTARCTICA)

Ph.V. Sapozhnikov¹, O.Yu. Kalinina²

¹P.P. Shirshov Institute of Oceanology RAS, Moscow, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

The oases of continental Antarctica – and among them the Bunger Hills - are examples of extremely peculiar rock-lake landscapes, mostly devoid of the highest vegetation, with the exception of moss islands. The main and most large-scale photosynthetic component of the ecosystems of these landscapes, free from snow cover during the summer period, are cyanobacterial mats covering both the bottom of water bodies and often wet areas of their coastal zones closest to the water. Also, cyanobacteria form powerful communities in such places within moss beds and among lichens that cover rocks and are temporarily under water. Within the Bunger Hills, we studied the cyanobacteria taxocen of various types of water bodies: lakes, streams, as well as moss and lichen, which were trapped for a long time at the bottom of temporary ultrashallow waters. According to the results of the samples held in the 62nd and 63rd RAE, it was possible to identify 100 taxa of cyanobacteria, in various combinations inhabiting 17 locations, that represent several biotopes. For the epilithon of coastal shallow lakes, structural and spatial organization, as well as peculiarities of composition of special communities were described.

К ФЛОРЕ ЦИАНОПРОКАРИОТА ТАЗОВСКОЙ ГУБЫ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

Л.А. Семенова¹, М.И. Ярушина²

¹ Тюменский филиал ВНИРО («Госрыбцентр»), Тюмень, Россия

² Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

E-mail: ecology@gosrc.ru, nvl@ipae.uran.ru

Тазовская губа – арктический водоем в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа – имеет большое рыбохозяйственное значение как место обитания сиговых и осетровых рыб. Она располагается между Гыданским и Тазовским полуостровами, с востока впадает в Обскую губу Карского моря. Тазовская губа относится к пресноводной части эстуарной зоны р. Обь, ее протяженность – 314 км, ширина – от 7 до 42 км, общая площадь 6.5 тыс. км². Для водоема, полностью расположенного за Полярным кругом, характерно длительное стояние ледового покрова (8–9 месяцев). Это относительно мелководный водоем со сравнительно низкими суммарными скоростями течения, хорошо прогреваемый, с обилием органических веществ и биогенов, поступающих со стоком Пура и Таза. Водные массы Тазовской губы маломинерализованные гидрокарбонатного класса кальциевой группы, мягкие с невысоким содержанием хлоридов и сульфатов и слабощелочной реакцией среды [1].

Благодаря работам ряда исследователей видовой состав и количественное развитие фитопланктона Тазовской губы изучены сравнительно хорошо в разные периоды вегетационных сезонов [2]. Годы исследований (1934–1935, 1965–1966, 1981–1983, 1995–1996, 2002–2005, 2009–2018) различаются температурным режимом и водностью. Материал собран на трех участках Тазовской губы: северном – от места впадения в Обскую губу до мыса Поворотный, среднем – до мыса Юмпурсале, южном – до края дельты р. Таз.

Сбор и обработку проб фитопланктона проводили по общепринятой в гидробиологической практике методике [3]. Альгологические пробы отбирали в поверхностном горизонте (0.2–0.3 м) объемом 0.5–1.0 л в 1980–1990-е гг. батометром Молчанова и фиксировали 4%-ным раствором формалина, в последующие годы батометром Руттнера и фиксировали раствором Люголя с добавлением ледяной уксусной кислоты и формалина или 4%-ным раствором формалина (2004 г. южная часть). Пробы воды концентрировали методом отстаивания с последующим фильтрованием через мембранные фильтры с диаметром пор 1.0–2.5 мкм.

Анализ флоры Цианопрокариота (Cyanophyta) эстуарной зоны Тазовской губы за все годы исследований выявил 57 видовых и внутривидовых таксонов из 19 родов, девяти семейств, трех порядков и

**Таксономическая структура синезеленых водорослей Тазовской губы
(1930-е, 1960-е, 1980–2000-е гг.)**

Участок	Число таксонов					
	Порядков	Семейств	Родов	Видов	Разновидностей и форм	Видов, разновидностей и форм
Северный	3	9	17	30	14	44
Средний	3	9	15	19	8	27
Южный	3	7	13	24	7	31
Всего	3	9	19	42	15	57

двух классов (*Chroococcophyceae* – 30 и *Hormogoniophyceae* – 27), составляющих около 14% от общего списка водорослей (см. таблицу).

Основную часть *Cyanoprokaryota* составляют таксоны, относящиеся к двум порядкам: *Chroococcales* (30 видовых и внутривидовых таксонов), *Nostocales* (18) и трем семействам: *Anabaenaceae* (15), *Microcystidaceae* (14), *Oscillatoriaceae* (9), включающие 70% флоры цианопрокариот Тазовской губы. В число ведущих родов входят три: *Anabaena* (15), *Microcystis* (6) и *Aphanocapsa* (6), составляющие 17% всего родового спектра, охватывающие 50% общего числа видовых и внутривидовых таксонов. Количество видов, разновидностей и форм по обследованным участкам акватории эстуария варьирует от 27 до 44.

В альгофлоре Тазовской губы преобладают истинно планктонные виды (77%) цианопрокариот с участием планктонно-бентосных форм (19%). Подавляющее большинство водорослей (70%) являются космополитами. Доля бореальных видов составляет 11%. По отношению к солености преобладают виды-индифференты (60%) с небольшой долей участия галофилов (18%), среди показателей кислотности среды – алкалифилы и индифференты.

Виды-индикаторы различной степени органического загрязнения распределены следующим образом: 40% – бета-мезосапробные формы и 35% – виды, развивающиеся в переходной зоне между олиго- и бета-мезосапробной (индикаторы средней степени загрязнения), 13% – индикаторы низкой степени загрязнения (ксено- и олигосапробы), 5% – высокой степени (бета-альфа-мезосапробы).

Сравнение флоры цианопрокариот по участкам позволило выявить довольно высокое сходство между северным устьевым и средним участками (индекс Серенсена – 0.76), что свидетельствует о сходстве условий формирования альгоценозов обследованных участков, и невысокое сходство южного участка со средним (0.52) и северным (0.53). При рассмотрении состава водорослей исследуемого участка выяснилось, что фитопланктон южной части Тазовской губы формируется под влиянием речного стока (реки Таз, Пур, Мессояха) и имеет пресноводный характер.

Наиболее часто встречающимися и массовыми представителями синезеленых водорослей (Суанопhyta) в фитопланктоне северного и среднего участков Тазовской губы являются *Planktothrix agardhii* Gom. et Kom., *Phormidium granulatum* (Gardn.) Anagn., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, частично виды родов *Aphanocapsa*, *Microcystis*, *Anabaena*. Самые ранние сроки вегетации цианопрокариот (до 24% численности) отмечены в северной части эстуария в конце июля при температуре воды $>10^{\circ}\text{C}$ в маловодном и теплом 1981 г. и в среднем по водности 2002 г. Летний максимум наблюдался при прогреве воды до 15°C . Высокой плотности (до 61–89% численности) водоросли достигли в средней части губы в маловодные (1981–1982) и теплые (1995–1996) годы. Максимальная осенняя вегетация (83% численности и 58% биомассы) зарегистрирована в северной части при температуре воды $>8^{\circ}\text{C}$. Поздней осенью ($>2^{\circ}\text{C}$) теплолюбивые синезеленые водоросли постепенно заменились холодолюбивыми представителями диатомей. В целом уровень развития цианопрокариот в средней части был несколько выше, чем в северной. Сравнительный анализ количественного развития фитопланктона Обской устьевой области за одни и те же годы исследований [4] показал, что в Тазовской губе в отличие от Обской губы и речной границы (мыс Ангальский) синезеленые водоросли в теплые маловодные годы находят еще более благоприятные условия для своего развития и характеризуются высокой плотностью и фитомассой.

В южной части губы (2004 г.) фитопланктон изучался в литорали и пелагиали. Наибольшей плотности (52–97%) и фитомассы (21–89%) синезеленые водоросли достигали в литорали за счет *Aphanizomenon flos-aquae*. На русловых станциях численность формировалась за счет развития мелкоклеточных видов *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Kom.) et *A. incetrta* (Lemm.) Cronb. et Kom.), но *Aphanizomenon flos-aquae* выступал в роли субдоминанта. Наряду с этим, как и в литорали, сохраняется повышение уровня развития цианопрокариот вверх по течению.

На основании оригинальных материалов список Суанопрокариота Тазовской губы включает 57 видовых и внутривидовых таксонов из 19 родов, девяти семейств, трех порядков и двух классов, что сопоставимо с флорой синезеленых водорослей южной части Обской губы [5]. Основную роль в формировании структуры и количественного развития цианопрокариот играют виды родов *Planktothrix*, *Phormidium*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Anabaena*. Наибольшее флористическое сходство синезеленых водорослей планктона выявлено для северного и среднего участков акватории эстуария. Это объясняется сходными физико-географическими условиями данных участков. Нагонные явления со сторо-

ны Обской губы, обширный континентальный сток рек Пура и Таза приводят к перераспределению доминантов в Тазовской губе, от устья вверх происходит возрастание вегетации цианопрокариот и уменьшение доли диатомей. Снижение высоких скоростей течения, хорошая прогреваемость, мелководность, обилие органики, биогенов благоприятно сказываются на Суанопрокарыота обследованных участков акватории Тазовской губы.

Литература

1. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 174–184.
2. Семенова Л.А., Ярушина М.И. Структура и пространственно-временная динамика фитопланктона Тазовской губы // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 52–59.
3. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 138–170.
4. Семенова Л. А. Фитопланктон Обской устьевой области и оценка его возможных изменений при изъятии части речного стока // Гидробионты Обского бассейна в условиях антропогенного воздействия. Л.: ГосНИИОрх, 1995. Вып. 327. С. 113–119.
5. Науменко Ю.В. Водоросли планктона реки Оби. Новосибирск, 1995. 55 с.

FLORA OF CYANOPROKARYOTA FROM GULF OF TAZ (WEST SIBERIA)

L.A. Semenova¹, M.I. Yarushina²

¹ Tyumen branch of «VNIRO» (Gosrybcenter), Tyumen, Russia

² Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Ekaterinburg, Russia

The results of the study Cyanoprokaryota (Cyanophyta) from Gulf of Taz. Totally 57 of species and subspecies taxa from 19 genera, 9 families, 3 orders and 2 classes (Chroococcophyceae and Hormogoniophyceae). Dominated by species of cosmopolitans planktonic organisms, α - β -, β - α - and β -mesosaprobic species. Genera *Planktothrix*, *Phormidium*, *Aphanizomenon*, *Chroococcus*, *Microcystis*, *Aphanocapsa*, *Anabaena* play the main role in the formation of structure and quantitative development of *Cyanoprokaryota*.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ЦИАНОБАКТЕРИЙ С ПИГМЕНТАМИ, ПОГЛОЩАЮЩИМИ ДАЛЬНИЙ КРАСНЫЙ СВЕТ

Е.В. Сенатская, С.Г. Аверина, А.В. Пиневич

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: senatskaya.kate.vbg@yandex.ru

До недавнего времени считалось, что цианобактерии, как и остальные кислородные фототрофы, способны использовать при фотосинтезе только видимый свет (с длинами волн 400–700 нм). Однако в последние несколько 10-летий появились данные о способности цианобактерий поглощать дальний красный свет (700–750 нм). Не-

давно открытый феномен фотоакклиматизации на дальнем красном свете (Far-Red Light Photoacclimation, FaRLiP) связан с изменением экспрессии свыше сотни генов, в результате чего синтезируются гомологи основных белков фотосистем I и II и фикобилисом, изменяется состав данных фотосинтетических комплексов, а также образуются пигменты, поглощающие дальний красный свет – хлорофиллы *d* и *f* [1, 2].

При поисках цианобактерий, поглощающих дальний красный свет, мы протестировали более 50 штаммов из коллекции CALU, а также несколько десятков штаммов, выделенных сотрудниками кафедры микробиологии СПбГУ. Культуры выращивали при двух режимах освещения: непрерывным белым люминесцентным светом (WL) и непрерывным дальним красным (FRL), используя светодиоды максимумом испускания 730–750 нм. При сравнении спектров поглощения суспензий клеток, выращенных при разных условиях освещения, были идентифицированы семь штаммов с дополнительными максимумами поглощения в дальнем красном диапазоне: *Synechocystis* sp. CALU 1173, *Chlorogloeopsis fritschii* CALU 759, *Chlorogloeopsis* sp. A1, *Leptolyngbya* sp. Fr2, *Leptolyngbya* sp. 11-3, *Leptolyngbya* sp. A300 и *Leptolyngbya* sp. A337.

Была измерена флуоресценция данных штаммов и обнаружены различия в спектрах испускания и возбуждения флуоресценции клеток культур, выращенных на белом и дальнем красном свете. Например, при возбуждении светом с длинами волн 405 и 440 нм (используемым для возбуждения хлорофиллов) на спектрах эмиссии флуоресценции клеток, выращенных на дальнем красном свете, имелись пики при 720–750 нм. Согласно литературным данным, такие максимумы наблюдаются при наличии в клетках хлорофиллов *d* и/или *f* [1, 3].

Для идентификации пигментов была использована высокоэффективная жидкостная хроматография (HPLC). В результате были обнаружены различия пигментного состава культур, выращенных в разных условиях освещения. В частности, на хроматограммах FRL-культур были обнаружены дополнительные полосы, профиль поглощения которых соответствует хлорофиллам *d* и *f*. В некоторых случаях полосы с поглощением, характерным для хлорофилла *d*, были обнаружены и в экстрактах из WL-культур. Для пяти штаммов было рассчитано относительное содержание хлорофиллов *a*, *d* и *f* (см. таблицу) с использованием ранее опубликованных коэффициентов экстинкции [4]. Содержание хлорофилла *f* во всех FRL-культурах не превышало 9% от общей массы всех хлорофиллов, содержание хлорофилла *d* – не более 0.6%.

Для трех штаммов: *Chlorogloeopsis fritschii* CALU 759, *Synechocystis* sp. CALU 1173 и *Leptolyngbya* sp. 11-3 были получены микро-

фотографии с использованием конфокальной флуоресцентной микроскопии. Как оказалось, у этих штаммов изменения в локализации пигментов при смене условий освещения были незначительны: распределение пигментов в целом повторяло паттерн расположения тилакоидных мембран. Однако в случае с культурой *Chlorogloeopsis fritschii* CALU 759, выращенной на дальнем красном свете, было заметно более равномерное распределение флуоресценции, характерной для фикоцианина, что может свидетельствовать о диссоциации фикобилисом от тилакоидов.

Для молекулярно-филогенетического анализа были секвенированы последовательности генов 16S рРНК и построено филогенетическое древо, содержащее последовательности изученных нами штаммов и других цианобактерий, в том числе способных использовать дальний красный свет. Полученные результаты указывают на то, что проанализированные нами штаммы, а также другие цианобактерии, адаптивно синтезирующие хлорофиллы *d* и *f*, не кластеризуются вместе, а относятся к разным ветвям филогенетического древа, что соответствует литературным данным [5].

Штаммы цианобактерий, факультативно синтезирующие длинноволновые хлорофиллы, наиболее часто встречаются в нишах с дефицитом видимого света, в том числе в составе биопленок, бактериальных матов и в почве [2]. Поглощение и использование дальнего красного света помогает цианобактериям частично компенсировать эффект затенения в таких местообитаниях.

Документировано происхождение шести из проанализированных нами штаммов. Три из них (*Chlorogloeopsis* sp. A1, *Leptolyngbya* sp. A300 и *Leptolyngbya* sp. A337) выделены из бактериальных матов в Антарктиде, штамм *Leptolyngbya* sp. 11-3 – из почвы в арктической тундре. В данных нишах недостаток видимого освещения и наличие дальнего красного излучения наиболее очевидны. Штамм *Leptolyngbya* sp. Fr2 выделен из пруда в парке Брюсселя, а штамм

**Относительное содержание хлорофиллов *a*, *d* и *f*
(процент массы данного хлорофилла относительно массы всех хлорофиллов)
в экстрактах, полученных из культур,
выращенных на белом и дальнем красном свете**

Штамм цианобактерий	Относительное содержание хлорофиллов, %					
	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>f</i>		Хлорофилл <i>d</i>	
	WL	FRL	WL	FRL	WL	FRL
1173	99.78–100	93.2–97.56	0	2.21–6.37	0–0.22	0.2–0.48
759	100	91–98.08	0	1.92–9	0	0–0.37
A1	100	93.43–97.14	0	2.27–6.1	0	0.34–0.6
11-3	99.91–99.95	93.03–96.52	0	3.17–6.42	0.05–0.09	0.31–0.55
Fr2	99.82–100	97–97.11	0	2.7–2.81	0–0.18	0.19–0.2

Synechocystis sp. CALU 1173 – из поверхностного слоя воды Ладожского озера. Несмотря на то, что эти местообитания бедны дальним красным светом, не исключено, что цианобактерии могли попасть в них из других частей водоемов, например, со дна.

Литература

1. Extensive remodeling of a cyanobacterial photosynthetic apparatus in far-red light / F. Gan, S. Zhang, N.C. Rockwell, S.S. Martin, J.C. Lagarias, D.A. Bryant // *Science*. 2014. V. 345. P. 1312–1317. doi: 10.1126/science.1256963
2. Gan F., Bryant D.A. Adaptive and acclimative responses of cyanobacteria to far-red light // *Environ. Microbiol.* 2015. V. 17. P. 3450–3465. doi: 10.1111/1462-2920.12992
3. A cyanobacterium that contains chlorophyll *f* – a red-absorbing photopigment / M. Chen, Y. Li, D. Birch, R.D. Willows // *FEBS Lett.* 2012. V. 586. P. 3249–3254. doi: 10.1016/j.febslet.2012.06.045
4. Extinction coefficient for red-shifted Chls: Chl *d* and Chl *f* / Y. Li, N. Scales, R.E. Blakeship et al. // *BBA-Bioenergetics*. 2012. V. 1817. P. 1292–1298. doi: 10.1016/j.bbabi.2012.02.026
5. Far-red light photoadaptations in aquatic cyanobacteria / S. Averina, N. Velichko, E. Senatskaya, A. Pinevich // *Hydrobiologia*. 2018. V. 813. P. 1–17. doi: 10.1007/s10750-018-3519-x

NEW REPRESENTATIVES OF CYANOBACTERIA WHICH PRODUCE FAR-RED LIGHT ABSORBING PIGMENTS

E.V. Senatskaya, S.G. Averina, A.V. Pinevich
Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Recently, much information has appeared indicating the ability of certain cyanobacterial strains to absorb far-red light (700–750 nm). In this work, seven new strains with such ability are described. These strains belong to different systematic groups and phylogenetic clusters. Their far-red light absorbing pigments were identified as chlorophylls *d* and *f*. Relative amounts of these pigments were calculated and found to constitute less than 9% of total chlorophylls. Spatial distribution of pigments within the cells was found to change insignificantly in response to changed light conditions.

DIVERSITY OF CYANOBACTERIA IN HOT WATER SPRINGS AND COLD DESERT OF NORTH-WESTERN HIMALAYAS, INDIA

Yadvinder Singh

Department of Botany and Environmental Science,
Sri Guru Granth Sahib World University, Punjab, India
E-mail: yadbotany@gmail.com

Cyanobacterial diversity has been studied using polyphasic approach from cold desert and hot water springs of North-Western Himalayas. A total of 625 cyanobacterial isolates were cultured from 150 samples: 497 isolates from 6 hot water springs of Himachal

Pradesh and 128 isolates from 3 hot water springs of Uttarakhand; and 460 isolates were cultured from 220 samples collected from cold desert of Lahaul-Spiti. The cyanobacterial diversity was represented by 60 species belonging to 21 genera. The isolates from hot water springs were represented by 22 species of 11 genera while isolates from cold desert area were represented by 38 species of 16 genera. Five genera were present exclusively in hot water springs and 10 genera were present exclusively in cold desert area while 6 genera were common to both hot water springs and cold desert area. A total of 220 cyanobacterial isolates out of 625 isolates from hot water springs and 226 cyanobacterial isolates out of 460 isolates from cold desert area, representing morpho-species from each sampling site were subjected to molecular characterization by amplified rDNA restriction analysis, 16S rRNA gene, *rbcL* gene and *cpcB*-IGS-*cpcA* phycocyanin locus region sequencing for elucidating their identity, diversity and phylogenetic relationships. ARDRA analysis revealed 22 groups of isolates from hot water springs and 38 groups of isolates from cold desert area. Sequence analysis of 16S rRNA gene, *rbcL* gene and *cpcB*-IGS-*cpcA* phycocyanin locus region revealed that identity of majority of cyanobacterial species from both habitats was congruent with the identity based on morphological features. The identity of three taxa from hot water springs and six taxa from cold desert area, based on both morphological features and molecular markers, did not match with known cyanobacterial species, indicating these are potential candidates as new species. The phylogenetic relationships based on molecular markers were consistent in most cases with the taxonomic assignments based on their morphological features. Phylogenetic analysis also revealed that taxa from hot water springs and cold desert area of North-Western Himalayas belonging to Nostocales and Stigonematales are monophyletic, whereas those belonging to Chroococcales and Oscillatoriales are polyphyletic.

Non-heterocystous filamentous forms dominated hot water springs as well as cold desert area. Oscillatoriales were dominant in both types of habitats in terms of species abundance. Based on the nutrient contents, Sissu Lake is classified as mesotrophic while Chandra Tal, Suraj Tal and Deepak Tal were ultra-oligotrophic and hot water springs were moderately alkaline with varied nutrient contents. Canonical correspondence analysis revealed temperature, pH, conductivity and nitrogen, sulphur and phosphate as major factors influencing distribution of cyanobacteria in hot water springs, whereas their distribution in lakes of cold desert area were influenced by temperature, pH and nutrient level.

ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ШТАММОВ РОДА *CYANOBACTERIUM*

М.А. Синетова¹, А.Ю. Стариков¹, А.Г. Маркелова¹, Р.А. Сидоров¹,
Д.А. Габриелян¹, Е.М. Мессинева¹, А.Ю. Козлова¹,
Е.А. Александрова², О.С. Самылина³

¹Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва, Россия

E-mail: maria.sinetova@mail.ru

Одноклеточные цианобактерии рода *Cyanobacterium* вместе с представителями рода *Geminocystis* образуют хорошо обособленный кластер на филогенетическом дереве цианобактерий, построенном с использованием последовательностей генов, кодирующих 16S рРНК. Эту группу характеризует уникальное продольное расположение тилакоидов [1]. Представители рода *Cyanobacterium* способны делиться только в одном направлении, что отличает их от рода *Geminocystis*, в котором клетки делятся в двух перпендикулярных направлениях последовательно [2]. Филогенетический анализ штаммов, для которых в базе данных NCBI имеются последовательности 16S рДНК достаточной длины и известно происхождение, показал, что штаммы делятся на три клады с высокой бутстрап-поддержкой (рис. 1). К первой кладе относятся штаммы, близкие к типовому штамму *Cyanobacterium aroninum* PCC 10605 (клада ‘*C. aroninum*’), ко второй – штаммы, близкие к типовому штамму *C. stanieri* PCC 7202 (клада ‘*C. stanieri*’) и к третьей – к типовому штамму *Geminocystis herdmannii* PCC 6308 (клада ‘*Geminocystis*’). Представители *Cyanobacterium-Geminocystis* встречаются в самых разных местообитаниях: горячих пресных источниках и озерах, в прибрежных водах океана, в солоноватых и гиперсоленых озерах (рис. 1). При этом пресноводные термофильные обитатели встречаются преимущественно в кладе ‘*C. aroninum*’, а галоалкалотолерантные – преимущественно в кладе ‘*C. stanieri*’, в кладе ‘*Geminocystis*’ представлены все местообитания. В коллекции микроводорослей и цианобактерий IPPAS ИФР РАН род *Cyanobacterium* представлен тремя штаммами. Штамм IPPAS В-1201, относящийся к кладе ‘*C. aroninum*’, был выделен из пресного горячего источника в ущелье Тургенъ (Республика Казахстан), температура в котором достигала 45 °С, рН=5. В коллекции штамм поддерживается на пресной среде ВГ-11. Штаммы IPPAS В-1200 и IPPAS В-2031 принадлежат кладе ‘*C. stanieri*’. Штамм IPPAS В-1200 был выделен из солоноватого оз. Балхаш (Республика Казахстан) с соленостью 6 г/л, температура воды в котором была 15–17 °С, рН = 8.8. В коллекции штамм поддерживается на среде Заррука с высоким содержанием бикарбоната

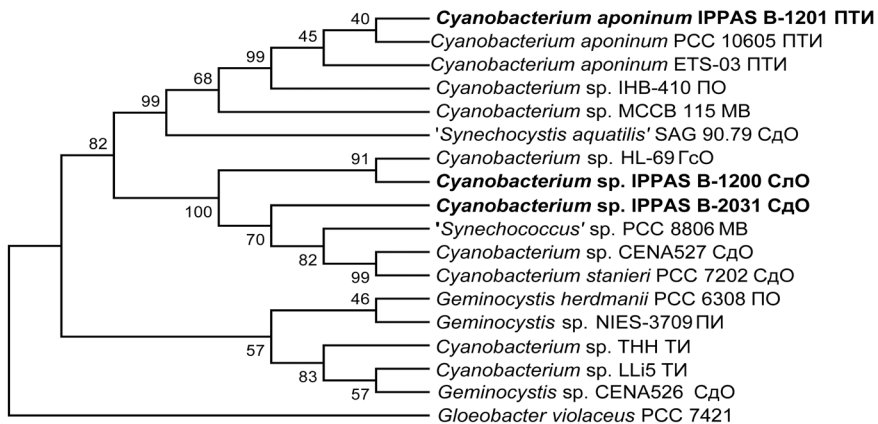
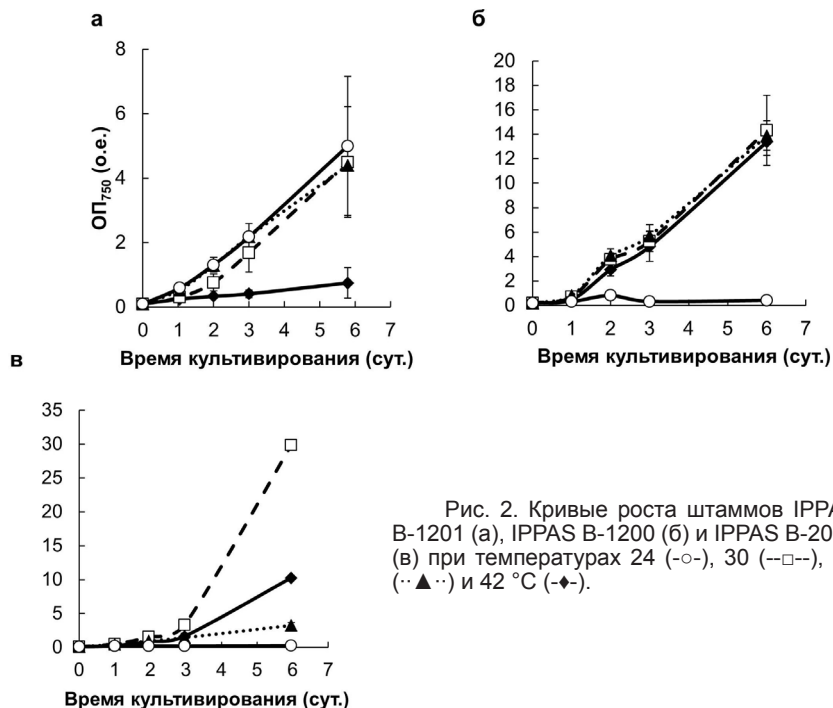


Рис. 1. Филогенетическое дерево штаммов родов *Cyanobacterium* и *Geminocystis* с указанием типа местообитания, построенное по методу максимального правдоподобия с использованием последовательностей генов, кодирующих 16S рРНК (1019 п.н.). Штамм *Gloeobacter violaceus* PCC 7421 взят в качестве внешней группы. Показаны значения бутстрапов >50%. ГсО – гиперсолёное озеро; MB – морская вода; ПИ – пресный источник; ПО – пресное озеро; ПТИ – пресноводный термальный источник; СдО – содовое озеро; СлО – солоноватое озеро; ТИ – термальный источник.

натрия. Штамм IPPAS B-2031 был выделен из содового оз. Танатар III (Россия) с солёностью 110 г/л и общей щёлочностью 1.1 М, температура воды колебалась в диапазоне 10–30 °С, pH = 10.1. В коллкции штамм поддерживается на среде Заррука с высоким содержанием бикарбоната натрия, а также на средах S (высокое содержание бикарбоната натрия и NaCl) и M (высокое содержание бикарбоната и карбоната натрия, NaCl).

Мы протестировали рост этих штаммов при температурах 24, 30, 36 и 42 °С (рис. 2). Было показано, что все исследованные штаммы могут расти с высокой скоростью в широком диапазоне температур. Штамм IPPAS B-1201, изолированный из термального источника, растёт практически с одинаковой скоростью в диапазоне температур 30–42 °С, рост при температуре 24 °С значительно замедляется, но продолжается. Штамм IPPAS B-1200 растёт практически с одинаковой скоростью в диапазоне температур 24–36 °С, при температуре 42 °С рост культуры прекращается на третий день и затем клетки погибают. Штамм IPPAS B-2031 в отличие от двух других имеет четко выраженный температурный оптимум при 30 °С, далее в порядке уменьшения скорости роста следуют температуры 24 и 36 °С, при 42 °С рост отсутствует уже после первых суток.

Мы исследовали жирнокислотный состав суммарных липидов этих штаммов при 30–32 и 23–24 °С (см. таблицу). Все три штамма



характеризуются высоким содержанием коротких насыщенных и мононенасыщенных 14С и 16С жирных кислот, причем содержание 14С кислот может достигать 50%, что делает эти штаммы перспективными для биотехнологии. Интересно, что у холодоустойчивых

Жирнокислотный состав исследуемых штаммов при различной температуре

Жирные кислоты, масс-%	<i>Cyanobacterium</i> sp. IPPAS B-1200		<i>Cyanobacterium</i> sp. IPPAS B-2031		<i>C. aponinum</i> IPPAS B-1201	
	32 °С	23 °С	30 °С	24 °С	32 °С	24 °С
12:0					0.2	0.1
14:0	30	30.9	21.2	17	36.9	38.8
14:1Δ9	7	19.3	10.7	18	1.7	2.1
16:0	20.7	9	18.1	16.3	20.9	13.1
16:1Δ9	40	39.6	49.6	47.6	34.0	41.5
18:0	2	0.8	0.4	1.2	4.8	1.5
18:1Δ9	0.4	0.5	tr	tr	1.0	2.4
Индекс ненасыщенности	0.474	0.594	0.60	0.66	0.371	0.465

штаммов IPPAS B-1200 и IPPAS B-2031 при снижении температуры значительно возрастает доля миристолеиновой 14:1Δ9 кислоты, а у термофильного штамма IPPAS B-1201 возрастает доля пальмитолеиновой 16:1Δ9 кислоты.

В настоящее время проводятся эксперименты по характеристике гало-, натроно- и алкалотолерантности исследуемых штаммов.

У штаммов IPPAS B-1200 и IPPAS B-1201 получены последовательности draft-геномов [3, 4], происходит сборка последовательности draft-генома штамма IPPAS B-2031. Сравнение последовательностей исследуемых штаммов и использование последовательностей других штаммов рода *Cyanobacterium*, имеющих в базе данных NCBI, позволит выбрать гены, которые, возможно, играют ключевую роль в процессах адаптации этих штаммов к широкому диапазону солености, рН и температуры.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФ № 14-14-00904 и РФФИ № 19-04-00377 А.

Литература

1. Evolutionary Patterns of thylakoid architecture in cyanobacteria / J. Mareš, O. Strunecký, L. Bučinská, J. Wiedermannová // Front. Microbiol. 2019. V. 10. P. 277. doi: 10.3389/fmicb.2019.00277
2. Heterogeneity of the cyanobacterial genus *Synechocystis* and description of a new genus, *Geminocystis* / J. Korelusová, J. Kaštovský, J. Komárek // J. Phycol. 2009. V. 45. P. 928–937. doi: 10.1111/j.1529-8817.2009.00701.x
3. Draft genome sequence of *Cyanobacterium* sp. strain IPPAS B-1200 with unique fatty acid composition / A.Y. Starikov, A. Usserbaeva, M.A. Sinetova, F.K. Sarsekeyeva, B.K. Zayadan, V.V. Ustinova, E.V. Kupriyanova, D.A. Los, K.S. Mironov // Genome Announc. 2016. V. 4 (6). P. e01306-16. doi: 10.1128/genomeA.01306-16
4. Draft genome sequences of two thermotolerant cyanobacterial strains isolated from hot springs / K.S. Mironov, M.A. Sinetova, E.V. Kupriyanova, V.V. Ustinova, A.Y. Kozlova, E.M. Messineva, D.A. Gabrielyan, V.S. Bedbenov, B.K. Zayadan, D.A. Los // Genome Announc. 2018. V. 6 (5). P. e01548-17

ECOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF STRAINS OF THE GENUS *CYANOBACTERIUM*

M.A. Sinetova¹, A.Y. Starikov¹, A.G. Markelova¹, R.A. Sidorov¹, D.A. Gabrielyan¹, E.M. Messineva¹, A.Y. Kozlova¹, E.A. Aleksandrova², O.S. Samylina³

¹Timiryazev Institute of plant physiology RAS, Moscow, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³Winogradsky Institute of Microbiology, Moscow, Russia

We have studied three strains of genus *Cyanobacterium*, belonging to two different phylogenetic clades. The strain IPPAS B-2031 was isolated from freshwater thermal spring with temperature 45 °C and belongs to 'C. aponinum' clade. The strains IPPAS B-1200 was isolated from brackish lake with salinity 6g/l and pH 8 with temperature 15–17 °C.

The strain IPPaS B-2031 was isolated from soda lake with salinity 110 g/l, total alkalinity 1.1 M, pH 10 and water temperature 10–30 °C. The strains IPPAS B-1200 and IPPAS B-2031 belong to 'C. stanieri' clade. When grown at temperatures 24–42 °C; the strain IPPAS B-1201 had wide optimum at 30–42 °C, the strain B-1200 – at 24–36 °C; the strain B-2031 had maximal growth rate at 30 °C, followed by 24 °C and 36 °C. The comparison of fatty acid composition of cells of each strain grown at 30–32 and 23–24 °C revealed that in cold-tolerant strains the proportion of myristoleic acid increased at lower temperature, while in thermotolerant strain the proportion of palmitoleic acid increased. Draft genome sequences are available for all studied strains.

ВОДОРΟΣЛЕВЫЕ СООБЩЕСТВА ВОДОЕМОВ ОАЗИСА ШИРМАХЕРА, ВОСТОЧНАЯ АНТАРКТИДА

С.В. Смирнова

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

E-mail: SSmirnova@binran.ru

Водорослевые сообщества пресноводных водоемов континентальной Антарктиды обитают в суровых условиях: короткий вегетационный сезон во время полярного лета с избыточным освещением, низкими температурами и частыми заморозками на мелководье и длительный период покоя. В таких местах складываются особые водорослевые сообщества, в которых цианопрокариоты играют главную роль, составляя до 80% всей альгофлоры [1–3].

Оазис Ширмахера – район в центральной части Берега Принцессы Астрид (Земля Королевы Мод, Антарктида). Представляет собой свободный ото льда участок коренных пород примерно 17 км длиной и до 3 км шириной, отделенный от моря Лазарева шельфовым ледником. На территории оазиса расположены две круглогодичные полярные станции (российская станция Новолазаревская и индийская станция Мейтри) и летний туристический лагерь. Общая площадь основного массива оазиса – 31 км², площадь, занятая озерами – 2 км², снежниками и внутренними ледниками – 3 км². Максимальная высота – 228 м над ур.м. Оазис сложен в основном толщами докембрийского возраста, состоящими из кислых гнейсов и кристаллических сланцев с прорвавшими их интрузиями габбро-норитов, габбро-диоритов и жилами пегматитов. Слабое развитие форм выветривания на скальных поверхностях и свежие следы ледникового воздействия позволяют считать, что освобождение территории ото льда произошло сравнительно недавно. Климат оазиса с преобладанием признаков континентальности, средняя годовая температура воздуха –11.0 °C, среднее годовое количество осадков 250–300 мм, средняя годовая скорость ветра 10.2 м/с, среднее количество солнечных часов в месяц 350. Сплошного снежного покрова нет, так как большую часть выпадающего снега сдувает ветрами.

В летнее время воздух прогревается до $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$, скальная поверхность иногда нагревается до $+26.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Относительная влажность воздуха в среднем за год не превышает 52%.

Наземная растительность оазиса бедна и представлена отдельными редкими пятнами лишайников, мхов и наземных водорослей, обитающих на поверхности и в трещинах камней и среди мха. Степень покрытия – менее 1%. Большинство озер оазиса олиготрофны, кроме тех, которые испытывают сильное антропогенное влияние. Приток биогенных элементов происходит, главным образом, за счет птиц (поморников, снежных буревестников и, редко, – пингвинов).

Пробы были собраны во время пеших маршрутов в континентальных водоемах на протяжении летнего сезона и начала южнополярной осени с 9 декабря 2018 г. по 6 апреля 2019 г. Всего было обследовано 173 водоема: 151 стоячих (озера и лужи) и 22 ручья, где было собрано 492 пробы. Одновременно с отбором проб были измерены характеристики водоемов: температура, электропроводность и водородный показатель воды.

Температура воды колебалась от 0 до $+19\text{ }^{\circ}\text{C}$, в крупных озерах в разгар сезона достигала $+7...+13\text{ }^{\circ}\text{C}$, в прилегающих к ледовому куполу водоемах, как правило, не поднималась выше $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$, некоторые мелкие лужи прогревались до $+14...+19\text{ }^{\circ}\text{C}$; водородный показатель варьировал от 6 до 12; кондуктивность от 3.5 до 3500 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Воды богаты ионами Ca^{2+} , Na^{+} , HCO^{-} и Cl^{-} [4]. Водоемы, непосредственно прилегающие к ледовому куполу или интенсивно питающиеся ручьями талой воды в период весеннего и летнего таяния, имели невысокую кондуктивность (как правило, не выше 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$) и слабощелочной pH (7.5–8.5). Водоемы, расположенные в замкнутых котловинах, в которые не было постоянного притока талой воды от ледника, пополняющиеся за счет осадков или таяния небольших сугробов, образовавшихся в зимний период в пределах их водосбора и не имеющие стока, отличались высокими показателями pH (9.5 и выше) и кондуктивности (300 $\mu\text{S}/\text{cm}$ и выше). Самые высокие показатели были отмечены в луже, расположенной к северо-западу от оз. Зуб, окруженной небольшой котловиной и не имеющей притока талой воды: температура в разгар сезона достигала $+19\text{ }^{\circ}\text{C}$, кондуктивность 1925–3500 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH 10.1–11.7.

В пробах с оазиса Ширмахера обнаружено 64 вида цианопрокариот. Кроме того, высоким обилием и разнообразием отличались зеленые и диатомовые водоросли. Десмидиевые водоросли представлены не очень разнообразно (6 видов), но порой являлись доминантами. Также встречены динофитовые и золотистые водоросли.

В водоемах, прилегающих к ледовому куполу и по этой причине оттаивающих последними и замерзающих первыми, разнообразие водорослей невысоко. Там встречаются либо нитчатки *Lyng-*

bya antarctica Gain, *L. fritschii* Anagnostidis и *Phormidium* cf. *autumnale* (Agardh) Trevisan ex Gomont и другие представители рода *Phormidium* Kützing ex Gomont, которые, переплетаясь между собой, образуют маты со значительной долей песка в своем составе и при взгляде сверху практически не отличаются от него по цвету, либо цианопрокариоты вовсе отсутствуют, а вместо них развиваются хламидомонады.

На месте временных водоемов и водотоков, образованных талой водой, и в прибрежной зоне озер встречаются маты по структуре плотные, гладкие или бугорчатые, сверху бледно-коричневые или розоватые до бордового, снизу сине-зеленые. В верхней части таких матов доминируют тонкие нитчатые цианопрокариоты *Leptolyngbya antarctica* (W. et G.S. West) Komárek et Anagnostidis и *Leptolyngbya* sp., *Wilmottia murrayi* (W. et G.S. West) Strunecký et al., *Phormidium* cf. *corium* Gomont ex Gomont и другие виды рода *Phormidium*, иногда с добавлением *Calothrix* cf. *elsteri* Komárek et al. и *Hassallia* sp. Нижнюю сине-зеленую часть составляют виды родов *Lyngbya* Agardh ex Gomont, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont и *Phormidium*.

На камнях в лужах и прибрежной зоне озер можно часто встретить тонкие маты, имеющие ровную или игольчатую поверхность. Как правило, их основу составляет нитчатка *Leptolyngbya nigrescens* Komárek, *L. antarctica* или другие представители рода *Leptolyngbya*. Иногда на поверхности таких матов заметные невооруженному глазу кустистые скопления образует *Coelodesmis* sp.

На поверхности водорослевых матов в мелководных водоемах часто можно заметить волокнистые скопления коричневого или темно-оливкового цвета. Они состоят практически из монокультуры *Oscillatoria* cf. *sancta* Kützing ex Gomont.

В озерах с повышенной минерализацией часто можно встретить довольно толстые (до 6 см) маты, имеющие игольчатую или ячеистую структуру. Верхняя часть, как правило, имеет коричневую или коричнево-оранжевую окраску, состоит из тонких нитчатых цианопрокариот (рода *Leptolyngbya* Anagnostidis et Komárek, cf. *Stichosiphon* Geitler, *Geitlerinema* (Anagnostidis et Komárek) Anagnostidis, *Phormidesmis* Turicchia et al.), колоний *Aphanothece* cf. *caldariorum* P. Richter, *Chamaesiphon* cf. *subglobosus* (Rostafinski) Lemmermann, зеленых коккоидных (часто окрашенных в ярко-оранжевый цвет) и небольшого количества диатомовых водорослей. Нижняя часть – темно-зеленая или темно-сине-зеленая, состоит из представителей *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault.

В крупных озерах на глубинах от 2.5 до 25 м обитают донные водорослевые сообщества, обычно имеющие структуру конусов или ребристых столбцов, студенистые на ощупь и легко распадающиеся в руках. Их основу составляют эукариотические водоросли *Cosmari-*

um laeve Rabenhorst или *Schizochlamys* sp. с добавлением цианопрокариот *Phormidesmis priestleyi* (F.E. Fritsch) Komárek et al., *Anabaenopsis* sp., *Leptolyngbya* spp. В некоторых донных пробах было отмечено высокое обилие диатомовых водорослей, особенно представителей родов *Diadesmis* Kützing и *Stauroneis* Ehrenberg.

Работа проводилась в рамках подпрограммы «Организация и обеспечение работ и научных исследований в Антарктике» Государственной программы Российской Федерации «Охрана окружающей среды» на 2012–2020 гг. и в продолжении подпрограммы «Изучение и исследование Антарктики», Федеральной целевой программы «Мировой океан», государственный контракт № 4/А-08-10/3 от 29.10.2008 года и доп. соглашение к нему № 1 от 03.03.2009 г. на выполнение научно-исследовательских работ по проекту № 4 «Определение состояния антарктических экосистем, оценка состояния окружающей среды в районе работ Российской антарктической экспедиции» по теме «Выявление особенностей и состояния наземных и морских экосистем Антарктики – изучение биоразнообразия, систематики и флоры мохообразных, лишайников и водорослей суши и моря, биологии, экологии, фитоценологии и географии таксонов и групп в комплексе с оценкой состояния окружающей среды».

Литература

1. Vincent W.F., Quesada A. Ultraviolet radiation effects on cyanobacteria: Implications for Antarctic microbial ecosystems // *Antarc. Res. Ser.* 1994. V. 62. P. 111–124.
2. James M.R., Pridmore R.D., Cummings V.J. Planktonic communities of melt pools on the McMurdo Ice Shelf, Antarctica // *Polar Biology.* 1995. N 15, iss. 8. P. 555–567.
3. Singh S.M., Elster J. Cyanobacteria in Antarctic Lake Environments // *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology.* V. 11. Dordrecht: Springer, 2007. – P. 303–320. doi: 10.1007/978-1-4020-6112-7_16
4. Kumar P., Shokri M.R., Mehrotra I. Eighteenth Indian Expedition to Antarctica, Scientific Report, Department of Ocean Development // *Technical Publication.* 2002. N 16. P. 273–292.

ALGAL COMMUNITIES OF WATERBODIES OF SCHIRMACHER OASIS, EAST ANTARCTICA

S.V. Smirnova
Komarov Botanical Institute of RAS, Saint-Petersburg, Russia

Algal communities of continental waterbodies of Shirmacher oasis were studied. Samples were collected from 173 waterbodies: 151 with stagnant water and 22 streams. Temperature varied from 0 to +19 °C, pH from 6 to 12, conductivity from 3.5 to 3500 µS/cm. 64 taxa of Cyanoprocaryotes were found. Green algae and diatoms were also diverse and frequent. Only 6 Desmid species were found, but this group sometimes dominated in communities. Also several representatives of Dinophyta and Golden algae presented. Different types of shallow-water communities consisted mainly of *Leptolyngbya antarctica*

(W. et G.S. West) Komarek et Anagnostidis и *Leptolyngbya* spp., *Wilmottia murrayi* (W. et G.S. West) Strunecký et al., and *Phormidium* cf. *corium* Gomont ex Gomont in the upper (brownish or pinkish) part and *Lyngbya antarctica* Gain, *L. fritschii* Anagnostidis, *Phormidium* cf. *autumnale* (Agardh) Trevisan ex Gomont, *Phormidium* spp., *Oscillatoria* spp., and *Nostoc* spp. in the lower, (intense-blue-green) part. Deep-water communities consisted of *Cosmarium laeve* Rabenhorst or *Schizochlamys* sp. with addition of *Phormidesmis priestleyi* (F. E. Fritsch) Komárek et al., *Anabaenopsis* sp., *Leptolyngbya* spp. and diatoms.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ CALU В ИССЛЕДОВАНИИ РАЗЛИЧНЫХ АСПЕКТОВ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ ЦВЕТЕНИЙ

Д.Д. Снарская¹, М.С. Емельянова¹, Н.Ю. Григорьева², Е.Н. Чернова²,
Я.В. Русских², Л.В. Чистякова³

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

² Научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН,
Санкт-Петербург, Россия

³ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
E-mail: dina.snarskaya@spbu.ru

Токсические цветения водоемов, вызываемые некоторыми видами цианобактерий – одна из глобальных экологических проблем современности. Массовое развитие токсигенных цианобактерий оказывает губительное воздействие на сообщества живых организмов, а также негативно отражается на различных аспектах хозяйственной деятельности человека и может нанести существенный вред его здоровью. В настоящее время основным предметом исследований в данной области являются природные очаги формирования цианобактериальных цветений. В задачи исследований входят выявление и характеристика потенциально токсигенных видов, характеристика спектра продуцируемых токсинов, долговременный мониторинг развития цианобактериальных сообществ в конкретных водоемах. В то же время безусловно важным представляется изучение максимально широкого спектра цианобактерий различной систематической принадлежности с целью характеристики их как потенциальных продуцентов токсинов. Подобные исследования позволили бы выявить закономерности распределения токсигенных штаммов в пределах различных таксонов, определить признаки, прямо или косвенно ассоциированные с проявлением токсигенных свойств. В этой связи безусловно полезными могут оказаться коллекции цианобактерий, в том числе коллекция цианобактерий, водорослей и паразитов водорослей CALU (Collection of Algae of Leningrad University) Санкт-Петербургского государственного университета. Помимо вышеперечисленного, коллекционные фонды предоставляют широкие возможности для экспериментальной работы с цианобактериями, например, с целью выявления факторов, индуцирующих синтез токсинов.

Коллекция CALU включает 450 штаммов цианобактерий, относящихся к пяти субсекциям. Коллекционные штаммы выделены из разнообразных местообитаний в различных географических точках. В настоящее время среди исследований с использованием материалов коллекции CALU можно выделить несколько направлений, так или иначе связанных с разработкой проблематики токсигенных цветений. Ряд штаммов (а именно 21 штамм осцилляториевых цианобактерий, представителей родов *Arthrospira* Sitzenberger ex Gomont, 1892, *Geitlerinema* (Anagnostidis & Komarek) Anagnostidis, 1989, *Leptolyngbya* Anagnostidis & Komarek, 1988, *Limnothrix* Meffert, 1987, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont, 1822, *Pseudanabaena* Lauterborn, 1915 и *Planktothrix* Anagnostidis & Komarek, 1988) были исследованы с использованием молекулярно-генетических методов с целью выявления генов синтеза микроцистинов [1]. Было выявлено, что восемь штаммов из 21 являются носителями генов микроцистинсинтазного кластера, при этом только у одного представителя рода *Planktothrix* обнаружены оба гена *mcuA* и *mcuE*, что обуславливает наличие у него токсигенных свойств.

В ходе реализации проекта, целью которого являлось изучение воздействия на цианобактерии ультразвука малой мощности, нами была разработана методика определения физиологического состояния цианобактерий по их спектральным характеристикам [2]. Кроме того, было выявлено, что исследованные штаммы различаются по спектрам собственной флуоресценции, полученным при изучении отдельных клеток методом конфокальной лазерной сканирующей микроскопии. Использование нейронных сетей для обработки и анализа полученных данных позволило разработать методику дифференциации штаммов цианобактерий по их спектральным характеристикам [3]. Безусловно, пока мы не можем сделать однозначный вывод о корректности использования спектров собственной флуоресценции для определения таксономической принадлежности цианобактерий. Однако мы полагаем, что включение в анализ информации о токсигенных штаммах позволит использовать метод конфокальной микроспектроскопии для выявления подобных штаммов в пробах из природных водоемов.

Еще одно направление – скрининг коллекции с целью выявления штаммов, продуцирующих токсичные метаболиты, с использованием метода масс-спектрометрии. На первом этапе в качестве объекта исследования были выбраны штаммы, ранее определенные как представители рода *Anabaena* Bory ex Bornet & Flahault, 1886. По предварительным данным, в культурах 10 штаммов из 16 были обнаружены следы различных структурных вариантов микроцистинов. В дальнейшем предполагается включить в анализ и представителей других таксонов, в первую очередь тех из них, для кото-

рых отсутствует информация о токсигенных свойствах. Кроме того, мы планируем экспериментальную проверку гипотезы об активации выделения токсинов в результате конкурентных взаимодействий между разными штаммами цианобактерий.

Коллекция CALU открыта для сотрудничества, предоставление штаммов возможно на основании заключения соглашения о научно-исследовательском сотрудничестве или договора об оказании услуг. Каталог коллекции представлен на сайте СПбГУ <http://researchpark.spbu.ru/collection-ccem-rus/poisk-po-kollektsii-calu>.

Литература

1. Кудрявцева К.И. Распространение генов синтеза микроцистинов в популяциях осцилляториевых цианобактерий // Сохранение природной среды и особо охраняемые природные территории: Материалы XI молодежной экологической школы-конф. Санкт-Петербург, 2017. С. 134–135.

2. Григорьева Н.Ю., Чистякова Л.В., Лисс А.А. Спектроскопические методы определения физиологического состояния синезеленых водорослей после слабых внешних воздействий // Океанология. 2018. Т. 58, № 6. С. 989–1000. doi: 10.1134/S0030157418060060

3. Сравнение эффективности решения задачи классификации методами линейного дискриминантного анализа и искусственных нейронных сетей / Т.Р. Жангиров, А.С. Перков, С. А. Иванова, Н.Ю. Григорьева, А.А. Лисс, Л.В. Чистякова // Известия ЛЭТИ. 2019. Т. 5. С. 64–73.

CALU COLLECTION APPLICATION PROSPECTS FOR INVESTIGATION OF VARIOUS ASPECTS OF CYANOBACTERIAL BLOOMS

D. Snarskaya¹, M. Emelyanova¹, N. Grigoryeva², E. Chernova², I.a. Russkikh², L. Chistyakova³

¹ Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

² Research Center for Ecological Safety RAS, Saint-Petersburg, Russia

³ Zoological institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

Search and characterization of the strains of cyanobacteria (as more as possible) potentially capable to produced different toxins could be very important in connection with toxic “blooms” investigations. Collections of cyanobacteria, for example CALU (Collection of Algae of Leningrad University), can be very useful for this purpose. Today CALU consists of 450 strains of cyanobacteria (belonging to 5 Subsections). Original strains issue from different geographic areas and variety of ecological niches. On the basis of the CALU collection, several research directions are implemented to search for potentially toxic strains. There are: genetic analysis of the microcystin biosynthesis gene cluster; differentiation of cyanobacterial strains according to their single-cell self-fluorescence spectra *in vivo*; screening of the collection strains to discover cyanotoxins producing ones using mass-spectrometry.

РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ МЕТАЛЛУРГИЧЕСКИМ ПРОИЗВОДСТВОМ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Л.В. Снитько

Ильменский государственный заповедник, Миасс, Россия

E-mail: lvs223@yandex.ru

Горнопромышленное освоение территории Южного Урала продолжается свыше 200 лет. Для металлургического производства требуется большой объем воды, при этом используются аквальные экосистемы. Техногенная нагрузка на малые пресноводные водоемы лесной зоны региона вблизи многочисленных горнодобывающих и переплавляющих руду в металл заводов весьма высока. Загрязнение природной среды промышленными выбросами приводит к изменению биотической структуры водных сообществ. Рост разнообразия цианопрокариот в фитопланктоне в многолетней динамике отмечается в большинстве пресноводных водоемов региона [1]. Уменьшение количества видов при воздействии техногенных загрязнений отмечено в различных альгоценозах [2].

Объектом нашего исследования для выявления изменений видового разнообразия цианопрокариот стали малые водоемы лесной зоны Южного Урала в зоне воздействия Карабашского горно-обогатительного и медеплавильного комбината. Загрязнение водных экосистем Карабашской геотехнической системы происходит техногенными кислыми водами, образованными окислением сульфидов в отходах добычи и обогащения руд. Зона воздействия расширяется аэральным переносом загрязнений при прохождении дождей через шлейф газопылевых выбросов. Территория загрязнена кислыми осадками с высоким содержанием сульфат-иона и широким спектром металлов, прежде всего меди, цинка, свинца, кадмия [3]. Для сравнения показателей разнообразия цианопрокариот планктона были выбраны сходные по морфометрическим показателям водоемы площадью акватории от 0.6 до 1.9 км², мелководные с максимальной глубиной 5.8 м. В выбранных для исследования водоемах наблюдаются устойчивые повышенные концентрации тяжелых металлов, превышающие предельно допустимые нормативы для питьевой и хозяйственной воды в десятки и сотни раз. Выпадение высокоминерализованных осадков, попадание техногенных вод из поверхностного и подземного стока приводит к неустойчивому гидрoхимическому режиму водоемов, колебаниям pH. Водоемы разделили по комплексному техногенному воздействию, выражающемуся в увеличении pH, концентраций тяжелых металлов и сульфат-иона, на импактные как самые загрязняемые, буферные и фоновые по

уровню загрязнения. По содержанию загрязнения тяжелыми металлами водоемы фоновой зоны относятся преимущественно к умеренно загрязненным, озера буферной зоны – к сильнозагрязненным, водоемы импактной зоны – вне природной классификации и относятся к техногенным. По значениям цветности воды все исследованные водоемы принадлежат к олиго-мезогумозному типу, по уровню минерализации – к пресным. Прозрачность воды низка, что обусловлено высоким содержанием минеральной взвеси, и меняется в зависимости от осадков и перемешивания. Водоемы импактной зоны периодически подвержены сильной ацидификации, но в целом поверхностные слои в период открытой воды можно отнести к олигоацидным. Озера буферной зоны – нейтральные, фоновой зоны – нейтрально-щелочные. По уровню содержания биогенных соединений водоемы относятся к мезотрофным и эвтрофным, озера фоновой зоны в летний период по некоторым показателям достигают уровня гипертрофии.

Отбор проб фитопланктона осуществляли батометром объемом 1 л, пробы концентрировали с помощью мембранных фильтров, применяли фильтрацию через полиамидное сито. Фиксировали пробы раствором Люголя с добавлением ледяной уксусной кислоты. Современные номенклатурно-таксономические понятия о цианобактериях представлены согласно J. Komárek, K. Anagnostidis.

В составе фитопланктона исследуемых загрязняемых водоемов Карабашского горно-обогачительного комбината выявлено 57 видов, разновидностей и форм цианобактерий. Преобладало видовое богатство исследуемой группы организмов в двух фоновых водоемах по отношению к импакту загрязнений – обнаружено 46 и 51 цианопрокариот. Наименьшее количество видов выявлено в наиболее загрязняемых тяжелыми металлами водоемах, с наибольшими показателями минерализации (удельная электропроводность 403 и 416 $\mu\text{S}/\text{cm}$) – всего пять и шесть видов.

Наибольшим числом видов в планктоценозах исследованных загрязняемых водоемов представлены роды *Aphanocapsa* (5), *Microcystis* (5) из хрококковых (Chroococcales), а также роды *Oscillatoria* (5), *Anabaena* (6). Виды *Microcystis*, *Anabaena* встречались в фоновых по отношению к загрязнениям и ацидификации водоемах. Исключение составляют два вида анабэн (*A. lemmermannii* P. Richt f. *lemmermannii*, *A. spiroides* Kleb. f. *spiroides*), отмеченные в небольшом количестве в подвергающемся ацидификации озере, но только в поверхностных слоях, когда pH воды составлял 7.1. В обследованных водоемах наблюдаются колебания уровня pH в сезоне от кислого до нейтрального, однако от импактной к фоновой зоне наблюдается увеличение и стабилизация pH на околонейтральных и нейтрально-щелочных значениях. Виды других наиболее представи-

тельных родов *Aphanocapsa*, *Oscillatoria* отмечены как в зонах импакта и буфера, так и в фоновых водоемах, что свидетельствует об их широком диапазоне толерантности к экологическим факторам.

Вспышки развития цианобактерий в наиболее загрязненных тяжелыми металлами водоемах наблюдались в летний период после выпадения осадков и увеличения поверхностного стока: имелось значительное развитие широко распространенных массовых видов *Planktolyngbya limnetica* (Lemmerm.) Kom.-Legn. et Cronb., *Limnothrix planctonica* (Wolosz.) Meffert. В небольшом количестве в этих водоемах отмечен другой пресноводно-солонатоводный вид *Rabdoderma lineare* Schmidle et Lauterb. В подледный период во всех водоемах воздействия Карабашского горно-обогатительного комбината рН понижался до 4.5 и виды Цианопрокариота полностью отсутствовали.

Широко распространенный пресноводно-солонатоводный вид *Pseudanabaena mucicola* (Naum. et Huber-Pest.) Schwabe, развивающаяся в колониальной слизи планктонных видов *Microcystis*, *Woronichinia*, обнаружен только в водоемах фоновой зоны. Многие другие распространенные виды с широким диапазоном экологической толерантности также обнаружены только в водоемах фоновой зоны.

Снижение кислотного воздействия техногенной зоны приводит к резкому увеличению видового разнообразия цианобактерий – от 5–6 до 46–51 видов и внутривидовых таксонов. Уменьшение количества видов цианопрокариот с ростом техногенных загрязнений отмечено во многих альгоценозах в различных регионах [2].

При повышении уровня комплексного техногенного воздействия на водоем происходит резкое снижение количества видов всех таксономических порядков: Chroococcales, Oscillatoriales, Nostocales, ведущие рода цианобактерий меняют структуру представительства в фитопланктоне. Наиболее устойчивыми к техногенному воздействию оказались два вида: *Planktolyngbya limnetica*, *Limnothrix planctonica*, вегетирующие в массовом количестве в наиболее загрязняемых металлургической промышленностью водоемах.

Литература

1. Снитко Л.В. Экология и сукцессии фитопланктона озер Южного Урала. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2009. 376 с.
2. Новаковская И.В. Группировки почвенных водорослей еловых лесов подзон средней и южной тайги и их изменение под влиянием аэротехногенного загрязнения : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 19 с.
3. Удачин В.Н., Аминов П.Г., Филиппова К.А. Геохимия горнопромышленного техногенеза Южного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2014. 251 с.

DIVERSITY OF CYANOBACTERIA
IN WATER BODIES POLLUTED BY THE METALLURGICAL INDUSTRY
(SOUTH URAL)

L.V. Snit'ko
Ilmen State Reserve, Miass, Russia

When the level of the complex anthropogenic impact on the reservoir there is a sharp decrease in the number of species of all taxonomic orders Chroococcales, Oscillatoriales, Nostocales, the leading genus of cyanobacteria change the structure of representation in the phytoplankton. The most resistant to the toxic effect of copper smelting industry were two planktonic species of cyanobacteria: *Planktolyngbya limnetica*, *Limnothrix planctonica*, vegetating in large numbers in the most contaminated water bodies the impact zone of the geotechnical system.

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ В ВОДОЕМАХ БАСЕЙНА РЕКИ ЩУГОР
(ПРИПОЛЯРНЫЙ И СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)**

И.Н. Стерлягова
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
E-mail: sterlyagova@ib.komisc.ru

Инвентаризация таксономического разнообразия и количественных показателей развития альгокомплексов в водоемах Урала представляет ценный материал для выявления структуры и динамики естественных экосистем горных водоемов северных регионов.

Водотоки и стоячие водоемы труднодоступных районов Урала остаются малоизученными в альгологическом отношении, что затрудняет использование индикаторных групп водорослей для мониторинга водных экосистем. Река Щугор – один из наиболее крупного притоков р. Печоры, протекающих по территории национального парка «Югид ва» на западном макросклоне Урала, является местом обитания ценных пород рыб и поэтому нуждается в комплексном мониторинге и охране.

Цель работы – изучение видового разнообразия и структуры сообществ цианопрокариот в разнотипных водоемах бассейна р. Щугор.

Материал для исследования собран из текущих (р. Щугор, шесть безымянных ручьев) и стоячих (четыре болота, четыре озера) водных объектов, обследованных в июле-августе 2015–2017 гг. Изучены качественные пробы фитопланктона, эпилимтона, фитоперифитона и фитобентоса, отобранные стандартными методами [1]. Определение цианопрокариот выполнено в живом виде и культурах, а также в зафиксированных 4% -ным раствором формальдегида пробах. При идентификации водорослей использованы отечественные и зарубежные определители [2, 3].

В результате исследований выявлено 87 видов с внутривидовыми таксонами цианопрокариот. Обнаруженные виды относятся к четырем порядкам: Nostocales – 29 видов с внутривидовыми таксонами, Synecococcales – 28, Oscillatoriales – 23 и Chroococcales – 7. Из 23 семейств наиболее разнообразны *Oscillatoriaceae* – 17 видов с разновидностями, *Nostocaceae* – 11 и *Merismopediaceae* – 8. По одному виду содержится в девяти семействах. Большая часть родов (33 из 38) также малоразнообразна, а с одним видом обнаружено 22 рода. Преобладают по разнообразию роды *Phormidium*, *Anabaena*, *Leptolyngbya*, *Chamaesiphon*, *Merismopedia*.

Наибольшим разнообразием цианопрокариот отличается р. Щугор. Выявленное богатство цианопрокариот в этой реке по сравнению с уральскими реками Малый Паток [4], Косью [5] можно оценить как довольно высокое. Наименее богаты водорослями болота в специфических условиях низкой минерализации и преимущественно кислой-слабокислой реакции среды, где преобладают в основном диатомовые и десмидиевые водоросли. Цианобактерии присутствуют во всех пробах, выступая в роли субдоминантов или сопутствующих видов.

Анализ сообществ водорослей показал, что наиболее разнообразными альгоценозами с участием цианопрокариот в водоемах бассейна р. Щугор являются прикрепленные группировки: эпифитон и эпицитон. Доминирующие комплексы прикрепленных сообществ в р. Щугор включают большое число таксонов из различных групп, кроме цианопрокариот. В эпифитоне к субдоминантам можно отнести виды из родов *Chamaesiphon*, *Leptolyngbya* и *Phormidium*.

Таким образом, в обследованных водных объектах бассейна р. Щугор обнаружен достаточно разнообразный состав цианопрокариот. Полученные сведения дают первое представление об альгофлоре озер, болот, малых водотоков и дополняют данные о цианобактериях р. Щугор на территории национального парка «Югыд ва».

Исследования проведены в рамках Государственного задания № АААА-А19-119011 790022-1 «Разнообразие растительного мира западного макросклона Приполярного Урала» при частичной поддержке проекта УрО РАН № 18-4-4-14 «Разнообразие основных компонентов экосистем в широтном и высотном градиентах западного макросклона Северного и Приполярного Урала».

Литература

1. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 239 с.
2. Голлербах Г.Г., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1953. Вып. 2. 650 с.

3. Komárek J. Cyanoprokaryota 3. Heterocytous genera // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19/3. Berlin, Heidelberg: Springer-Spektrum, 2013. 1130 p.

4. Патова Е.Н. Разнообразие Cyanophyta в ледниковых озерах бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 39. С. 51–61.

5. Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») / отв. ред. С.В. Дегтева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 483 с.

CYANOPROKARIOTA IN WATER BODIES OF THE SCHUGOR RIVER BASIN (SUBPOLAR AND NORTHERN URALS)

I.N. Sterlyagova

Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

In the investigated reservoirs of the Schugor River Basin we found a fairly diverse composition of cyanoprokaryotes: 87 species with intraspecific taxa belonging to 4 orders, 23 families, 38 genera. The greatest variety of cyanoprokaryotes was found for the Schugor River. The obtained information gives the first idea of the algal flora of lakes, mires, small watercourses and supplemented the data on the cyanobacteria of the Schugor River in the protected area of the Yugyd Va National Park.

ЦИАНОБАКТЕРИИ ПОДВОДНОЙ ПЕЩЕРЫ САКАСКА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН)

**Н.В. Суханова¹, С.Р. Ходжазода¹, А.Ю. Никулин², Р.З. Аллагуватова²,
Л.А. Гайсина¹**

¹ Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Уфа, Россия

² ФИЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, Россия

E-mail: n_suhanova@mail.ru

На территории Республики Башкортостан на сегодняшний день насчитывается порядка тысячи учтенных спелеокадастром пещер. Многие из них являются природным и культурно-историческим наследием. Пещеры республики достаточно хорошо изучены на предмет выявления биоразнообразия цианобактерий и водорослей [1]. Объектом нашего исследования стала подводная пещера Сакаска – уникальный природный объект, расположенный на юго-западе Республики Башкортостан на территории Юмагузинского водохранилища. Пещера является выходом подземной реки, которая течет по Сумганскому плато. На сегодняшний день исследовано около 1 км пещерных ходов и залов. Сакаска претендует на звание самой глубокой и самой длинной подземной пещеры России, предположительно длина ее ходов может достигать порядка 20 км.

Целью данной работы являлось изучение разнообразия цианобактерий пещеры Сакаска.

В результате первой крупной спелеоэксспедиции в пещеру в октябре 2017 г. были отобраны две пробы (грунта и толщи воды) на глубине 60 м примерно в 500 м от входа в пещеру. Пробы изучали с использованием классических альгологических методов [2]: 1 мл пробы добавили в жидкую питательную среду Болда [3], далее несколько капель получившейся суспензии помещали в чашки Петри, в которые заранее заливали агаризованную питательную среду Болда. Чашки Петри помещали в люминостат и культивировали при 12 ч/12 ч света/темноты при 20 °С в течение двух недель, далее при 10 °С в течение двух месяцев. Затем выделяли клональные культуры, которые депонировали в коллекцию водорослей и цианобактерий Башкортостана (Bashkortostan Collection of Algae and Cyanobacteria – BCAC).

Морфологическую идентификацию цианобактерий производили с использованием микроскопа **Axio Imager A2 (Carl Zeiss) с реализацией ДИК-контраста** и системой визуализации **Axio Vision 4.9**, применив современные определители [4]. Микрофотографии выполняли при помощи камеры Axio Cam MRc при увеличении $\times 1000$.

Для определения ряда сопутствующих штаммов водорослей использовали методы молекулярно-генетического анализа. Выделение ДНК проводили с использованием набора GeneJET Plant Genomic DNA Purification Mini Kit (Thermo Scientific). Предварительно производился отбор культуры во время экспоненциальной фазы роста и последующая концентрация клеточной массы центрифугированием с удалением супернатанта. Амплификация ITS-региона производилась в амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, Inc., США) с использованием набора MaximaTM Hot Start Master Mix (2X) (Fisher Scientific) и праймерами 1400m-F (5'-TTTGATACACCGCCCGTCGC-3') и Vir28S-D10R (5'-CGATTA GTCTTTCGCCSTATACCCAAAGTC-3'). Для проверки эффективности ПЦР и определения длины ПЦР-продукта фрагменты ДНК с маркером длин 100+ bp DNA Ladder (Евроген, Россия) разделяли горизонтальным электрофорезом в 1%-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия (0.3 мкл/мл) в 1Ч ТВЕ буфере (89 мМ трис-борат, 89 мМ борная кислота, 2 мМ ЭДТА, pH 8.0) при напряжении 120 В в течение 20 мин. при комнатной температуре. После проведения электрофореза гель фотографировали в проходящих УФ-лучах ($\lambda=290$ нм), используя систему гель-документации (Gel Doc XR, Bio-Rad Inc., Великобритания).

Циклическое секвенирование, которому предшествовала энзиматическая очистка ПЦР-продукта с реактивом ExoSAP-IT PCR Product Cleanup Reagent (Affymetrix Inc., США), проходило с

BigDye terminator v. 3.1 sequencing kit (Applied Biosystems, США) и праймерами 1400F и ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) в Центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток и собирали с помощью пакета программ Staden Package [5]. Полученные последовательности ITS-региона были аннотированы в базу данных GenBank под номерами доступа LT222500–LT223120 и сравнивались с таковыми, уже доступными в базе, посредством механизма поиска BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>).

В пробе толщи воды цианобактерии не выявлены. В ходе анализа пробы грунта со дна водоема пещеры Сакаска были выявлены 14 видов цианобактерий: *Calothrix elenkinii* Kossinskaja, cf. *Trichocoleus hospita* (Hansgirg ex Forti) Anagnostidis, *Cylindrospermum licheniforme* Kützing ex Bornet & Flahault, *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, *L. tenuis* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, cf. *Leptolyngbya*, cf. *Lynngbya*, *Microcoleus vaginatus* Gomont ex Gomont, *Nostoc* cf. *punctiforme* Hariot, *Phormidium* sp., *Pseudanabaena galeata* Böcher, *P. papillaterminata* (Kiselev) Kukk, cf. *Pseudanabaena*, *Stenomitos frigidus* (F.E. Fritsch) Miscoe & J.R. Johansen in Miscoe et al.

78.5% цианобактерий пещеры Сакаска представлены нитчатыми безгетероцистными видами, среди которых по видовому разнообразию преобладали виды родов *Leptolyngbya* Anagnostidis & Komárek и *Pseudanabaena* Lauterborn. Три вида (21.5% от числа обнаруженных видов) принадлежали к гетероцистным спорообразующим формам. Интересной морфологической особенностью цианобактериального сообщества являлась специфическая окраска трихом большинства видов, которая была серой, светло-серой либо светлой сине-зеленой. 64% видов имели ширину трихомов, не превышающую 1.5 мкм. Доминировали *Nostoc* cf. *punctiforme* и *Leptolyngbya foveolarum*.

Сопутствующие фотосинтезирующие микроорганизмы представлены одноклеточными зелеными водорослями *Deasonia proliferata* (T.R. Deason) H. Ettl & J. Komárek, *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina & Puncová, cf. *Chlorococcum*, cf. *Chlorolobion lunulatum* Hind, *Coelastrella corcontica* (T. Kalina & M. Puncová) E. Hegewald & N. Hanagata, *C. rubescens* (Vinatzer) Kaufnerová & Eliás, *Desmodesmus* sp. Кроме того, обнаружен панцирь диатомовой водоросли рода *Navicula* sp.

Молекулярно-генетический анализ штамма, по морфологическим признакам определенного как «*Chlorella vulgaris*», показал, что последовательность участка ITS имела наибольшее сходство со

штаммом *Coelastrrella corcontica* (Kalina & Puncochárová) Hegewald & Hanagata CCALA GU461406 (идентичность 89–91%). Эти результаты еще раз подтверждают большую генетическую гетерогенность мелкоклеточных зеленых водорослей сферической формы и важность использования молекулярно-генетических методов для их корректной идентификации.

Таким образом, предварительное исследование таксономического состава цианобактерий подводной пещеры Сакаска показало их невысокое видовое разнообразие. Это можно объяснить тем, что представленные результаты не окончательны, предстоит работа по дальнейшему культивированию, выделению и определению видов. Представители отдела *Cyanobacteria* в цианобактериально-водорослевом ценозе доминируют. Это можно объяснить тем, что цианобактерии способны вегетировать в экстремальных местообитаниях, какими являются пещеры. Изучение пещеры Сакаска представляет большой интерес с точки зрения получения новых знаний о биоразнообразии микроорганизмов экстремальных местообитаний.

Литература

1. Абдуллин Ш.Р., Миркин Б.М. Экосистемный анализ пещер Республики Башкортостан // Вестник Академии наук РБ. 2013. Т. 18, № 2. С. 5–12.
2. Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабиров Р.Р. Современные методы выделения и культивирования водорослей : учебное пособие. Уфа: Изд-во БГПУ, 2008. 152 с.
3. Bischoff H.W., Bold H.C. Phycological studies. IV. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. University of Texas Publications 6318, Austin, 1963. 95 p.
4. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. Elsevier GmbH, Munchen, 2005. 759 p.
5. Bonfield J.K., Smith K.F., Staden R. A new DNA sequence assembly program. Nucl. Acids. 1995. V. 23. P. 4992–4999. doi: 10.1093/nar/23.24.4992

CYANOBACTERIA OF THE UNDERWATER CAVE OF SAKASKA (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN)

N.V. Sukhanova¹, S.R. Khojazoda¹, A.Yu. Nikulin², R.Z. Allaguvatova², L.A. Gaysina¹

¹ M. Akmulla Bashkir State Pedagogical University, Ufa, Russia

² Federal Scientific Center for the Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, Far East Branch of the RAS, Vladivostok, Russia

Preliminary data on the biodiversity of cyanobacteria of a unique natural object – the underwater cave Sakaska, located in the southwest of the Republic of Bashkortostan, were obtained. 14 species of cyanobacteria in the soil sample from the bottom of the cave pond were identified. 78.5% of cyanobacteria were represented by filamentous non-heterocyst species, among which species of the genus *Leptolyngbia* Anagnostidis & Komárek and *Pseudanabaena* Lauterborn were dominated. The color of trichomes of the most species was gray, light gray, or light blue-green. 64% of species of cyanobacteria had a tri-

chomes narrow than 1.5 μm . The most frequent species were *Nostoc* cf. *punctiforme* Hariot and *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagnostidis & Komárek. Associated photosynthetic microorganisms are represented by 7 species of unicellular green and one species of diatom algae.

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ КАК КОМПОНЕНТ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *PELTIGERA*

Г.Н. Табаленкова, О.В. Дымова, Т.К. Головки
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Лишайники – устойчивая ассоциация гетеротрофного микобионта и фотобионта. У подавляющего большинства видов основным фотобионтом является зеленая водоросль, и только 10% всех лишайников содержат цианобактерию. Лишайники некоторых родов содержат оба типа фотобионтов. В таких случаях роль основного фотобионта, снабжающего гриб продуктами фотосинтетической ассимиляции, выполняют зеленые водоросли. Цианобактерии локализуются в цефалодиях и осуществляют процесс биологической азотфиксации, обеспечивая все компоненты ассоциации органическим азотом. В результате прямой фиксации N_2 из атмосферы цианолишайники вносят заметный вклад в азотный цикл экосистем, в некоторых случаях он может достигать 20 кг $\text{N}/\text{га}$ год. Азотфиксация является энергетически зависимым процессом. Для превращения одной молекулы N_2 в две молекулы NH_3 необходимо восемь электронов и 16 Mg-зависимых АТФ. Ионы аммония токсичны и быстро превращаются в другие азотсодержащие продукты (например, глутамин), которые могут накапливаться, не проявляя токсичности, или используются в процессах аминирования альфа-кетокислот и трансаминирования.

Бореальные леса европейского северо-востока России благодаря разнообразию типов (ельники, сосняки, осинники и др.), стабильности микроклимата, наличию разнообразных субстратов, сравнительно небольшому антропогенному давлению благоприятны для обитания лишайников. В Республике Коми в настоящее время известно 983 вида лишайников, из них 113 (т.е. 11.5%) являются цианобионтными [1].

Нами получены данные о накоплении азота, азотсодержащих соединений и содержании фотосинтетических пигментов в талломах 10 видов наиболее распространенных цианолишайников рода *Peltigera* (*P. malacea*, *P. canina*, *P. membranacea*, *P. scarbosa*, *P. ponoen-jensis*, *P. rufescens*, *P. leucophlebia*, *P. praetextata*, *P. neopolydactyla*, *P. aphtosa*). Цианобактерии у этих лишайников представлены вида-

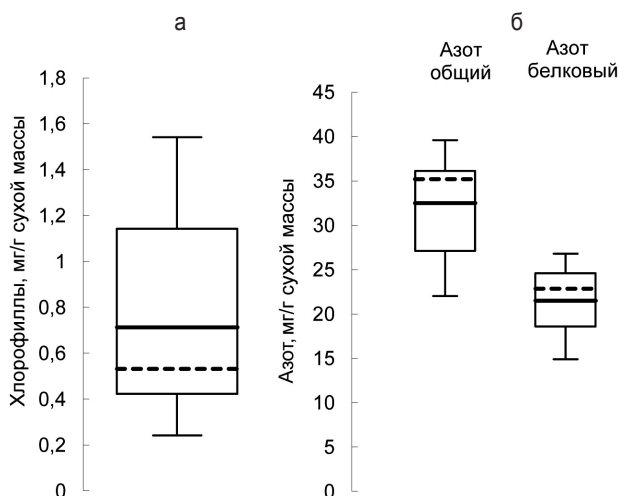
ми рода *Nostoc*. Исследованные лишайники имеют листоватую форму таллома. У всех, кроме *P. aphotosa* и *P. leucophlebia*, первичным фотобионтом являются цианопрокариоты. *Peltigera aphotosa* и *P. leucophlebia* – трехкомпонентные лишайники, содержат зеленую водоросль и цианобактерии.

Хлорофилл и каротиноиды экстрагировали смесью диметилсульфоксид:ацетон (2:1) из высечек талломов (200–250 мг сырой массы) и определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 («Shimadzu», Япония). Для достижения максимального извлечения пигментов из талломов предварительно была проведена экспериментальная работа по подбору способа экстракции и растворителя [2].

Содержание общего азота определяли в сухих измельченных пробах на элементном CHNS-O анализаторе (EA-1110, Италия). Белковые аминокислоты (БАК) определяли на аминокислотном анализаторе (AAA T-339) после гидролиза навески в HCl при 105 °C в течение 24 ч. Содержание и качественный состав свободных аминокислот (САК) определяли в лиофильно высушенном материале после извлечения их 40% -ным этанолом на анализаторе AAA-400 (Чехия) в системе литиевых буферов.

Содержание хлорофиллов варьировало в широких пределах – от 0.24 (*P. malacea*) до 1.54 (*P. rufescens*) мг/г сухой массы (см. рисунок). Средняя величина составляла 0.7 мг/г и была заметно выше медианного значения (0.5). Содержание каротиноидов примерно втрое ниже, чем хлорофилла. Следует отметить сравнительно высокое накопление фотосинтетических пигментов в талломах трехбионтных лишайников *P. aphotosa* и *P. leucophlebia*.

Исследованные виды отличались по содержанию общего азота. Его концентрация в талломах варьировала от 22 (*P. leucophlebia*) до 40 (*P. scarbosa*) мг/г сухой массы (см. рисунок), средняя величина составляла 33 мг/г и мало отличалась от медианного значения. Концентрация азота у представителей трехкомпонентных лишайников, содержащих в талломах цианобактерии и зеленые водоросли, была на 30% ниже, чем у двухкомпонентных лишайников, первичным фотобионтом которых являются цианопрокариоты. Основная часть азота лишайникового симбиоза входит в белковую фракцию. Концентрация белкового азота варьировала от 15 (*P. leucophlebia*) до 27 (*P. scarbosa*) мг/г сухой массы. Содержание белкового азота коррелировало с общим N ($r = 0.97$). Как известно, азот входит в состав хлорофилла. Однако мы не выявили какой-либо связи между содержанием хлорофилла и общего азота. Возможно, это является следствием того, что доля фотобионта в биомассе лишайников менее 10%, а значительная часть азота заключена в хитине – полисахариде клеточной стенки грибного мицелия.



Содержание хлорофиллов (а) и азота (б) в талломах цианолишайников, $n = 10$. Описательная статистика проведена на основе среднеарифметических значений для каждого вида. Среднеарифметические значения обозначены сплошной линией, медианные – пунктиром.

Аминокислоты выполняют в живых организмах разнообразные функции: входят в состав растворимых, структурных и запасных белков, присутствуют в виде фракции САК. Высоким суммарным содержанием БАК (140–200 мг/г) отличались лишайники, основным фотобионтом которых являются цианобактерии. Среди них особенно выделялись виды *P. scarbosa*, *P. membranacea* и *P. ponoenjensis* (180–200 мг/г). Талломы трехбионтных лишайников *P. aptosa* и *P. leucophlebi* содержали в 1.7 раза меньше БАК, чем двухбионтные цианолишайники. При анализе белков было обнаружено 17 различных аминокислот, из них цистин и метионин в следовых количествах. Основная часть БАК (60%) была представлена моно- и дикарбоновыми кислотами.

Анализ содержания свободных аминокислот в образцах пяти видов лишайников выявил, что концентрация САК была очень низкой и составляла 0.7–4.8 мг/г сухой массы, что на два порядка меньше, чем концентрация БАК. В талломах было идентифицировано от 14 до 20 аминокислот, в том числе пять непротеиногенных (β -аланин, орнитин, аминоадипиновая, α -аминомасляная и γ -аминомасляная кислоты) и один амид. Вклад большинства свободных аминокислот в суммарный фонд САК не превышал 2%, а цистатионина, цистеина, метионина, α -аминобутировой кислоты, изолейцина, гистидина и 1-метилгистидина был менее 1%. Доля непротеиногенных амино-

кислот в общем пуле свободных аминокислот варьировала от 2 до 40%. Исследованные лишайники отличались по составу доминирующих САК. Так, у *P. canina* и *P. membranacea* свыше 80% приходилось на долю глутаминовой кислоты и глутамина, а в талломах *P. malacea* и *P. leucophlebia* преобладали аланин и аминокислота адипиновая кислоты.

Сравнительный анализ цианобионтных лишайников с хлоролишайниками [3–5] выявил влияние типа фотобионта на функциональные свойства лишайников. Присутствие цианопрокариотов рода *Nostoc* способствует повышению уровня метаболической активности всей лишайниковой ассоциации.

Работа выполнена в рамках темы НИОКТР «Физиология и стресс-устойчивость фотосинтеза растений и пойкилогидрических фотоавтотрофов в условиях Севера» (№ АААА-А17-117033010038-7), частично подержана грантом проектов УрО РАН (15-12-4-4 и 18-4-4-20).

Литература

1. Пыстина Т.Н., Романов Г.Г. Видовое разнообразие цианобионтных лишайников и их азотфиксирующая активность на территории Республики Коми // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 2. С. 177–182.

2. Дымова О.В., Кузванова О.А. Оптимизация способа экстракции фотосинтетических пигментов и их содержания в талломах лишайников // Химия растительного сырья. 2018. № 2. С. 137–144. doi: 10.14258/jserm.2018023013

3. Фотосинтетические пигменты и азот в талломах лишайников бореальной флоры / Т.К. Головкин, О.В. Дымова, Г.Н. Табаленкова, Т.Н. Пыстина // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 38–44.

4. Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В., Захожий И.Г. Аминокислотный состав биомассы некоторых видов лишайников таежной зоны на европейском северо-востоке России // Известия Самарского НЦ РАН. 2017. Т. 19, № 2 (3). С. 556–560.

5. Первые итоги эколого-физиологического изучения лишайников бореальной зоны европейского северо-востока России / Т.К. Головкин, И.В. Далькэ, О.В. Дымова и др. // Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых природных территорий европейского Севера и Урала: Матер. докл. Всерос. науч. конф. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2015. С. 279–286.

CYANOPROKARYOTA AS A COMPONENT OF LICHENS OF THE GENUS PELTIGERA

G.N. Tabalenkova, O.V. Dymova, T.K. Golovko
Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktывkar, Russia

Lichens is a symbiotic association of heterotrophic mycobiont and photobiont. Most lichen species contain green algae as photobiont, and only about 10% of all lichens contain a cyanobacterium as the primary photobiont. In the Komi Republic is currently known 983

species of lichens, of which 113 (i.e., 11.5%) are cyanolichens. We studied the nitrogen, nitrogen-containing compounds and photosynthetic pigment contents in 10 species of foliose lichens from genus *Peltigera* containing nitrogen-fixing cyanobacteria (*Nostoc*). It was established that the thalli accumulated chlorophyll from 0.24 (*P. malacea*) to 1.54 mg/g DW (*P. rufescens*), the carotenoid pool was two times less. Nitrogen content varied from 22 (*P. leucophlebia*) to 40 mg/g DW (*P. scarbosa*). The three-bionts lichens such as *P. aphantosa* and *P. leucophlebia* contained more pigments, but less nitrogen. The majority of nitrogen was in the composition of the protein amino acids, their concentration varied from 140 to 200 mg/g of DW. The main part of protein amino acids (60%) was represented by mono – and dicarboxylic acids. The concentration of free amino acids was very low, 0.7–4.8 mg/g DW. In the free amino acid pool was identified from 14 to 20 amino acids, including five non-proteinogenic. A comparative analysis of the functional properties of cyano- and chlorolichens shown that cyanobacterial photobiont contributes to an increase in the level of metabolic activity of the lichen association.

**АНОМАЛЬНОЕ «ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ
В ОДЕССКОМ ЗАЛИВЕ ЧЕРНОГО МОРЯ
ВОДОРОСЛЮ *NODULARIA SPUMIGENA* MERTENS
EX BORNET ET FLAHAULT (CYANOPROKARYOTA) В ИЮНЕ 2019 ГОДА**

Г.В. Теренько

Украинский научный центр экологии моря, Одесса, Украина
E-mail: terenkogalina@gmail.com

Рассматривается аномальное «цветение» *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault в Одесском заливе Черного моря (Украина) в начале июня 2019 г. Первый случай массового развития данного вида цианопрокариот в акватории залива был отмечен в июле 2010 г. [1], вторая локальная вспышка была в конце мая 2015 г. [2], третья – в начале июля 2016 г. была локализована в акватории Одесского порта (устное сообщение Г.В. Теренько).

Nodularia spumigena – широко распространенный эвригалльный вид нитчатой гетероцистной цианобактерии (*Cyanoprokaryota*). Встречается в планктоне и бентосе солоноватых, соленых и ультрагалинных континентальных водоемов, в опресненных морских акваториях. Часто вызывает «цветение» воды в солоноватых водоемах. Обычный возбудитель «цветения» воды Балтийского моря [3].

Виды *Nodularia* spp. токсичны для человека и животных. Известно, что они производят гепатотоксичные нодуларины (NOD) и другие биологически активные пептиды, такие как спумигины и нодулопептины. Чтобы получить более полное представление о влиянии окружающей среды на рост и продукцию биоактивных метаболитов у *N. spumigena*, были исследованы два параметра: температура и соленость. Обнаружено, что условия роста оказывают значительное влияние на уровни биомассы и токсинов у *N. spumigena*. Повышение температуры оказало глубокое влияние на выработку

NOD, увеличение температуры от 22 до 25 °С привело к снижению уровня внутриклеточного NOD на 50%. При 30 °С обнаружен небольшой или нулевой NOD. Температура 22 °С и соленость от 11 до 20‰ были оптимальными условиями роста для получения максимальной биомассы, внутри- и внеклеточной продукции пептидов [4].

Впервые в северо-западной части Черного моря вид отмечен Д.А. Нестеровой [5], к возбудителям «цветений» воды в Одесском заливе отнесен с 2010 г. [6].

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона, собранные в период с 5 по 19 июня 2019 г. в акватории Одесского залива Черного моря. Параллельно с отбором проб измеряли температуру и соленость морской воды, содержание в ней минеральных форм азота и фосфора. Пробы воды объемом 1.5–2.0 л концентрировали методом обратной фильтрации с использованием ядерных (нуклеопоровых) фильтров с диаметром пор 1.5 мкм, сгущали до 50–60 мл, затем фиксировали 40%-ным раствором нейтрализованного формальдегида, конечная концентрация 4%. В дальнейшем осуществляли повторное сгущение, доводя объем пробы до 20–30 мл. В случае обилия микроводорослей учет численности вели в неконцентрированных пробах. Количественный учет нитей *N. spumigena* проводили в счетной камере Ножотта объемом 0.05 мл с помощью светового микроскопа «Микмед-2» при увеличении в 150–300 раз. Для расчета численности использовали среднюю длину нитей (трихомов) *Nodularia*, которая составляла от 2560 до 4009 мкм.

Необычайно высокая плотность вида в сформированных им цианобактериальных скоплениях-тяжах во всей толще поверхностных вод, требовала использования нового экспресс метода получения биомассы. Поэтому впервые был предложен метод определения сухой биомассы цианобактерий путем сгущения их на фильтре «Sartorius» с диаметром пор 0.45 мкм, с последующим высушиванием в сушильном шкафу «Memmert» до 40 °С и дальнейшим взвешиванием.

Для получения хлорофилла морскую воду объемом 0.5 л фильтровали под давлением (вакуумный насос ВН-461) через мембранные фильтры «Sartorius» с диаметром пор 0.45 мкм. Фильтр с осадком высушивали, проводили экстракцию, центрифугировали и с помощью фотоколориметра (КФК-3) регистрировали оптическую плотность экстракта.

Особенностью нитей данной популяции *Nodularia* была повышенная пигментация клеток, которые имели темно-зеленую окраску, а также большая, чем в предыдущие годы, ширина нитей (см. вклейку: рис. V). Средняя ширина трихомов составляла 13.86 мкм (9–12 мкм – ширина трихомов *Nodularia* в 2010 г.), ей соответствовала ширина вегетативной клетки, средняя длина которой составляла 3.56 мкм (3–5 мкм – ширина клеток нодулярии в 2010 г.).

Характерными чертами данного «цветения», вызванного массовым развитием цианобактерии *N. spumigena*, были:

- его внезапность: накануне «цветения», 5 июня 2019 г., в пробах морской воды, отобранных в конце пирса двух пляжей залива, нити данного вида нами не обнаруживались. Напротив, в пробах присутствовали виды морского генезиса – *Diplopsalis lenticula* Bergh, *Chaetoceros tenuissimus* Meunier, *C. thronsdensii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino et al. (24.6 °C, 13.79‰);

- постоянное наличие в пробах «шишковидных» клеток с момента первого «цветения» *Nodularia* в 2010 г., идентифицировать которые удалось только в период массового развития *Nodularia* в 2019 г., ими оказались ее акинеты (см. вклейку: рис. V);

- предшествовавшая «цветению» аномально высокая температура морской воды в конце мая, начале июня (23–24.6 °C);

- достаточная обеспеченность морской среды биогенными элементами накануне «цветения»: концентрация фосфора фосфатного $P_{PO_4}^{3-}$ в морской воде составляла 6.9–10.0 мкг·дм⁻³, азота нитритного $N_{NO_2}^{2-}$ 1.66–1.96 мкг·дм⁻³, азота нитратного $N_{NO_3}^{3-}$ 23.1–40.1 мкг·дм⁻³;

- преобладание слабых и легких ветров, способствовавших распространению популяции *Nodularia* по всей акватории Одесского залива.

Интересным и необычным явился тот факт, что накануне цветения *Nodularia*, 31 мая 2019 г., сотрудником Института морской биологии НАН Украины А.П. Куракиным были обнаружены скопления нодуляриевых тяжей в лагунах гидробиологической станции Одесского национального университета им. И.И. Мечникова (Биостанция). Предположительно, распространению *Nodularia* способствовал ветер. В ночь с 5 по 6 июня 2019 г. в течение 5 ч в заливе преобладали ветра восточного и юго-восточного направлений (4 м·с⁻¹), прижимающие поверхностные воды залива к береговой зоне. Эти ветра вызвали вдольбереговые компенсационные течения, которые способствовали адвекции скоплений *Nodularia* из прибрежных биотопов во всю прибрежную часть залива. Так, 7 июня 2019 г. на протяжении 6 ч дул юго-восточный ветер (3 м·с⁻¹), который способствовал перемещению популяции *Nodularia* ближе к урезу воды, тем самым сформировав уплотнение «зеленой» массы. В конце дня 8 июня 2019 г. ветер поменял свое направление с южного на северо-западное, тем самым осуществив перенос популяции *Nodularia* в открытую часть залива. Данная ситуация сохранялась в заливе вплоть до 10 июня 2019 г. Ранее было отмечено, что цианобактериальные «цветения», как правило, были связаны со штилевой погодой, однако в данном конкретном случае на протяжении всего процесса развития вида в Одесском заливе наблюдались слабые и легкие ветра.

Массовое развитие *N. spumigena* в первых числах июня 2019 г. придавало морской воде серо-желтую окраску. Сухая биомасса *Nodularia* 6 июня (пляж санатория «Белая акация») в урзе воды составляла $133 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$, биомасса, полученная стандартным методом подсчета нитей в камере под микроскопом, – $1064 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$, содержание хлорофилла *a* в клетках – $381 \text{ мкг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Здесь же, на расстоянии 150 м от уреза воды, сухая биомасса *Nodularia* составляла $159 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$, стандартная биомасса – $2149 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$, содержание хлорофилла *a* – $434 \text{ мкг}\cdot\text{дм}^{-3}$. Максимальная сухая биомасса вида была получена 8 июня в районе станции биологической очистки «Южная» (СБО «Южная») в урзе воды – $1107 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$; биомасса, полученная стандартным методом, – $4713 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$. Также значительные показатели биомассы *Nodularia* были отмечены в районе Дачи Ковалевско-го: сухая биомасса составляла $915 \text{ мг}\cdot\text{дм}^{-3}$; полученная стандартным методом – $2029 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ ($23.7 \text{ }^\circ\text{C}$, 14.0%).

В пробах морской воды, полученных 17 июня 2019 г. в прибрежной зоне, нитей *Nodularia* обнаружено не было. Однако, отдельные нити *N. spumigena* были обнаружены 19 июня в пробах, полученных в районе Воронцовского маяка (1300 м от берега). Биомасса *Nodularia* здесь составила $18.0 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ ($26.2 \text{ }^\circ\text{C}$, 13.0%), часть трихомов находилась в стадии лизинга.

Пробы морской воды в период цветения *Nodularia* имели своеобразный насыщенный запах геосмина (в переводе с греческого означает «запах земли»). Запах этого соединения описывают как «землистый», «затхлый», «плесневый», «болотистый», он является продуктом фиксации азота синезеленых водорослей. Геосмин имеет свойство активного привлечения комаров. Так, в период деструкции биомассы *Nodularia* в центре г. Одессы и в районе Одесского порта отмечали стойкие зловонные запахи, а жители всего города в вечерние часы страдали от огромного нашествия комаров и их укусов. Отметим, что в предыдущие годы в период «цветения» *Nodularia* подобные явления не наблюдались.

Полученные в период исследования показатели биомассы и содержания хлорофилла *a* в клетках *Nodularia* характеризовали прибрежные воды залива как экстремально эвтрофные.

Вероятными причинами аномального «цветения» *N. spumigena* в начале июня 2019 г. в Одесском заливе Черного моря стали оптимальный температурный и соленосный режимы для формирования максимальной продукции биомассы *Nodularia* ($23.7 \text{ }^\circ\text{C}$, 14%); необходимое количество минеральных форм биогенных элементов накануне «цветения»; наличие достаточного количества акинет (спор) *Nodularia* в морской воде для их прорастания в планктоне; преобладание слабых и легких ветров, способствовавших распространению популяции *Nodularia* по всей акватории Одесского залива.

Результаты исследования морских проб на содержание NOD будут опубликованы в последующих научных работах совместно с сотрудниками лаборатории Далхаузского университета (Канада).

Автор выражает особую благодарность за предложенный экспресс-метод определения сухой биомассы цианобактерий Е.Н. Патовой (Сыктывкар, Россия) и Е.Г. Гущиной (Труро, Канада), а также сотрудникам Украинского НЦ экологии моря (Одесса, Украина): И.В. Востриковой, А.В. Рачинской и О.В. Зотовой за помощь в обработке альгологического материала и лично Г.В. Карпенко (Государственная экологическая инспекция Крымско-Черноморского округа, г. Одесса) за оперативность и профессионализм в работе в период массового развития микроводорослей.

Литература

1. Александров Б.Г., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Первый случай «цветения» в Черном море *Nodularia spumigena* Mert. ex Born. et Flah. (Cyanoprokaryota) // Альгология. 2012. Т. 22, № 2. С. 152–164.
2. Теренько Г.В. Цветение *Aphanizomenon flos-aquae* (Linné) Ralfs ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota) и *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota) в северо-западной части Черного моря в мае 2015 г.: Матер. междунар. науч. конф. Ростов-на-Дону, 2015. С. 267–271.
3. Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов северо-запада России. М.: КМК, 2006. 367 с.
4. Effects of temperature and salinity on the production of cell biomass, chlorophyll-a and intra- and extracellular nodularins (NOD) and nodulopeptin 901 produced by *Nodularia spumigena* KAC 66 / S. Hameed, L.A. Lawton, C. Edwards, A. Khan, U. Farooq, F.A. Khan // Journal of applied phycology [online]. 2017. V. 29, N 4. P. 1801–1810. doi: 10.1007/s10811-017-1115-5
5. Нестерова Д.А. Пространственно-временная изменчивость фитопланктона Жебриянской бухты / Экосистема взморья украинской дельты Дуная. Одесса: Астропринт, 1998. С. 159–180.
6. Теренько Л.М., Нестерова Д.А. *Cyanoprokaryota* (*Cyanophyta*) планктона северо-западной части Черного моря // Альгология. 2015. Т. 25 (3). С. 278–296.

THE ANOMALOUS OF A WATER BLOOM BY *NODULARIA SPUMIGENA* MERTENS EX BORNET ET FLAHAULT (CYANOPROKARYOTA) IN THE ODESSA BAY OF THE BLACK SEA IN JUNE 2019

G.V. Terenko

Ukrainian Scientific Center of Ecology of the Sea, Odessa, Ukraine

The anomalous bloom of *Nodularia spumigena* in the Odessa Bay of the Black Sea (Ukraine) in early June 2019 has been studied. The maximum dry biomass of the species in the bloom was 1107 mg·dm⁻³ and the biomass of the species obtained by the standard method of counting of filaments in the chamber under the microscope – 4713 g·m⁻³ sea water temperature 23.7 and salinity 14.0 salinity. The reasons for the sudden outbreak of cyanobacteria in the water area of the Bay of Odessa are considered.

**ИЗМЕНЕНИЕ АЛЬГОЦЕНОЗОВ
В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ МАГИСТРАЛЬНОГО ГАЗОПРОВОДА
(БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА, ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)**

Л.Н. Тикушева, Е.Н. Патова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: ltikusheva@yandex.ru

Север имеет огромный ресурсный потенциал для развития экономики страны, но также является средой обитания живых организмов, местом жизнедеятельности населения. Породные экосистемы района исследований отличаются уникальностью, значительным видовым разнообразием, но и большой уязвимостью к антропогенному воздействию. Загрязнение окружающей среды в конечном счете влияет на здоровье и качество жизни людей. Оценить степень нагрузки на ранних стадиях функционирования новых промышленных объектов помогают наиболее чувствительные живые организмы, к таким относятся водоросли. Нами исследованы альгоценозы водных объектов бассейна р. Кара (территория Большеземельской тундры и Полярного Урала) в зоне влияния магистрального газопровода «Бованенково–Ухта», который предназначен для транспортировки газа с п-ова Ямал в Единую систему газоснабжения России: р. Кара и ее притоки – реки Большая Лядгей-Яха, Нярма-Яха, озера Большое Манясейто, Коматы, без названия № 1 (68°01' с.ш., 65°11' в.д.), а также водные объекты, не испытывающие влияния строительства и эксплуатации газопровода: р. Силова-Яха, ее правые притоки первого порядка – р. Хальмерью и руч. Безымянный, озера Хальмерты, Круглое, Тройное, без названия № 3 (68°11' с.ш., 64°30' в.д.), № 4 (68°10' с.ш., 64°29' в.д.), № 5 (68°10' с.ш., 64°34' в.д. – в бассейне р. Силова-Яха, на водосборе которой влияние магистрального газопровода отсутствует, но имеются иные источники загрязнения: территория используется для оленеводства, встречаются временные стоянки экспедиций и туристов. Отбор проб воды, донных отложений и водорослей фитопланктона и перифитона проведен в июле-августе 2011–2013 гг. общепринятыми методами [1]. В непосредственной близости от водотоков проходит грунтовая автомобильная дорога с забетонированными мостовыми переходами через реки. Пробы природной поверхностной воды, донных отложений и водорослей в водотоках отобраны на двух участках для каждой реки на расстоянии 500 м от дороги: на условно чистом (выше моста по течению реки) и загрязненном (ниже по течению).

Исследования показали [2], что основные характеристики – рН, цветность, перманганатная и бихроматная окисляемость, содержание азота, фосфора – находятся преимущественно в пределах при-

родной нормы для водоемов Большеземельской тундры [3]. При этом отмечено загрязнение вод и донных отложений нефтепродуктами, цинком, медью, ртутью и другими тяжелыми металлами в результате аэротехногенного воздействия объектов инфраструктуры газопровода и смыва поллютантов с загрязненной территории [2]. Зона воздействия объектов газопровода составляет тысячи километров [4]. Происходит повышение уровня сапробности рек и озер, при накоплении поллютантов – уровня токсичности среды обитания. Водоросли чувствительны к антропогенным изменениям, наблюдается перестройка таксономической и экологической структуры альгоценозов, выпадение экологически специализированных видов. В обследованных водных объектах в бассейне р. Кара вдоль магистрального газопровода «Бованенково–Ухта» выявлено 206 видов с внутривидовыми таксонами из 77 родов, 46 семейств, семи отделов. Основу альгоценозов формируют экологически лабильные виды, характерные для водных объектов Полярного Урала и Большеземельской тундры. Основу флоры водных объектов исследованного района составляют представители отделов Bacillariophyta, Cyanoprokaryota, Streptophyta, Chlorophyta. 12 ведущих по видовому разнообразию родов объединяют 108 (52%) выявленных видов. В водорослевых сообществах по числу видов (без учета диатомовых) преобладают представители родов *Cosmarium*, *Scenedesmus*, *Staurastrum*, *Closterium*.

В составе доминантных комплексов во многих водных объектах нами отмечены мелкие нитчатые водоросли – представители родов *Dolichospermum*, *Anabaena*, *Nostoc*, характерные для летнего фитопланктона в природном оптимуме развития. Диагностическим признаком антропогенного эвтрофирования является доминирование мелких форм водорослей в оз. Тройном, импактной зоне р. Большая Лядгей-Яха и озере № 1. В первом – *Microcystis flos-aquae* и *Snowella lacustris*, что, по-видимому, является следствием загрязнения от традиционного природопользования – оленеводства, признаками которого также проявились в результатах гидрохимии. В двух других – как доминанта и субдоминанта *Scenedesmus quadricauda* с образованием его мелких форм, что является проявлением токсического воздействия загрязнения от объектов магистрального газопровода. Кроме того, в пробах воды из импактной зоны р. Большая Лядгей-Яха и озера № 1 преобладали мелкие формы *S. quadricauda*, аналогичные изменения ранее были отмечены при хроническом действии токсичных веществ в экспериментальных исследованиях [5]. *S. quadricauda*, *Snowella lacustris* также отмечены нами в качестве субдоминантов в обрастаниях в р. Силова-Яха, но там первый вид имел клетки нормальных размеров. Таким образом, стимуляция размножения *S. quadricauda* с образованием его мелких

форм (3.5 мкм при 4.5 мкм в норме) может использоваться в качестве диагностического признака состояния альгоценозов в зоне его влияния.

Узкоспециализированные виды проявляют себя как диагностический признак определенных условий при их нахождении в зоне оптимума, характеризующейся массовым развитием данного вида. По результатам настоящего исследования в качестве индикатора можно отметить алкалифилов *Audouinella chalybaea* (вид выступает в роли доминанта в импактной зоне р. Нярма) и *Chantransia* sp. (с высокой встречаемостью отмечен в р. Силова-Яха близ заброшенной шахты) – эти виды при массовом развитии могут свидетельствовать об антропогенном подщелачивании водных объектов относительно ненарушенных природных аналогов. Среди ацидофилов отмечены *Aphanocapsa grevillei* в оз. Коматы, испытывающем значительное антропогенное загрязнение от компрессорной станции газопровода, и *Closterium tumidulum*, который не достигает массового развития, но является видом с высокой встречаемостью в обследованных водных объектах. Индикатором значительного и постоянного воздействия объектов инфраструктуры магистрального газопровода является развитие в водорослевых сообществах видов из отдела Euglenophyta/Euglenozoa (в оз. Коматы), не характерных для чистых водоемов Большеземельской тундры и Полярного Урала. В импактной зоне объектов газопровода также часто встречаются *Cosmarium botrytis*, *C. formosulum*, *Euastrum bidentatum*, *Closterium ehrenbergii* – типичные представители реофильного комплекса, обитающие в затронутых деятельностью человека водоемах. Олигосапроб *Cosmoastrum muticum*, его массовое развитие, напротив, свидетельствует о чистых условиях водной среды. Олигогалоб-галофоб *Cosmarium reniforme* является доминантом по численности в горном оз. Манясейто, что является показателем чистоты его вод.

Также установлено, что в импактной зоне рек происходит изменение структуры альгоценоза и повышение уровня сапробности водотока: в р. Кара при сохранении ведущей роли β -мезосапробов увеличивается участие α - α -мезосапробов, уменьшается – (χ - α , α - χ , χ - β)-сапробов, при этом исчезают виды α - β , (β - α)-мезосапробы, в р. Большая Лядгей-Яха увеличивается участие α - α - и β -мезосапробов, при этом появляются экологически пластичные виды – α - β , (β - α)-мезосапробы, не отмеченные на фоновом участке этой реки. Сравнительный анализ водорослевых комплексов в водоемах, подверженных воздействию газопровода, с фоновыми озерами [2], проведенный для небольшого термокарстового озера № 1 и достаточно крупного оз. Коматы, которые испытывают наибольшее воздействие от объектов магистрального газопровода (по данным химического анализа проб воды и донных отложений) [2], показал выпадение экологиче-

ски специализированных видов из отдела Streptophyta, представителей родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum*.

Таким образом, основными путями адаптации водорослевых сообществ в стрессовых условиях, обусловленных влиянием объектов магистрального газопровода, на территории Большеземельской тундры и Полярного Урала могут являться антропогенное «цветение» воды как реакция на увеличение трофического статуса водных объектов, механизм самоочищения воды, а также поддержание функциональной структуры альгоценоза за счет толерантных «местных» видов, замещающих более чувствительные (катаробионтов и реофильных видов), экологически специфичные таксоны и группы водорослей. Наиболее вероятно формирование маловидовых водорослевых ассоциаций с господством нитчатых синезеленых – представителей родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Dolichospermum*, *Nostoc*. При увеличении критических нагрузок возможно обеднение видового состава альгоценоза с последующим уменьшением самоочистительных возможностей; увеличение доли r-стратегов и появление космополитных видов, широко представленных в других районах.

Литература

1. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: Справочные материалы. М.: ВНИРО, 1999. 304 с.
2. Патова Е.Н., Тикушева Л.Н., Стенина А.С. Оценка качества вод бассейна реки Силова-Яха (Большеземельская тундра) на основе анализа гидрохимических и альгологических данных // Вода: химия и экология. 2015. № 4. С. 14–20.
3. Хохлова Л.Г. Гидрохимическая изученность поверхностных вод Большеземельской тундры // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры / Труды Коми НЦ УрО РАН. 2002. № 169. С. 5–14.
4. Влияние строительства газопровода «Боваренково–Ухта» на прилегающие экосистемы Большеземельской тундры и Полярного Урала / Е.Н. Патова, Е.Е. Кулюгина, В.В. Елсаков, А.С. Стенина, О.А. Лоскутова, М.Д. Сивков, Л.Н. Тикушева // Освоение Севера и проблемы природовосстановления. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2014. С. 68–75.
5. Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.

CHANGE OF ALGOCENOSES IN THE ZONE OF INFLUENCE THE MAIN GAS PIPELINE (BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA, POLAR URALS)

L.N. Tikusheva, E.N. Patova
Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktывkar, Russia

The infrastructure of gas transportation has a significant anthropogenic pressure on the sensitive natural ecosystems of the Arctic regions. We estimated the impact of construction and operation of the «Bovanenkovо-Ukhta» gas pipeline (the section of

the «Yamal-Europe» pipeline system) on the water ecosystems of the Polar Urals and the adjacent territories of the Bolshezemelskaya tundra. We analyzed the chemical composition of the surface waters and bottom sediments, studied the structure and species diversity of algae for unaffected and impacted lakes and water streams in the Basin of Kara River. As a result of pollution, there is a change of structure of algal communities and the rise of level of saprobity of the watercourse. With an increase in critical loads, the species composition of algal communities may be depleted, the formation of low-species algal associations with the dominance of filamentous blue-green ones, an increase in the share of r-strategists and the appearance of new cosmopolitan species.

BIOFOULING CYANOBACTERIA *MICROCOLEUS AUTUMNALIS* FROM LAKE BAIKAL

**I.V. Tikhonova, O.A. Timoshkin, E.G. Sorokovikova, A.V. Kuzmin, M.A. Ivacheva,
A.Yu. Krasnopeev, A.D. Galachyants, N.A. Zhuchenko, O.I. Belykh**
Limnological Institute Siberian Branch of RAS
E-mail: iren@lin.irk.ru

Cyanobacteria *Microcoleus autumnalis* (Basionym: *Phormidium autumnale*) are benthic and soil species found in northern latitudes, which growth is associated with various substrates, and it has never been previously recorded in Lake Baikal [1, 2]. This species is a known cosmopolite capable of synthesizing active substances and toxins [3]. For the first time, we describe its appearance in the coastal zone of Lake Baikal, where it forms dense mucous fouling of a greenish-brown colour. Cyanoprokariotes develop on the sun-lit upper surface of the wooden pier that is partially submerged and washed by waves, at the discharge site of the insufficiently treated domestic sewage [4]. The obtained unialgal culture produces microcystin and does not contain anatoxin. Cultivation was carried out in the LIN SB RAS scientific installation Experimental Freshwater Aquarium Complex of Baikal Hydrobionts (<http://lin.irk.ru/aqua>). The cultivation on a mineral medium showed only microcystin-LR as a microcystin variant, which concentration with growth on a mineral medium was low, 55 ng/g dry weight. The experiment with the addition of wastewater (with high concentrations of phosphates, nitrates, nitrites and ammonium ions) showed another microcystin variant, and the total concentration increased up to 320 µg/g dry biomass. Moreover, in the experiment with wastewater, we observed the formation of a thick polysaccharide matrix, which is facultative for this genus and formed under adverse conditions. The addition of nutrients enhances the synthesis of microcystins [5]. In our experiment, the addition of nutrients in the form of partially treated domestic sewage showed one more microcystin variant with an amino acid serine, which is synthesised from the glycolysis product, 3-phosphoglycerate, and requires an additional source of phosphates.

The study was performed in the Collective Instrumental Center “Ultra-microanalysis” within the state projects Nos. 0345-2019-0005 “Experimental Genomic and Proteomic Studies of Biota in Freshwater Ecosystems” (headed by Academician M.A. Grachev) and 0345-2019-0003 “Microbial and Viral Communities in Biofilms of Freshwater Ecosystems: Taxonomic Diversity, Functioning and Biotechnological Potential” (headed by O.I. Belykh).

References

1. Molecular and morphological criteria for revision of the genus *Microcoleus* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) / O. Strunecký, J. Komárek, J. Johansen, A. Lukešová, J. Elster // J. Phycol. 2013. V. 49. P. 1167–1180. doi: 10.1111/jpy.12128
2. Izhboldina L.A. Guide and Key to Benthic and Periphyton Algae of Lake Baikal (Meio- and Macrophytes) with Short Notes of Their Ecology. Novosibirsk: Nauka-Tsentr, 2007.
3. Toxic potential of five freshwater *Phormidium* species (Cyanoprokaryota) / I. Teneva, B. Dzhabazov, L. Koleva, R. Mladenov, K. Schirmer // Toxicon. 2005. V. 45. P. 711–725. doi: 10.1016/j.toxicon.2005.01.018
4. Groundwater contamination by sewage causes benthic algal outbreaks in the littoral zone of Lake Baikal (East Siberia) / O.A. Timoshkin, M.V. Moore, N.N. Kulikova, I.V. Tomberg, V.V. Malnik, M.N. Shimaraev, E.S. Troitskaya, A.A. Shirokaya, V.N. Sinyukovich, E.P. Zaitseva, V.M. Domyшева, M. Yamamuro, A.E. Poberezhnaya, E.M. Timoshkina // Journal of Great Lakes Research. 2018. N 44. P. 230–244. doi: 10.1016/j.jglr.2018.01.008
5. Effects of increasing nitrogen and phosphorus concentrations on phytoplankton community growth and toxicity during *Planktothrix* blooms in Sandusky Bay, Lake Erie / T.W. Davis, G.S. Bullerjahn, T. Tuttle, R.M. McKay, S.B. Watson // Environ. Sci. Technol. 2015. V. 16. P. 7197–7207. doi: 10.1021/acs.est.5b00799

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ В ПОЧВАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

С.М. Трухницкая

Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева,
Красноярск, Россия

E-mail: trukhnitskaya@yandex.ru

Цианопрокариоты – уникальная группа организмов, способных как к фотосинтезу, так и к азотфиксации. Они всегда присутствуют в экосистемах и их изучение имеет важное значение для выявления закономерностей формирования альгофлоры наземных сообществ.

Изучение цианопрокариот в Красноярском крае было начато на Крайнем Севере. В работах Е.В. Дорогостайской и Н.В. Сдобниковой по тундрам п-ова Таймыр (1959, 1986 гг.) определено 238 видов почвенных водорослей при доминирующем положении цианопрокариот (98).

В настоящее время существенной составляющей биосферы являются урбоэкосистемы, они представляют факторы, способные отрицательно воздействовать на все компоненты биоты. При оценке состояния среды для зон в городской черте, отмечается значительное изменение физико-химических характеристик почв из-за уплотнения, загрязнения бытовым мусором, вытаптывания, разлива нефтепродуктов, выжигания. Автотрофные микроорганизмы, участвующие в сложении растительного покрова урбоэкосистем, чутко реагирует на антропогенное воздействие и их реакции на рекреационную нагрузку пригодны для мониторинга состояния городских агломераций.

В пределах Красноярска рассмотрены участки, где отмечена различная степень нагрузки. По степени нарушенности участки исследования подразделены на четыре категории: низкая степень нарушенности, средненарушенные, сильнонарушенные и деградированные.

Всего в почвах рекреационных зон г. Красноярска к настоящему времени обнаружено 156 видов и внутривидовых таксонов почвенных водорослей, относящихся к четырем отделам, 19 порядкам, 35 семействам, 58 родам. Во всех сообществах наибольшее число видов выявлено для Cyanoprocarota.

Отдел Cyanoprocarota представлен 68 видами и внутривидовыми таксонами, принадлежащими к трем порядкам, девяти семействам и 17 родам. Ведущим по числу видов является порядок Nostocales. Наиболее часто встречаются представители семейств *Nostocaceae* (47.6%), *Phormidiaceae* (15.9%) и *Oscillatoriaceae* (14.3%) (см. таблицу).

Следует отметить присутствие в почвах изучаемых участков значительного числа азотфиксаторов: *Nostoc microscopicum*, *N. paludosum*, *Cylindrospermum majus*, *C. stagnale*, *C. alatosporum*. Доля

Семейства отдела Cyanoprocarota, выявленные для Красноярска

Семейство	Число видов	Доля от общего числа видов синезеленых, %	Ранг видового обилия
<i>Nostocaceae</i>	30	47.6	1
<i>Phormidiaceae</i>	10	15.9	2
<i>Oscillatoriaceae</i>	9	14.3	3
<i>Merismopediaceae</i>	6	9.5	4
<i>Microcystaceae</i>	3	4.7	5
<i>Microchaetaceae</i>	2	3.2	6
<i>Chroococcaceae</i>	1	1.6	8
<i>Rivulariaceae</i>	1	1.6	8
<i>Pseudanabaenaceae</i>	1	1.6	8

азотфиксирующих цианопрокариот составляет около 10% от общего числа представителей отдела.

Анализ видовой насыщенности таксонов всех изученных участков выявил спектр ведущих семейств: *Nostocaceae* (19.2% от общего числа видов), *Phormidiaceae* (15.9%), *Oscillatoriaceae* (14.3%). Среди почвенных водорослей, обнаруженных в рекреациях г. Красноярска, высокой степенью видовой насыщенности обладают роды *Nostoc* – 15 видов (9.6% от общего числа видов), *Anabaena* – 11 видов (7%), *Oscillatoria* и *Phormidium* – по девять видов (5.8%).

Кроме того, в настоящее время одной из острых проблем является загрязнение окружающей среды нефтью и нефтепродуктами. Изучение альгомикробных сообществ на территории мазутного хранилища бывшей воинской части в районе пос. Кедровый Емельяновского района Красноярского края до и после проведения механической рекультивации показало, что в условиях нефтяного загрязнения цианопрокариоты являются самым распространенным отделом в альгоцианобактериальных сообществах (53.9% от общего числа видов), придавая им способность сохранять устойчивость существования сообщества.

Литература

1. Трухницкая С.М., Чижевская М.В. Альгофлора рекреационных территорий Красноярской урбоэкосистемы. Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. 139 с.
2. Трухницкая С.М. Цианопрокариоты в почвах, подверженных нефтяному загрязнению / Автотрофные микроорганизмы: Матер. V Всерос. конф. с междунар. участием. М., 2015. С. 71.

CYANOPROCARYOTA IN THE SOILS OF KRASNOYARSK REGION

S.M. Trukhnitskaya
Siberian university of science and technology named after M.F. Reshetnev,
Krasnoyarsk, Russia

In article results of long-term researches of a specific variety of communities cyanoprocaryotes of soils of Krasnoyarsk region are presented.

ЦИАНОБАКТЕРИИ *NOSTOC PALUDOSUM* КАК ТЕСТ-ОРГАНИЗМЫ, ПРОДУЦЕНТЫ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ И СОРБЕНТЫ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

А.И. Фокина¹, Л.И. Домрачева^{2,3}, С.Г. Скугорева^{1,3}, Трушников П.А.¹

¹ Вятский государственный университет, Киров, Россия

² Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

³ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: annushka-fokina@mail.ru

Цианобактерии (ЦБ) – это организмы, хранящие в себе огромный разносторонний потенциал. Среди всего спектра возможностей особый интерес представляет использование ЦБ в качестве тест-организмов [1] и организмов, принимающих участие в оптимизации жизнедеятельности растений за счет снижения прессинга на растения фитопатогенов и загрязнений химической природы [2]. Цианобактерии *Nostoc paludosum* были выделены из дерново-подзолистой пахотной почвы Кировской области и поддерживаются в коллекции Вятской государственной сельскохозяйственной академии (г. Киров). Целью работы было установить биотестовый потенциал ЦБ *Nostoc paludosum*, а также биологическую активность ЦБ и ее экзо-метаболитов по отношению к ячменю сорта Изумруд и микромицетам *Fusarium culmorum*.

Выявлено, что у культуры ЦБ *N. paludosum* дегидрогеназная активность чувствительна к действию солей тяжелых металлов и фосфорорганических соединений. Оптимальным титром для регистрации уровня токсичности исследуемых растворов является $2 \cdot 10^7$ кл./см³. Увеличение титра приводит к снижению чувствительности культуры и технической невозможности фиксации результата. Для определения токсичности растворов, в том числе вытяжек из образцов почв, суспензию культуры ЦБ вносят в исследуемый раствор на сутки, далее культуру отмывают и заливают раствором 2,3,5-трифенилтетразолия хлорида (ТТХ) на 18–19 ч. Под действием клеточных дегидрогеназ ТТХ переходит в кристаллы формазана (ТФФ) красного цвета. При загрязнении среды у организмов меняется активность фермента и, как следствие, интенсивность образования ТФФ из ТТХ. Установлено, что для проведения биотестирования таким образом рН раствора должен быть 4–9. Экспозиция культуры с исследуемым раствором и раствором ТТХ при температуре 27 °С и освещенности 4500 лк позволяет повысить экспрессность методики, проведение биотестирования возможно в течение 5 ч. Возраст культуры, выращенной на среде Громова № 6 без азота, может быть от двух до четырех месяцев. Методика апробирована как на модельных растворах токсикантов (сульфат меди (II) и фосфорорганиче-

ские соединения), так и в ходе комплексного геоэкологического исследования антропогенно нарушенных территорий [3, 4].

Кроме биотестового потенциала отмечено, что данная культура может обладать ростостимулирующим действием по отношению к растениям. Установлено, что вещества суспензии ЦБ, культуральной жидкости (КЖ) и вытяжек из КЖ, извлекаемые гексаном и четыреххлористым углеродом, оказывают стимулирующее действие на рост ячменя сорта Изумруд. Наибольшую энергию прорастания семян ячменя сорта Изумруд наблюдали в вариантах, выращиваемых в присутствии веществ, извлекаемых C_6H_{14} ($95.0 \pm 3.3\%$), CCl_4 ($90.0 \pm 3.3\%$) и суспензии ЦБ ($85 \pm 10\%$), при том, что данный показатель в контроле (вода дистиллированная) в пределах 83% . Видимый эффект оказали вещества ЦБ на развитие корней. Так, вещества, находящиеся в водной суспензии ЦБ, привели к тому, что длина самого длинного корня составила 27 ± 5 см, КЖ – 18 ± 4 см, из вытяжки четыреххлористым углеродом – 23 ± 5 см, гексаном – 21 ± 4 см, при том что данный показатель в контроле составил 14 ± 4 см. Эффект стимуляции объясняется результатами проведенного химического анализа. Установлено, что вещества вытяжек и, соответственно КЖ, содержат кроме веществ – компонентов структурных элементов клеток ЦБ, такие соединения, как гормоны, предшественники гиббереллинов, витамины. Присутствие антиоксидантов приводит к снижению перекисного окисления в тканях ячменя. Выращивание на суспензии ЦБ, ее КЖ и вытяжках из КЖ на более поздних стадиях онтогенеза не приводит к достоверной стимуляции развития ячменя сорта Изумруд.

Выявить существенное антифунгальное действие метаболитов ЦБ с помощью аппликации фильтровальной бумаги на плотную питательную среду Чапека, зараженную микроскопическими грибами *F. culmorum*, пока не удалось.

Эффект стимуляции развития на ранних стадиях онтогенеза оказывает протекторное действие в присутствии ионов меди (II). При выращивании ячменя сорта Изумруд на средах с содержанием ионов меди (II), равным 3 мг/кг субстрата (фильтровальная бумага, пропитанная дистиллированной водой, суспензией ЦБ, КЖ или вытяжками из КЖ гексаном и четыреххлористым углеродом), установлено, что в варианте, где метаболиты отсутствовали, наблюдалось резкое отставание роста корней по сравнению с контролем (фильтровальная бумага, пропитанная водой без внесения меди). Кроме связывания ионов меди (II) экзометаболитами, может происходить дезактивация ионов металла за счет сорбции на поверхности ЦБ. Например, если в 50 см^3 раствора с концентрацией нитрата меди (II) $1 \cdot 10^{-4}$ моль/дм³ поместить 40 мг биомассы ЦБ *Nostoc paludosum* 18, то степень извлечения Cu^{2+} из раствора составит порядка 98% [5].

Таким образом, установлено, что цианобактерии *Nostoc paludosum* 18 перспективны как тест-организмы и организмы, выделяющие вещества, способные стимулировать рост ячменя на ранних стадиях онтогенеза и снижать перекисное окисление липидов.

Литература

1. Адаптационные резервы почвенных природных биопленок с доминированием цианобактерий рода *Phormidium* / А.И. Фокина, Е.А. Горностаева, С.Ю. Огородникова, Ю.Н. Зыкова, Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова // Сибирский экологический журнал. 2015. № 6. С. 35–44. doi: 10.15372/SEJ20150604
2. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий (обзор) / Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова, Л.Б. Попов, Ю.Н. Зыкова // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 1. С. 8–17.
3. Совершенствование тетразольно-топографического метода биотестирования с использованием цианобактерий / А.И. Фокина, Л.И. Домрачева, Ю.Н. Зыкова, С.Г. Скугорева, Е.И. Лялина, Л.В. Трефилова // Теоретическая и прикладная экология. 2017. № 1. С. 31–41.
4. Веселова Е.В., Фокина А.И. Отклик дегидрогеназной активности почвенных цианобактерий на действие сульфата меди (II) и флорасулама при различной кислотности среды // Мелиорация почв для устойчивого развития сельского хозяйства : Матер. междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения профессора А.Ф. Тимофеева. Киров: Вятская ГСХА, 2019. Ч. 1. С. 146–148.
5. Сравнительный анализ эффективности использования сорбентов различной природы по отношению к ионам меди (II) / С.Г. Скугорева, Г.Я. Кантор, Л.И. Домрачева, Т.И. Кутявина // Теоретическая и прикладная экология. 2018. № 3. С. 12–18.

NOSTOC PALUDOSUM CYANOBACTERIA AS A TEST ORGANISM, PRODUCERS OF BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES AND SORBENTS OF HEAVY METALS

A.I. Fokina¹, L.I. Domracheva^{2,3}, S.G. Skugoreva^{1,3}
¹Vyatka State University, Kirov, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

³Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

Cyanobacteria are organisms that store a huge, diverse potential. It has been established that *Nostoc paludosum* 18 cyanobacteria are promising as test organisms and organisms emitting substances capable of stimulating the growth of barley in the early stages of ontogenesis and reducing lipid peroxidation.

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЭКЗМЕТАБОЛИТОВ ЦИАНОБАКТЕРИИ *NOSTOC PALUDOSUM*

А.И. Фокина¹, Л.И. Домрачева¹⁻³, А.Л. Ковина², С.А. Вахмянина²,
П.А. Трушников¹

¹ Вятский государственный университет, Киров, Россия

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

³ Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

E-mail: annushka-fokina@mail.ru

Цианобактерии (ЦБ), вырабатывая токсины, отрицательно влияют на состояние окружающей их биоты [1–3]. Для некоторых видов почвенных ЦБ рода *Nostoc* установлено наличие способности стимулировать рост и развитие растений, ослаблять развитие фитопатогенных микроорганизмов, в частности, микромицетов рода *Fusarium*. Случаи проявления данных свойств отмечены для ЦБ *Nostoc paludosum* [4]. Ведущую роль при этом играют экзометаболические ЦБ, поэтому целью работы было установление биологической активности экзометаболических, содержащихся в культуральной жидкости (КЖ) ЦБ.

Использовали КЖ ЦБ *N. paludosum* 18, которую выращивали в течение двух месяцев в среде Громова № 6 без азота. Титр культуры составил $3 \cdot 10^7$ кл./см³. Из КЖ готовили вытяжки с помощью гексана (C₆H₁₄) и четыреххлористого углерода (CCl₄). Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии определили состав органических веществ в вытяжках из КЖ. ВЭЖХ-анализ проводили на хроматографе «Шимадзу LC-20, серия Prominence» (Япония) с диодноматричным детектором. Колонка обращенно-фазовая «С-18» фирмы «Диасфер» (Россия). Исследовали влияние веществ КЖ, вытяжек из КЖ и суспензии ЦБ на развитие растений ячменя сорта Изумруд селекции Вятской государственной сельскохозяйственной академии. Для этого фильтровальную бумагу пропитали исследуемыми субстанциями, высушили до постоянной массы при 37 °С, поместили в чашки Петри, увлажнили стерильной дистиллированной водой. На увлажненные фильтры разложили зерновки ячменя. Опыт проведен в трехкратной повторности, по 20 зерновок на чашку Петри для каждого варианта. На третьи и пятые сутки определяли высоту проростков, длину и количество корней. Для изучения антифунгальной активности пропитанную растворами и высушенную фильтровальную бумагу раскладывали на поверхность агаризованной среды Чапека в чашках Петри, на которую предварительно был посеян *F. culmorum*. Исследовали влияние метаболитов на развитие микромицета в присутствии CuSO₄ (55 мг Cu/кг среды) и без внесения соли.

На третьи сутки наибольшую энергию прорастания семян наблюдали в вариантах, выращиваемых в присутствии веществ, извлекаемых C_6H_{14} ($95.0 \pm 3.3\%$), CCl_4 ($90.0 \pm 3.3\%$) и суспензии ЦБ ($85 \pm 10\%$). Слабые ростовые процессы семян наблюдали в вариантах с использованием чистого C_6H_{14} и CCl_4 , где энергия прорастания зерновок составила 60 и 35% соответственно (рис. 1). Установили достоверное увеличение значений максимальной длины корней у проростков во всех вариантах, где фильтровальная бумага пропитана испытуемыми растворами метаболитов и суспензией ЦБ, по сравнению с контролем. Наибольшее стимулирующее действие на рост проростков оказала суспензия ЦБ. Наблюдали ингибирование роста корней растений, растущих на фильтровальной бумаге, пропитанной органическими растворителями без метаболитов.

На пятые сутки наибольший ростостимулирующий эффект по отношению к высоте проростков и длине корней установлен в варианте, в котором для проращивания семян использовали *N. paludosum*. Затем, в порядке убывания эффекта, следуют вещества вытяжки C_6H_{14} и CCl_4 , КЖ. Как и через трое суток, наибольшее угнетение ростовых процессов наблюдали при проращивании семян на фильтрах, обработанных CCl_4 и C_6H_{14} . Полученные результаты указывают на фитотоксическое действие фильтров, обработанных растворителями, несмотря на то, что после их обработки они были высушены до постоянной массы (рис. 2).

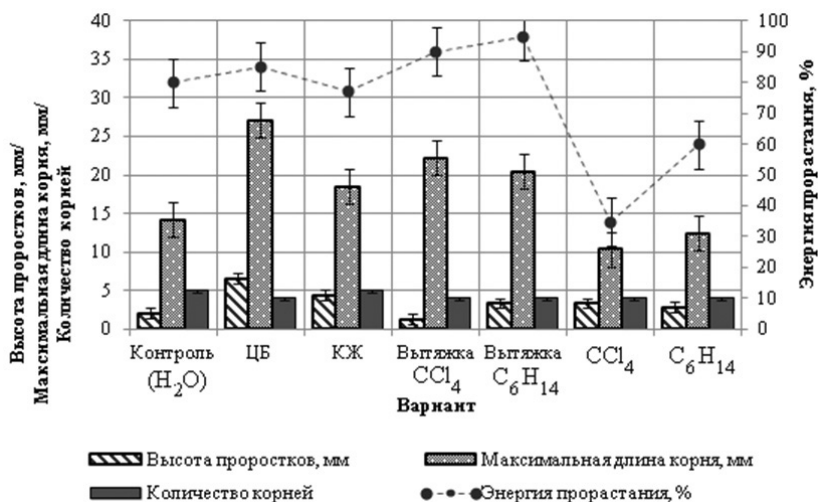


Рис. 1. Влияние цианобактерии *N. paludosum* 18 и ее метаболитов на развитие ячменя сорта Изумруд (третьи сутки).

Эффект стимуляции объясняется результатами проведенного нами химического анализа. Установлено, что вещества вытяжек и КЖ содержат кроме веществ-компонентов структурных элементов клеток ЦБ такие соединения, как гормоны, предшественники гиббереллинов, витамины. Большой стимулирующий эффект ЦБ обусловлен наличием большего спектра и количества веществ, чем в КЖ и вытяжках из КЖ. Кроме того, установлено, что пропитка фильтровальной бумаги растворителями приводит к появлению фитотоксического эффекта, который мог снизить эффективность воздействия вытяжек данными растворителями.

Установлено, что наложение фильтровальной бумаги, пропитанной суспензией ЦБ, КЖ и вытяжками из КЖ C_6H_{14} и CCl_4 , не оказывает влияния на численность и площадь колоний микромицета *F. culmorum* (см. таблицу). Вещества в вытяжке CCl_4 несколько ослабляют по сравнению с контролем скорость зарастания поверхности питательной среды микромицетом в течение первой недели. Однако к концу второй недели эксперимента площадь зарастания в варианте с данной вытяжкой существенно не отличалась от контроля (96.0% площадь зарастания в присутствии вытяжки CCl_4 , 100% – в контрольном варианте). Развитие микромицета подавляет сульфат меди (II). Во всех вариантах, где был добавлен сульфат меди (II), наблюдали видимое подавление развития *F. culmorum* по всем изучаемым показателям. Максимальное подавление развития гриба установлено в вариантах с совместным присутствием метаболитов ЦБ и

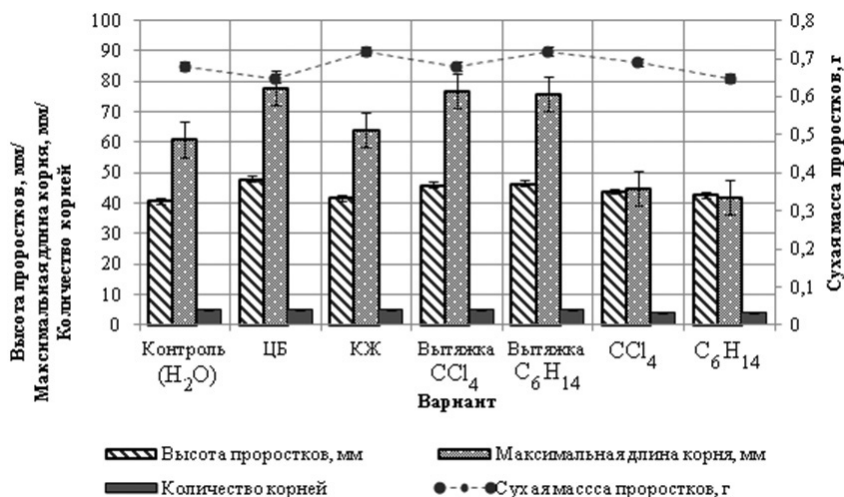


Рис. 2. Влияние цианобактерии *N. paludosum* 18 и ее метаболитов на развитие ячменя сорта Изумруд (пятые сутки).

**Влияние состава антифунгицидных смесей веществ
на развитие *Fusarium culmorum***

Вариант	Численность, колоний/чашку		Площадь колоний, см ²		Степень зарастания питательной среды, %	
	Через неделю	Через две недели	Через неделю	Через две недели	Через неделю	Через две недели
<i>F. culmorum</i> (контроль)	6.0	8	63.0	64.0	98.4	100.0
<i>F. culmorum</i> +CuSO ₄	1.0	1	0.1	20.0	0.2	31.3
<i>F. culmorum</i> +ЦБ	8.0	8	51.2	64.0	80.0	100.0
<i>F. culmorum</i> +ЦБ + CuSO ₄	1.0	3	0.3	5.0	0.5	7.8
<i>F. culmorum</i> +КЖ	7.0	7	57.6	62.0	90.0	97.0
<i>F. culmorum</i> +КЖ + CuSO ₄	–	5	–	9.8	–	15.2
<i>F. culmorum</i> +вытяжка CCl ₄	5.0	6	41.6	61.4	65.0	96.0
<i>F. culmorum</i> +вытяжка CCl ₄ + CuSO ₄	–	2	–	3.3	–	5.1
<i>F. culmorum</i> +вытяжка C ₆ H ₁₄	7.0	7	60.8	64.0	95.0	100.0
<i>F. culmorum</i> +вытяжка C ₆ H ₁₄ + CuSO ₄	–	3	–	49.3	–	77.0

Примечание. Прочерк – не обнаружено.

CuSO₄: «*F. culmorum*+ЦБ+CuSO₄» и «*F. culmorum*+вытяжка CCl₄+CuSO₄».

Таким образом, установлено, что суспензия ЦБ, КЖ и вытяжки из КЖ оказывают стимулирующее действие на рост ячменя сорта Изумруд. Выявить существенное антифунгальное действие метаболитов ЦБ с помощью аппликации фильтровальной бумаги на плотную питательную среду Чапека, зараженную микроскопическими грибами *F. culmorum*, не удалось.

Литература

1. Řezanka T., Dembitsky V.M. Metabolites produced by cyanobacteria belonging to several species of the family *Nostocaceae* / Folia Microbiologica. 2006. V. 51. N 1. P. 159–182.
2. Ekebergh A., Borje A., Martensson J. Total synthesis of nostodione a, a cyanobacterial metabolite / Organic letters. 2012. V. 14. N 24. P. 6274–6277.
3. Lewis John R. Amaryllidaceae, muscarine, imidazole, oxazole, thiazole and peptide alkaloids, and other miscellaneous alkaloids / Natural product reports. 2000. N 1. P. 57–84.
4. Зыкова Ю.Н. Свойства цианобактерий как объектов биотехнологий / Развитие научной творческой и инновационной деятельности молодежи: Материалы VIII Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых. – Лесниково: Курганская государственная сельскохозяйственная академия им. Т.С. Мальцева, 2016. С. 10–14.

STUDY OF THE BIOLOGICAL ACTIVITY OF EXOMETABOLITES
OF THE NOSTOC PALUDOSUM CYANOBACTERIA

A.I. Fokina¹, L.I. Domracheva¹⁻³, A.L. Kovina², S.A. Vakhmyanina²

¹Vyatka State University, Kirov, Russia

²Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

³Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

Exometabolites of cyanobacteria play a leading environment-forming role in the soil. Therefore, the aim of the work was to establish the biological activity of exometabolites contained in the culture fluid *Nostoc palyudosom*. It has been established that suspension of CB, the culture fluid and extracts from the culture fluid have a stimulating effect on the growth of barley varieties Emerald. It was not possible to identify a significant antifungal effect of CB metabolites by applying filter paper on the dense nutrient medium of čapek infected with microscopic fungi *F. culmorum*.

ЦИАНОБАКТЕРИИ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЗАБАЙКАЛЬЯ

Д.Д. Цыренова, Д.Д. Бархутова

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия

E-mail: baldanovad@rambler.ru

Цианобактерии представляют собой особую группу прокариотных организмов, которые интенсивно развиваются в экстремальных местах обитания, таких как содовые и соленые озера, холодные и термальные минеральные источники. Они являются основными продуцентами органических веществ и активно участвуют в круговороте биогенных элементов [1–3]. Целью настоящей работы являлось изучение разнообразия, экофизиологии и таксономии цианобактерий озер и минеральных источников Забайкалья.

Объектами исследования являлись 12 озер и восемь термальных источников (табл. 1, 2). По значению минерализации озера относились к пресным, солоноватым и рассолам. Воды озер относились к хлоридно-натриевому и гидрокарбонатно-натриевому типам. Значения pH воды находились в щелочной области.

Определение таксономической принадлежности цианобактерий проводили по Комареку и Ананостидису [4, 5]. В пресных озерах идентифицировано 10 разновидностей цианобактерий, в содово-соленых озерах обнаружено 26 видов (табл. 3). Наибольшее их количество зарегистрировано в низкоминерализованных озерах, наименьшее – в высокоминерализованных. Доминирующими видами в пресных озерах являлись виды родов *Gloeocapsa* и *Lyngbya*. В солоноватых и соленых озерах наиболее распространенным был род *Leptolyngbya* (7 видов). Другие роды были немногочисленны. Списки цианобактерий Забайкалья дополнены 10 ранее не обнаруженными видами: *Leptolyngbya valderiana*, *Leptolyngbya voronichiniana*, *Phormidium breve*, *Phormidium retzii*, *Anabaena bergii*, *Arthrospira jenneri*,

Таблица 1

Физико-химические параметры исследованных озер Забайкалья

Озеро	Дата	h, м	S, км ²	T, °C	M, г/л	pH
Республика Бурятия						
Белое	05.2006	2.0	0.6	12	1.7	9.0
Сульфатное	07.2001	8.0	9.0	24	5.8	9.0
	07.2005	7.0	12.0	17	7.5	9.1
Соленое	06.2004	3.0	1.0	22	5.6	9.9
Верхнее Белое	05.2001	2.0	4.5	17	7.1	9.8
Забайкальский край						
Ехэ Тором	07.2005	5.0	2.5	18	9.7	8.4
Зун Холво	08.2006	1.5	150.0	20	10.0	9.2
Зун Торей	08.2006	4.0	300.0	28	5.0	9.7
Горбунка*	08.2006	*	*	27	90.0	7.5
Цаган Нуур	08.2006	2.0	150.0	26	268.0	9.9
Борзинское	08.2006	3.0	110.0	27	155.0	9.9
Бабье	08.2006	2.0	85.0	25	276.0	8.7
Хилганта**	08.1998	0.4	0.5	25	40.0	9.5
Хилганта**	08.2001	0.1	0.15	26	82.0	9.0
Хилганта* Ст. 1	08.2006	*	*	34	128.0	8.6
				20	152.0	8.4

Примечание. h – максимальная глубина озера; S – площадь водного зеркала; M – общая минерализация; «Ст.» – станция; * в период исследований озеро было пересохшим, для анализа брали иловую воду, ** данные Б.Б. Намсараева [6].

Chroococcus minutus, Jaaginema woronichinii, Pseudanabaena frigida и Trichodesmium lacustre. Из содово-соленых озер выделено шесть монокультур цианобактерий. По своим характеристикам они относятся к умеренным алкалофилам, имеют оптимумы развития при pH 8.5–9.5 и минерализации до 50 г/л.

Температура воды в гидротермах на выходе изменялась в широких пределах (34–79 °C). По величине pH воды источников щелоч-

Таблица 2

Физико-химические параметры исследованных источников Забайкалья

Источник	Тип воды	T, °C (на изливе)	pH	M*, мг/дм ³	H ₂ S, мг/дм ³
Алла	Гидрокарбонатно-сульфатный натриевый	79.0	9.9	0.30	16.5
Баунтовский	Гидрокарбонатно-сульфатный натриевый	53.0	8.4	0.20	17.5
Гарга	Карбонатно-сульфатный натриевый	74.0	8.2	0.30	<0.1
Горячинск	Сульфатный натриевый	53.0	9.0	0.53	5.9
Гусиха	Сульфатный натриевый	71.5	8.2	0.93	<0.1
Сея	Сульфатно-гидрокарбонатный натриевый	49.0	9.7	0.29	1.8
Уро	Сульфатно-гидрокарбонатный натриевый	69.1	9.0	0.50	<0.1
Кучигер	Сульфатно-гидрокарбонатный натриевый	41.0	9.8	0.30	25.6

* Общая минерализация.

Таблица 3

Таксономический спектр цианобактерий исследованных озер

Таксоны	Озера												
	1	2	3	4	5			6	7	8	9	10	11
					В	З	С						
<i>Aphanothece salina</i> Elenk. et Danil.					+	+							
<i>Anabaena variabilis</i> Kütz.			+										
<i>A. variabilis f. tenuis</i> Pop.	+	+	+	+						+			
<i>A. bergii</i> (Küts.) Gom.				+									
<i>Arthrospira jenneri</i> Stizenb.ex Gom.				+									
<i>Calothrix</i> sp.									+				
<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Näg.								+				+	
<i>Jaaginema woronichinii</i> (Anis.in Elenk.) Anagnost. et Komár.		+	+										
<i>Leptolyngbya fovelarium</i> (Rabench. ex Gom.) Anagnost. et Komár.		+	+										
<i>L. tenuis</i> (Gom.) Anagnost. et Komár.	+		+	+				+					
<i>L. woronichinii</i> (Anos.) Anagnost. et Komár.					+	+	+						
<i>L. komarovii</i> (Anos.) Anagnost. et Komár.	+	+	+										
<i>L. laminose</i> (Gom.) Anagnost. et Komár.									+				
<i>L. valderiana</i> (Gom.) Anagnos. et Komár.													+
<i>L. voronichiniana</i> Anagnost. et Komár.									+			+	+
<i>Nodularia</i> sp.							+		+	+			
<i>Nostoc</i> sp.	+		+										
<i>Microcoleus chthonoplastes</i> (Fl. Dan.) Thur.				+	+	+	+						
<i>Oscillatoria tenuis</i> Agard. et Gom.							+						
<i>Oscillatoria</i> sp.				+				+					
<i>Phormidium breve</i> (Kütz. et Gom.)	+			+				+		+			+
<i>Ph. molle</i> Gom.	+			+	+	+	+						
<i>Ph. retzii</i> (Agard.) Gom.ex Gom.				+					+				
<i>Phormidium</i> sp.								+			+		
<i>Pseudanabaena frigida</i> (Fritsch) Anagnost.	+		+	+				+			+	+	
<i>Synechocystis</i> sp.													+
<i>Spirulina major</i> Kützing ex Gom.				+				+					+
<i>Trichodesmium lacustre</i> Kleb.	+												
Всего	8	4	8	11	4	6	5	5	5	3	2	6	2

Примечание. 1 – Сульфатное, 2 – Белое, 3 – Верхнее Белое, 4 – Солёное, 5 – Хилганта: В – водный период (1995–1996 гг.), данные Компанцева и др. [14], З – засушливый период (2001–2004 гг.), С – сухой период (2006 г.), 6 – Зун Холво, 7 – Горбунка, 8 – Зун Торей, 9 – Бабье, 10 – Ехэ Тором; 11 – Цаган Нуур. Жирным шрифтом отмечены виды цианобактерий, выявленные впервые.

ные. Минерализация изменялась от 200 до 620 мг/дм³. В большинстве случаев на выходах терм сохраняется восстановительная среда, которая фиксируется по отрицательным значениям Eh и наличию сероводорода (табл. 2).

В гидротермах обнаружено 46 видов цианобактерий. Доминирующими видами являлись *Merismopedia major*, *Leptolyngbya subuliformis*, *Oscillatoria putrid*, *Spirulina caldaria* и *Synechococcus capitatus*. Дополнительно было выявлено еще пять разновидностей.

Из цианобактериальных матов гидротерм Забайкалья было получено девять культур цианобактерий, являющихся представителями родов *Phormidium*, *Synechococcus*, *Scytonema*, *Mastigocladus*, *Anabaena* и *Calothrix*. Экофизиологические исследования показали, что они относятся к мезофильным и термофильным алкалофилам.

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания № АААА-А17-117011810043-9 и гранта РФФИ № 18-44-030028.

Литература

1. Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.
2. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М: Наука, 2003. С. 67–102.
3. Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / отв. ред. А.Ю. Розанов. М.: Наука, 1993. С. 222–254.
4. Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprokariota 1. Teil: Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa / Herausgegeben von Ettl H., Gärtner G., Heynig H., Mollenhauer D. Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm; G. Fischer, 1999. Bd. 19/1. 548 p.
5. Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprokariota 2. Teil: Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa / Herausgegeben von B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, M. Schagerl, 2007. Bd. 19/2. 759 p.
6. Намсараев Б.Б., Намсараев З.Б. Микробные процессы круговорота углерода и условия среды обитания в щелочных озерах Забайкалья и Монголии // Алкалофильные микробные сообщества / отв. ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука, 2007. С. 299–322. (Труды Института микробиологии им. С.Н. Виноградского ; вып. 14).

CYANOBACTERIA OF EXTREME ECOSYSTEMS OF TRANSBAIKALIA

D.D. Tsyrenova, D.D. Barkhutova
Institute of general and experimental biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

The physicochemical and hydrochemical characteristics of soda-salt lakes and thermal springs of Transbaikalia were studied. The lakes were classified as fresh, brackish and brines. Hydrotherms were alkaline with mineralization up to 600 mg/dm³. 36 species of cyanobacteria were found in lakes, 46 species in hydrotherms. Cultures of mesophilic and thermophilic alkaliphilic cyanobacteria were isolated.

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИАНОПРОКАРИОТ УСТЬЕВОГО УЧАСТКА РЕКИ ОКИ

Е.М. Шарагина, Е.Л. Воденеева, О.О. Бондарев, А.Г. Охупкин
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия
E-mail: ajugareptans@mail.ru

Река Ока является вторым по величине после Камы правобережным притоком р. Волги, а также наиболее изученным в сравнении с левобережными притоками. Расход воды составляет 40% общего стока Волги, длина – 1500 км, площадь водосборного бассейна – 245 тыс. км². После заполнения Чебоксарского водохранили-

ща произошло изменение важных для р. Волги и ее притоков факторов: увеличение минерализации и содержания биогенных элементов, преобразование термического режима и уменьшение скорости течения вод. В связи с данными глобальными изменениями, а также на фоне неутрачивающих споров о планируемом подъеме уровня воды в Чебоксарском водохранилище до 68 м БС, изучение состава и структуры фитопланктона и регистрация инвазивных видов продолжают оставаться актуальными [1, 2]. После зарегулирования стока преимущество в развитии получили виды фитопланктона, имеющие небольшой размер клеток и высокую продуктивность, к которым относится большинство видов синезеленых водорослей. Знание флоры представляет собой научную основу охраны и рационального использования растительного мира.

Цель работы – анализ таксономического состава и экологическая характеристика представителей отдела синезеленых водорослей в фитопланктоне устьевого участка р. Оки. В качестве материала выступал аннотированный список всех обнаруженных представителей фитопланктона р. Оки за долговременный период исследования данного водотока (с 1960-х гг. прошлого века). Данные получены из литературных источников [3], а также были использованы архивные материалы авторов и результаты исследований последних лет. Проведена ревизия списка с учетом последних изменений в систематике с помощью современных европейских определителей.

При изучении альгофлоры цианопрокариот р. Оки было выявлено 55 таксонов рангом ниже рода, принадлежащих одному классу (Cyanophyceae), трем порядкам, девяти семействам, 28 родам, что составляет 8.3% от общего количества видов. Вклад представителей данного отдела в общее видовое богатство уступает диатомовым и зеленым водорослям, однако разделяет третью позицию с представителями отдела *Euglenophyta*. Единственный класс *Cyanophyceae* представлен порядками *Chroococcales*, *Nostocales* и *Oscillatoriales*. Ведущим по количеству семейств, равно как и по общему количеству видов, является порядок *Chroococcales*, включающий в себя 29 видов, что составляет более половины видового списка цианопрокариот. Ведущими семействами являлись *Merismopediaceae* и *Pseudoanabaenaceae*. В родовом спектре альгофлоры р. Оки можно выделить следующие таксономически значимые роды: *Microcystis* (10.1%, 1 ранг), *Merismopedia* (9.1%, 2 ранг), *Phormidium* (7.3%, 3 ранг), *Snowella* (5.5%, 6 ранг), *Chroococcus* (5.5%, 6 ранг) и *Dolichospermum* (5.5%, 6 ранг). Родовой коэффициент (отношение числа видов к числу родов) оказался достаточно высоким и составил 1.9, что свидетельствует о том, что в связи с образовавшимися специфическими экологическими условиями в нижнем течении Оки конкурентное преимущество получили лишь немногие систематиче-

ские группы. Пропорции флоры цианопрокариот р. Оки составля- ют 6.1:3.1:2:2.

Анализ эколого-географической структуры цианобактерий выявил безусловное преобладание планктонных форм – 67.3%, а также видов-космополитов – 80% (см. таблицу). Вклад бентосных, литоральных и водорослей эпибионтов, а также представителей гетеротрофных групп, составляли до 5%. Всего лишь один вид с известным распространением, относящийся не к космополитам, являлся представителем бореального элемента. Более половины обнаружен- ных водорослей послужили показателями сапробности (74%), в их числе преобладали β-мезосапробы (36.4%), на втором месте прибли- зительно в равных долях (14.5 и 10.9% соответственно) находились индикаторы о-β-сапробной и о-сапробной степени загрязнения. По галобности среды ведущую позицию занимают виды-индифферен- ты, составляя почти половину от обнаруженной флоры синезеле- ных (45.5%); по отношению к рН превалирует группа алкалифи- лов (21.8%), индифференты занимают второе место (16.4), водорос- ли других групп не обнаружены.

На основании проведенного анализа видового списка фитопланк- тона р. Оки можно сделать вывод, что представители отдела Суано-

Эколого-географическая характеристика отдела Суаноросаруота фитопланктона р. Оки

Эколого- географические группы	Количество видов	Доля от общего числа видов, %	Эколого- географические группы	Количество видов	Доля от общего числа видов, %
Местообитание:			Галобность:		
Пл.	37	67.3	Инд.	25	45.4
Б.	3	5.4	Ог.	13	23.6
Л.	2	3.6	Гл.	6	10.9
Эп.	1	1.8	Сапробность:		
О-п	3	5.4	α	3	5.4
П-о-б	3	5.4	β	20	36.4
П-б	5	9.1	о-β	8	14.5
Распространение:			α-р	1	1.8
Косм.	44	80	β-α	2	3.6
Бор.	1	1.8	о	6	10.9
Отношение к рН:			β-о	1	1.8
Ал.	12	21.8			
Инд.	9	16.4			

Примечание. Местообитание: Пл. – планктонный, Б. – бентосный, Л. – литоральный, Эп. – эпибионтный, Об. – обитатель обрастаний. Распространение: Косм. – космополит, Бор. – бореальный. Отношение к рН: Ал. – алкалифил, инд. – индифферент. Галобность: Инд. – индифферент, ог. – олигогалоб, гл. – галофил. Сапробность: α – α-мезосапроб, β – β-мезосапроб, о-β – олиго-β-мезосапроб, α-р – α-мезо-полисапроб, β-α – β-α-мезосапроб, о – олигосапроб, β-о – β-мезо-олигосапроб.

phyta в организации общей флоры планктона имеют подчиненное положение. Однако, несмотря на малое количество видов прокариот в общем списке, необходимо отметить значительное повышение ценотической значимости синезеленых водорослей в р. Оке в настоящее время (по численности и биомассе) в сравнении с предыдущими периодами исследования.

Литература

1. Structure and Dynamics of Phytoplankton in the Oka River Mouth at the Beginning of the 21th Century / A.G. Okhapkin, S.I. Genkal, E.M. Sharagina, E.L. Vodeneeva // *Inland Water Biology*. 2014. V. 7, N 4. P. 357–365. doi: 10.1134/S1995082914040142
2. To ecology and morphology of *Thalassiosira incerta* Makarova (Bacillariophyta) / A.G. Okhapkin, S.I. Genkal, E.L. Vodeneeva, E.M. Sharagina, O.O. Bondarev // *Inland Water Biology*. 2016. V. 9, N 2. P. 126–134. doi: 10.1134/S1995082916020139
3. Есырева В.И., Юлова Г.А. Динамика фитопланктона в устье реки Оки // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона: Межвузовский тематический сборник научных трудов. Горький: Горьковский государственный университет, 1987. С. 61–67.

COMPOSITION AND ECOLOGICAL CHARACTERISTIC OF CYANOPROCARYOTS IN ESTUARY PART OF OKA RIVER.

E.M. Sharagina, E.L. Vodeneeva, O.O. Bondarev, A.G. Okhapkin,
Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

The present report displays analysis of a taxonomic structure of *Cyanoprokaryota* in Oka river based on many years investigation. Oka river is one of the largest Volga's tributaries. The annotated list of 55 blue-green algies was composed, which amounts 8.3% of the whole algal flora in Oka river. Cyanoprokaryots divide the third position in the list on a level with *Euglenophyta* representatives. The leading order *Chroococcales* has 29 species; the following genres are taxonomically significant: *Microcystis*, *Merismopedia*, *Phormidium*, *Snowella*, *Chroococcus* и *Dolichospermum* Analysis of ecological-geographical structure demonstrates predominance of planktonic forms (67.3%) and also cosmopolitans (80%). More than a half of algies are saprobity indicators among which beta-mesosaprobic species has leading role. On the halobility factor indifferents prevails (45,5%) and towards pH index alkaliphils dominates (21.8%).

ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И СТРЕПТОМИЦЕТОВ ДЛЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЕЗОПАСНОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ФИТОПАТОГЕНОВ

И.Г. Широких^{1,4}, Л.И. Домрачева^{2,4}, А.Л. Ковина², А.И. Фокина³,
Д.В. Козылбаева², А.В. Короткова², Я.И. Назарова¹, А.И. Малинина²

¹ Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого,
Киров, Россия

² Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

³ Вятский государственный университет, Киров, Россия

⁴ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

E-mail: irgenal@mail.ru

Изучали возможность экспериментального создания биопленок на основе цианобактерий (ЦБ) и стрептомицетов для совместной реализации фитостимулирующего и фунгицидного эффекта в составе ассоциации.

Объектами исследования служили жидкие культуры ЦБ *Fishe-rella muscicola* (Thur.) Gom. $300 (6.7 \pm 0.5) \cdot 10^7$ кл./мл), *Streptomyces castelarensis* A4 $(4.7 \pm 0.6) \cdot 10^4$ КОЕ/мл) и *S. anulatus* T-2-20 $(7.1 \pm 1.3) \cdot 10^4$ КОЕ/мл), выращенные в оптимальных по составу средах. Схема опытов: 1. *F. muscicola* 300 (далее ЦБ); 2. *S. castelarensis* A-4 (далее A4); 3. *S. anulatus* T-2-20 (далее T-2-20); 4. ЦБ+A-4; 5. ЦБ+T-2-20; 6. ЦБ+A-4 + T-2-20.

При экспериментальном конструировании биопленок культуры вносили в чашки Петри со стерильным речным песком (30 г), увлажненным для ЦБ средой Громова № 6, для стрептомицетов – средой Чапека, для бинарных и тройной культур – обеими средами, взятыми в равных объемах. Инокуляцию проводили 30 мл жидкости: 10 мл микробной суспензии (МС)+20 мл стерильной воды в случае монокультур; 10 мл МС1+10 мл МС2+10 мл воды для бинарных культур; при создании тройной ассоциации – по 10 мл каждой из МС. Результаты учитывали микроскопически через три недели экспонирования при комнатной температуре и естественном освещении в весенний период.

Фиторегуляторную активность тестировали в водно-бумажной рулонной культуре на семенах ячменя и люпина узколистного. Культуральную жидкость (КЖ) ЦБ брали без разведения, КЖ стрептомицетов – в разведениях 1:10 для ячменя и 1:100 для люпина. В контроле использовали контейнеры с дистиллированной водой. Через 5 сут. определяли всхожесть и линейные размеры проростков, вычисляли индекс роста по формуле $I=(a+b) \cdot c$, где a – длина корня (см), b – высота побега (см), c – всхожесть (%) [1]. Антифунгальную активность тестировали в отношении фитопатогена *Fusarium culmorum*, посев гриба проводили уколом на агаризованную

среду Чапека. В места укола капельно вносили КЖ монокультур или их двойных смесей (1:1). Наблюдали за динамикой роста гриба, замеряя диаметр колоний на третьи, четвертые и пятые сутки.

В результате совместного внесения в стерильный речной песок ЦБ и стрептомицетов на поверхности субстрата происходило формирование биопленок, количественный состав которых сравнивали с развивающимися в этих же условиях монокультурами. Численность клеток и длина нитей ЦБ в присутствии стрептомицета-ассоцианта достоверно увеличились, особенно – в ассоциации с культурой Т-2-20 (в три раза по сравнению с монокультурой), тогда как тройная ассоциация, напротив, привела к резкому угнетению развития ЦБ в составе биопленки (табл. 1).

У ряда стрептомицетов установлена способность ингибировать систему QS – природный механизм, позволяющий регулировать экспрессию факторов, участвующих в формировании биопленок [2]. Этим можно объяснить видоспецифичность эффектов взаимодействия между ЦБ и стрептомицетами. При объединении с ЦБ длина мицелия у культур А4 и Т-2-20 снизилась на 61 и 38% соответственно по сравнению с монокультурами. В составе тройной ассоциации их мицелиальный рост был угнетен ЦБ еще значительно, но вместе с тем доля прокариотного мицелия в суммарной длине нитевидных структур биопленки составляла 84% (против 16%, принадлежащих на долю ЦБ).

Воздействие КЖ ЦБ на семена ячменя сопровождалось увеличением интегрального показателя – индекса роста – по сравнению с контролем и другими вариантами обработки семян водорастворимыми метаболитами бактерий (табл. 2).

В отличие от КЖ ЦБ, КЖ бактерий А4 и Т-2-20 в разведении 1:10 ингибировали рост проростков ячменя, о чем свидетельствует снижение индексов роста на 67 и 51% к контролю. В меньшей степени ингибирующее действие проявилось при одновременном воз-

Таблица 1

Структура поверхностных биопленок, сформированных из моно-, бинарных и тройных бактериальных культур

Вариант	Численность, $\times 10^7$		Длина, м/см ²		
	Клеток ЦБ/см ²	Фрагментов мицелия/см ²	Нитей ЦБ	Мицелия АБ	Суммарная
ЦБ	2.73±0.5	–	191.1±35.0	–	191.1±35.0
А-4	–	0.32±0.04	–	113.6±4.4	113.6±4.4
Т-2-20	–	0.14±0.03	–	73.3±6.4	73.3±6.4
ЦБ+А-4	5.22±0.14	0.15±0.03	365.4±7.0	43.9±0.22	409.3±7.22
ЦБ+Т-2-20	8.43±0.87	0.12±0.04	590.1±5.3	45.7±2.2	635.8±7.5
ЦБ+А-4+Т-2-20	0.073±0.015	0.074±0.013	5.1±0.75	26.9±2.1	32.0±285

Таблица 2

Всхожесть и морфометрия проростков ячменя и люпина узколистного при проращивании семян в КЖ ЦБ и стрептомицетов

Вариант	Всхожесть, %	Длина корня, см	Высота побега, см	Индекс роста
Ячмень яровой				
Контроль	59	5.9±0.7	7.4±0.6	784.7
КЖ ЦБ	68	5.4±0.9	6.6±1.1	816.0
КЖ А-4	38	3.7±0.8	5.1±1.2	334.4
КЖ Т-2-20	37	4.5±0.8	5.8±0.9	381.1
КЖ ЦБ+КЖ А-4	54	4.3±1.3	6.0±2.0	556.2
КЖ ЦБ+КЖ Т-2-20	72	4.4±1.1	5.2±1.6	691.2
Люпин узколистный				
Контроль	72	3.5±0.1	4.8±0.5	595
КЖ ЦБ	78	3.1±0.6	4.6±0.8	603
КЖ А-4	97	3.1±0.7	4.2±0.9	706
КЖ Т-2-20	90	2.8±0.5	4.3±0.2	639
КЖ ЦБ+КЖ А-4	72	3.2±0.9	4.9±1.3	580
КЖ ЦБ+КЖ Т-2-20	83	4.1±0.1	5.8±1.0	825

действию на семена и проростки КЖ ЦБ в сочетании с одной из исследуемых КЖ стрептомицетов. При этом сочетание КЖ ЦБ и Т-2-20 стимулировало всхожесть семян по сравнению с контролем, тогда как морфометрия проростков достоверно не отличалась от варианта с проращиванием семян в КЖ ЦБ. Иной характер имели результаты тестирования исследуемых бактерий при разведении КЖ стрептомицетов 1:100 на бобовой культуре. В этом случае индексы роста проростков по вариантам превышали контрольные значения, за исключением варианта КЖ ЦБ+КЖ А-4. Параметры проростков под воздействием КЖ ЦБ в чистом виде не изменились. При сочетании КЖ ЦБ+КЖ Т-2-20 индекс роста проростков увеличился наиболее значительно по сравнению с контролем – на 38.6%.

Ограничивающее рост гриба *F. culmorum* действие бактериальных метаболитов развивалось постепенно от третьих к пятым суткам наблюдения (табл. 3).

Антифунгальная активность при объединении водоростворимых метаболитов ЦБ и стрептомицетов начинала проявляться раньше, а ингибирующий эффект был более существенным, чем в вариантах с КЖ этих же культур, взятых по отдельности. Наибольшее (на 84% к контролю) угнетение роста гриба наблюдали в варианте КЖ ЦБ+А-4+Т-2-20.

Обе группы – ЦБ и стрептомицеты – известны как продуценты широкого круга вторичных метаболитов, среди которых особый интерес представляют противомикробные пептиды (ПП), синтезируемые нерибосомальными ферментами пептидсинтетазами и полике-

Таблица 3

**Динамика роста фитопатогенного гриба *F. culmorum*
под воздействием бактериальных метаболитов**

Вариант	Диаметр колонии, мм		
	Третьи сутки	Четвертые сутки	Пятые сутки
Контроль	47.5±4.5	49.3±6.0	90.0±0
КЖ ЦБ	36.7±6.8	32.0±1.5	30.3±6.6
КЖ А-4	44.3±2.1	30.0±6.0	30.3±5.7
КЖ Т-2-20	39.0±2.8	36.7±4.8	21.0±2.7
КЖ ЦБ+КЖ А-4	40.2±4.5	38.3±3.7	21.7±2.5
КЖ ЦБ+КЖ Т-2-20	35.8±5.2	31.7±3.6	19.7±7.1
КЖ ЦБ+КЖ А-4+КЖ Т-2-20	31.2±5.8	28.3±1.9	14.3±2.3

тидсинтетазами, распространенными как у ЦБ, так и у стрептомицетов [3]. По мнению ряда авторов, ПП имеют определенные преимущества как средства защиты растений по сравнению со структурно более простыми органическими соединениями, поскольку могут специфично взаимодействовать с рецепторами-мишенями возбудителя, а также наряду с биоцидным действием активировать механизмы индуцированной устойчивости растений, сводя к минимуму вероятность развития у них резистентности к средствам защиты [4]. Из КЖ стрептомицетов А4 и Т-2-20 экстрагирован и очищен путем высокоэффективной жидкостной хроматографии растворимый в гексане метаболит, основные физико-химические свойства и данные УФ-спектра которого показали, что он идентичен борофицину – нерибосомальному пептиду с противомикробным действием.

Итак, в экспериментальных ассоциациях ЦБ со стрептомицетами происходит модуляция физиолого-биохимических свойств партнеров, включая фиторегуляторное действие и антифунгальную активность. Поликомпонентные биопленки на основе *F. muscicola* могут представлять интерес с точки зрения производства новых экологически приемлемых биопрепаратов для защиты растений от фитопатогенов.

Литература

1. Андреева О.А., Кожевин П.А. Оптимизация естественного сообщества микроорганизмов почвы как способ создания микробных удобрений // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2014. № 4. С. 42–45.
2. Пучков Е.О. Межклеточная сигнализация в мире микроорганизмов: панорамный вид // Биологические мембраны: Журнал мембранной и клеточной биологии. 2016. Т. 33, № 1. С. 32–42. doi: 10.7868/S0233475515050114
3. Montesinos E. Antimicrobial peptides and plant disease control // FEMS Microbiol. Letters. 2007. V. 270. P. 1–11. doi: 10.1111/j.1574-6968.2007.00683.x

4. Щербакова Л.А., Джавахия В.Г. Микробные белки и пептиды, представляющие интерес для разработки экологически безопасных технологий защиты растений от фитопатогенов // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3-5. С. 1705–1709.

EFFECTS OF THE INTERACTION OF CYANOBACTERIA AND STREPTOMOCYTES FOR ENVIRONMENTALLY SAFE PROTECTION OF PLANTS FROM PHYTOPATHOGENES

I.G. Shirokikh^{1,4}, L.I. Domracheva^{2,4}, A.L. Kovina², A.I. Fokina³, D.V. Kozylbaeva², A.V. Korotkova², Ya.I. Nazarova¹, A.I. Malinina²

¹ Federal Agricultural Research Center of North-East named N.V. Rudnitskyi, Kirov, Russia

² Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

³ Vyatka State University, Kirov, Russia

⁴ Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS, Syktyvkar, Russia

In experimental associations of cyanobacteria *Fisherella muscicola* with *Streptomyces castelarensis* and *S. anulatus*, the physiological and biochemical properties of partners are modulated: antagonism against the phytopathogenic micromycetes *Fusarium culmorum* and phyto regulatory activity when tested on barley and lupine seeds. In the presence of streptomycete-associant, the number of cells and the length of the strands of cyanobacteria increased significantly. The length of the streptomycetes mycelium in when combined with cyanobacteria decreased in comparison with monocultures. Multicomponent biofilms based on *F. muscicola* are of interest for the production of new environmentally acceptable biologics to protect plants against phytopathogens.

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
HYDROCOLEUM HOMOEOTRIHUM KÜZING EX GOMONT 1892
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ**

С.А. Яровой

Средняя школа № 35, Воркута, Россия

E-mail: sergey.yarovoy.1981@mail.ru

При исследовании альгофлоры приморских солончаков побережья Азовского моря нами была обнаружена цианобактерия *Hydrocoleum homoeotrihum* Kutzing ex Gomont 1892. Вид был выделен в чистую культуру с присвоенным индексом штамма S-121 и изучен в условиях альгологически чистой культуры.

Эта цианобактерия впервые была отмечена на приморских солончаках Украины, однако до этого неоднократно встречалась в почвах степной зоны Украины [1, 2]. Обнаруженный нами вид по диагностическим признакам отклонялся от описаний этого вида в известных нам литературных источниках и определителях [3, 4], а именно малотрихомным влагалищем и отсутствием грануляций у поперечных перегородок.

Согласно авторам современной классификации J. Komárek и K. Anagnostidis [5], род *Hydrocoleum* относится к критическому в таксономическом отношении подсемейству *Microcolioideae* (*Pormidiaceae*) и отличается от прочих родов (*Microcoleus*, *Sirocoleum*, *Lynngbyopsis*) морфологией и структурой влагалищ. Род в целом и входящие в него виды требуют углубленных исследований на всех уровнях.

Штамм S-121 был выделен из солончака Херсонской области возле пгт. Геническ (Украина) на побережье оз. Сиваш с хлоридно-сульфатно-натриевым типом засоления и концентрацией солей 2.5–2.8 г/100 г почвы. Изучаемый нами вид был отмечен только в двух пробах из 64 и проявлял массовые разрастание на агаровых культурах с одинарным содержанием азота. Цианобактерия не является типичным представителем солончаков и в экологическом отношении занимает промежуточное положение между солонцами и незасоленными почвами.

Проективное покрытие высшей растительности в местах отбора проб составляло около 5% с доминированием галофильного растения *Salicornia europaea* L.

На протяжении четырех месяцы цианобактерия изучалась в условиях культуры на агаризированной среде Болда с одинарным и утроенным содержанием азота, а также были предприняты попытки выращивания на среде Артари, которая предназначена для выращивания галофильных видов водорослей, но *Hydrocoleum homoeotrihum* погибал, не выдерживая высокой концентрации солей. В водных культурах цианобактерия не найдена.

В условиях культуры были изучены морфологические разрастания нитей, трихомов, структуры влагалища, способы деления клеток и образования гормогониев.

В условиях культуры *Hydrocoleum homoeotrihum* образует плоские сине-зелено-серые и темно-коричневые скопления, состоящие из нитей, содержащие от одного до нескольких десятков трихомов. Влагалища двухслойные (реже трех- или однослойные), не ветвятся и не анастомозируются, открытые и суженные к концам.

Трихомы подвижные не перетянутые, 5.4–7.2 мкм шириной, к вершине суженные, часто с калиптрой. Окраска клетки неоднородная без видимой дифференцировки на центроплазму и хроматоплазму и, в принципе, соответствует окраске с так называемым формидиальным размещением тилакоидов.

Зрелые вегетативные клетки 5.4–6.0 мкм длины, возле поперечных перегородок в основном без грануляций. Рост трихомов происходит в апикальных меристемах (8–20 клеток, расположенных за калиптрой), и в интеркалярных одиночных клетках, не образующих меристематических зон. Деление клеток Phormidium-типа (по

классификации **J. Komarek** и **K. Anagnostidis**). Гормогонии подвижные, трихомы преимущественно распадаются на 5–10 гормогониев с участием некридий, что соответствует осцилаториальному, а не формициальному типу.

Литература

1. Приходькова Л.П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. Киев: Наукова думка, 1992. 218 с.
2. Виноградова О.М. Цианопрокарыота гіпергалінних екосистем України. Київ: Альтерпрес, 2012. 200 с.
3. Голлербах М.М., Коссинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
4. Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості – Цианопhyta. Ч. 2. Клас Гормогонієві – Нормогоніоphyсеае. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наукова думка, 1968. Вип. 1. 523 с.
5. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales // Susswasserflora von Mitteleuropa. Bd.19/1. Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm: G. Fischer, 2005. 759 p.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS AND AGE-RELATED CHANGES HYDROCOLEUM HOMOEOTRIHUM KÜZING EX GOMONT 1892 IN CULTURE

S.A. Yarovoi
Secondary School № 35, Vorkuta, Russia

Information is presented on the morphological characteristics *Hydrocoleum homoeotrihum*. Species was isolated in algological pure culture from the coastal salt marshes of the Azov sea coast near the village Genichesk, Kherson region (Ukraine). The species revealed by us differed from the description in the literature sources known to us. We have conducted studies of this species in culture and supplemented information about the diagnostic signs of this species, which can supplement the materials for writing the determinants of regional cyanobacteria flora.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-------------------	---

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

Астафьева М.М. Древнейшие ископаемые цианобактерии	5
Барина С.С. Экологические группировки цианобактерий и макроклиматические факторы, влияющие на их распространение	9
Белых О.И., Тихонова И.В., Кузьмин А.В., Сороковикова Е.Г., Потапов С.А., Галкин А.В., Федорова Г.А. Токсин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал и водоемах Байкальского региона	13
Воякина Е.Ю., Русских Я.В., Чернова Е.Н., Жаковская З.А. Распространение цианобактерий и их метаболитов в озерах северо-запада Российской Федерации	17
Давыдов Д.А., Патова Е.Н., Шалыгин С.С., Вильнет А.А., Новаковская И.В. Проблема скрытого разнообразия цианопрокариот арктических территорий	22
Кокшарова О.А. Функции вторичных метаболитов цианобактерий: история вопроса и современное состояние	29
Корнева Л.Г. Состав и экология цианобактерий в водохранилищах Волго-Донского бассейна	32
Лось Д.А., Миронов К.С., Синетова М.А. Молекулярные триггеры стрессовых ответов у цианобактерий	37
Намсараев З.Б. Массовое развитие фототрофных микроорганизмов в водоемах России: экологические и социально-экономические эффекты	40
Новаковский А.Б., Новаковская И.В. ExStatR – расширение Excel для статистической обработки данных в экологии	41
Патова Е.Н., Сивков М.Д. Бриофитные ассоциации азотфиксирующих цианобактерий бореальных болот средней тайги	45
Prashant Singh The taxonomy of the heterocytous cyanobacteria: the past, the present and the future	48

Садогурская С.А., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Суанорокагуота эпилитона супралиторали морских берегов Крымского полуострова	49
Сиделев С.И., Семенова А.С. Экологическая роль цианобактериальных токсинов (микроцистинов) в водных экосистемах	54
Shalygin S.S. Utilization of the megaphylogenies in cyanobacterial systematic	58

СЕКЦИОННЫЕ ДОКЛАДЫ

Аверина С.Г., Полякова Е.Ю., Гаврилова О.В., Карапетян М.А., Пиневич А.В. Описание новых кластеров одноклеточных цианобактерий в рамках ревизии полифилетичного рода <i>Synechocystis</i>	59
Аллагуватова Р.З., Абдуллин Ш.Р. Изучение биоразнообразия цианобактерий вулканических грунтов и почв Курило-Камчатского вулканического пояса	62
Бакаева Е.Н., Игнатова Н.А., Тарадайко М.Н. Экотоксичность воды Цимлянского водохранилища в период цианобактериального «цветения» по набору биотестов	64
Барсукова Н.Н. Цианопрокариоты нижнего течения реки Иртыш и его притоков	68
Бачура Ю.М. Цианобактерии почв Гомельского региона	71
Безденежных К.А., Кондакова Л.В. Цианофлора в районе объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский»	74
Благодатских Я.Ю., Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Вахмянина С.А., Огородникова С.Ю. Влияние цианобактерии <i>Fisherella muscicola</i> и ее культуральной жидкости на подавление действия фузариозной инфекции ячменя сорта Изумруд	78
Briškaitė R., Rasimavičius M. Collection of cyanobacteria in Vilnius University Herbarum	81
Величко Н.В., Павлечко А.Г., Макеева А.С., Пиневич А.В. Таксономический состав антарктических микробиомов с участием цианобактерий (цианопрокариотов)	83
Веселова Е.В., Фокина А.И., Огородникова С.Ю. Особенности использования тетразольно-топографического метода определения токсичности растворов с помощью почвенных цианобактерий	84
Виноградова О.Н. Род <i>Scytonema</i> sensu lato во флоре Украины: экологическое разнообразие и перспективы его выявления в рамках комплексного подхода	87

Воденеева Е.Л., Охапкин А.Г., Кулизин П.В., Старцева Н.А., Шарагина Е.М.	
Цианобактерии Чебоксарского водохранилища и его притоков (Нижегородская область)	91
Габышев В.А., Иванова А.П.	
Суанорокарыота устьевого области реки Лены	94
Gaysina L.A., Saraf A., Allaguvatova R.Z., Polokhin O.V., Singh P.	
Taxonomic evaluation of new genus of cyanobacteria from Kuril Islands ...	98
Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Мухина О.Н., Ахмадеева Л.Ф., Бульгин А.О., Рогозин Д.Ю.	
Предварительные сведения о цианобактериально-водорослевых сообществах литорали меромиктического озера Шира (Республика Хакасия, Россия)	100
Глущенко Г.Ю.	
Цианопрокариоты нижнего Дона в 2017-2018 годах	104
Гольдин Е.Б.	
Современные представления о биоцидном действии цианобактерий: токсичность или проявление биологической активности	108
Горин К.К., Белякова Р.Н.	
Предварительные данные о бентосных Суанорокарыота восточной части Финского залива Балтийского моря	112
Григорьева Н.Ю., Жангиров Т.Р., Перков А.С., Иванова С.А., Лисс А.А., Снарская Д.Д., Чистякова Л.В.	
Использование нейронных сетей при мониторинге токсичных цианобактериальных «цветений»	115
Домрачева Л.И., Фокина А.И.	
Роль цианобактерий в стабилизации почвенных экосистем	119
Дорохова М.Ф., Двуреченская Е.Б.	
Реакция цианобактерий на загрязнение почвы углеводородным топливом в полевом эксперименте	123
Дуб С.А., Мельничук О.Ю.	
Известковые цианобактерии и кальцимикробы в верхнем девоне и нижнем карбоне восточного склона Среднего Урала	127
Егорова И.Н., Максимова Е.Н., Тушикова (Шамбуева) Г.С.	
Цианопрокариоты из наземных местообитаний гор Южной Сибири и Северной Монголии	131
Еремкина Т.В.	
Суанорокарыота (Cyanobacteria) водоемов Свердловской области (Средний Урал)	133
Жегалло Е.А.	
Биогенное происхождение фосфоритов и роль цианобактерий в их образовании	138
Женавчук О.Ф., Карбышева Е.А., Михеева Л.Е.	
Гетероцистные цианобактерии в ассоциации с <i>Marchantia polymorpha</i> : новые изоляты из Подмосковья	142
Зайцева Л.В.	
Тромболиты и строматолиты лагуны де Лос-Сиснес (Чилийская Патагония)	146

Зубишина А.А., Матвеева К.А., Зайцева Ю.В., Сиделев С.И. Поиск штаммов бактерий с антицианобактериальной активностью для биологического контроля «цветения» воды	151
Каткова В.И., Митюшева Т.П. Биокристаллогенезис в цианобитах из водных систем европейского Севера	156
Кезля Е.М., Мальцев Е.И., Мартыненко Н.А., Кривова З.В., Куликовский М.С. Разнообразие цианопрокариот некоторых водоемов города Москва	160
Коваль Е.В., Огородникова С.Ю. Влияние цианобактериальной инокуляции на жизнедеятельность растений в условиях химического загрязнения	162
Колотилова Н.Н. Вопросы изучения цианобактерий («циановых водорослей») в научном наследии Г.А. Надсона	166
Куприянова Е.В., Синетова М.А., Миронов К.С., Леусенко А.В., Габриелян Д.А., Пронина Н.А. Потенциальное участие наружных карбоангидраз цианобактерий в CO ₂ -концентрирующем механизме	171
Курашов Е.А., Батаева Ю.В., Крылова Ю.В., Саткалиева М.С. Изучение состава низкомолекулярных метаболитов цианобактерий и микроводорослей в накопительной культуре и оценка перспектив их применения в борьбе с «цветением» воды	175
Макаренко С.Н., Иванов А.А. Микробиальные микроструктуры в нижнекембрийских отложениях Сибири	180
Макеева Е.Г. Цианопрокариоты некоторых водных объектов урочища Сороказерки (Республика Хакасия)	182
Малахова Н.А. Участие <i>Syano bacteria</i> в структуре почвенной биоты дерново-подзолистых почв зрелых таежных экосистем Западной Сибири	186
Мальцев Е.И., Кезля Е.М., Мальцева С.Ю., Куликовский М.С. Разнообразие представителей рода <i>Nostoc</i> в степной зоне Украины	188
Мартыненко Н.А., Гусев Е.С., Кезля Е.М., Куликовский М.С. Молекулярно-генетическая идентификация токсигенных цианопрокариот в некоторых водоёмах города Москвы	192
Матвеев В.А. Строматолиты – индикаторы биогеологических событий в раннем палеозое (Тимано-Североуральский регион)	193
Миронов К.С., Леусенко П.А., Куприянова Е.В., Синетова М.А., Лось Д.А. Секвенирование генома консорциума IPPAS B-1204, состоящего из цианобактерии <i>Leptolyngbya</i> sp. и альфа-протеобактерии <i>Porphyrobacter</i> sp.	197

Мирошниченко Е.С.

Разработка методики количественного учета цианобактерий при микробиологическом исследовании эпилитона 199

Михайлюк Т.И., Глазер К., Карстен У.

Роль цианобактерий в формировании биологических почвенных корочек приморских песчаных дюн (Балтийское море, Германия) 203

Новаковская И.В., Дубровский Ю.А., Патова Е.Н., Новаковский А.Б., Стерлягова И.Н.

Влияние основных экологических факторов на видовое разнообразие цианопрокариот и водорослей в наземных экосистемах Северного Урала 207

Патова Е.Н., Анисимова О.В.

Азотфиксирующие цианопрокариоты лесного заболоченного озера (район Кандалакшского залива) 211

Петрухина Д.И.

Низкотемпературная консервация *Glaucospira laxissima* (G.S. West) ... 212

Родина О.А., Никитина В.Н., Власов Д.Ю.

Экологические характеристики цианопрокариот в литобионтных сообществах на поверхности гранитов-рапакиви 215

Самойленко В.М., Свирид А.А.

Роль цианопрокариот в фитопланктоне водоема-охладителя 219

Самылина О.С., Намсараев З.Б., Турова Т.П.

Роль цианобактерий в фиксации азота в содовых озерах Кулундинской степи 222

Сапожников Ф.В., Калинина О.Ю.

Структура и пространственная организация цианобактериальных сообществ оазиса Бангера (Антарктида) 226

Семенова Л.А., Ярушина М.И.

К флоре Суанорпрокариота Тазовской губы (Западная Сибирь) 231

Сенатская Е.В., Аверина С.Г., Пиневиц А.В.

Новые представители цианобактерий с пигментами, поглощающими дальний красный свет 234

Singh Ya.

Diversity of Cyanobacteria in Hot Water Springs and Cold Desert of North-Western Himalayas, India 238

Синетова М.А., Стариков А.Ю., Маркелова А.Г., Сидоров Р.А., Габриелян Д.А., Мессинева Е.М., Козлова А.Ю., Александрова Е.А., Самылина О.С.

Экофизиологическая характеристика штаммов рода *Cyanobacterium* ... 239

Смирнова С.В.

Водорослевые сообщества водоемов оазиса Ширмахера, Восточная Антарктида 243

Снарская Д.Д., Емельянова М.С., Григорьева Н.Ю., Чернова Е.Н., Русских Я.В., Чистякова Л.В.

Перспективы использования коллекции CALU в исследовании различных аспектов цианобактериальных «цветений» 247

Снитько Л.В. Разнообразие цианобактерий в загрязненных металлургическим производством водных экосистемах (Южный Урал)	250
Стерлягова И.Н. Цианопрокаринты в водоемах бассейна реки Щугор (Приполярный и Северный Урал)	253
Суханова Н.В., Ходжазода С.Р., Никулин А.Ю., Аллагуватова Р.З., Гайсина Л.А. Цианобактерии подводной пещеры Сакаска (Республика Башкортостан)	255
Табаленкова Г.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Цианопрокаринты как компонент лишайников рода <i>Peltigera</i>	259
Теренько Г.В. Аномальное «цветение» воды в Одесском заливе Черного моря водорослью <i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex Bornet et Flahault (Суаноргокагуота) в июне 2019 года	263
Тикушева Л.Н., Патова Е.Н. Изменение альгоценозов в зоне влияния магистрального газопровода (Большеземельская тундра, Полярный Урал)	268
Tikhonova I.V., Timoshkin O.A., Sorokovikova E.G., Kuzmin A.V., Ivacheva M.A., Krasnopeeov A.Yu., Galachyants A.D., Zhuchenko N.A., Belykh O.I. Biofouling cyanobacteria <i>Microcoleus autumnalis</i> from lake Baikal	272
Трухницкая С.М. Цианопрокаринты в почвах Красноярского края	273
Фокина А.И., Домрачева Л.И., Скугорева С.Г., Трушников П.А. Цианобактерии <i>Nostoc paludosum</i> как тест-организмы, продуценты биологически активных веществ и сорбенты тяжелых металлов	276
Фокина А.И., Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Вахмянина С.А., Трушников П.А. Исследование биологической активности экзаметаболитов цианобактерии <i>Nostoc paludosum</i>	279
Цыренова Д.Д., Бархутова Д.Д. Цианобактерии экстремальных экосистем Забайкалья	283
Шарагина Е.М., Воденеева Е.Л., Бондарев О.О., Охупкин А.Г. Состав и экологическая характеристика цианопрокаринтов устьевое участка реки Оки	286
Широких И.Г., Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Фокина А.И., Козылбаева Д.В., Короткова А.В., Назарова Я.И., Малинина А.И. Эффекты взаимодействия цианобактерий и стрептомицетов для экологически безопасной защиты растений от фитопатогенов	290
Яровой С.А. Морфологические особенности и возрастные изменения <i>Hydrocoleum homoeotrihum</i> Kützing ex Gomont 1892 в условиях культуры	294

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научно-информационное издание

II Международная научная школа-конференция

«ЦИАНОПРОКАРИОТЫ/ЦИАНОБАКТЕРИИ:
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ»

Материалы докладов

Оригинал-макет и корректура Е.А. Волкова

Издание электронное. DOI: 10.31140/book-2019-03

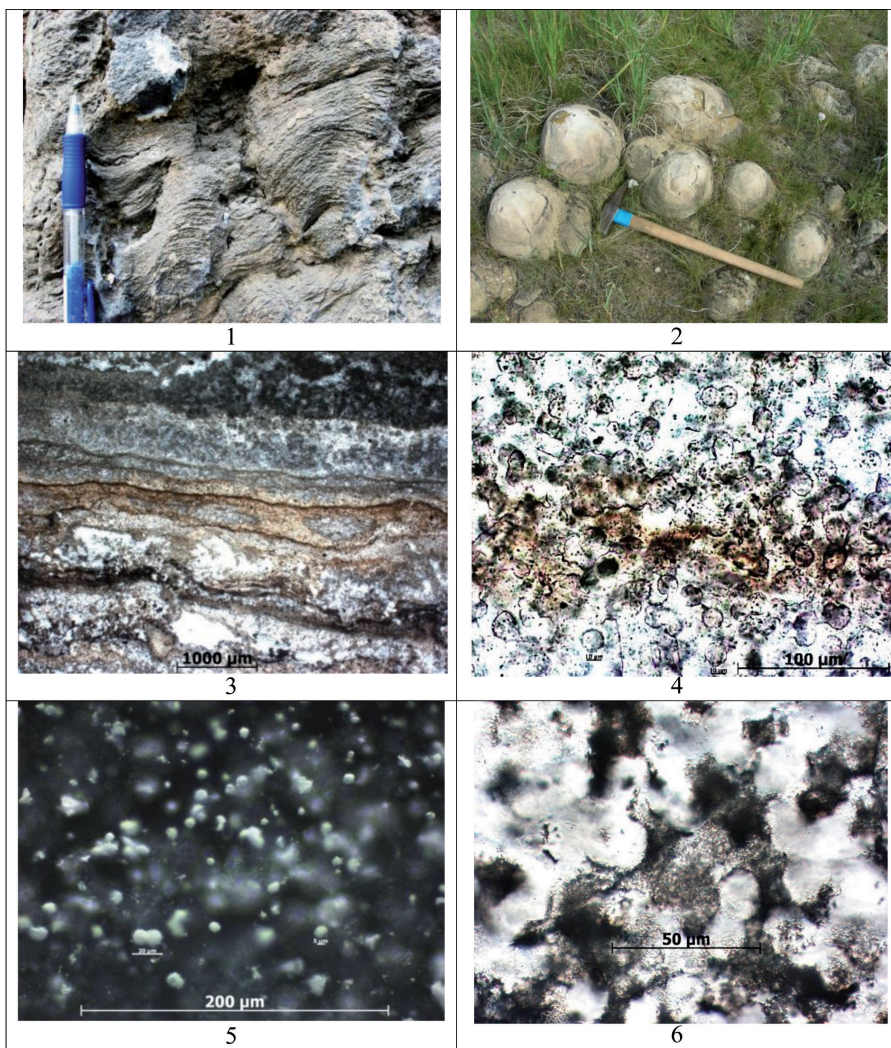


Рис. 1. Строматолиты в отложениях докембрия и фанерозоя: 1 – столбчатая строматолитовая постройка в докембрийских отложениях, долина р. Бискамжа, Кузнецкий Алатау (длина ручки 15 см); 2 – шаровидные строматолитовые постройки в отложениях девона, район пос. Шира, Хакасия; 3 – пластовый строматолит (распил образца параллельно оси керна), скв. Хандинская 11Р, обр. № 33947, гл. 1570.0 м); 4 – fossilized ячеистая пленка, с сульфатредуцирующими бактериями коккоидной формы, погруженными в криптозернистую основную массу (первоначально гелеобразную, слизистую субстанцию), скв. Хандинская 11Р, обр. № 33947, гл. 1570.0 м); 5 – участок fossilized пленки с «плавающими» в ней бактериями в отраженном свете; 6 – то же, в проходящем свете, скв. Хандинская 11Р, обр. № 33945, гл. 1554.0 м.

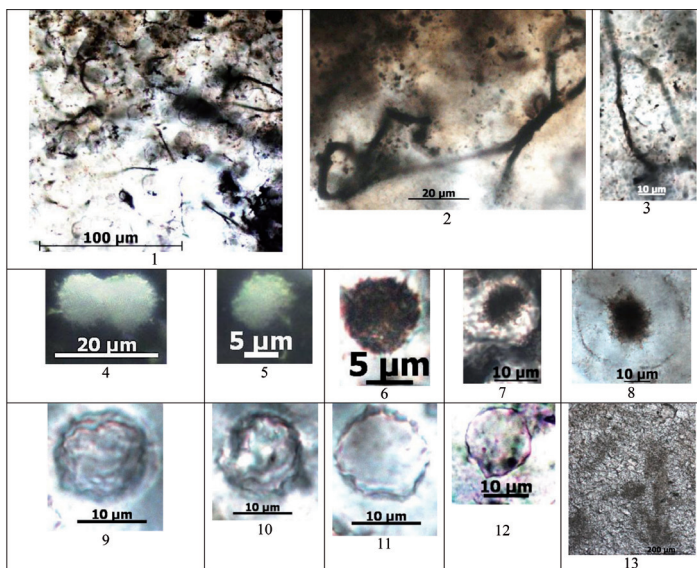


Рис. II. Элементы микробной микроструктуры в пластовом строматолите скв. Хандинская 11Р: 1–3 – нитчатые формы цианобактерий, обр. № 33947, гл. 1570.0 м; 4–12 – fossilized сульфатредуцирующие бактерии коккоидной формы: 4, 5 – в отраженном свете, 6, 7 – в проходящем свете, обр. № 33945, гл. 1554.0 м; 8–12 – в проходящем свете, 13 – сечение fossilized водоросли рода *Korilophyton*; обр. 33947, гл. 1570.0 м.

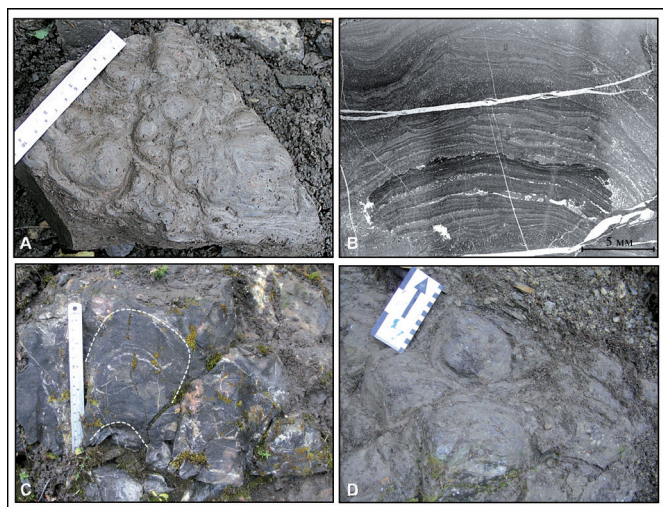


Рис. III. Морфологическое разнообразие и микроструктура строматолитовых построек в разрезе р. Кожым (обн. 236). А – пластовая постройка с мелкобугристой поверхностью; В – микроструктура пластовой постройки (А); С, D – куполовидные постройки.

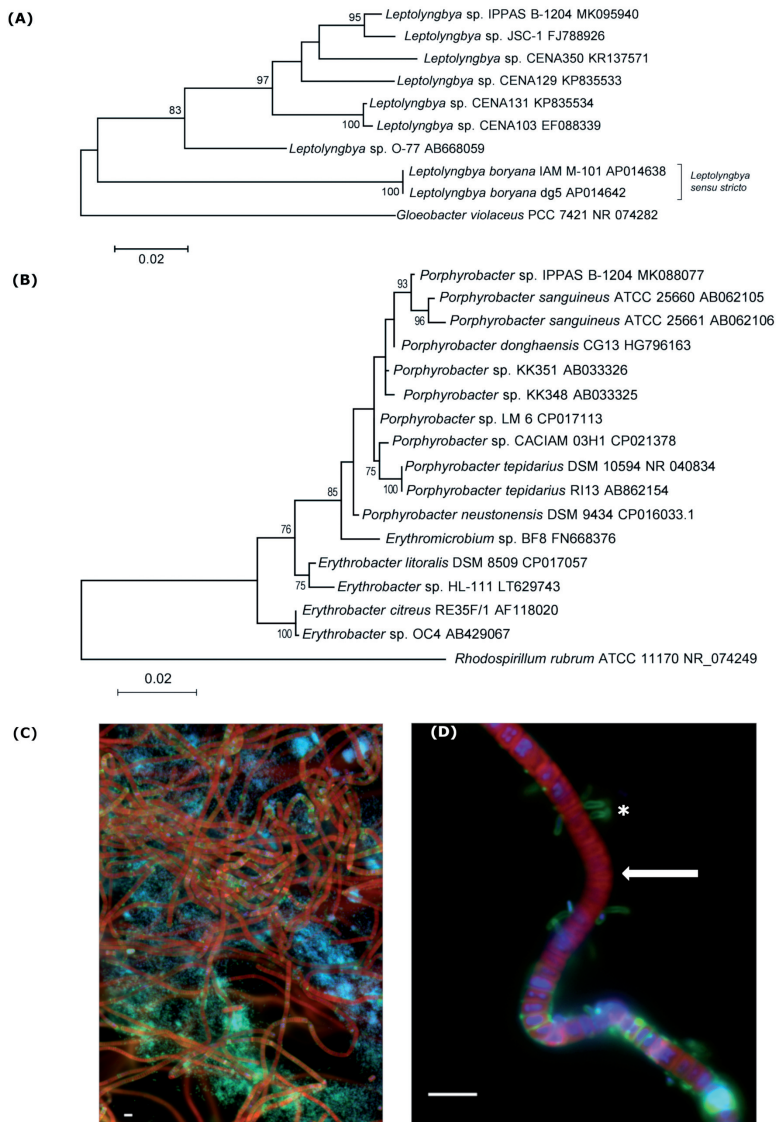


Рис. IV. Консорциум IPPAS B-1204. Филогенетическое древо выравнивания последовательностей 16S рНК компонентов консорциума: *Leptolyngbya* sp. (A) и *Porphyrobacter* sp. (B). Объединенные изображения микрофотографий консорциума, окрашенного DAPI и FM 1-43, сфотографированных при трех наборах светофильтров (синим окрашены нуклеоиды, зеленым – оболочка клеток, красным – автофлуоресцирующий хлорофилл *Leptolyngbya* sp.) с помощью флуоресцентного микроскопа Axio Imager Z2. Приведены снимки в двух различных разрешениях (C, D); горизонтальная линия отмечает размерность, равную 5 мкм в поле зрения; звездочкой отмечены клетки *Porphyrobacter* sp., стрелкой – *Leptolyngbya* sp.

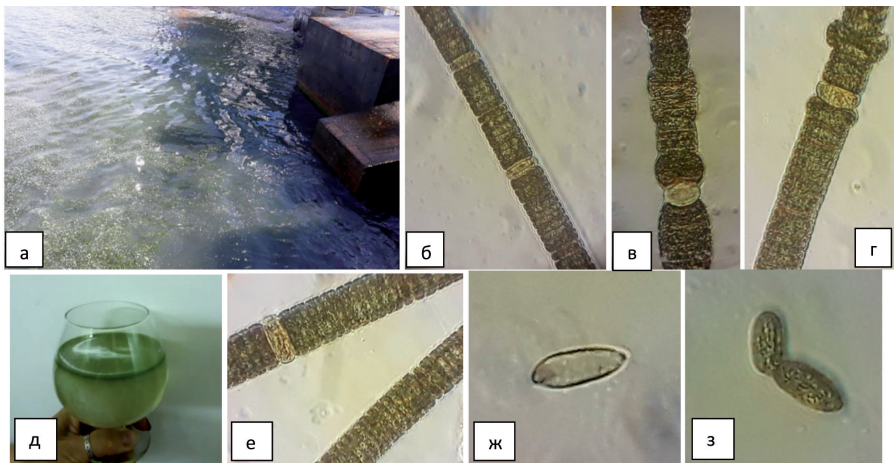


Рис. 5. «Цветение» *N. spumigena* в Одесском заливе Черного моря в июне 2019 г.: а – пятно «цветения» у уреза воды; б, е – фрагмент трихома; в, г – фрагмент трихома с акинетами и гетероцистами; д – проба воды во время «цветения»; ж, з – акинеты (споры) *Nodularia*.