

ОБЗОРЫ

УДК 574.5(285.32)(477.75)

**КРАТКИЙ ОБЗОР ФОТОТРОФОВ ГИПЕРСОЛЁНЫХ ОЗЁР И ЛАГУН КРЫМА.
РАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ, ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

© 2017 г. **Н. В. Шадрин**¹, канд. биол. наук, в. н. с., **Е. В. Ануфриева**¹, канд. биол. наук, с. н. с.,
С. Н. Шадрин², асп.

¹Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

E-mail: snickolai@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.02.2017 г. Принята к публикации 23.06.2017 г.

Широко распространённые гиперсолёные водоёмы относятся к числу наиболее экстремальных биотопов нашей планеты. Необходимость приспособления организмов к существованию в полиэкстремальной среде обусловила выработку у них разнообразных адаптационных механизмов с синтезом уникальных вторичных метаболитов. Это делает весьма перспективным использование гидробионтов, обитающих в данных биотопах, для развития разных направлений биотехнологии и аквакультуры. В многочисленных гиперсолёных водоёмах Крыма существуют три группы фототрофов, которые используют разные типы фототрофии: кислородный фотосинтез (цианобактерии, водоросли и цветковые растения), анакислородный фотосинтез (пурпурные и зелёные бактерии) и бактериородопсиновую протонную помпу (археи). В данной работе обсуждаются разнообразие и роль этих групп фототрофов в гиперсолёных озёрах и лагунах Крыма и возможности их практического использования.

Ключевые слова: фототрофные организмы, первичная продукция, осмолиты, цианотоксины, биотехнология

Широко распространённые гиперсолёные водоёмы (солёность выше 35 г·л⁻¹) относятся к числу наиболее экстремальных биотопов планеты [6, 25, 30, 33]. Их экстремальность определяется не только высокой солёностью, но и другими факторами (температурой, содержанием кислорода и т. д.) [16, 30]. Необходимость приспособления организмов к существованию в полиэкстремальной среде обусловила выработку у них разнообразных адаптационных механизмов с синтезом уникальных вторичных метаболитов. В частности, почти все фототрофы синтезируют осмолиты — вещества, обеспечивающие их осмоадаптацию [6, 21, 22, 28]. Это делает весьма перспективным использование гидробионтов, обитающих в данных биотопах, для развития разных направлений биотехнологии и аквакультуры [20, 26, 29].

Функционирование любой экосистемы осуществляется при постоянном поступлении в неё энергии. Энергетический вход в экосистемы гиперсолёных вод намного более диверсифицирован, чем в таковые пресноводных и морских [17, 26, 27, 33]. В «нормальных» экосистемах поступление энергии обеспечивается в основном кислородным фотосинтезом. В экосистемы ряда экстремальных местообитаний, включая гиперсолёные воды, поступление энергии обеспечивается тремя типами фототрофии и разными механизмами хемолитотрофии [6, 31]. Реализуемые типы фототрофии:

1. Светозависимая протонная помпа с использованием бактериородопсина, работа которой реализуется галобактериями — археями. Механизм действует при самой высокой солёности.

2. Аноксигенный фотосинтез с использованием бактериохлорофиллов у зелёных и пурпурных бактерий, а также гелиобактерий. В качестве донора протонов используется не вода, а другие вещества (у пурпурных бактерий — сероводород, с выделением не кислорода, а серы). При этом следует отметить, что не все аноксигенные фототрофы являются первичными продуцентами. Некоторые из них не потребляют CO_2 , а получают углерод из органического вещества. Эффективность синтеза органического вещества в этом случае увеличивается, т. к. на сам синтез используется световая энергия.
3. Кислородный фотосинтез с использованием хлорофиллов, который реализуется цианобактериями, водорослями и цветковыми растениями.

Исследование фототрофных организмов в многочисленных гиперсолёных водоёмах Крыма имеет долгую историю [2, 4, 5, 8, 9, 11–15, 18, 19], тем не менее многие их таксоны, включая архей, всё ещё плохо изучены [2]. Изучение разнообразия фототрофов в водоёмах Крыма с использованием молекулярно-генетических методов идентификации в природных местообитаниях по-настоящему ещё не начато. Основной вклад в первичную продукцию этих биотопов чаще всего обеспечивают оксигенные фототрофы. Их разнообразие в гиперсолёных водоёмах Крыма велико: известно не менее чем о 110 видах цианобактерий, массово развивающихся в планктоне и бентосе. В планктоне найдено около 70 видов эукариотных водорослей различных порядков, в бентосе к настоящему времени изучены только диатомовые — 74 вида. Среди многоклеточных фототрофов обнаружено 6–7 видов зелёных нитчатых водорослей и 4–5 видов цветковых растений. Разнообразие аноксигенных фототрофов значительно ниже (примерно 12–14 видов). Из галобактерий отмечен лишь широко распространённый в таких местообитаниях вид *Haloquadratum walsbyi* Burns et al. 2007 (Halobacteriales) [25].

Каждый тип фототрофии имеет свой диапазон и оптимум абиотических факторов. Диапазоны частично перекрываются, поэтому представители разных типов в озёрах Крыма при солёности до $350 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ могут присутствовать в водоёме одновременно. Оксигенный и аноксигенный фотосинтезы по своему вкладу в продукцию органического вещества планктона и бентоса водоёмов могут быть близки [10]. Доля пурпурных бактерий в матах нитчатых зелёных водорослей обычно увеличивается от весны к осени [6, 7, 12], и пурпурные бактерии в матах могут доминировать. Соотношение разных типов фототрофии при динамике условий среды в озёрах Крыма всё ещё плохо изучено. Анализируя роль аноксигенного фотосинтеза в экосистемах, следует помнить, что необходимая для его протекания минимальная интенсивность света примерно в 4 раза меньше, чем для оксигенного. Количественный вклад деятельности бактериородопсиновой помпы в синтез органического вещества в водоёмах Крыма ещё не оценён, но установлено, что доля галобактерий при высокой солёности увеличивается [3]. При массовом развитии галобактерий вода окрашивается в розовато-сливовый цвет, в это время на берегах озёр ощущается явственный фиалковый запах. Это явление авторы неоднократно наблюдали на озере Кояшском (Керченский п-ов). В такие периоды в пробах воды под микроскопом отмечаются только кристаллоподобные плоские квадратные клетки *H. walsbyi* [25].

Структура первичной продукции с ростом солёности также меняется. Существование в гиперсолёных условиях требует увеличения синтеза совместимых осмолитов [6, 21, 22, 28]. Поэтому значительную долю в суммарной первичной продукции составляют глицерол, бетаин и другие органические осмолиты, которые предохраняют клетки от осмотического стресса при высокой солёности и высыхании. Большая концентрация осмолитов в биомассе микроводорослей позволяет разным видам животных-осмоконформеров, потребляющих эти водоросли, существовать в гиперсолёных водоёмах [1, 32].

В пресных и морских водах в виде экзометаболитов обычно выделяется не более 5–10 % суммарной первичной продукции. С ростом солёности увеличивается доля первичной продукции, которая выделяется в окружающую среду в виде экзополисахаридов, достигая более чем 70 % всех синтезируемых углеводов [12, 31]. Это ведёт к тому, что большая часть суммарной первичной продукции может потребляться гетеротрофными организмами только путём активной осмотрофии [6, 17, 31], что

обуславливает специфику гетеротрофного звена: основная доля первичной продукции используется гетеротрофами через осмотротрофные трофические цепи, а не через фаготрофные, как в пресноводных или морских экосистемах. Благодаря этому роль простейших в трофических сетях этих биотопов возрастает [31]. Ещё одна особенность экосистем гиперсолёных вод по сравнению с таковыми пресноводных водоёмов и морей — то, что в донных осадках гиперсолёных водоёмов захоранивается очень большая доля суммарной первичной продукции (до 95 %). Это создаёт предпосылку интенсивного формирования лечебных грязей, в образовании которых участвуют и гетеротрофы, в частности жаброногие рачки *Artemia* [24].

Ведущими в создании первичной продукции могут быть различные группировки фототрофов, соответствующие разным альтернативным состояниям экосистем [17, 31]. В гиперсолёных водоёмах Крыма изучение их развития и влияния на него разных факторов только начинается. Можно выделить следующие основные устойчивые группировки, которые реализуются в разные годы и/или сезоны в одном и том же водоёме: 1) фитопланктон при разных пропорциях оксигенных и аноксигенных фототрофов; 2) фитопланктон с доминированием галобактерий (архей); 3) плавучие маты зелёных нитчатых водорослей; 4) заросли цветкового растения рупии, часто обросшие зелёными нитчатыми водорослями; 5) донные альго-бактериальные биоплёнки; 6) донные маты с преобладанием пурпурных бактерий.

В разнообразии видов и группировок фототрофов озёр Крыма заложен огромный потенциал их использования в биотехнологии и аквакультуре. Существовая в крайне экстремальной среде, фототрофы могут использоваться при очистке сточных вод, в том числе токсичных. В частности, циано- и альго-бактериальные плёнки могут быть использованы в системах очистки промышленных стоков от тяжёлых металлов. Для фармакологии и парфюмерии важны вторичные метаболиты, синтезируемые фототрофами гиперсолёных местообитаний. Приведём пример: среди цианобактерий в гиперсолёных водах Крыма отмечено 17 родов, 11 из которых включают потенциально токсигенные виды, продуцирующие цитотоксины, гепатотоксины и нейротоксины [19]. Эти токсины могут использоваться в разработке новых лекарств. Из проб, собранных в водоёмах на Керченском полуострове, выделены и исследованы два штамма вида *Nostoc cf. linckia* Bornet ex Bornet & Flahault 1886, характеризующиеся токсичностью. Выделенный из *Nostoc* нейротоксин ностококарболин может быть использован при создании новых перспективных лекарств для лечения болезней Альцгеймера и Паркинсона [19].

Этот краткий очерк показывает необходимость дальнейших исследований фототрофного звена экосистем гиперсолёных водоёмов Крыма и всестороннего анализа возможностей использования фототрофных организмов в биотехнологии и аквакультуре.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 16-05-00134 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ануфриева Е. В. Cyclopoidea в гиперсолёных водоёмах Крыма и мира: разнообразие, влияние факторов среды, экологическая роль // *Журнал Сибирского федерального университета. Серия Биология*. 2016. Т. 9, № 4. С. 398–408. [Anufriieva E. V. Cyclopoidea in hypersaline waters of the Crimea and the world: diversity, the impact of environmental factors, ecological role. *Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo Universiteta. Biologiya*, 2016, vol. 9, no 4, pp. 398–408. (in Russ.)].
2. Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В., Шадрина С. Н. История изучения биоразнообразия гиперсолёных водоёмов Крыма (обзор) // *Аридные экосистемы*. 2017. Т. 23, № 1 (70). С. 67–74. [Anufriieva E. V., Shadrin N. V., Shadrina S. N. History of research on biodiversity in Crimean hypersaline waters. *Aridnye Ekosistemy*, 2017, vol. 23, no. 1 (70), pp. 67–74. (in Russ.)].
3. Васильева Л. В., Берестовская Ю. Ю., Самылина О. С., Герасименко Л. М., Шадрин Н. В. Сезонные изменения гетеротрофного бактериопланктона в солёных озёрах Крыма // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 4. С. 40. [Vasil'eva L. V., Berestovskaya Yu. Yu., Samylina O. S.,

- Gerasimenko L. M., Shadrin N. V. Seasonal changes of bacterioplankton in the Crimean saline lakes. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 4, pp. 40. (in Russ.).
4. Горленко В. М. Фотосинтезирующие бактерии водоемов южной части Крымского полуострова // *Микробиология*. 1968. Т. 37, № 4. С. 745–748. [Gorlenko V. M. Photosynthetic bacteria in reservoirs of southern part of Crimean Peninsula. *Mikrobiologiya*, 1968, vol. 37, no. 4, pp. 745–748. (in Russ.).]
 5. Горленко В. М., Компанцева Е. И., Короткое С. А., Пучкова Н. Н., Саввичев А. С. Условия развития и видовой состав фототрофных бактерий в соленых мелководных водоемах Крыма // *Известия АН СССР. Серия биологическая*. 1984. № 3. С. 362–374. [Gorlenko V. M., Kompantseva E. I., Korotkoe S. A., Puchkova N. N., Savvichev A. S. Conditions of development and species composition of phototrophic bacteria in the saline shallow waters of the Crimea. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya*, 1984, no 3, pp. 362–374. (in Russ.).]
 6. Заварзин Г. А. *Лекции по природоведческой микробиологии*. Москва: Наука, 2003. 348 с. [Zavarzin G. A. *Lectsii po prirodovedcheskoj mikrobiologii*. Moscow: Nauka, 2003, 348 p. (in Russ.).]
 7. Заварзин Г. А., Герасименко Л. М., Жилина Т. Н. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // *Микробиология*. 1993. Т. 62, вып. 6. С. 1113–1126. [Zavarzin G. A., Gerasimenko L. M., Zhilina T. N. Cyanobacterial Communities in Hypersaline Lagoons of Lake Sivash. *Mikrobiologiya*, 1993, vol. 62, iss. 6, pp. 1113–1126. (in Russ.).]
 8. Исаченко Б. Л. Микробиологические исследования над грязевыми озерами // *Труды Геологического комитета*. 1927. Вып. 148. С. 15–21. [Isachenko B. L. Mikrobiologicheskie issledovaniya nad gryazevymi ozerami (Microbiological Analysis over Mud Lakes). *Trudy Geologicheskogo komiteta*, 1927, iss. 148, pp. 15–21. (in Russ.).]
 9. Мейер К. И. Сиваш и его флора // *Естествознание и география*. 1916. Т. 21, № 1–2. С. 1–19. [Meier K. I. Flora of Sivash Lake. *Estestvoznaniye i Geografiya*, 1916, vol. 21, nos. 1–2, pp. 1–19. (in Russ.).]
 10. Миходюк О. С., Герасименко Л. М., Венецкая Ю. Ю., Шадрин Н. В. Аноксигенный фотосинтез в планктоне соленых озер Крыма: первые оценки // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 3. С. 50. [Mikhodyuk O. S., Gerasimenko L. M., Venetskaya Y. Y., Shadrin N. V. Anoxygenic photosynthesis in plankton of the Crimean saline lakes: first evaluation. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no 3, pp. 50. (in Russ.).]
 11. Неврова Е. Л., Шадрин Н. В. Донные диатомовые водоросли гиперсоленых водоемов Крыма // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 112–118. [Nevrova E. L., Shadrin N. V. Bottom diatoms in the Crimean hypersaline water bodies. In: *The Black Sea microalgae: problems of biodiversity preservation and biotechnological usage*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 112–118. (in Russ.).]
 12. Празукин А. В., Бобкова А. Н., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н., Шадрин Н. В. Структура и сезонная динамика фитоккомпоненты биокосной системы морского гиперсоленого озера на мысе Херсонес (Крым) // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 1. С. 61–79. [Prazukin A. V., Bobkova A. N., Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N., Shadrin N. V. Structure and seasonal dynamics of the phytocomponent of the bioinert system marine hypersaline lake on cape of Chersonesus (Crimea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no 1, pp. 61–79. (in Russ.).]
 13. Садогурский С. Е. К изучению донной растительности соленых озер Керченского полуострова (Крым) // *Бюллетень Никитского ботанического сада*. 2007. Вып. 94. С. 20–24. [Sadogursky S. E. The benthic vegetation studying of salt lakes on Kerch peninsular (Crimea). *Bulleten Nikitskogo Botanicheskogo sada*, 2007, iss. 94, pp. 20–24. (in Russ.).]
 14. Сеничева М. И., Губелит Ю. И., Празукин А. В., Шадрин Н. В. Фитопланктон гиперсоленых озер Крыма // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 93–99. [Senicheva M. I.,

- Gubelit Y. I., Prazukin A. V., Shadrin N. V. Phytoplankton of the Crimean hypersaline lakes. In: *The Black Sea microalgae: problems of biodiversity preservation and biotechnological usage*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizira, 2008, pp. 93–99. (in Russ.).
15. Федченко Г. П. О самосадочной соли и соляных озерах Каспийского и Азовского бассейнов // *Известия императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии*. 1870. Т. 5. Вып. 1. 112 с. [Fedchenko G. P. The deposited lump salt and salt lakes of the Caspian and Azov sea basins. *Izvestiya Imperatorskogo Obshchestva Lyubitelei Estestvoznaniya, Antropologii i Etnografii*, 1870, vol. 5, iss. 1, 112 p. (in Russ.).]
 16. Шадрин Н. В. Ракообразные в гиперсоленых водоемах: специфика существования и адаптации // *Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: материалы лекций и докл. Междунар. шк.-конф. (Борок, 5-8 ноября 2012 г.)*. Кострома: Костромской печатный дом, 2012. С. 316–318. [Shadrin N. V. Crustaceans in hypersaline waters: specifics of existence and adaptations. In: *Actualnyye problemy izucheniya rakoobraznykh kontinentalnykh vod: lektsii i doklady. Mezhdunar. shkoly-konferentsii. (Borok, 5-8 Nov., 2012)*. Kostroma: Kostromskoj pechatnyi dom, 2012, pp. 316–318. (in Russ.).]
 17. Шадрин Н. В. Альтернативные устойчивые состояния озерных экосистем и критические солёности: есть ли жесткая связь? // *Труды зоологического института РАН*. 2013. Прил. 3. С. 214–221. [Shadrin N. V. Alternative stable states of lake ecosystems and critical salinities: is there a rigid connection? *Proceedings of the Zoological Institute, RAS*, 2013, suppl. 3, pp. 214–221. (in Russ.).]
 18. Шадрин Н. В., Миходюк О. С., Найданова О. Г., Волошко Л. Н., Герасименко Л. М. Донные цианобактерии гиперсоленых озер Крыма // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 100–112. [Shadrin N. V., Mikhodyuk O. S., Naidanova O. G., Voloshko L. N., Gerasimenko L. M. Botton cyanobacteria of the Crimean hypersaline lakes. In: *The Black Sea microalgae: problems of biodiversity preservation and biotechnological usage*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 100–112. (in Russ.).]
 19. Шадрина С. Н., Волошко Л. Н., Шадрин Н. В. Потенциально токсичные цианобактерии в гиперсоленых водоемах Крыма // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 2. С. 22. [Shadrina S. N., Voloshko L. N., Shadrin N. V. Potentially toxic cyanobacteria in the hypersaline waterbodies of the Crimea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no 2, pp. 22. (in Russ.).]
 20. Anufrieva E. Copepods in hypersaline waters worldwide: diversity, environmental, social, and economic roles. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 2014, vol. 88 (s1), pp. 43–45.
 21. Ben-Amotz A., Sussman I., Avron M. Glycerol production by *Dunaliella*. *Experientia*, 1982, vol. 38, pp. 49–52.
 22. Chen H., Jiang J. G. Osmotic responses of *Dunaliella* to the changes of salinity. *Journal of Cellular Physiology*, 2009, vol. 219, pp. 251–258.
 23. Grant W. D. Life at low water activity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 2004, vol. 359, pp. 1249–1267.
 24. Ivanova M. B. Quantitative estimation of zooplankton contribution to the processes of mud formation in hypersaline lakes in the Crimea. *Russian Journal of Aquatic Ecology*, 1994, vol. 3, pp. 63–74.
 25. Oren A. *Halophilic microorganisms and their environments*. Dordrecht: Kluwer Sci. Publ., 2002, 575 p.
 26. Oren A. Microbial metabolism: importance for environmental biotechnology. In: *Environmental biotechnology*. USA: Humana Press, 2010, pp. 193–255.
 27. Oren A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations. *Environmental Microbiology*, 2011, vol. 13, pp. 1908–1923.
 28. Pierce S. K., Edwards S. C., Mazzocchi P. H., Klingler L. J., Warren M. K. Proline betaine: a unique osmolyte in an extremely euryhaline osmoconformer. *The Biological Bulletin*, 1984, vol. 167, pp. 495–500.

29. Renaud S. M., Parry DL., Thinh L. V. Microalgae for use in tropical aquaculture 1: Gross chemical and fatty acid composition of twelve species of microalgae from the Northern Territory, Australia, *Journal of Applied Phycology*, 1994, vol. 6, pp. 337–345.
30. Shadrin N. V. Hypersaline lakes as the polyextreme habitats for life. In: *Introduction to salt lakes sciences*. Beijing: Science Press, 2017, pp. 173–178.
31. Shadrin N. V. Peculiarities of structure, functioning and dynamics of the salt lake ecosystems. In: *Introduction to salt lakes sciences*. Beijing: Science Press, 2017, pp. 179-186.
32. Shadrin N. V., Anufrieva E. V. Dependence of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) halotolerance on exoosmolytes: new data and a hypothesis. *Journal of Mediterranean Ecology*, 2013, vol. 12, pp. 21–26.
33. Shadrin N., Zheng M., Oren A. Past, present and future of saline lakes: research for global sustainable development. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2015, vol. 33, no 6, pp. 1349–1353.

BRIEF REVIEW OF PHOTOTROPHS IN THE CRIMEAN HYPERSALINE LAKES AND LAGOONS: DIVERSITY, ECOLOGICAL ROLE, THE POSSIBILITY OF USING

N. V. Shadrin¹, E. V. Anufrieva¹, S. N. Shadrina²

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Komarov Institute of Botany of RAS, St. Petersburg, Russian Federation

E-mail: snickolai@yandex.ru

Widespread, including in Crimea, hypersaline waters are among the most extreme habitats of the planet. The need to adapt organisms to living in polyextreme environment has led to the development of a variety of adaptive mechanisms with a synthesis of unique secondary metabolites, which makes organisms dwelling hypersaline waters very promising to use them in different areas of biotechnology and aquaculture. There are three groups of phototrophs using different types of phototrophy in the Crimean hypersaline waters: oxygenic photosynthesis (cyanobacteria, microalgae, and plants), anoxygenic photosynthesis (purple and green bacteria) and proton bacteriorhodopsin pump (archaea). Diversity and roles of these groups in the Crimean lakes and lagoons as well as some perspectives of their practical use are discussed.

Keywords: phototrophic organisms, primary production, osmolytes, cyanotoxins, biotechnology