

УДК 582.232:574.58

## РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2020 г. Н. А. Андреева<sup>1</sup>, \*, В. В. Мельников<sup>2</sup>, \*\*, Д. Д. Снарская<sup>3</sup>, \*\*\*

<sup>1</sup>Институт природно-технических систем, Севастополь 299011, Россия

<sup>2</sup>Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург 198504, Россия

\*e-mail: andreeva.54@list.ru

\*\*e-mail: sevlin@rambler.ru

\*\*\*e-mail: dina.snarskaya@spbu.ru

Поступила в редакцию 08.04.2019 г.

После доработки 23.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Проанализированы современные данные об особенностях биологии цианобактерий, их роли как фотосинтетиков, азотфиксаторов и продуцентов биологически активных веществ, а также сведения о распространении этих микроорганизмов в различных морских экосистемах. Обсуждается существование в морской среде симбиозов цианобактерий с широким спектром эукариотических организмов.

*Ключевые слова:* цианобактерии, морские экосистемы, симбиозы с цианобактериями

**DOI:** 10.31857/S013434752003002X

Цианобактерии (ЦБ), ранее называвшиеся сине-зелеными водорослями, сине-зелеными бактериями или Cyanophyta, – это тип бактерий, получающих энергию посредством фотосинтеза. В эволюции жизни на Земле ЦБ сыграли особую роль как первичные продуценты атмосферного кислорода. Полагают, что первые на Земле (докембрийские) экосистемы состояли только из прокариотических организмов, в том числе ЦБ. Вероятно, благодаря их интенсивному развитию в этот период произошло так называемое Великое кислородное событие (или кислородная катастрофа), которое имело огромное значение для эволюции живых организмов (Schopf, 2012; Lyons et al., 2014). В это же время ЦБ активно участвовали в создании известковых пород (строматолитов). В результате деятельности ЦБ, а в дальнейшем и эукариотических фотосинтетиков сформировалась современная система океан–атмосфера (Butterfield, 2015). Как показали исследования, эта группа микроорганизмов является предшественником хлоропластов, присутствующих у всех представителей растительного царства. Предполагается, что до позднего неопротерозоя хлоропласты были самостоятельными фикобионтами (Butterfield, 2015). В настоящее время ЦБ активно влияют на жизнь на Земле как производители кислорода на планете, эффективные фиксаторы атмосферного азота и основные производители органического вещества в экосистемах (Gaysina et al., 2019). Бла-

годаря широкому адаптивным возможностям они распространены практически во всех экологических нишах и формируют разнообразные эндофитные и симбиотические ассоциации (Cyanobacteria ..., 2003). В морских экосистемах ЦБ составляют значительную часть океанического фитопланктона, образуют пленки на камнях в литоральной зоне (Lee, 2008), обнаружены также в донных отложениях и в симбиозе с другими гидробионтами (Cyanobacteria ..., 2003; Gaysina et al., 2019), являясь неотъемлемой частью биотопов Мирового океана. Однако, несмотря на экологическое значение, ЦБ недостаточно учитываются или вовсе игнорируются во многих исследованиях по биоразнообразию (Rejmánková et al., 2004).

Цель настоящего обзора – обобщить опубликованные данные о распространении и биологическом разнообразии ЦБ в морских экосистемах (в том числе полуискусственных) и симбиотических ассоциациях, а также отметить особенности биологии и физиологии этих организмов, определяющие характер их взаимодействия с отдельными компонентами экосистем и роль в экосистемах в целом. Данная информация позволит привлечь более пристальное внимание к ЦБ как к одной из основных и важнейших составляющих морской биоты.

*Происхождение, систематика и особенности биологии цианобактерий*

ЦБ представляют собой группу чрезвычайно разнообразных грамотрицательных прокариот, появившихся на Земле в архейскую эру предположительно 2.7–3.5 млрд лет назад, а возможно, и в более ранний период (Саут, Уиттик, 1990; Schopf, 2012). Таксономические критерии для ЦБ были существенно изменены с появлением электронной микроскопии и молекулярного анализа. В настоящее время предлагается называть ЦБ цианопрокариотами (Komárek, 2018) и для понимания их классификации использовать “полифазный подход”, включающий все критерии, полученные в результате морфологических, биохимических, молекулярных и филогенетических исследований. Микроорганизмы, входящие в группу цианопрокариот, отнесены к восьми порядкам: Gloeobacterales, Synechococcales, Oscillatoriales, Chroococcales, Pleurocapsales, Spirulinales, Chroococcidiopsidales и Nostocales (Komárek et al., 2014). К концу прошлого века было известно около 2000 видов ЦБ (Вассер и др., 1989; Громов, 1996), а за последние десятилетия описано более 50 новых родов (Komárek et al., 2014).

ЦБ характеризуются рядом уникальных особенностей. Это прокариоты, не имеющие клеточных органелл и способные размножаться бинарным делением; их клеточная стенка состоит из пептидогликана (муреина); многие виды имеют слизистую капсулу вокруг клеточной стенки; содержат хлорофилл *a*, по строению сходный с хлорофиллом эукариотических растений, а также фикобилиновые пигменты (голубой – фикоцианин и красный – фикоэритрин) и каротиноиды; выделяют кислород при фотосинтезе. Многие представители этой группы при освещении ближним инфракрасным светом могут синтезировать хлорофиллы *d* и *f* (Chen et al., 2010; Аллахвердиев и др., 2016). В сублитеральной зоне морей ЦБ находили на глубине нескольких десятков метров, где они существовали благодаря способности к хроматической адаптации (Ефимова и др., 2018). В качестве источника углерода для синтеза необходимых углеводов ЦБ могут использовать CO<sub>2</sub>, запасая его в виде гликопротеида, сходного с гликогеном. Фототрофный тип питания является для ЦБ основным, но не единственным. Кроме настоящего фотосинтеза ЦБ способны к фоторедукции, фотогетеротрофии, автогетеротрофии, гетероавтотрофии и даже к полной гетеротрофии (Cohen, Gurevitz, 2006; Пиневиц, 2006). При наличии в среде органических веществ ЦБ используют их в качестве дополнительных источников энергии. Считается, что практически все виды ЦБ – потенциальные миксотрофы (Сиваш и др., 2004; Абдуллин и др., 2016). Благодаря способности к смешанному питанию они могут жить и

быть активными в экстремальных для фотоавтотрофной жизни условиях, например, в строго анаэробных условиях и в атмосфере сероводорода (сероводородный слой Черного моря). В таких экологических нишах почти отсутствует конкуренция, что позволяет им доминировать (Zubkov, 2009; Hess et al., 2016). Некоторые ЦБ могут фиксировать атмосферный азот, включать его в биомолекулы протеинов и нуклеиновых кислот. Данные микроорганизмы способствуют накоплению азота: до 10% от общего баланса в мезотрофных водоемах и до 80% – в эвтрофных. Фиксация азота характерна для всех гетероцистных форм, а также отмечена у не имеющих гетероцисты планктонных видов, образующих большие колонии, например, у *Trichodesmium* Ehrenberg ex Gomont 1892 и некоторых других колониальных ЦБ с очень мелкими одиночными клетками (Carpenter, Price, 1976; Bryceson, Fay, 1981). Для Атлантического океана биологическая фиксация азота оценивается в 14 Тг (1 тераграмм, Тг = 10<sup>12</sup> г или 1 млн тонн) за год (Großkopf et al., 2012). Известно, что клетки ЦБ могут быстро поглощать фосфор (как минеральный, так и органический). Это имеет значение при переносе в эвфотическую зону запасов фосфора, аккумулированных в донных отложениях или поступающих из других источников (Pentecost, Witton, 2012). ЦБ способны активно развиваться даже в таких неблагоприятных условиях, как, например, морские донные осадки из мест захоронения токсических веществ. Исследование образцов морских грунтов, отобранных в местах захоронения химического оружия в Керченском проливе, показало, что здесь доминировали ЦБ из порядков Oscillatoriales и Nostocales, включающих несколько родов: *Lyngbya* Agardh ex Gomont 1892, *Gloeothrichia* Agardh ex Bornet et Flahault 1886, *Microcystis* Kützing 1833, *Phormidium* Kützing ex Gomont 1892, *Calothrix* Bornet et Flahault 1886, *Tolypothrix* Kützing ex Bornet et Flahault 1888, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault 1888 и *Anabaena* Bory de Saint-Vincent ex Bornet et Flahault 1886 (Андреева, 2007; Андреева и др., 2008). В то же время в условно чистых морских грунтах ЦБ отсутствовали, что указывает на возможность их использования в качестве индикаторов загрязнения морских донных отложений (Смирнова, 2013).

В процессе жизнедеятельности ЦБ выделяют в окружающую среду до 40% ассимилированного ими углерода в виде аминокислот и их амидов, а также большое количество разнообразных вторичных метаболитов, относящихся к биологически активным соединениям (белковые вещества, углеводы, липиды, органические кислоты, стероиды, изопреноиды, фитогормоны, экомоны, фенольные соединения, витамины). У некоторых метаболитов обнаружены потенциально полезные фармацевтические свойства, такие как про-

тивоопухолевого, антибактериального (антибиотического широкого спектра действия), противовирусного и др. (Сиренко, Козицкая, 1988; Nagarkar, 2002; Yadav et al., 2012; Гольдин, 2013). Некоторые представители этой группы обладают фунгицидным и антигельминтным свойствами (Gupta et al., 2013). Благодаря образованию разных химических соединений ЦБ могут вступать в разнообразные аллелопатические взаимоотношения в альгоценозах. Причем в морской среде аллелопатический эффект имеет более специфический характер, чем в пресной. Это связано с высоким фоном галогенов в морской воде и с их включением в синтез биологически активных соединений водорослей (Suikkanen, 2008; Žak et al., 2012; Гольдин, 2013). Особой группой веществ, образуемой многими видами ЦБ, являются токсические метаболиты (Сиренко, Козицкая, 1988; Поляк, Сухаревич, 2017), которые не только определяют качество воды, но и формируют водные биоценозы в результате подавления и отмирания отдельных их компонентов.

#### *Распространение и экологическая роль цианобактерий в морских экосистемах*

ЦБ обнаружены во всех океанах и представлены разными морфологическими формами, способными варьировать в зависимости от сезона и географической локализации. Они входят в состав планктона и бентоса пресных вод и морей. Находясь в начале большей части пищевых цепей, ЦБ производят биологически активные вещества и значимую долю кислорода, поступающего в атмосферу. Большинство видов ЦБ являются убиквидами и космополитами, т.е. формами, приуроченными к широкому спектру экологических ниш. Особый интерес представляют морские ЦБ. В океаническом фитопланктоне они немногочисленны, но в акваториях внутренних морей с повышенной степенью эвтрофикации количество одновременно встречающихся видов может быть больше 20. Особенно многочисленны ЦБ порядка Oscillatoriales (см.: Paerl, 2012).

**Фитопланктон.** Считается, что с открытием в конце 1970-х и 1980-х гг. одноклеточных цианобактерий в составе морской микробиоты радикально изменился взгляд на функционирование и структуру морских экосистем. Основные представители этой экологической группы – кокоидные цианобактерии родов *Synechococcus* Nägeli 1849, *Synechocystis* Sauvageau 1892 и *Prochlorococcus* Chisholm et al., 1992 (см.: Ferris, Palenik, 1998; Scanlan, 2001). Фотоавтотрофный пикопланктон доминирует на обширном пространстве Мирового океана и занимает ключевое положение в начале морских пищевых цепей, являясь потенциальным поставщиком углерода. Доминирование очень мелкого (диаметр 0.6 мкм) *Prochlorococcus*

*ococcus* в центральной части Тихого океана (район Гавайских островов) может привносить 40% хлорофилла и 30% живого углерода, при этом образуется “микробиальная петля”, которая очень эффективна при рециркуляции минеральных элементов. Продукция более крупного *Synechococcus* в Саргассовом море оценивается в 5–30%; его доминирование может приводить к образованию относительно крупных гранул, способствующих эффективному экспорту углерода на более высокие трофические уровни. Подсчитано, что 20% фотосинтетической продукции океанов производят планктонные ЦБ (Белякова и др., 2006). Предполагается, что наряду с бактериями они играют ключевую роль в “микробиальной петле” (Голубков, 2013). В Тихом океане в массовом количестве развивается нитчатая азотфиксирующая форма *Trichodesmium* (см.: Lee, 2008). В поверхностных водах южной части океана между Австралией и Антарктидой в летнее время 1985–1986 гг. в большом количестве обнаружены фикоэритрин-содержащие хроококкоидные ЦБ (Marchant et al., 1987). Основной детерминантой их численности была температура, с которой было экспоненциально связано число клеток. Иногда потенциальным барьером для роста и распространения ЦБ являлось повышение солёности. Однако некоторые аборигенные формы проявляют толерантность к колебаниям этого показателя, поэтому чувствительность или адаптивность к повышенной солёности может быть использована в качестве одного из таксономических критериев для ЦБ (Paerl, 2012). Из образцов воды, отобранных в северной части Ионического моря (Caroppo et al., 2006), выделены ЦБ, принадлежащие к родам *Staniaeria* Komárek et Anagnostidis 1986, *Geitlerinema* (Anagnostidis et Komárek) Anagnostidis 1989, *Leibleinia* (Gomont) Hoffmann 1985, *Leptolyngbya* Anagnostidis et Komárek 1988, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont 1822, *Pseudanabaena* Lauterborn 1915 и *Spirulina* Turpin ex Gomont 1892. Отмечены высокая пространственная изменчивость численности и биомассы фитопланктона и его развитие в зависимости от температуры и наличия в среде биогенов. В образцах, собранных у побережья Северного Кипра (Ulcaý et al., 2015), выявлено 47 таксонов ЦБ: Chroococcales – 15, Oscillatoriales – 20 и Nostocales – 12. Из них в Средиземном море впервые обнаружены *Aphanocapsa litoralis* (Hansgirg) Komárek et Anagnostidis 1890, *Coelosphaerium minutissimum* Lemmermann, 1900, *Chroococcus* cf. *turicensis* (Nägeli) Hansgirg 1887, *Chroococcus varius* A. Braun in Rabenhorst 1876, *Spirulina tenerima* Kützing ex Gomont 1892, *Calothrix fuscoviolacea* P. Crouan et H. Crouan ex Bornet et Flahault 1886, *Rivularia nitida* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886 и *Scytonematopsis pilosa* (Harvey ex Bornet et Flahault) I. Umezaki et M. Watanabe 1994. В прибрежных водах Индии зарегистрировано 240 видов морских ЦБ из 50 родов, принад-

лежащих к 14 семействам, из которых только 34 вида были гетероцистными (Thajuddin, Subramanian, 1992; Thajuddin et al., 2000). Отмечено, что в 1991–2003 гг. в этом регионе наблюдалось сокращение биоразнообразия ЦБ на 30 видов (Thajuddin et al., 2000). В фитопланктоне Балтийского моря (Stal et al., 2003), характеризующегося низкой соленостью, распространены виды *Synechococcus* spp., *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault 1886, *Aphanizomenon flos-aquae* (Linnaeus) Ralfs ex Bornet et Flahault 1888, *Microcystis* и *Anabaena* spp. (см.: Mazur-Marzec, Pliński, 2009). В Прибалтике *N. spumigena* является основным токсичным видом, продуцирующим гепатотоксин нодуларин. Здесь же обнаружена *Anabaena* sp., продуцирующая гепатотоксин микроцистин (O’Neil et al., 2012). В разных районах Балтийского моря значения биомассы азотфиксирующих родов ЦБ *Aphanizomenon* A. Morren ex Bornet et Flahault 1888, *Nodularia* Mertens 1822 и *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffmann et Komárek 2009 заметно различались (Wasmund et al., 2017). Род *Nodularia*, образующий поверхностные скопления, чаще встречался в центральной и южной частях Балтийского моря, в северной части доминировал род *Aphanizomenon*. По данным Ковалевой (2006), в планктоне прибрежной части Азовского моря встречались виды ЦБ из порядков Chroococcales (роды *Merismopedia* Meyen 1839, *Synechocystis*, *Gomphosphaeria* Kützing 1836, *Coelosphaerium* Nägeli 1849, *Microcystis*) и Oscillatoriales (*Planktolynghya* Anagnostidis et Komárek 1988, *Planktothrix* Anagnostidis et Komárek 1988, *Phormidium*, *Lyngbya*). В летний сезон *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena* (Nostocales) и *Microcystis aeruginosa* Kützing 1846 (Chroococcales) часто вызывали “цветение” в Таганрогском заливе. Обширная сероводородная зона в Черном море, вероятно, определяет своеобразие черноморских альгоценозов.

При исследовании пространственного распределения одноклеточных ЦБ рода *Synechococcus* в Черном, Мраморном, Эгейском и Средиземном морях выявлены значительные различия в количестве клеток как по вертикали, так и по горизонтали (Uysal, 2006). В поверхностном слое Черного моря на неоднородность распределения клеток основное влияние оказывала соленость. При этом наблюдалось уменьшение размеров клеток от поверхности к глубине (Uysal, 2006). С помощью спектрометрии, эпифлуоресцентной микроскопии и проточной цитометрии были определены пигментный состав, размер, а также количество фикоэритринсодержащих одноклеточных ЦБ *Synechococcus* spp. в зависимости от глубины и выявлена значительная корреляция между численностью клеток и физико-химическими параметрами окружающей среды (Uysal, 2001). В подповерхностном слое, содержащем максимальное

количество хлорофилла, клетки флуоресцировали ярче и дольше, чем клетки с поверхностного слоя и с большей глубины; они также были крупнее, чем клетки из глубинных слоев. В связи с разной интенсивностью флуоресценции изоляты значительно различались по скорости роста при их акклиматизации к разной глубине. Четко выраженный пик обилия этих организмов, приходящийся на горизонты 25–35 м, выявлен на глубоководных станциях Черного моря (Шалапенко, 1991), здесь количество ЦБ было максимальным для Мирового океана. Максимумы обилия были приурочены к градиентным температурным зонам. На станциях в северо-западной части Черного моря распределение ЦБ носило иной характер. По данным Гольдина (2012), в Азово-Черноморском бассейне в последние годы увеличивается число массовых видов из родов *Lyngbya*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Limnothrix* Meffert 1987, *Anabaena* и *Gloeocapsa* Kützing 1843. Предполагается, что рост видовой разнообразия могли вызвать эвтрофикация и повышенная температура. Так, в Одесском заливе Черного моря при аномальном температурном режиме летом 2010 г. впервые отмечено массовое развитие нитчатой гетероцистной ЦБ *Nodularia spumigena* и в составе фитопланктона обнаружены скопления ЦБ *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brebisson ex Bornet et Flahault 1886 (Александров и др., 2012), вызвавшие “цветение” воды в данном регионе. В фитопланктоне акватории прибрежной зоны четырех различающихся по степени антропогенного воздействия бухт Севастополя (Мартынова, Карантинная, Артиллерийская и Южная) среди ЦБ доминировали представители осциляториевых и порядка Nostocales, относящиеся к родам *Spirulina*, *Oscillatoria*, *Lyngbya* (порядок Oscillatoriales), а также *Anabaena*, *Calothrix*, *Tolypothrix* (порядок Nostocales) и род *Microcystis* (порядок Chroococcales) (см.: Андреева, 2017а).

В литературе рассматриваются разные аспекты экологических последствий глобального потепления и его влияние на развитие ЦБ, а также других представителей фитопланктона в пресноводной, эстуарной и морской среде (Paerl, Paul, 2012). ЦБ обычно “предпочитают” теплую воду и высокую освещенность, поэтому в субтропических эстуариях они доминируют в теплое время года. Предполагается, что изменение температуры воздуха и количества осадков в результате глобального потепления, колебания уровня Тихого океана, происходящие каждые 10 лет, и южное изменение Эль-Ниньо могут повлиять на первичную продуктивность в планктонных сообществах, например, способствовать размножению токсичных ЦБ, которые заметно изменяют химизм окружающей среды (Глобальное потепление..., 2012). Однако потепление океанических вод может значительно ограничить рост и разнообразие видов микро-

дорослей и ЦБ, что, в свою очередь, повлияет на глобальный углеродный цикл (Маленькие организмы..., 2012). Канадские ученые установили, что в результате потепления океана количество фитопланктона снижается на 1% в год (Температура..., 2010). Показано, что морской фитопланктон также может регулировать температуру атмосферы (Большая Энциклопедия..., 2016).

**Перифитон.** Данных о встречаемости ЦБ в морских сообществах в качестве обрастателей сравнительно немного. Исследование численности пикоцианобактерий в перифитонных микроценозах Кольского залива Баренцева моря показало, что их количество было на один-три порядка ниже, чем в умеренных и тропических районах Мирового океана, и настолько же выше, чем в открытых водах Баренцева моря и некоторых других северных морей (Мирошниченко, 2016). В перифитоне Кольского залива обнаружено от 55 до 65 видов цианопрокариот, относящихся к семействам *Pseudanabaenaceae*, *Phormidiaceae* и *Xenocossaceae* (Луценко и др., 2013; Мирошниченко, 2016). Здесь доминировали *Leibleinia nordgaardii* Anagnostidis et Komárek 1988, *L. epiphytica* (Hieronymus) Compère 1985, *Gloeocapsopsis crepidinum* (Thuret) Geitler ex Komárek 1993, *Calothrix scopulorum* J. Agardh ex Bornet et Flahault 1886, *Pseudophormidium battersii* (Gomont) Anagnostidis 2001 и *Lep- tolyngbya fragilis* (Gomont) Anagnostidis et Komárek 1988. Большинство перифитонных видов были обрастателями неживых субстратов, эпифитами или аллохтонными формами. В донных осадках сероводородной зоны Черного моря обнаружено 17 видов водорослей, относящихся к шести отделам, причем наибольшим разнообразием (6 видов) характеризовались ЦБ *Anabaena spiroides* Klebahn 1895, *Gloeocapsa* sp. и другие (Нестерова, Теренько, 2012). Авторы высказали предположение, что в глубоководных осадках сероводородной зоны могут сохраняться чисты и споры некоторых видов планктонных водорослей. В литоральной зоне у побережья Шотландии ЦБ были представлены видами родов *Calothrix*, *Phormidium*, *Nodularia*, *Gloeotheca* Nägeli 1849 и *Rivularia* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886 (Little, 1973), которые встречались в виде черной пленки, покрывающей камни у верхнего предела прилива. Большинство ЦБ, обнаруженных в литоральной зоне, являются фиксаторами азота и вносят значительный вклад в продуктивность скалистых берегов и коралловых рифов (Mague, Holm-Hansen, 1975). ЦБ часто доминируют в океанах после массового вымирания других гидробионтов. Данные организмы эволюционировали в условиях древней Земли, когда наряду с повышенным ультрафиолетовым (УФ) облучением на них влияли такие факторы, как гипоксия, высокая температура, высокие концентрации железа, сульфидов и метана. Это позволило ЦБ выработать ряд адаптаций к “жест-

ким” условиям окружающей среды. Именно поэтому ЦБ способны развиваться даже в условиях экологического стресса, вытесняя или заменяя другие организмы. В качестве защиты от неблагоприятных факторов многие ЦБ обладают УФ-поглощающими пигментами. Другие механизмы защиты от УФ-стресса включают антиоксидательные ферменты супероксиддисмутазу, каталазу и глутатионпероксидазу, а также антиоксидантные вещества аскорбат, каротиноиды и токоферолы (Paerl, 2012; Pathak et al., 2019).

**“Цветение” воды,** вызываемое ЦБ, представляет большую опасность для других гидробионтов, ограничивая им доступ к свету и усиливая гипоксию среды обитания, что в дальнейшем приводит к изменению пищевых цепей (Paerl, 2012; Серои, 2019). Однако особо опасно токсическое “цветение” воды. По сравнению с другими таксономическими группами организмов, среди ЦБ обнаружено наибольшее число видов, продуцирующих токсины (Биргер, 1979; Поляк, Сухаревич, 2017), преимущественно гепатотоксины, нейротоксины и раздражающие токсины, которые относятся к алкалоидам, фенольным соединениям и пептидам, а также к веществам неизвестной природы (Metcalf, Codd, 2009). Некоторые очищенные цианотоксины классифицируются как химическое оружие наряду с наиболее токсичными природными соединениями, известными в настоящее время. Метаболиты, обладающие токсичным действием, способны продуцировать такие морские ЦБ, как *Nodularia*, *Lyngbya* и *Trichodesmium*. У животных и человека, соприкоснувшихся с этими организмами, существенно изменяются и нарушаются жизненно важные внутриклеточные процессы (Сиренко, Козицкая, 1988; Mazur-Mazzeo, 2006). У *Lyngbya majuscula* Harvey ex Gomont 1892, распространенной в морских тропических районах, выявлено наибольшее количество токсинов, вызывающих поражение кожи, глаз и верхних дыхательных путей у купающихся людей (Oceans and health..., 2005). В солоноватых водах (Балтийское море, водоемы Австралии, Новой Зеландии) опасность для животных и человека связана с токсинами, образуемыми *Nodularia spumigena* (см.: Pattanaik et al., 2010).

**Полуискусственные экосистемы.** ЦБ широко распространены в полуискусственных экосистемах, например, в морских прибрежных вольерах для содержания дельфинов, где наблюдается повышенная эвтрофикация. Наиболее разнообразен фитопланктон в местах, плотно населенных морскими животными (Смирнова и др., 1999). В прибрежных вольерах с дельфинами выявлено более 20 родов ЦБ из порядков Chroococcales, Pleurocapsales, Oscillatoriales, Nostocales и Stigonematales (Андреева, 2015; Андреева и др., 2015). Самыми многочисленными были представители порядков Oscillatoriales (*Oscillatoria*, *Phormidium*,

*Lyngbya*, *Leptolyngbya*, *Spirulina* и др.) и Chroococcales (*Aphanocapsa* Nägeli 1849, *Cyanothece* Komárek 1976, *Microcystis*, *Gloeocapsa*). В микроальгоценозах перифитона (обрастаний) вольеров также присутствовали ЦБ, принадлежавшие к пяти порядкам, среди которых доминировали представители осцилляториевых и порядка Nostocales (более 26 родов) (Андреева, 2017а, 2017б; 2018). В перифитоне также часто встречались представители родов *Microcystis* (порядок Chroococcales), *Spirulina* (порядок Oscillatoriales) и *Calothrix* (порядок Nostocales). В донных отложениях прибрежных вольеров с дельфинами обнаружено несколько родов осцилляториевых, нитчатые гетероцистные (*Anabaena*), которые не были найдены в фитопланктоне, и некоторые другие формы ЦБ (*Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Chroococcopsis* Geitler 1925) (Андреева, 2015).

Особое место занимают ЦБ, поселяющиеся на кожных покровах млекопитающих (Гольдин, 2010, 2013; Андреева и др., 2015). На кожных покровах дельфинов, содержащихся в дельфинариях, обнаружено 24 вида микроводорослей (в том числе ЦБ). Отмечено, что их видовое разнообразие возрастало при ухудшении здоровья животных, однако не удалось проследить какую-либо взаимосвязь между частотой встречаемости конкретных видов-эпифитов на коже животных и в окружающей среде (Гольдин, 2009). Нами в альгоценозах кожных покровов дельфинов обнаружено от 1 до 5 видов ЦБ, в основном представителей порядка Oscillatoriales (родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Leptolyngbya*, *Spirulina*), а также родов *Chroococcus*, *Microcystis*, *Merismopedia*, *Cyanosarcina* Kováčik 1988, *Myxosarcina* Printz 1921, *Gloeocapsa*, *Pleurocapsa* Thuret 1885 и *Chroococcopsis* (см.: Андреева и др., 2015). Роль ЦБ, обитающих на коже дельфинов, как непосредственных возбудителей заболеваний в литературе практически не освещена, хотя указывается на их возможное участие в патологических процессах у животных (Биркун, Гольдин, 1997). Предполагают, что, находясь в сообществе с бактериями, грибами и простейшими в местах кожных поражений, они могут способствовать внедрению патогенных микроорганизмов и препятствовать репаративным процессам (Гольдин, 2013). Микроводоросли и ЦБ, составляющие фитопланктон, выявлены также в аквакультурах морских моллюсков, креветок и рыб, где в качестве корма используются ЦБ рода *Arthrospira* (см.: Muller-Feuga et al., 2003). При культивировании моллюсков в содержимом их желудков и в псевдофекалиях наряду с эукариотическими водорослями присутствуют ЦБ (Попелова, 2015). Однако вторичные метаболиты ЦБ могут придавать продукции аквакультуры нежелательный вкус и запах, ухудшая ее питательный статус. Кроме этого, цианотоксины некоторых видов являются причиной гибели культивируемых

гидробионтов или накапливаются в продукте, что опасно для потребителя (Smith et al., 2008). В то же время количество питательных веществ в ЦБ может быть выше, чем в эукариотических водорослях; ЦБ способны развиваться при низком содержании в среде кислорода и более эффективно фотосинтезировать при слабом освещении. Цианобактерии меньше реагируют на мутность, высокую концентрацию аммиака и повышенную температуру, поэтому не исключена возможность использования их в эвтрофных условиях аквакультуры (Rodgers, 2008).

**Симбиоз.** В литературе имеются сведения о широком распространении симбиоза ЦБ и различных морских гидробионтов, причем наиболее часто симбиоз встречается в олиготрофных зонах (Carpenter, Foster, 2003). Формирование подобных симбиотических ассоциаций может иметь большое значение при химической защите, а также обеспечении партнеров энергией и органическими продуктами фиксации углерода или азота. Между симбионтами существует тесная метаболическая связь. Симбиотические ассоциации между диатомовыми водорослями и нитчатыми азотфиксирующими ЦБ отмечены в тропических и субтропических водах (Marine Pelagic..., 1992). В планктоне теплых морей нитчатая ЦБ *Richelia intracellularis* J. Schmidt 1901 часто встречалась как свободноживущая и в симбиозе с диатомеями *Rhizosolenia* Brightwell 1858 и *Chaetoceros* Ehrenberg 1844 (см.: Киселев, 1969). Здесь были обнаружены и цианобактерии-эпифиты, которые поселялись в слизи других планктонных ЦБ, например, *Phormidium muscicola* Naumann et Huber-Pestalozzi 1929 и *Lyngbya endophytica* Elenkin et Hollerbach 1938. Азотфиксирующая ассоциация *Rhizosolenia*–*Richelia* была распространена преимущественно в центральной части Тихого океана; в олиготрофных морях встречались симбиозы ЦБ и диатомовых *Hemiaulus* spp. (Marine Pelagic..., 1992). В морской среде образуются симбиозы ЦБ и других эукариотических организмов, включая растения, грибы, губки и протисты (Adams, 2000; Rai et al., 2000; Carpenter, 2002; Carpenter, Foster, 2003; Bergman et al., 2007). Эти симбиозы могут иметь значение в биогеохимических процессах прибрежных и открытых океанических районов. Являясь фотоавтотрофами, а в большинстве случаев факультативными гетеротрофами и фиксаторами азота, ЦБ могут обеспечивать нефотосинтезирующих хозяев необходимыми элементами питания. В свою очередь, хозяева защищают их от хищничества и таких экстремальных условий окружающей среды, как высокая интенсивность света и высушивание (The Prokaryotes, V. 1..., 2006). Симбиозы азотфиксирующих ЦБ и фотосинтезирующих эукариот особенно важны в лимитированной по азоту среде. Недавно было обнаружено, что широко распространённая планктонная азот-

фиксирующая ЦБ образует ассоциацию с одноклеточным представителем Rhynchospora, близкородственным к таксону, выявленному в окаменелостях (Thompson et al., 2012). Предполагается, что это партнерство носит взаимовыгодный характер. При изучении нескольких родов динофлагеллят было выявлено как минимум 3 (возможно, 4) формы симбиотических ЦБ и 2 вида симбиотических отношений этих организмов. В качестве эктосимбионтов ЦБ обнаружены у динофитовых из родов *Ornithocercus* Stein 1883, *Histoneis* и *Citharistes* Stein 1883. При этом ЦБ располагались в районе клеточного пояса (Carpenter, Foster, 2003; Not et al., 2016). У рода *Amphisolenia* Stein 1883 цианобактериальные клетки находились в цитоплазме хозяина (Carpenter, Foster, 2003). В симбиозе с динофлагеллятами ЦБ могли осуществлять азотфиксацию, но теряли эту способность после выделения из хозяев в культуру.

В морской среде широко распространены эпифитные ЦБ, обитающие на макроводорослях. Так, у зеленой сифоновой водоросли *Codium* Stackhouse 1797, встречающейся в европейских и американских прибрежных водах, на концах тонких переплетенных нитей образуется слой крупных продолговатых пузырей, содержащих хлоропласты. Между этими пузырями концентрация кислорода понижена, поэтому присутствующие там ЦБ способны к фиксации азота (Carpenter, Foster, 2003). Эпифитные ЦБ, обитающие на бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753, в загрязненной нефтепродуктами акватории Кольского залива представлены одиночными клетками, а также нитчатыми и колониальными формами с мелкими клетками (*Lyngbya*, *Plectonema* Thuret ex Gomont 1892, *Phormidium*) (см.: Пуговкин и др., 2018). В прибрежных районах Пакистана зарегистрировано 66 видов ЦБ, прикрепленных к поверхности семи видов красных водорослей. ЦБ относились к порядкам Nostocales (41 вид), Chroococcales (17 видов), Chamaesiphonales (6 видов) и Pleurocapsales (2 вида). С водорослью *Hypnea pannosa* J. Agardh 1847 было связано наибольшее число видов ЦБ (23), а с *Calliblepharis fimbriata* (Greville) Kützing 1843 – наименьшее (6) (Bano, Siddiqui, 2017). В западной части Индийского океана исследованы биоразнообразие и диазототрофная способность различных цианобактериальных эпифитов, колонизирующих морские травы вида *Syrtodoclea rotundata* Ascherson et Schweinfurth 1870. Высказано предположение, что ЦБ могут быть полезными партнерами морских трав в истощенных азотом водах (Hamisi et al., 2013).

Исследование эпифитов, обитающих на пневмофоре *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. (мангровое дерево), позволило выявить 9 родов ЦБ: *Chroococcus* Nägeli 1849, *Aphanothece* Nägeli 1849, *Aphanocapsa*, *Myxosarcina*, *Oscillatoria*, *Microcoleus* Desmazières ex Gomont 1892, *Lyngbya*, *Phormidium* и *Calothrix*. Они

принадлежали к трем порядкам негетероцистных форм: Chroococcales, Pleurocapsales и Oscillatoriales, а также к порядку Nostocales, включающему гетероцистные ЦБ (Fatimahsari et al., 2014). Интересные данные получены при изучении симбиозов грибов и ЦБ: в морской среде грибы и микроскопические водоросли могут образовывать примитивные морские лишайники и лишайникоподобные симбиозы, встречающиеся на литорали многих морей. У морских лишайников видов *Lichina confinis* (O.F. Müller) C. Agardh 1821 и *L. pygmaea* (Lightfoot) C. Agardh 1820 в качестве цианобактериальных фотобионтов чаще всего выступали штаммы рода *Rivularia* (см.: West et al., 2018). Карпентер и Фостер (Carpenter, Foster, 2003) указывают на существование, по меньшей мере, семи видов действительно водных лишайников, и некоторые из них имели такие цианобактериальные симбионты, как *Chroococcus* sp. и *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault 1888. В олиготрофных водах открытого океана обнаружена диатомовая водоросль *Leptocylindrus mediterraneus* (H. Peragallo) Hasle 1975, формирующая цепочки клеток, на поверхности которых обитает гетеротрофный жгутиконосец *Solenicola setigera* Pavillard 1916. Внутри него находятся одноклеточные ЦБ рода *Synechococcus* sp., и хотя о природе их симбиоза практически ничего неизвестно, считают, что ЦБ могут участвовать в фиксации азота (Carpenter, Foster, 2003). В тропических олиготрофных водах обитает радиолярия *Dictyocoryne truncatum* (Ehrenberg) Nigrini et Moore 1979, предполагается, что в цитоплазме ее клеток присутствуют кокковидные ЦБ. Об их высокой плотности свидетельствует значительное количество фикобилипротеинов, определяемое флуоресцентным методом (Carpenter, Foster, 2003).

Симбиотические отношения ЦБ с морскими губками привлекают исследовательский интерес экологов, эволюционистов и биотехнологов. В ходе изучения симбиозов ЦБ и губок (18 видов) из ранее не исследованного восточного средиземноморского экорегиона Эгейского моря было обнаружено, что изолированные ЦБ представляли собой новые таксоны рода *Synechococcus*, а также семейств Leptolyngbyaceae, Pseudanabaenaceae и Schizotrichaceae, причем симбиоз Schizotrichaceae и губок отмечен впервые (Konstantinou et al., 2018). К настоящему времени известно около 320 видов губок с ЦБ в качестве симбионта, однако сведений о биоразнообразии ЦБ недостаточно (Konstantinou et al., 2018). Симбиотические ЦБ часто обнаруживают у губок, обитающих в Индо-Тихоокеанском регионе, причем биомасса ЦБ может равняться биомассе губки-хозяина (Carpenter, Foster, 2003). Здесь обнаружены симбиозы ЦБ родов *Aphanocapsa*, *Synechocystis*, *Oscillatoria* и *Phormidium*, включающих 12 видов, и 38 родов губок, относящихся к классам Calcarea и Desmospongia. ЦБ, как правило, встречались внеклеточно.

Отмечено, что губки, в которых обнаружены фототрофные симбионты, обычно имели сплюснутую форму, которая позволяла ЦБ максимально поглощать солнечный свет. В этих условиях ЦБ снабжали губок азотом (Li, 2009). Исследование цианобактериальных симбионтов губки *Diacarnus erythraenus* из Красного моря с помощью секвенирования 16S рДНК показало, что ЦБ присутствовали как у взрослых особей, так и у личинок (Open et al., 2005). Использование молекулярных методов позволило получить интересные данные о распределении цианобионтов у губки *Hymeniacidon perlevis*, широко распространенной в морской литорали вдоль Атлантического побережья Португалии. Описаны новые *Xenococcus*-подобные морфотипы ЦБ, выявлены ЦБ *Acaryochloris* sp. и *Synechococcus* sp., а также некультивируемые морские формы ЦБ. Отмечено, что количество цианобионтов в сообществе с губками варьирует независимо от географического положения и, вероятно, связано с сезонными колебаниями (Alex et al., 2012). Симбиотические ЦБ могут участвовать в синтезе токсичных вторичных метаболитов губок, тем самым защищая их от выедания рыбами (Белякова и др., 2006). Опубликована информация о присутствии ЦБ в клетках субэпидермальной соединительной ткани морских червей *Ikedosoma gogoshimense* Ikeda 1904 и *Bonellia fuliginosa* Roland 1822 (Carpenter, Foster, 2003), однако о систематическом положении этих микроорганизмов и симбиотических отношениях авторы не сообщают.

Цианобактерии играют важную роль в современных экосистемах коралловых рифов, являясь основным компонентом эпифитных, эпилитических и эндолитических сообществ, а также микробных матов. Они служат пищей для рифовых организмов и обеспечивают азотом экосистему кораллового рифа. Кроме этого, ЦБ принимают участие в процессах кальцификации и декальцификации (Charpy et al., 2012). В условиях рифов наиболее распространенными хозяевами цианобактериальных симбионтов являются губки и асцидии. Образуя ассоциации с асцидиями из семейства Didemnidae, ЦБ, возможно, снабжают их углеродом и азотом (Carpenter, Foster, 2003). На живых тканях кораллов ЦБ могут входить в патогенные микробные консорциумы, которые в сочетании с другими микроорганизмами вызывают лизис и смерть кораллов, нанося значительный вред сообществам коралловых рифов (Charpy et al., 2012). Установлено, что ЦБ *Phormidium corallyticum* Rützler et Santavy 1983 в микробной ассоциации с серобактерией *Beggiatoa* Trevisan 1842 вызывает заболевание (болезнь “черная подвязка”), что приводит к гибели кораллов в результате создания анаэробных условий и образования сероводорода (Белякова и др., 2006). На коралловых рифах Мирового океана распространены цианобактериальные маты — сложные сообщества

микроорганизмов, в которых доминируют ЦБ. Они выглядят как слоистые пленки толщиной от нескольких миллиметров до двух сантиметров, покрывающие субстрат. ЦБ обычно образуют верхний слой таких сообществ. В морской среде цианобактериальные маты состоят в основном из нитчатых ЦБ *Microcoleus chthonoplastes* Thuret ex Gomont 1892, *Oscillatoria limnetica* Lemmermann 1900, видов родов *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Lyngbia*, *Calothrix*, *Spirulina* и *Scytonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault 1886, а также из одноклеточных ЦБ, принадлежащих к родам *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Pleurocapsa* и *Dermocarpa* P. Crouan et H. Crouan 1858 (The Prokaryotes, V. 4..., 2006). В состав цианобактериальных матов могут входить различные азотфиксирующие ЦБ. Исследования матов в мелководных системах коралловых рифов, расположенных в юго-западной и в северо-западной частях Тихого океана, показали, что таксономический состав сообществ этих регионов практически не различается (Charpy et al., 2010). В микробных матах обоих регионов присутствовали гетероцистная *Anabaena* sp., а также негетероцистные виды *Hydrocoleum majus* Holden 1899 и *Symploca hydronoides* (Harvey) Kützing 1849. Только в северо-западном регионе обнаружены *Oscillatoria bonnemaisonii* Crouan ex Gomont 1892 и *Leptolyngbya* spp., тогда как вид *Hydrocoleum coccineum* Gomont 1892 доминировал на юго-западе. Реже встречались маты, в которых преобладали *H. lyngbyaceum* Kützing 1849, *Phormidium laysanense* Lemmermann 1905 и *Trichocoleus tenerrimus* (Gomont) Anagnostidis 2001. Значительное количество бентических цианобактериальных матов обнаружено на рифах, расположенных вблизи крупных городских районов карибского о-ва Кюрасао (Brocke et al., 2015). Предполагается, что сток питательных веществ из этих районов, повышающий концентрацию органических веществ, стимулировал развитие фототрофов на рифе. Цианобактериальные маты часто встречаются в загрязненной нефтью литоральной зоне о-ва Абу Али у восточного побережья Саудовской Аравии, для которой характерны высокая соленость и температура, а также периодическое высыхание. Здесь доминировали ЦБ родов *Phormidium*, *Microcoleus* и *Schizothrix* Kützing ex Gomont 1892, в меньшей степени — *Oscillatoria* и *Halothece* Margheri, Ventura, Kaštovský et Komárek 2008 (см.: Al-Thukair et al., 2007).

В результате жизнедеятельности сообщества микроорганизмов, называемого цианобактериальным матом, образуются строматолиты, которые чаще всего бывают известковыми или доломитовыми и до сих пор встречаются в самых разных уголках земного шара. Возникновение строматолитов датируется приблизительно периодом раннего докембрия. Это самые древние экосистемы на Земле, продолжающие существовать и в настоящее время. Обнаруженные в окаменевших строматолитах



отпечатки микроорганизмов имеют сходство с современными цианобактериями (Lee, 2008).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цианобактерии (синезеленые водоросли, цианеи, цианوفиты, цианеллы, цианопрокариоты) — одна из древнейших групп организмов, существующих на Земле. Б.В. Громов (1996) считал, что их следует рассматривать как важнейший элемент биосферы. Это космополиты, встречающиеся практически во всех экологических нишах. Данные микроорганизмы — единственный пример прокариотических многоклеточных организмов, у которых наблюдается функциональная специализация клеток. Биологическое разнообразие ЦБ в морских экосистемах достаточно велико, при этом они сумели приспособиться к самым разным, в том числе экстремальным, местообитаниям. Благодаря особенностям метаболизма ЦБ являются одной из важнейших составляющих трофических цепей, а в ряде случаев непосредственно определяют структуру сообщества. ЦБ вносят огромный вклад в баланс биогенных элементов, в первую очередь углерода и азота морских экосистем, а также продуцируют биологически активные соединения (аминокислоты, ферменты, нуклеотиды, нуклеозиды, витамины, антибиотики), посредством которых осуществляют взаимодействие с другими организмами в экосистемах. Особенно велика их роль в аэрации Мирового океана. В то же время массовое развитие ЦБ, в первую очередь видов, продуцирующих токсины, может оказывать негативное влияние на сообщества морских организмов. Токсические “цветения”, приводящие к деградации природных экосистем, способны нанести значительный вред хозяйственной деятельности человека и его здоровью. Необходимо учитывать возможные последствия развития ЦБ и в полуконтинентальных экосистемах, например, морских океанариумах и аквакультуре. В последние годы все более очевидной становится значительная роль ЦБ как партнеров в симбиотических ассоциациях с разнообразными одно- и многоклеточными эукариотными организмами. Особенности биологии ЦБ представляют исключительный интерес для понимания процесса эволюции жизни на Земле, а также для восстановления современных экосистем после природных и антропогенных катастроф. ЦБ могут служить достаточно эффективным показателем при мониторинге качества окружающей среды. Таким образом, информацию о разнообразии ЦБ, безусловно, необходимо учитывать при изучении морских экосистем, для понимания механизмов их формирования и изменения.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ ИПТС № АААА-А19-119031490078-9 и ФИЦ ИнБЮМ РАН № АААА-А18-118021490093-4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б. Миксотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер // Журн. общ. биол. 2016. Т. 77. № 1. С. 54–62.
- Александров Б.Г., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Первый случай “цветения” воды в Черном море водорослью *Nodularia spumigena* Mert. ex Bornet et Flahault (*Cyanoprokaryota*) // Альгология. 2012. Т. 22. № 2. С. 152–165.
- Аллахвердиев С.И., Креслаевский В.Д., Жармухамедов С.К. и др. Хлорофиллы d и f и их роль в первичных процессах фотосинтеза цианобактерий (Обзор) // Биохимия. 2016. Т. 81. № 3. С. 315–328.
- Андреева Н.А. Развитие цианобактерий в морских грунтах, загрязненных токсикантами // Збір. наук. статей міжнар. наук.-практ. конф. “Екологічні проблеми Чорного моря”. Одеса: ІНВАЦ. 2007. С. 8–11.
- Андреева Н.А. Цианобактерии в экосистеме прибрежных вольеров с дельфинами (Черное море) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы II Международ. науч.-практ. конф., посвящ. 105-летию со дня рождения проф. Э.А. Штиной. Киров: ФГБОУ ВО “Вятская ГСХА”. 2015. С. 18–22.
- Андреева Н.А. Альгологические сообщества прибрежной зоны бухт Севастополя // Материалы I Международ. экол. форума “Крым — эколого-экономический регион. Пространство ноосферного развития” 2017 года. Севастополь: Филиал МГУ им. М.В. Ломоносова в г. Севастополе. 2017а. С. 135–139.
- Андреева Н.А. Микробиота и альгофлора среды обитания дельфинов в условиях неволи // Монография. LAP LAMBERT Acad. Publ. 2017б. 80 с.
- Андреева Н.А. Микроводоросли и цианобактерии перифитонных сообществ бухт акватории Севастополя // Материалы докл. IV Всерос. науч. конф. с международ. участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге”. СПб.: Реноме. 2018. С. 11–15.
- Андреева Н.А., Смирнова Л.Л., Антонова Л.С. Альгофлора морских донных отложений, загрязненных химическими токсикантами (Керченский пролив, Черное море) // Материалы международ. науч. конф. и VII Школы по морской биологии “Совре-

- менные проблемы альгологии”. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. 2008. С. 14–16.
- Андреева Н.А., Остапчук Т.В., Коновалова Г.С. Цианобактерии в микроэкоценозах кожных покровов дельфинов (*Tursiops truncatus*) и мест их содержания // Сб. науч. тр. по материалам VIII Международ. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: РОО “Совет по морским млекопитающим”. 2015. С. 34–40.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы: учебник для студентов высш. учеб. заведений. М.: Изд. центр “Академия”. 2006. 320 с.
- Биргер Т.И. Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. Киев: Наукова думка. 1979. 190 с.
- Биркун А.А., Гольдин Е.Б. Микроскопические водоросли в патологии китообразных // Микробиол. журн. 1997. Т. 59. № 2. С. 96–105.
- Большая Энциклопедия Нефти и Газа // 2016. <http://www.ngpedia.ru/id563524p1.html>. (дата обращения: 09.11.2016)
- Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка. 1989. 608 с.
- Глобальное потепление способствует размножению токсичных цианобактерий // Вебмединфо.ру. 2012. <http://www.webmedinfo.ru/globalnoe-poteplenie-sposobstvuet-razmnozheniyu-toksichnyh-cianobakterij.html>
- Гольдин Е.Б. Микроскопические водоросли как биоиндикаторы состояния окружающей среды в местах содержания морских млекопитающих // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. 2009. Вып. 20. С. 105–113.
- Гольдин Е.Б. Эпибионтная альгофлора афалин в черноморских дельфинариях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2. С. 21–29.
- Гольдин Е.Б. Массовые виды цианобактерий и микроводорослей в экосистемах: межвидовые взаимоотношения и ко-эволюционный процесс // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2012. Вып. 7. С. 114–125.
- Гольдин Е.Б. Биологическая активность микроводорослей и ее значение в межвидовых взаимоотношениях // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. Вып. 9. С. 49–76.
- Голубков С.М. Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2013. V. 4. P. 335–353.
- Громов Б.В. Цианобактерии в биосфере // Сорос. образов. журн. Биология. 1996. № 9. С. 33–39.
- Ефимова Т.В., Чурилова Т.Я., Муханов В.С., Сахонь Е.Г. Хроматическая адаптация с-фикоэритрин-содержащих черноморских цианобактерий *Synechococcus* sp. // Вода: химия и экология. 2018. № 4–6. С. 106–115.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука. Ленингр. отд. 1969. 658 с.
- Ковалева Г.В. Микроводоросли бентоса, перифитона и планктона прибрежной части Азовского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2006. 19 с.
- Луценко Е.С., Шалыгин С.С., Давыдов Д.А. Перифитонные цианобактерии литорали Кольского залива Баренцева моря // Вестн. МГТУ. 2013. Т. 16. № 3. С. 472–477.
- Маленькие организмы оказывают сильное воздействие на мировой климат // GeoMan.ru: библиотека по географии. 2012. <http://geoman.ru/news/item/f00/s04/n0000449/index.shtml> (дата обращения: 09.11.2016)
- Мирошниченко Е.С. Бактериоценозы эпилитона литорали южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 2016. 23 с.
- Нестерова Д.А., Теренько Л.М. Видовой состав планктонных водорослей глубоководных осадков Черного и Адриатического морей // Тез. докл. IV Международ. конф. “Актуальные проблемы современной альгологии”. Киев. 2012. С. 207–208.
- Пиневиц А.В. Микробиология. Биология прокариотов: Учебник. В 3 т. Том 1. 2-е изд. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 2006. 352 с.
- Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Токсигенные цианобактерии: распространение, регуляция синтеза токсинов, способы их деструкции // Вода: химия и экология. 2017. № 11–12. С. 125–139.
- Поспелова Н.В. Формирование кормовой базы моллюсков, культивируемых на морской ферме (Кацивели, Крым, Черное море) // Материалы международ. науч. конф. “Актуальные проблемы аквакультуры в современный период”. Ростов-на-Дону. 2015. С. 135–138.
- Пуговкин Д.В., Мирошниченко Е.С., Воскобойников Г.М. и др. Об устойчивости эпифитных цианобактерий Кольского залива к воздействию нефтяных углеводородов в водной среде // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21. № 2. С. 221–227.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир. 1990. 595 с.
- Сиваш А.А., Лось С.И., Фомишина Р.Н., Золотарева Е.К. Регуляторная роль глюкозы в метаболизме некоторых представителей Суанophyta // Альгология. 2004. Т. 14. № 1. С. 39–47.
- Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка. 1988. 256 с.
- Смирнова Л.Л. Микробиологические методы при экологическом мониторинге донных отложений черноморского шельфа // Экологическая безопасность прибреж. и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2013. № 27. С. 422–430.
- Смирнова Л.Л., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Бабич И.И. Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Черного моря // Альгология. 1999. Вып. 9. № 3. С. 32–42.
- Температура Мирового океана и фитопланктон // NHN.ru 2010. <http://www.hnh.ru/health/> (дата обращения: 09.11.2016)
- Шалапенко Л.С. Пикоцианобактерии как компонент планктонных сообществ Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1991. 18 с.

- Adams D.G. Symbiotic interactions // Ecology of Cyanobacteria: Their diversity in time and space. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2000. P. 523–561.
- Alex A., Vasconcelos V., Tamagnini P. et al. Unusual symbiotic cyanobacteria association in the genetically diverse intertidal marine sponge *Hymeniacidon perlevis* (Demospongiae, Halichondrida) // PLoS One. 2012. V. 7. e51834.
- Al-Thukair A.A., Abed R.M.M., Mohamed L. Microbial community of cyanobacteria mats in the intertidal zone of oil-polluted coast of Saudi Arabia // Mar. Pollut. Bull. 2007. V. 54. № 2. P. 173–179.
- Bano A., Siddiqui P.J.A. Distribution of epiphytic cyanobacteria on red macroalgal species occurring at a rocky shore (Buleji), Karachi, Pakistan // FUUAST J. Biol. 2017. V. 7. № 2. P. 231–239.
- Bergman B., Rai A.N., Rasmussen U. Cyanobacterial associations // Associative and endophytic nitrogen-fixing bacteria and cyanobacterial associations. / Dordrecht: Springer. 2007. P. 257–301.
- Brocke H.J., Polerecky L., de Beer D. et al. Organic matter degradation drives benthic cyanobacterial mat abundance on Caribbean coral reefs // PLoS One. 2015. V. 10. № 5. e0125445.
- Bryceson I., Fay P. Nitrogen fixation in *Oscillatoria* (*Trichodesmium*) *erythraea* in relation to bundle formation and trichome differentiation // Mar. Biol. 1981. V. 61. P. 159–166.
- Butterfield N.J. Proterozoic photosynthesis – a critical review // Palaeontology. 2015. V. 58. P. 953–972.
- Caroppo C., Turicchia S., Margheri M.C. Phytoplankton assemblages in coastal waters of the northern Ionian Sea (eastern Mediterranean), with special reference to cyanobacteria // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2006. V. 86. P. 927–937.
- Carpenter E.J. Marine cyanobacterial symbioses // Biol. Environ.: Proc. R. Irish Acad. 2002. V. 102. № 1. P. 15–18.
- Carpenter E.J., Foster R.A. Marine cyanobacterial symbioses // Cyanobacteria in symbiosis. New York et al.: Kluwer Academic Publishers. 2003. P. 11–17.
- Carpenter E.J., Price C.C. IV. Marine *Oscillatoria* (*Trichodesmium*): explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts // Science. 1976. V. 191. P. 1278–1280.
- Cepoi L. Environmental and technological stresses and their Management in cyanobacteria // Cyanobacteria: From basic science to applications: 1st ed. Academic Press. 2019. Ch. 11. P. 217–244.
- Charpy L., Casareto B.E., Langlade M.J., Suzuki Y. Cyanobacteria in coral reef ecosystems: a review // J. Mar. Biol. 2012. V. 2012. ID 259571.
- Charpy L., Palinska K.A., Casareto B. et al. Dinitrogen-fixing cyanobacteria in microbial mats of two shallow coral reef ecosystems // Microb. Ecol. 2010. V. 59. № 1. P. 174–186.
- Chen M., Schliep M., Willow R.D. et al. A red-shifted chlorophyll // Science. 2010. V. 329. № 5997. P. 1318–1319.
- Cohen Y., Gurevitz M. The cyanobacteria – ecology, physiology and molecular genetics // The prokaryotes. V. 4: Bacteria: firmicutes, cyanobacteria. Springer Science + Business Media. 2006. P. 1074–1098.
- Cyanobacteria in symbiosis / Eds Rai A.N., Bergman B., Rasmussen U. New York et al.: Kluwer Academic Publishers. 2003. 368 p.
- Fatimahsari T.K., Fitri S.G.S., Khastini R.O. Epiphytic cyanobacteria on *Avicennia marina* pneumatophore in mangrove ecosystem of Cagar Alam Pulau Dua (CAPD) Serang, Banten // Proc. Int. Conf. on Research, Implementation and Education of Mathematics and Sciences. Yogyakarta State Univ. 2014. P. 177–182.
- Ferris M.J., Palenik B. Niche adaptation in ocean cyanobacteria // Nature. 1998. V. 396. P. 226–228.
- Gaysina L.A., Saraf A., Singh P. Cyanobacteria in diverse habitats // Cyanobacteria: From basic science to applications. Acad. Press. 2019. P. 1–28.
- Großkopf T., Mohr W., Baustian T. et al. Doubling of marine dinitrogen-fixation rates based on direct measurements // Nature. 2012. V. 488. P. 361–364.
- Gupta V., Prasanna R., Cameotra S.S. et al. Enhancing the production of an antifungal compound from *Anabaena laxa* through modulation of environmental conditions and its characterization // Process Biochem. (Oxford, U.K.). 2013. V. 48. № 5–6. P. 768–774.
- Hamisi M., Díez B., Lyimo T. et al. Epiphytic cyanobacteria of the seagrass *Cymodocea rotundata*: diversity, diel nifH expression and nitrogenase activity // Environ. Microbiol. Rep. 2013. V. 5. P. 367–376.
- Hess W.R., Garczarek L., Pfreundt U., Partensky F. Phototrophic microorganisms: the basis of the marine food web // The marine microbiome. Springer. 2016. P. 57–97.
- Komárek J. Several problems of the polyphasic approach in the modern cyanobacterial system // Hydrobiologia. 2018. V. 811. № 1. P. 7–17.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach // Preslia. 2014. № 86. P. 295–335.
- Konstantinou D., Gerovasileiou V., Voultsiadou E., Gkelis S. Sponges-cyanobacteria associations: global diversity overview and new data from the eastern Mediterranean // PLoS One. 2018. V. 13. e0195001.
- Lee R.E. Phycology. Cambridge University Press. 2008. 547 p.
- Li Z. Advances in marine symbiotic cyanobacteria // Handbook on Cyanobacteria: Applications. Nova Science Publishers. 2009. P. 463–472.
- Little M.G. The zonation of marine supralittoral blue-green algae // Br. Phycol. J. 1973. V. 8. P. 47–50.
- Lyons T.W., Reinhard C.T., Planavsky N.J. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // Nature. 2014. V. 506. P. 307–315.
- Mague T.H., Holm-Hansen O. Nitrogen fixation on a coral reef // Phycologia. 1975. Vol. 14. P. 87–92.
- Marchant H.J., Davidson A.T., Wright S.W. The distribution and abundance of chroococcoid cyanobacteria in the Southern Ocean // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1987. V. 1. P. 1–9.
- Marine pelagic cyanobacteria: *Trichodesmium* and other diazotrophs / Eds Carpenter E.J., Capone D.G.,

- Rueter J.G. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1992. P. 163–175.
- Mazur-Marzec H. Characterization of phycotoxins produced by cyanobacteria // *Int. J. Oceanogr. Hydrobiol.* 2006. V. 35. P. 85–109.
- Mazur-Marzec H., Pliński M. Do toxic cyanobacteria blooms pose a threat to the Baltic ecosystem? // *Oceanologia.* 2009. V. 51. P. 293–319.
- Metcalf J.S., Codd G.A. The status and potential of cyanobacteria and their toxins as agents of bioterrorism // *Handbook on cyanobacteria.* Nova Science Publishers. 2009. Ch. 8. P. 259–281.
- Muller-Feuga A., Moal J., Kaas R. The microalgae of aquaculture // *Live feeds in marine aquaculture.* Blackwell Science. 2003. Ch. 6. P. 206–252.
- Nagarkar S. Cyanobacteria culture collection: a unique resource for ecology and biotechnology research // *Porcupine! Newsl. Dep. Ecol. Biodiversity. Univ. Hong Kong.* 2002. № 25. P. 22–23.
- Not F., Probert I., Ribeiro C.G. et al. Photosymbiosis in marine pelagic environments // *The marine microbiome.* Springer. 2016. P. 305–332.
- Oceans and health: pathogens in the marine environment / Eds Belkin S., Colwell R.R. Springer Science + Business Media. 2005. 464 p.
- O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A., Gobler C.J. The rise of harmful cyanobacteria blooms: the potential roles of eutrophication and climate change // *Harmful Algae.* 2012. V. 14. P. 313–334.
- Oren M., Steindler L., Ilan M. Transmission, plasticity and the molecular identification of cyanobacterial symbionts in the Red Sea sponge *Diacarnus erythraenus* // *Mar. Biol.* 2005. V. 148. P. 35–41.
- Paerl H.W. Marine plankton // *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 127–153.
- Paerl H.W., Paul V.J. Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria // *Water Res.* 2012. V. 46. P. 1349–1363.
- Pathak J., Ahmed H., Singh P.R. et al. Mechanisms of photoprotection in cyanobacteria // *Cyanobacteria: From basic science to applications.* Academic Press. 2019. P. 145–171.
- Pattanaik B., Wulff A., Roleda M.Y. et al. Production of the cyanotoxin nodularin – a multifactorial approach // *Harmful Algae.* 2010. V. 10. P. 30–38.
- Pentecost A., Witton B.A. Subaerial cyanobacteria // *Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 291–316.
- Rai A.N., Söderbäck E., Bergman B. Tansley Review No. 116, cyanobacterium-plant symbioses // *New Phytol.* 2000. V. 147. P. 449–481.
- Rejmánková E., Komárek J., Komárková J. Cyanobacteria – a neglected component of biodiversity: patterns of species diversity in inland marshes of northern Belize (Central America) // *Diversity Distrib.* 2004. № 10. P. 189–199.
- Rodgers J.H. Jr. Algal toxins in pond aquaculture // *SRAC Publication.* Stoneville, Miss.: Southern Regional Aquaculture Center. 2008. № 4605. P. 1–8.
- Scanlan D. Cyanobacteria: ecology, niche adaptation and genomics // *Microbiol. Today.* 2001. V. 28. P. 128–130.
- Schopf J.W. The fossil record of cyanobacteria // *Ecology of cyanobacteria II.* Springer Science + Business Media B.V. 2012. P. 15–36.
- Smith J.L., Boyer G.L., Zimba P.V. A review of cyanobacterial odorous and bioactive metabolites: impacts and management alternatives in aquaculture // *Aquaculture.* 2008. V. 280. № 1–4. P. 5–20.
- Stal L.J., Albertano P., Bergman B. et al. BASIC: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in the Baltic Sea – responses to a changing environment // *Cont. Shelf Res.* 2003. V. 23. P. 1695–1714.
- Suikkanen S. Allelopathic effects of filamentous cyanobacteria on phytoplankton in the Baltic Sea // *Finn. Inst. Mar. Res. – Contrib.* 2008. № 15. P. 9–41.
- Thajuddin N., Subramanian G. Survey of cyanobacterial flora of the southern east coast of India // *Bot. Mar.* 1992. V. 35. P. 305–314.
- Thajuddin N., Subramanian G., Nagarkar S. Marine cyanobacterial biodiversity from Andaman Islands, India // *Abstr. 4th Asia-Pacific Conf. on Algal Biotechnol. Univ. of Hong Kong.* 2000. P. 6.
- The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria: 3rd ed. V. 1: Symbiotic associations, biotechnology, applied microbiology / Eds Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.-H., Stackebrandt E. Springer Science + Business Media. 2006. 949 p.
- The prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria. V. 4: Bacteria: firmicutes, cyanobacteria / Eds Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.-H., Stackebrandt E. Springer Science + Business Media. 2006. 1140 p.
- Thompson A.W., Foster R.A., Krupke A. et al. Unicellular cyanobacterium symbiotic with a single-celled eukaryotic alga // *Science.* 2012. V. 337. P. 1546–1550.
- Ulçay S., Taşkın E., Kurt O., Öztürk M. Marine benthic cyanobacteria in Northern Cyprus (Eastern Mediterranean Sea) // *Turk. J. Bot.* 2015. V. 39. P. 173–188.
- Uysal Z. Chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black Sea: pigments, size, distribution, growth and diurnal variability // *J. Plankton Res.* 2001. V. 23. № 2. P. 175–190.
- Uysal Z. Vertical distribution of marine cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black, Marmara, Aegean, and eastern Mediterranean seas // *Deep-Sea Res. Part II.* 2006. V. 53. P. 1976–1987.
- Wasmund N., Busch S., Göbel J. et al. Cyanobacteria biomass, 1990–2016 // *HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheet.* 2017. <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/eutrophication/cyanobacteria-biomass> (дата обращения: 17.02.2019).
- West N.J., Parrot D., Fayet C. et al. Marine cyanolichens from different littoral zones are associated with distinct bacterial communities // *PeerJ.* 2018. V. 6. e5208. <https://doi.org/10.7717/peerj.5208>
- Yadav S., Sinha R.P., Tyagi M. Antimicrobial activity of some cyanobacteria // *Int. J. Pharm. Pharm. Sci.* 2012. № 4. P. 631–635.
- Żak A., Musiewicz K., Kosakowska A. Allelopathic activity of the Baltic cyanobacteria against microalgae // *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 2012. V. 112. P. 4–10.
- Zubkov M.V. Photoheterotrophy in marine prokaryotes // *J. Plankton Res.* 2009. V. 31. № 9. P. 933–938.

## The Role of Cyanobacteria in Marine Ecosystems

N. A. Andreeva<sup>a</sup>, V. V. Melnikov<sup>b</sup>, and D. D. Snarskaya<sup>c</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Natural and Technical Systems, Sevastopol 299011, Russia*

<sup>b</sup>*Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, Sevastopol 299011, Russia*

<sup>c</sup>*Saint Petersburg State University, St. Petersburg 198504, Russia*

This review paper considers the features of the biology of cyanobacteria, their role as photosynthetics, nitrogen fixers, and producers of biologically active substances, as well as the distribution of these microorganisms in various marine ecosystems. The symbioses of marine cyanobacteria with a wide range of eukaryotic organisms are discussed.

*Keywords:* cyanobacteria, marine ecosystems, symbiosis with cyanobacteria