

УДК 582.232(574.586)

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ ЛИТОРАЛИ КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2021 г. Е. С. Мирошниченко*

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

*e-mail: esmiroshnichenko@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.

После доработки 29.12.2020 г.

Принята к публикации 01.04.2021 г.

Представлены результаты исследования сообществ цианобактерий обрастания природных и антропогенных субстратов литорали Кольского залива Баренцева моря в 2010–2019 гг. Обнаружено 95 видов цианобактерий, принадлежавших 6 порядкам, 20 семействам и 46 родам, из которых 22 вида приведены впервые для Баренцева моря. Большинство цианобактерий относились к бентосным видам (70%), обитавшим преимущественно на природных субстратах. Обилие видов от нижней литорали к супралиторали снижалось. Доля планктонных и бенто-планктонных видов цианобактерий составляла 12 и 18% соответственно. На литорали залива встречались пресноводные (44%), морские (37%), солоноватоводные (3%) и эвригалинные (16%) виды. Выявлено 27 индикаторов среды, большинство из которых олиго- и олиго-бетамезосапробионты. Среди цианобактерий отмечены преимущественно бореально-тропически-нотальные (26%), космополитные (23%) и бореальные (18%) виды. По количеству видов цианобактерий выявлены ранневесенний (март) и осенний (октябрь) пики. Индекс видового сходства был наименьшим для районов с повышенной антропогенной нагрузкой от морских портовых городов.

Ключевые слова: цианобактерии, литораль, видовой состав, экологические группы, фитогеография, Кольский залив, Баренцево море

DOI: 10.31857/S0134347521040112

Изучение биологического разнообразия в настоящее время становится все более актуальным, особенно при анализе видовой состава биоты на региональном уровне. Первые упоминания о цианобактериях в Баренцевом море связаны с именем Челльмана (Kjellman, 1883), который описал находки *Calothrix scopulorum* C. Agardh ex Bornet & Flahault на побережье о-ва Новая Земля и о-ва Вайгач. В Кольском заливе Баренцева моря цианобактерии впервые были описаны Ельфвингом (Elfving, 1895), а также отечественными учеными Еленкиным (1906) и Зиновой (1912). В дальнейшем литературные данные и результаты собственных исследований цианобактерий приливо-отливной зоны Баренцева моря, в том числе Кольского залива, были обобщены в ряде работ (Белякова, 2002, 2005, 2006) и представлены в аннотированных списках 94 видами. Для фитопланктона Кольского залива Баренцева моря известно 25 видов цианобактерий (Макаревич, 2004). В результате проведенного молекулярно-генетического исследования эпифитных бактерий фукусовых водорослей из Кольского залива (район г. Мурманска) было установлено, что цианобактерии составляли 6,8% от всего изученного

бактериального сообщества (Пуговкин и др., 2016). В других работах по изучению цианобактерий литорали Кольского залива описано 68 видов цианобактерий (Луценко и др., 2013; Мирошниченко, Москвина, 2016). Таким образом, имеющиеся сведения о цианобактериях в баренцево-морских экосистемах фрагментарны и не дают полного представления о составе их сообществ.

Цель настоящей работы – анализ видовой состава и экологии цианобактерий литорали Кольского залива Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В статье проанализированы результаты работ, проведенных с сентября 2010 г. по апрель 2012 г. (Луценко и др., 2013), с января по май 2014 г. (Мирошниченко, Москвина, 2016) и с февраля по июнь 2019 г. Материал собирали на девяти станциях западного и восточного берегов южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря. Станции объединены в группы по районам (I–IV) исследования (рис. 1).

Материал собирали во время сизигийных отливов с поверхности субстратов разных типов в

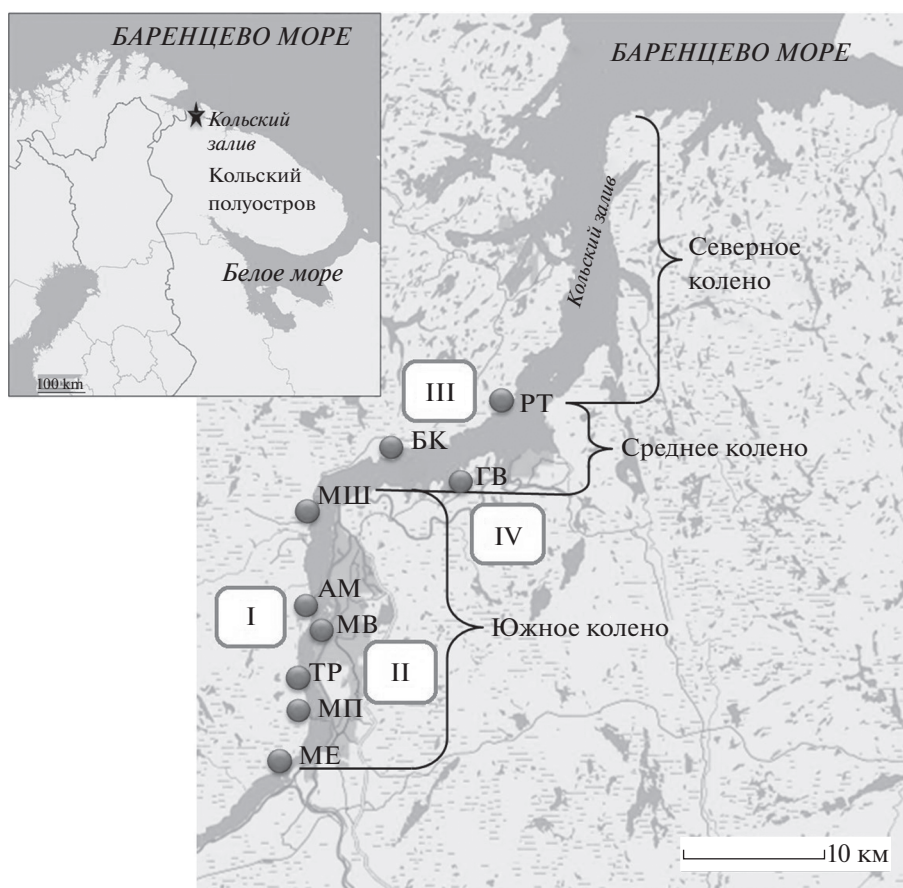


Рис. 1. Карта-схема Кольского залива Баренцева моря с указанием станций отбора проб и районов исследования. ME – мыс Еловый; MP – мыс Притыка; TP – Три Ручья; AM – Абрам-мыс; MШ – мыс Мишуков; MB – район Морского вокзала г. Мурманска; BK – губа Белокаменная; PT – губа Ретинская; GV – губа Варламова в районе ЗАТО г. Североморск.

супралиторали, верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали методом соскоба скальпелем (всего 355 проб). Были обследованы скалы и валуны (262 пробы), металлические причалы и бетонные блоки, деревянные, стеклянные, резиновые и пластиковые предметы, поверхность раковин моллюсков, макрофитов и лишайников (93 пробы). Нативные препараты изучали под световыми микроскопами “Микромед-2” (Россия) и “Carl Zeiss AxioScore 40” (Германия) при увеличении $\times 400$ и $\times 1000$.

Для определения видового статуса цианобактерий использовали фундаментальные работы Комарека и Анагностидиса (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek, 2013). Фитогеографическая принадлежность (Зернов, 1949; Рябушко, 2013) и экологическая характеристика видов приведены по литературным источникам и базам данных (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek, 2013; Баринава и др., 2019; Guiry, Guiry, 2020). Встречаемость видов (P, %) оценивали по отношению количества проб, в которых обнаружен вид, к общему количеству проб, а сходство видов

в сообществах – по коэффициенту Сьеренсена (K_S).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На литорали Кольского залива Баренцева моря обнаружено 95 видов цианобактерий, относящихся к 46 родам, 20 семействам и 6 порядкам; 22 вида в этом море отмечены впервые (табл. 1).

Наибольшим числом видов были представлены роды *Leptolyngbya* (9 видов), *Pseudanabaena* (7), *Chroococcus* (6), *Calothrix* (6), *Phormidium* (5) и *Aphanocapsa* (4 вида). На их долю приходилось 39% от всех зарегистрированных видов. Цианобактерии 23 родов были представлены одним видом.

Среди цианобактерий литорали преобладали бентосные виды, которые составляли от 56 (район IV) до 63% (район I) видового состава. На долю планктонных видов приходилось от 12 (районы I и II) до 20% (район IV), бенто-планктонных – от 12 (район IV) до 19% (район II).

Таблица 1. Цианобактерии, обнаруженные на литорали Кольского залива Баренцева моря

№ п/п	Таксон	Э	Г	ФГ	Район	Горизонт литорали
1	<i>Ammatoidea murmanica</i> Ju. E. Petrov	Б	М	АБнот	III; IV	в, н
2	<i>Anathece smithii</i> (Komárk.-Legn. & Cronberg) Komárek, Kastovsky & Jezberová	Пл	П	АБТнот	I; II; III	в, с, н
3	<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemm.) Cronberg & Komárek	Пл	М, П	К	II	с, н
4	<i>A. litoralis</i> Hansg.	БП	М, С, П	К	I; II; III	сл, в, с, н
5*	<i>A. marina</i> Haansg.	Б	М, П	АБТнот	I	в, н
6	<i>A. salina</i> Woron.	Б	С	АБТ	I; II	в, с
7*	<i>Aphanothece biceps</i> Skuja	БП	П	Б	II	н
8*	<i>A. elabens</i> (Brèb. ex Menegh.) Elenkin	БП	П	К	I	в
9	<i>A. marina</i> (Erceg.) Komárek & Anagn.	Б	М	Б	I; II	в, н
10	<i>Calothrix aeruginea</i> Thur. ex Bornet & Flah.	Эп	М	БТнот	I; II; III	сл, в, с, н
11	<i>C. confervicola</i> C. Agardh ex Bornet & Flah.	Б, Эп	М	БТнот	I	в
12	<i>C. fusca</i> Bornet & Flah.	Эп, Н	М	К	I	в, с
13	<i>C. parietina</i> Thur. ex Bornet & Flah.	Б, Н	П	К	I; III	сл, в, с, н
14	<i>C. parva</i> Erceg.	Б, Н	М	Б	I; III	сл, в, с, н
15	<i>C. scopulorum</i> C. Agardh ex Bornet & Flah.	Б, Н	М	АБТнот	I; III; IV	сл, в, с, н
16	<i>Chroococidiopsis fissurarum</i> (Erceg.) Komárek & Anagn.	Б, Н	М	БТнот	II	с
17	<i>Chroococcopsis amethystea</i> (Rosenv.) Geitler	Б, Эп	М	АБ	IV	н
18	<i>C. fluviatilis</i> (Lagerh.) Komárek & Anagn.	Б	П	Бнот	I; III; IV	в, с, н
19	<i>Chroococcus</i> cf. <i>cohaerens</i> (Brèb.) Nägeli	Б, Н	П	К	I; III	в, с, н
20*	<i>C. dispersus</i> (Keissl.) Lemm.	Пл	П	К	IV	с
21*	<i>C. minimus</i> (Keissl.) Lemm.	БП	П	АБТ	I	в
22	<i>C. minutus</i> (Kütz.) Nägeli	БП	П	К	I; II	сл, в, с, н
23	<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Nägeli	БП, Н	М, П	К	I; IV	с
24*	<i>C. vacuolatus</i> Skuja	БП	П	Б	III	н
25	<i>Coleofasciculus chthonoplastes</i> (Thur. ex Gom.) M. Siegesmund, Johansen & Friedl.	Б, Н	М	К	II; IV	сл, н
26*	<i>Cyanobium gaarderi</i> (Ålvik) Komárek, Kopecký & Cepák	Пл	М	Б	II; III	в, с, н
27*	<i>C. waterburyi</i> Komárek	Пл	М	БТнот	I	н
28	<i>Cyanocystis olivacea</i> (Reinsch) Komárek & Anagn.	Б, Эп	М	БТнот	I; II; III; IV	в, с, н
29	<i>Cyanosarcina</i> cf. <i>chroococcoides</i> (Geitler) Kováčik	Б, Н	П	БТнот	I	н
30	<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komárek	БП, Эп, Н	П	К	II	с, н
31	<i>Dermocarpa acervata</i> (Setch. & Gardner) Pham-Hoàng Hô	Б, Эп	М	БТнот	I; II	с
32	<i>Eucapsis microscopica</i> (Komárk.-Legn. & Cronberg) Komárek & Hindák	Пл	П	Бнот	I; III	в, с, н
33	<i>Eucapsis</i> cf. <i>minor</i> (Skuja) Elenkin	БП	П	АБТнот	III	с
34*	<i>Gloeocapsa</i> cf. <i>punctata</i> Nägeli	Эп, Н	П	К	I	в
35	<i>G. salina</i> Hansg.	Б, Н	П	Б	I; III	в, н
36	<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i> (Thur.) Geitler ex Komárek	Б, Н	П	К	I; III; IV	в, с, н

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Таксон	Э	Г	ФГ	Район	Горизонт литорали
37	<i>Gloeotheca subtilis</i> Skuja	Б	П	АБнот	III	н
38	<i>Heteroleibleinia epiphytica</i> Komárek	Эп	М, П	БТнот	I; II; III; IV	сл, в, с, н
39*	<i>Jaagineta gracile</i> (Böcher) Anagn. & Komárek	БП	П	АБТ	III	н
40*	<i>J. pallidum</i> (Böcher) Anagn. & Komárek	Б	П	Б	II	сл, в, с
41	<i>Kamptonema laetevirens</i> (H. Crouan & P. Crouan ex Gom.) Strunecký, Komárek & J. Smarda	Б	П	БТнот	II; III; IV	сл, в, с, н
42	<i>Komvophoron breve</i> (N. Carter) Anagn.	Б	С	Б	I; III	сл, в, с, н
43	<i>Leibleinia epiphytica</i> (Hieron.) Compère	Эп	П	БТнот	I; II; III	сл, в, с, н
44	<i>L. subtilis</i> (Holden) Anagn. & Komárek	Б, Эп	М	Тнот	I; III	сл, н
45	<i>Leptolyngbya ectocarpi</i> (Gom.) Anagn. & Komárek	Б, Эп	М	БТ	III	н
46	<i>L. foveolarum</i> (Gom.) Anagn. & Komárek	Б, Н	П	БТ	I	н
47	<i>L. fragilis</i> (Gom.) Anagn. & Komárek	Б, Н	М	БТнот	I; II; III; IV	сл, в, с, н
48	<i>L. frigida</i> (Fritsch) Anagn. & Komárek	БП, Н	П	АБнот	I; II; III	в, с, н
49	<i>L. gracilis</i> (Lindstedt) Anagn. & Komárek	Б	М	БТ	I; II	сл, в, с
50	<i>L. minuta</i> (Lindstedt) Anagn. & Komárek	Б	М	Б	II	сл, в, с
51	<i>L. mycoidea</i> (Frémy) Anagn.	БП, Эп	М	Б	I; III	с, н
52	<i>L. norvegica</i> (Gom.) Anagn. & Komárek	Б	М, П	Б	I; III	в, н
53	<i>L. saxicola</i> (Gardner) Anagn.	Б	М	БТ	II; IV	с, н
54	<i>Lyngbya lutea</i> Gom. ex Gom.	БП	М, С, П	К	I; II	в, с
55	<i>L. meneghiniana</i> Gom.	Б, Эп	М, П	БТнот	I; II; IV	в, с, н
56	<i>Merismopedia cf. tenuissima</i> Lemm.	БП	М, П	К	II	н
57*	<i>M. warmingiana</i> (Lagerh.) Forti	Пл, Н	М, С, П	Бнот	II; III	н
58	<i>Microcystis firma</i> (Kütz.) Schmidle	Пл	П	БТнот	I; II; III	в, с, н
59	<i>M. natans</i> Lemm. ex Skuja	Пл	П	Бнот	I; II; III	с, н
60	<i>Myxosarcina gloeocapsoides</i> (Setch. & Gardner) Komárek & Anagn.	Б	М	Бнот	I; II	в, н
61	<i>Nostoc cf. minutissimum</i> Kütz. ex Bornet & Flah.	Б, Н	М	АБнот	I	в, с, н
62*	<i>Phormidesmis molle</i> (Gom.) Turicchia, Ventura, Komárk. & Komárek	Б, Н	П	К	III	н
63	<i>Phormidium ambiguum</i> Gom.	Б, Н	П	К	I; II	сл, с, н
64	<i>P. holdenii</i> (Forti) Branco, Sant'Anna, Azevedo & Sormus	Б, Эп	П	БТнот	I; II	в, с, н
65	<i>P. papyraceum</i> Gom. ex Gom.	Б, Н	П	К	II	с
66*	<i>P. retzii</i> Kütz. ex Gom.	Б, Н	П	К	II	в
67	<i>P. thwaitesii</i> I. Umez. & M. Watan.	Б	М	БТ	II; III	сл, в, н
68	<i>Planktothrix cf. agardhii</i> (Gom.) Anagn. & Komárek	БП	П	БТнот	II	сл
69	<i>Pleurocapsa fuliginosa</i> Hauck	Б, Н	М	БТнот	I; III; IV	в, с, н
70	<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn	БП	П	К	I; II	сл, в, с, н
71*	<i>P. galeata</i> Böcher	Б	П	АБнот	III	н
72*	<i>P. minima</i> (G. S.An) Anagn.	Б, Н	П	АБ	II	н

Таблица 1. Окончание

№ п/п	Таксон	Э	Г	ФГ	Район	Горизонт литорали
73	<i>P. mucicola</i> (Naumann & Huber-Pestalozzi) Schwabe	Эп	П	БТнот	I	в, н
74	<i>P. persicina</i> (Reinke ex Gom.) Anagn.	Б, Эп	М, П	БТ	II	н
75	<i>P. tenuis</i> Koppe	Б	П	Бнот	I	в
76	<i>P. westiana</i> Anagn.	Б, Эп	П	Б	IV	н
77	<i>Pseudocapsa maritima</i> Komárek	Б, Н	М	Тнот	I; II	сл, с, н
78	<i>P. sphaerica</i> (Pr.-Lavr.) Kováčik	Б	П	БТ	I; II; IV	в, с, н
79	<i>Pseudophormidium battersii</i> (Gom.) Anagn.	Б, Н	М	К	I; II; IV	сл, в, с, н
80	<i>P. golenkinianum</i> (Gom.) Anagn.	Б	М	К	I; II	в, с, н
81	<i>Radaisia gomontiana</i> Sauv.	Б, Эп	М	Б	I; III	в, н
82*	<i>Rhabdogloea elenkinii</i> (Roll) Komárek & Anagn.	Пл	П	Б	III	н
83*	<i>Rivularia nitida</i> C. Ag. ex Bornet & Flah.	Б	М	БТ	I	в
84	<i>Spirulina meneghiniana</i> Zanard. ex Gom.	Б, Н	М, П	БТнот	II	с
85	<i>S. subsalsa</i> Oersted ex Gom.	Б, Н	М, С, П	БТнот	III	с
86*	<i>Stichosiphon cf. subarcticus</i> S. V. Smirnova & Beljakova	Б	М	Б	I; II; III; IV	в, с, н
87*	<i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsh.) Komárek	БП	П	БТнот	I; II; III	в, н
88*	<i>S. salinarum</i> Komárek	Б, Н	М	Б	I; III	н
89	<i>Synechocystis pevalekii</i> Erceg.	Эп, Н	С, П	БТнот	I; II; III	в, с, н
90	<i>S. salina</i> Wisl.	Пл	С	БТнот	I; II; III; IV	сл, в, с, н
91	<i>Xenococcus pyriformis</i> Setch. & Gardner	Б, Эп	М	БТнот	I; II	в, с
92*	<i>X. schousboei</i> Thur.	Б, Эп	М	БТнот	I	с
93	<i>Xenotholus kernerii</i> (Hansg.) M.Gold-Morgan, G.Montejano & J.Komárek	Б, Эп	С, П	БТнот	I; II	с, н
94	<i>X. starmachii</i> (Geitler) M.Gold-Morgan, G.Montejano & Komárek	Б, Эп	П	Б	I; II; III; IV	в, с, н
95	<i>Yonedaella lithophila</i> (Erceg.) Umez.	Б	М	Бнот	I; II; III	в, с, н

*Вид ранее не был указан для Баренцева моря.

Примечание. Э – экологическая группа: Б – бентосный вид, Эп – эпифитный, Пл – планктонный, БП – бенто-планктонный, Н – наземный. Г – галобность: П – пресноводный; С – солоноватоводный; М – морской; М, С, П – эвригалинный. ФГ – фитогеографическая принадлежность: Б – бореальный, Бнот – бореально-нотальный, АБ – аркто-бореальный, АБнот – аркто-бореально-нотальный, БТ – бореально-тропический, БТнот – бореально-тропическо-нотальный, АБТ – аркто-бореально-тропический, АБТнот – аркто-бореально-тропическо-нотальный, Тнот – тропическо-нотальный, К – космополитный. Район обнаружения: I – западный берег южного колена, II – восточный берег южного колена, III – западный берег среднего колена, IV – восточный берег среднего колена. Горизонт литорали: сл – супралитораль; в – верхний, с – средний, н – нижний.

Цианобактерии были представлены 10 фитогеографическими группами. Основную часть составляли бореально-тропическо-нотальные (26%), космополитные (23%) и бореальные (18%) виды. На остальные семь групп цианобактерий (аркто-бореальные, аркто-бореально-нотальные, аркто-бореально-тропические, аркто-бореально-тропическо-нотальные, бореально-нотальные, бореально-тропические, тропическо-нотальные) приходилось лишь 33% от общего числа видов; каждая из этих групп включала 2–5 видов. Аркти-

ческих видов цианобактерий не выявлено. Доля трех доминирующих групп цианобактерий в разных районах залива была следующей: бореальные виды – от 12 (районы II и IV) до 24% (район III); бореально-тропическо-нотальные – от 27 (район III) до 35% (район IV), космополиты – от 14 (район III) до 26% (район II). Повсеместно преобладали пресноводные (44%) и морские (37%) виды цианобактерий. Эвригалинных и солоноватоводных видов было значительно меньше (16 и 3% соот-

ветственно). В районах I и IV доминировали морские формы, в районах II и III – пресноводные.

На природных субстратах обнаружено 92 вида цианобактерий, из них 46 видов встречались и на объектах антропогенного происхождения. На камнях, скалах, бетонных блоках, моллюсках, деревянных, металлических и стеклянных предметах обнаружено 11 видов. В приливно-отливной зоне количество видов увеличивалось от супралиторали к нижнему горизонту литорали с 23 до 71 (табл. 1), при этом возрастала доля планктонных и бенто-планктонных форм. Увеличивалась и доля эвригалинных видов с 9 до 18%.

Коэффициент сходства видового состава цианобактерий верхнего, среднего и нижнего горизонтов литорали был невысоким и составлял от 0.30 до 0.37. Сходство населения литорали и супралиторали было еще ниже – от 0.20 до 0.24. Наибольшие величины K_S определены для видового состава цианобактерий районов I и II ($K_S = 0.57$), а также районов I и III ($K_S = 0.57$), наименьшие ($K_S = 0.33$) – для акваторий городов Мурманск (район II) и Североморск (район IV).

В сезонной динамике числа видов цианобактерий литорали залива зарегистрированы зимний минимум в январе (11 видов), ранневесенний пик в марте (49 видов) и осенний максимум в октябре (59 видов). В течение года сохранялась тенденция к доминированию бентосных видов (от 65% в августе до 82% в январе), а также наблюдалось почти равное соотношение морских (от 30% в августе до 55% в январе) и пресноводных форм (от 32% в феврале до 50% в августе). Немногочисленными были планктонные, бентопланктонные, солоноватоводные и эвригалинные виды. В целом 25 видов зарегистрированы при средней температуре воды в заливе выше 10°C, а 18 видов – только в более холодный период. В течение всего года отмечено 26 видов, из них 13 являлись морскими бентосными видами. Во все сезоны года в числе доминант присутствовали представители рода *Calothrix*, достигшие максимального развития в мае, и рода *Leptolyngbya*, преобладавшие с августа по октябрь. В октябре в группу доминант входили также представители родов *Chroococcus* и *Pseudanabaena*. В марте лидировали виды рода *Aphanocapsa*, в сентябре – рода *Phormidium*.

В составе цианобактерий отмечено 27 индикаторных видов. Большинство из них относились к олиго- и олиго-бетамезосапробионтам (7 и 6 видов соответственно), обитающим в чистых и умеренно загрязненных водах.

ОБСУЖДЕНИЕ

По сравнению с сообществами цианобактерий российских морей Арктической зоны, насчитывающими 47 видов (Белякова, 2006), цианобакте-

риальные ценозы литорали Кольского залива Баренцева моря более разнообразны (95 видов). По разнообразию они сопоставимы с сообществами цианобактерий на участке Мурманского побережья Баренцева моря от губы Ярнышная до губы Большие Чевры (88 видов) (Белякова, 2005). В приполярном Белом море в разных районах найдено от 49 (Уланова, 2003) до 97 (Белякова, 1996) видов бентосных цианобактерий. Их разнообразие в Кольском заливе сравнимо с таковым в Казантипском природном заповеднике (83 вида) (Бондаренко и др., 2018) в Азовском море и на южном берегу Крыма в Черном море (99 видов) (Виноградова, 2017).

Таксономическая структура сообщества цианобактерий Кольского залива включала 6 порядков, из них *Synechococcales* являлся доминирующим (39%). Субдоминантами были представители порядков *Chroococcales* (20%), *Oscillatoriales* (18%) и *Pleurocapsales* (13%). На уровне семейств наибольшим разнообразием обладали *Leptolyngbyaceae* (12%), *Chroococcaceae*, *Merismopediaceae* и *Pseudanabaenaceae* (по 11%), которые суммарно составляли 43% всего сообщества. Семейство *Chroococcaceae* в группе доминант присутствовало только в районах I и IV. Семейство *Pseudanabaenaceae* в каждом из изученных районов занимало промежуточное положение по количеству видов, однако в сообществе залива в целом вошло в доминирующий компонент.

Наиболее часто в заливе встречались типичные для эпилитона полярных экосистем виды родов *Aphanocapsa*, *Calothrix*, *Chroococcus*, *Leptolyngbya* и *Phormidium*, которые обладают слизистыми оболочками, способствующими защите клеток от меняющихся климатических условий, и формируют биопленки и маты в морском прибрежье (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Ecology of cyanobacteria ..., 2012; Komárek, 2013; Cyanobacteria ..., 2019). Лишенные слизистых чехлов цианобактерии рода *Pseudanabaena* также занимали высокое положение в сообществе Кольского залива. Предположительно, они обладают метаболической устойчивостью к низким температурам и являются психротрофами, что было показано для штаммов полярных *Pseudanabaena* при молекулярно-генетических исследованиях (Christmas et al., 2015) и культивировании при разной температуре (4, 15 и 25°C) (Khan et al., 2017). В каждом из изученных районов отмечено от трех до шести видов цианобактерий рода *Leptolyngbya*. В районах I и III у западного берега залива в большом количестве встречались гетероцистные азотфиксирующие цианобактерии рода *Calothrix*. Наибольшая представленность родов видами выявлена в сообществе цианобактерий южного колена залива (район I). В среднем колене (район IV) данный показатель был ниже. Количество родов в семействах цианобактерий на западном берегу за-

лива (районы I и III) было выше, чем на более урбанизированном восточном берегу (районы II и IV).

Доля видов цианобактерий с наибольшей встречаемостью в сообществах различалась в зависимости от района исследования. Так, для эпифитных *Heteroleibleinia epiphytica* и *Leibleinia epiphytica* она варьировала от 22% в районе III до 50% в районе IV. В этих районах хорошо развито сообщество фукоидов. Дефицит соединений азота на каменистой литорали западного берега залива, выявленный в результате гидрохимических исследований (Мирошниченко, 2016), может восполняться благодаря азотфиксирующей активности гетероцистных видов *Rivularia nitida* и *Nostoc cf. minutissimum*, а также шести видов рода *Calothrix*, среди которых ведущим был *C. scopulorum* с максимальной встречаемостью в районе I ($P = 18\%$). Данный вид широко распространен в прибрежье морей и океанов (Komárek, 2013) и еще в конце XIX в. был указан для экосистемы Баренцева моря в районе о-ва Новая Земля и о-ва Вайгач (Elfvig, 1895). Встречаемость в Кольском заливе еще одного широко распространенного вида *Gloeo-capsopsis crepidinum*, найденного ранее также на юго-восточном берегу Баренцева моря (Белякова, 2005) и в прибрежье Белого моря (Белякова, 1996; Уланова, 2003), варьировала от 9% в опресненном районе I до 29% в более мористом районе IV.

Цианобактерии на литорали Кольского залива распределены неравномерно. Почти половина состава (48% видов) приурочена к субстратам с выраженной рельефностью поверхности (впадины, трещины и т.д.). Очевидно, здесь существуют специфические условия, защищающие микроорганизмы от воздействия факторов внешней среды. Различия в составе сообществ и снижение видового разнообразия по направлению от нижнего горизонта литорали к супралиторали позволяют предположить, что в последнем случае условия обитания для цианобактерий менее благоприятные. Это подтверждено и литературными данными, показывающими горизонтальное зонирование микробных матов и снижение в них обилия и разнообразия цианобактерий от нижней литорали к верхней (Hoffmann, 1999; Rothrock et al., 2005; Al-Thukair et al., 2007).

Наибольшее сходство видового состава цианобактерий обнаружено в акваториях со сходными условиями среды: в районах южного колена залива, характеризующихся сильно опресненной и загрязненной водой, и у западного берега залива с каменистыми берегами и ярко выраженным поясом фукоидов. Наименьшее значение коэффициента сходства отмечено для акваторий городов Мурманск и Североморск. Вероятно, это связано со специфичностью народнохозяйственной деятельности морских портовых городов, промышленные и бытовые стоки которых могут сти-

мулировать или угнетать развитие разных представителей *Cyanobacteria*.

Присутствие в бентосном сообществе цианобактерий в большом количестве планктонных и бенто-планктонных видов, а также нахождение пресноводных и морских видов почти в равных долях, по-видимому, закономерно, так как Кольский залив является эстуарной экосистемой, где взаимодействие баренцевоморских водных масс и пресных вод из крупных рек приводит к перестройкам в структуре биоценоза. Ранее при исследовании фитопланктона (Макаревич, 2004; Олейник, 2011) и фитобентоса (Витченко, 2005) Кольского залива был отмечен морской характер альгоценозов со стабильным вкладом пресноводного компонента в их структуру. Это обусловлено проникновением в залив представителей с атлантическими водами и континентальным стоком.

На примере Баренцева, Карского и Азовского морей было показано, что в эстуариях солоноватоводные микроводоросли не достигают большого развития (Макаревич, 2004). Подобное явление было отмечено нами и для цианобактерий. Известная отрицательная корреляция между соленостью воды и численностью цианобактерий эпилитона залива (Луценко, Москвина, 2014) позволяет предположить их пресноводный генезис.

Доминирование в Кольском заливе цианобактерий с бореально-тропически-нотальным, космополитным и бореальным распространением можно связать с поступлением в сообщество отдельных представителей с Северо-Атлантическим течением, несущим теплые воды. При исследовании *Cyanoprokaryota* из Баренцева, Белого и дальневосточных морей было показано, что цианобактерии являются аллохтонным компонентом в морях бореальной зоны, и для них также характерно доминирование космополитных и бореально-тропически-нотальных видов, а также отсутствие арктических и аркто-бореальных видов (Белякова, 2005).

Сезонная динамика количества видов цианобактерий в Кольском заливе с одним зимним минимумом и пиками ранней весной и осенью соответствует установленной ранее картине развития микрофитобентоса южного побережья Баренцева моря (Макаревич, 2012). Первый пик числа видов в марте можно объяснить повышением температуры воды и увеличением инсоляции и, как следствие, активизацией процессов фотосинтеза в сообществах (Макаревич, 2004). Большинство бентосных цианобактерий в высокоширотных водоемах являются психротрофными и способны выдерживать низкие температуры окружающей среды при оптимальном развитии выше 15°C (Tang et al., 1997). Такой адаптационный механизм, обнаруженный у цианобактерий Арктики, обуславливает их успешное развитие в экс-

тремальных условиях полярной климатической зоны при нестабильном и значительном повышении температуры в межсезонье. Осенний максимум числа видов цианобактерий, по-видимому, связан с обогащением вод биогенными элементами после конвективного перемешивания, что согласуется с ранее проведенными количественными исследованиями цианобактерий эпилимниона (Луценко, Москвина, 2014) и микроводорослей Кольского залива (Макаревич, 2004; Витченко, 2005).

В соответствии с оценкой качества вод у западного берега залива по микробиологическим и гидрохимическим анализам, зимой воды южного колена характеризовались как умеренно-загрязненные, а летом как загрязненные; среднего колена — как чистые зимой и умеренно-загрязненные летом (Мирошниченко, 2016). По нашему мнению, сапробиологическая оценка вод Кольского залива только по индикаторным видам цианобактерий не является достоверной, так как, во-первых, среди обнаруженных индикаторов 20 видов (74%) являются пресноводными и могут быть аллохтонным компонентом сообщества, привнесенным в залив из рек. Во-вторых, для большинства морских видов цианобактерий все еще не определена индикаторная значимость.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет 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 ФИЦ ИнБЮМ по теме “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”, № гос. регистрации 121030300149-0.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность своему учителю к. б. н. М.И. Москвиной (МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва), д. б. н. Л.И. Рябушко, а также коллегам (ФИЦ ИнБЮМ РАН, г. Севастополь) и сотрудникам кафедры “Микробиология и биохимия” ФГБОУ ВО “МГТУ” (г. Мурманск) за помощь и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барина С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М.* Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа; Киев: Изд-во университета Хайфы. 2019. 367 с.
- Белякова Р.Н.* Синезеленые водоросли Кандалакшского заповедника // Новости системат. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 9–16.
- Белякова Р.Н.* *Cyanophyta* юго-восточной части Баренцева моря // Новости системат. низш. раст. 2002. Т. 36. С. 12–18.
- Белякова Р.Н.* *Cyanoprokaryota* Восточного Мурмана (Баренцево море) // Новости системат. низш. раст. 2005. Т. 38. С. 8–21.
- Белякова Р.Н.* Бентосные *Cyanoprokaryota* арктических морей России (исключая Белое море и западную часть Баренцева моря) // Новости системат. низш. раст. 2006. Т. 40. С. 19–29.
- Бондаренко А.В., Рябушко Л.И., Садогурская С.А.* Микроводоросли бентоса и планктона прибрежной акватории заповедника “Казантипский” (Азовское море, Крым) // Биота и среда заповед. территорий. 2018. № 4. С. 25–48.
- Виноградова О.Н., Брянцева Ю.В.* Таксономическая ревизия *Cyanobacteria/Cyanoprokaryota* черноморского побережья Украины // Альгология. 2017. Т. 27. № 4. С. 436–457.
- Витченко Т.В.* Структурно-продукционные характеристики микрофитобентоса литоральной зоны Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 2005. 25 с.
- Еленкин А.А.* Предварительный отчет о командировке на Мурманскую биологическую станцию летом 1906 г. // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1906. Т. 37. Вып. 1. С. 1–11.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1949. 587 с.
- Зинова Е.С.* Водоросли Мурмана. Ч. I. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. Император. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1912. Т. 43. Вып. 2. 343 с.
- Луценко Е.С., Москвина М.И.* Годовая динамика численности и биомассы цианобактерий эпилимниона литорали Кольского залива (Баренцево море) // Рыб. хоз-во. 2014. № 1. С. 53–58.
- Луценко Е.С., Шальгин С.С., Давыдов Д.А.* Перифитонные цианобактерии литорали Кольского залива Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. тех. ун-та. 2013. Т. 16. № 3. С. 472–477.
- Макаревич П.Р.* Структура и функционирование планктонных альгоценозов эстуарных экосистем шельфовых морей: Дис. ... докт. биол. наук. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. 2004. 345 с.
- Макаревич П.Р.* Первичная продукция Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2012. Т. 15. № 4. С. 786–793.
- Мирошниченко Е.С.* Бактериоценозы эпилимниона литорали южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря: Дис. ... канд. биол. наук. Мурманск. 2016. 176 с.
- Мирошниченко Е.С., Москвина М.И.* Экологическая характеристика цианобактериального перифитона

- литорали Кольского залива Баренцева моря // Вестн. Северного (Арктического) фед. ун-та. Серия: Естественные науки. 2016. № 3. С. 59–71.
- Олейник А.А. Фитопланктон Кольского залива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск. 2011. 23 с.
- Пуговкин Д.В., Ляймер А.В., Йенсен Дж.Б. Эпифитные бактериальные сообщества водорослей *Fucus vesiculosus* в разных по степени загрязнения нефтепродуктами акваториях Баренцева моря // Докл. РАН. 2016. Т. 471. № 3. С. 371–373.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2013. 416 с.
- Уланова А.А. Водоросли водоемов с нестабильной соленостью побережий Белого и Баренцева морей: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2003. 250 с.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.043>
- Chrismas N.A.M., Anesio A.M., Sánchez-Baracaldo P. Multiple adaptations to polar and alpine environments within cyanobacteria: a phylogenomic and Bayesian approach // Front. Microbiol. 2015. V. 6. № 1070. P. 1–10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01070>
- Cyanobacteria: From Basic Science to Applications / Mishra A.K., Tiwari D.N., and Rai A.N., Eds., London: Academic, Elsevier, 2019. <https://doi.org/10.1016/C2017-0-01395-2>
- Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time / Whitton B.A., Ed. Berlin Heidelberg: Springer Science + Business Media B.V. 2012. 760 p.
- Elfvig F. Anteckningar om Finlands Nostochaceae heterocysteeae // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. 1895. issue 21. P. 25–50.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. 2020. <https://www.algaebase.org>
- Hoffmann L. Marine cyanobacteria in tropical regions: diversity and ecology // Eur. J. Phycol. 1999. V. 34. P. 371–379. <https://doi.org/10.1080/09670269910001736432>
- Khan Z., Wan Omar W.M., Merican F.M.M.S. et al. Identification and phenotypic plasticity of *Pseudanabaena catenata* from the Svalbard archipelago // Pol. Polar. Res. 2017. V. 384. P. 445–458. <https://doi.org/10.1515/popore-2017-0022>
- Kjellmann F.R. The algae of the Arctic Sea: A survey of the species, together with an exposition of the general characters and the development of the flora // Kongl. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar. 1883. V. 20. № 5. 350 p.
- Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota, 1 Teil: Chroococcales, in Süßwasserflora von Mitteleuropa. V. 19/1. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag. 1999.
- Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota, 2. Teil: Oscillatoriales, in Süßwasserflora von Mitteleuropa. V. 19/2. München: Elsevier GmbH. 2005.
- Komárek J. Cyanoprokaryota, 3. Teil: Heterocytous genera, in Süßwasserflora von Mitteleuropa. V. 19/3. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 2013. <https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2737-3>
- Rothrock Jr., Michael J., Garcia-Pichel F. Microbial diversity of benthic mats along a tidal desiccation gradient // Environ. Microbiol. 2005. V. 7. № 4. P. 593–601. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00728.x>
- Tang E.P.Y., Tremblay R., Vincent W.F. Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: are high-latitude mat-formers adapted to low temperature? // J. Phycol. 1997. V. 33. P. 171–181.

Cyanobacteria of the Intertidal Zone of the Kola Bay of the Barents Sea: Species Composition and Ecology

E. S. Miroshnichenko

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

The article presents the results of studies of the cyanobacteria from foulings of natural and anthropogenic substrates of the intertidal zone of the Kola Bay of the Barents Sea for the period from 2010 to 2019. Ninety-five cyanobacterial species from 46 genera, 20 families, and 6 orders were found; 22 species are given for the first time for the Barents Sea. A majority of cyanobacterial taxa belong to benthic species (70%), living mainly on natural substrates. The species abundance decreases from the lower intertidal zone to the supralittoral. The proportion of planktonic and bento-planktonic species was 12 and 18%, respectively. Freshwater (44%), marine (37%), brackish-water (3%), and euryhaline (16%) species have been found in the intertidal zone of the bay. The study has revealed 27 indicator species; most of them were oligo- and oligo-betamezosaprobionts. The cyanobacteria of the Kola Bay were predominantly boreal-tropical-notal (26%), cosmopolitan (23%), and boreal (18%) species. Peaks of the number of species were recorded in the early spring (March) and autumn (October). Areas with increased anthropogenic pressure from seaport cities showed the lowest index of species similarity.

Keywords: Cyanobacteria, intertidal zone, species composition, ecological groups, phytogeography, Kola Bay of the Barents Sea