

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МУРМАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
КАФЕДРА МИКРОБИОЛОГИИ И БИОХИМИИ

На правах рукописи

Мирошниченко Екатерина Сергеевна

**БАКТЕРИОЦЕНОЗЫ ЭПИЛИТОНА ЛИТОРАЛИ ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО
КОЛЕН КОЛЬСКОГО ЗАЛИВА БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Специальность:

03.02.10 – Гидробиология

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель –

кандидат биологических наук,

ведущий научный сотрудник Москвина М.И.

Мурманск – 2016

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1 Краткая история микробиологических исследований вод северных морей.....	10
1.2 Бактериоперифитон в морских экосистемах.....	22
1.2.1 Исторический очерк исследований бактериоперифитона.....	23
1.2.2 Адгезия микроорганизмов к поверхности субстратов и образование биопленок.....	26
1.2.3 Структура и функционирование сообществ бактерий перифитона.....	29
1.2.4 Состав сообщества морского бактериоперифитона.....	31
1.2.5 Экологическая роль перифитонных микроорганизмов.....	33
1.3 Цианобактерии полярных водных экосистем.....	34
1.3.1 Общая характеристика.....	35
1.3.2 Вопросы таксономии цианобактерий.....	37
1.3.3 Распространение цианобактерий в полярных водных экосистемах.....	39
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	46
2.1 Общая характеристика Кольского залива и районов исследования.....	46
2.2 Отбор проб и их подготовка к анализу.....	53
2.2.1 Отбор проб воды для гидрохимического и микробиологического исследований.....	54
2.2.2 Разработка методики количественного учета микроорганизмов эпиплктона.....	54
2.2.3 Отбор проб эпиплктона для микробиологического исследования.....	58
2.2.4 Отбор проб перифитона для определения видового состава цианобактерий.....	60
2.3 Методы гидролого-гидрохимических исследований.....	60
2.4 Определение общей численности бактерий (ОЧБ) планктона и эпиплктона.....	62

2.5	Определение общей численности культивируемых бактерий (ОЧКБ) планктона и эпилимнтона.....	63
2.6	Определение качества воды.....	63
2.7	Определение общей численности (ОЧЦБ) и биомассы (БЦБ) цианобактерий планктона и эпилимнтона.....	65
2.8	Определение видового состава цианобактерий перифитона.....	66
2.9	Анализ биологического разнообразия цианобактерий перифитона и определение сапробности вод.....	67
2.10	Статистическая обработка результатов.....	70
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....		71
3.1	Гидролого-гидрохимические исследования прибрежной зоны южного и среднего колен Кольского залива.....	71
3.2	Общая численность бактерий планктона и эпилимнтона литорали Кольского залива.....	84
3.3	Общая численность культивируемых гетеротрофных бактерий планктона и эпилимнтона Кольского залива.....	89
3.4	Определение качества воды Кольского залива.....	92
3.5	Общая численность и биомасса пикоцианобактерий планктона Кольского залива.....	95
3.6	Общая численность и биомасса цианобактерий эпилимнтона литорали Кольского залива.....	99
3.7	Влияние абиотических факторов на количественные характеристики бактериоценозов литорали Кольского залива.....	103
3.8	Общая характеристика биоразнообразия цианобактерий перифитона литорали южного и среднего колен Кольского залива.....	105
3.8.1	Таксономический состав цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.....	105
3.8.2	Анализ сходства и разнообразия сообществ цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.....	110

3.8.3 Эколого-ценотический анализ видового состава цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.....	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	120
ВЫВОДЫ.....	124
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.....	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	130
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	166
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	167
ПРИЛОЖЕНИЕ В.....	171

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Кольский залив Баренцева моря – это незамерзающий рыбохозяйственный водный объект эстуарного типа, функционирующий в условиях сурового полярного климата и сильного антропогенного пресса. В познании закономерностей явлений, протекающих в водных экосистемах, большую значимость приобретают исследования литоральной зоны, где происходят интенсивные процессы превращения веществ, непосредственное участие в которых принимает перифитон (Александров, 2001; Глущенко, 2010). Перифитон (обрастание, биопленки) – сообщество организмов, развивающееся на плотном субстрате в море за пределами придонного слоя воды (Константинов, 1986). К перифитону относится эпицитон, где в качестве субстрата выступают камни, валуны и скалы (Протасов, 2010).

Автотрофные и гетеротрофные микроорганизмы, обитающие в перифитоне морской литорали, играют исключительно важную роль в круговороте вещества и энергии в водоемах, они участвуют в продукции и минерализации органических веществ (ОВ) и способствуют самоочищению водной среды.

Важным, но недостаточно изученным вопросом в экологии морских микроорганизмов, является пространственно-временная динамика количественных параметров сообществ бактерий и цианобактерий перифитона естественных субстратов на литорали, их отклик на гидролого-гидрохимический режим водного объекта и антропогенное воздействие.

В экосистемах, подверженных антропогенной нагрузке, таких как Кольский залив, прослеживаются изменения качественного и количественного состава микроценозов. Такие изменения были описаны ранее для бактериопланктона, -бентоса и -эпифитона Баренцева моря (Буткевич, 1958; Крисс, 1959; Мишустина, 1997; Теплинская, 1990; Москвина, 1991; Байтаз, 1998; Богданова, 2003; Макаревич, 2004; Перетрухина, 2006; Широколобова, 2009; Перетрухина, 2010; Литвинова, 2013; Пуговкин, 2014), а также для фитопланктона и фитобентоса его губ и заливов (Бардан, 1989, 1990; Кольский залив ..., 1997; Кузнецов, 2003; Макаревич,

2004; Витченко, 2005; Макаревич, 2008; Кольский залив ..., 2009; Макаревич, 2010; Олейник, 2011). Но работы по изучению бактериоэпилитона, а также цианобактерий литорали Кольского залива ранее не проводились. Полученные в данной работе сведения о количественном составе и структуре сообществ бактерий и цианобактерий обрастания литорали Кольского залива помогут в понимании закономерностей формирования и функционирования прибрежных бактериоценозов полярных морей.

Цель и задачи работы. Цель работы – исследование качественных и количественных параметров бактериоценозов эпилитона и планктона литорали Кольского залива Баренцева моря и их зависимость от биотических и абиотических факторов внешней среды.

Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1. Дать гидролого-гидрохимическую характеристику акваториям станций;
2. Изучить сезонную изменчивость общей численности планктонных и эпилитонных бактерий по прямому счету и по посеву;
3. Изучить сезонную динамику численности и биомассы пикоцианобактерий планктона и цианобактерий эпилитона;
4. Определить видовой состав цианобактерий перифитона и провести его анализ;
5. Выявить связи микробиологических показателей с гидролого-гидрохимическими параметрами и уровнем загрязнения акватории.

Научная новизна. Впервые получены количественные показатели эпилитонных сообществ бактерий и цианобактерий литорали Кольского залива Баренцева моря на станциях, различающихся степенью антропогенной нагрузки и гидролого-гидрохимическими параметрами. Установлено, что изменения состава и численности бактериоценозов залива в весенний и летний сезоны года вызваны миграцией части бактерий из эпилитона в планктон и перестройкой размерной структуры сообщества эпилитонных цианобактерий. Впервые показано постоянное присутствие в водах Кольского залива пикоцианобактерий, а также изучена годовая динамика их численности и биомассы. Впервые определен видовой состав цианобактерий перифитона, обитающих на естественных и антропогенных

субстратах на всех горизонтах литорали Кольского залива, а также составлен их список с описанием таксонов. Эти данные существенно дополняют имеющиеся сведения о биологическом разнообразии микробных ценозов Кольского залива Баренцева моря.

Теоретическая и практическая значимость. Разработанная методика отбора проб эпилимфотона для микробиологических исследований, позволяющая проводить наиболее полный количественный учет бактерий эпилимфотона, и представленные в работе данные могут быть использованы при проведении экологического мониторинга морских экосистем, в морских инженерно-экологических изысканиях, для оценки потенциального вклада микроорганизмов в процессы естественного очищения вод Кольского залива. Основные результаты выполненных исследований и использованные в работе методы внедрены в учебный процесс на кафедре микробиологии и биохимии МГТУ, что подтверждено восемью актами о внедрении научных результатов в учебный процесс кафедры.

Личный вклад. Автор сформулировал и обосновал тему исследования, поставил цели и задачи работы, самостоятельно проводил отбор и обработку проб, выбор и отработку методов исследования, полученные результаты обобщены и представлены в виде оформленной работы.

Апробация работы. Результаты исследований, проводимых с 2010 года по 2014 гг. в рамках госбюджетной научно-исследовательской работы кафедры «Микробиология и биохимия» МГТУ и в рамках утвержденного тематического плана НИОКР по выполнению государственного задания Росрыболовства, представлены в отчетах о НИР в ВНИИЦ (г. Москва). Основные результаты работы докладывались и обсуждались на научных конференциях:

1. Международная научно-практическая конференция «Наука и образование» (Мурманск, МГТУ, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014 гг.);
2. XXIX конференция молодых ученых ММБИ, посвященная 140-летию со дня рождения Г.А. Клуега «Морские исследования экосистем Европейской Арктики» (Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2011 г.);

3. Научная конференция «Санитарно-экологическая оценка объектов внешней среды г. Мурманска и области» (Мурманск, МГТУ, 2012);
4. Международная молодежная конференция (Развитие северных территорий: проблемы и перспективы» (Мурманск, МГТУ, 2012);
5. Международная конференция «Экологическая физиология водных фототрофов» I Сабининские чтения (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 2012);
6. XX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2013» (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 2013);
7. XXXII конференция молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященная 110-летию со дня рождения Ю.И. Полянского «Эколого-эволюционные исследования морских организмов и экосистем» (Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2014);
8. Конференция «Современные проблемы экологии и природопользования», посвященная 15-летию со дня основания кафедры биоэкологии МГТУ (Мурманск, МГТУ, 2014);
9. Международная научно-практическая конференция «Охрана окружающей среды и здоровья человека в Российской Федерации и странах Евросоюза» (Мурманск, МГТУ, 2014);
10. Международная научно-практическая конференция «Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств» (Мурманск, МГТУ, 2015);
11. VI Всероссийская морская научно-практическая конференция «Северный морской путь: развитие арктических коммуникаций в глобальной экономике. Арктика – 2015» (Мурманск, МГТУ, 2015);
12. IX Всероссийская научно-практическая конференция молодых ученых (с международным участием) по проблемам водных экосистем, посвященная 100-летию со дня рождения д.б.н., проф., чл.-корр. АН УССР В.Н. Грезе «Pontus Euxinus 2015» (Севастополь, ИМБИ РАН, 2015).
13. 5-й Всероссийский симпозиум с международным участием «Автотрофные микроорганизмы» (Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, 2015).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 работ, из них 4 статьи в журналах, входящих в перечень ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, указателя сокращений и обозначений, списка литературы и приложений. Диссертация изложена на 176 страницах машинописного текста, содержит 28 рисунков, 24 таблицы, 3 приложения. Список литературы содержит 374 источника, в том числе 167 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Краткая история микробиологических исследований вод северных морей

Начало микробиологических исследований северных морей связано с именем шведского бактериолога Левина, участника шведской экспедиции на борту судна «Атлантик» в конце XIX века, и его работами в районах Северного Ледовитого океана, Гренландского моря и островов в Баренцевом море (Levin, 1899; Палибин, 1904). На основе полученных им результатов был сделан вывод о том, что воды обследованных районов практически лишены бактерий (Levin, 1899).

Представления Левина о бедности микробного населения вод Полярного бассейна были опровергнуты исследованиями микробиолога Б.Л. Исаченко в начале XX века (Теплинская, 1990), чей труд занимает особое место в ряду исследований морских микроорганизмов в этот период.

В 1906 г. Б.Л. Исаченко принимает участие в научной промысловой экспедиции в Баренцево море и в Северный Ледовитый океан (Мишустина, 1985). Тогда были впервые получены данные о присутствии различных физиологических групп микроорганизмов в морской воде и осадках, а также установлено, что бактериопланктон Баренцева моря адаптирован к условиям низких температур и обладает высокой биохимической активностью (Исаченко, 1914).

В 30-е годы XX века в экспедициях в Карском море Б.Л. Исаченко обнаружил, что плотность бактерий достигает несколько сотен клеток в 1 мл воды и несколько сотен миллионов клеток в 1 г сухого грунта (Бокова, 1937; Исаченко, 1937 а, б; Исаченко, 1951). В.С. Буткевич расширил район микробиологических исследований, начатый Б.Л. Исаченко, и впервые получил данные об общей численности бактериопланктона в Баренцевом море во время рейсов «Персея» (весной и летом 1928 – 1931 г.г.) (Буткевич, 1932). Используя метод прямого микроскопического счета, разработанный А.С. Разумовым (1932), он установил, что численность бактериопланктона в прибрежной зоне Баренцева моря составляет десятки и сотни тысяч кл/мл, достигая в отдельных случаях 500 тыс. кл/мл (Буткевич, 1932).

В августе 1932 – 1933 г.г. Е.Н. Бокова и В.С. Буткевич исследовали западный, северный и северо-восточный районы Баренцева моря (Бокова, 1937; Буткевич, 1958). Численность бактериопланктона в западной части моря колебалась в пределах сотен и тысяч клеток в 1 мл воды и достигала максимальных значений (7000 кл/мл) в теплых поверхностных атлантических водах. По мере продвижения на север и северо-восток количество бактерий постепенно снижалось до 200 – 600 кл/мл. Увеличение численности бактериопланктона (до 1000 кл/мл) наблюдалось лишь у границ течений и у кромки льдов. Распределение бактерий в толще воды исследованных районов было достаточно равномерным. Изучение морфологического состава бактериопланктона показало, что в холодных северных водах Баренцева моря преобладают палочки, а в южных – кокковидные клетки (Бокова, 1937; Буткевич, 1958).

При анализе распределения сапрофитных бактерий было установлено, что их численность в Баренцевом море составляет единицы-тысячи клеток в 1 мл воды (Буткевич, 1932, 1958). При исследовании широких областей моря обнаружены скопления сапрофитных бактерий, сопряженные с определенным гидрологическим режимом северных районов. Поскольку не было отмечено связи между распределением сапрофитных бактерий с температурой воды, был сделан вывод о том, что определяющее значение для развития бактерий имеет органическое вещество, концентрирующееся в районах соприкосновения и смешения разнородных водных масс. Кроме того, установлена малая чувствительность баренцевоморских бактерий к низким температурам и обнаружено отсутствие роста при высоких температурах – до + 35° С.

При анализе распределения бактерий в грунтах северной части Баренцева моря, с использованием метода Виноградского, были обнаружены десятки и сотни миллионов клеток в 1 г донных отложений. Наибольшее их количество было определено в поверхностном слое осадков, а на глубине 40 см бактерии отсутствовали. В Баренцевом море установлено закономерное уменьшение количества бактерий в грунте с повышением широты (Буткевич, 1958).

В эти же годы количественные микробиологические исследования были дополнены работами Боковой Е.Н. (1937) в Баренцевом, Гренландском и Карском морях. Она установила, что численность бактерий в морях восточного сектора Арктики значительно выше, чем в морях западного сектора, и объяснила этот факт мелководностью восточных районов. По ее данным, общая численность бактериопланктона в исследуемых районах Баренцева моря составляет 100 – 7000 кл/мл воды (Бокова, 1937; Теплинская, 1990).

Е.Л. Лимберг (1941) в конце 30-х годов исследовала прибрежную зону Баренцева моря (губы Дальнезеленецкая и Ярнышная). Используя метод прямого счета, она установила, что количество бактерий в воде изменяется в течение года с максимумами в осенние и весенние месяцы. Такой характер сезонных изменений количества бактерий автор объясняет весенним таянием снегов, осенними дождями и поступлением органического вещества при разложении отмирающих организмов. Вертикальное распределение и сезонная динамика численности сапрофитных бактерий и общего бактериопланктона были идентичны. Е.Л. Лимберг также установила, что в губах Дальнезеленецкой и Ярнышной общее количество бактерий составляет 3 – 15 тысяч клеток в 1 мл воды (Лимберг, 1941).

В 40-е года XX века начинаются микробиологические исследования в поселке Дальние Зеленцы на базе Мурманской биологической станции (в настоящее время – Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН). Е.Л. Лимберг исследовала микроорганизмы, принимающие участие в геохимических циклах углерода, азота, серы в морской воде и грунте, и ею были получены первые количественные показатели, касающиеся распределения бактерий в воде и грунте губ и заливов Восточного Мурман (Рубан, 1955, 1961).

Так, в донных отложениях прибрежной зоны Баренцева моря было обнаружено до 200 млн. бактериальных клеток в 1 г сухого грунта, относящихся к группам сульфатредуцирующих, нитрифицирующих, аммонифицирующих бактерий и азотфиксаторов. Выполненные исследования и анализ полученных данных показали, что в грунтах литорали Баренцева моря количество бактерий убывает от поверхности в глубину (Рубан, 1961). Однако и на глубине 5 – 7 см имелись сезон-

ные изменения в количестве бактерий всех групп, указывающие на отсутствие консервации активности бактерий на этой глубине и на их участие в процессах превращения веществ (Никитина, 1955; Рубан, 1955 а; Никитина, 1958; Рубан, 1961).

В 50-е – 60-е годы исследования общего бактериопланктона не проводились, и все усилия микробиологов были направлены на изучение микробиоты баренцевоморской литорали (Никитина, 1955, Рубан, 1955; Никитина, 1958; Рубан, 1961). Наиболее богатой бактериями оказалась верхняя часть сублиторали, наименее – каменистая литораль (Лимберг, 1941; Рубан, 1961; Теплинская, 1990).

В эти же годы исследовались сапрофитные микроорганизмы Норвежского (Крисс, 1976) и Гренландского (Крисс, 1959; Мишустина, Мицкевич, 1963) морей. А.Е. Крисс и его сотрудники (Институт микробиологии АН СССР) рассчитали биомассу и продукцию бактерий в открытых районах океана, исследовали микробное население воды в районе Северного полюса. Большое количество сапрофитных микроорганизмов, растущих на богатой питательной среде при 25 – 27 °С, было обнаружено в 65% проб воды Норвежского и Гренландского морей. Их число составляло единицы-сотни клеток в 40 мл воды, как и в субтропических районах Северной Атлантики (Крисс, 1959, Мишустина, Мицкевич, 1963; Крисс, 1976).

При изучении гетеротрофных бактерий грунтов Норвежского и Гренландского морей в его северной части под глубинами водной толщи от 200 до 3300 м исследователи обнаружили от 100 до 1000 клеток в 1 г сырого ила. Начиная с 85 до 186 см вниз по профилю грунта, жизнеспособные клетки гетеротрофных бактерий отсутствовали (Крисс, 1959, Мишустина, Мицкевич, 1963; Крисс, 1976).

К концу 70-х – началу 80-х годов исследователи бактериального населения северных морей уже не ограничивались определением количественных показателей бактериопланктона. Появились сведения о продукционных характеристиках водных бактерий: биомассе, времени генерации, суточной продукции (Bliznichenko et al., 1976; Мишустина, 1976; Россова, 1977; Пилипас, 1977; Мишустина, 1981; Дударенко 1982, Dahlback et al., 1982; Мишустина, Батурина, 1984;

Байтаз, Байтаз, 1987). В юго-западной части Баренцева моря, по данным Э.Я. Россовой, средняя численность бактериопланктона в слое 0 – 200 м в течение года составляла 21 – 435 тыс. кл/мл, что соответствовало биомассе 15 – 315 мг/м³. Численность бактерий нарастала к северу от исследуемой акватории и достигала максимальных значений в водах Медвежинского мелководья, а минимальные ее значения были отмечены в водах Нордкапского течения. Вертикальное распределение как численности, так и биомассы бактериопланктона было достаточно равномерным (Россова, 1977).

Разными исследователями в начале 1980-х годов было показано, что в юго-восточной части Баренцева моря в зимний период (Мишустина, Батурина, 1984), в восточном (Дударенко, 1982) и северном районах моря (Dahlback et al., 1982) летом количество бактериальных клеток варьировало от десятков до сотен тысяч кл/мл. Численность сапрофитных бактерий, растущих на плотных питательных средах при 20 °С составила единицы – десятки клеток в 1 мл (Пилипас, 1977; Мишустина, Батурина, 1984; Мишустина, 1997).

Исследования сезонной динамики бактериопланктона в поверхностных водах прибрежной зоны Баренцева моря (Ура-губа) в 1975 г. показали, что численность бактерий колебалась от 198 до 1160 тыс. кл/мл, а биомасса – 143 – 842 мг/м³ (Россова, 1977). Время генерации бактерий составляло в среднем 210 часов, при этом наиболее интенсивным размножение бактерий было в конце зимы и осенью. В весенне-летний период темпы размножения бактериопланктона заметно снизились – до 316 часов, что, по мнению Россовой, было связано с бактерицидным действием продуктов обмена водорослей, находящихся в фазе активного фотосинтеза.

Время продукции бактериопланктона в южной части Баренцева моря в 1983 году (Terplinskaya, Dudarenko, 1984) существенно отличалось от такового, рассчитанного Э.Я. Россовой (1977), и составило в среднем 98 часов. Этот факт свидетельствует о более высокой скорости размножения бактерий при низких температурах воды в течение полярной ночи (Теплинская, 1990), что подтверждается данными о продукции бактерий, определенными ранее (Bliznichenko et al., 1976), ко-

торая была наиболее высокой зимой (70 тыс. кл/мл/сутки), а минимальной (18,2 тыс. кл/мл/сутки) – осенью.

Было установлено, что в отдельных слоях воды южной части Баренцева моря в зимний период микрозоопланктон потреблял около 45% общего числа микроорганизмов в сутки (Теплинская, 1990). На основании этого факта автор делает вывод, что зимний бактериопланктон является существенной добавкой к пищевому рациону зоопланктеров, чем и обеспечивает их жизнедеятельность в это время года. Исходя из вычисленных величин времени генерации, интенсивности выедания микрозоопланктоном и суточной продукции бактериопланктона, можно утверждать, что роль бактериального сообщества в трофической цепи пелагиали южной части Баренцева моря зимой, когда вода бедна фитопланктоном, весьма существенна (Теплинская, 1990).

Исследования сезонной динамики количественных показателей бактериопланктона прибрежной зоны Баренцева моря выявили (Теплинская, 1990), что наибольшие величины общей численности бактерий (ОЧБ) приходятся на период полярной ночи (в среднем 1963×10^3 кл/мл). В дальнейшем происходит постепенное снижение плотности микроорганизмов до июля включительно. В августе – сентябре величины ОЧБ возрастали до весенних значений, а после этого второго максимума показатели обилия к ноябрю резко снижались до своего годового минимума. По мнению Н.Г. Теплинской (1990), такой ход сезонной динамики ОЧБ не был связан с сезонными изменениями температуры воды в прибрежной зоне, а, скорее всего, определялся количеством и качеством органического вещества, доступного к использованию микроорганизмами.

В результате исследований психрофильных и мезофильных форм сапрофитных бактерий в водах Баренцева и Белого морей (Теплинская, 1985; Теплинская и др., 1987а, б, в) было выявлено, что в прибрежной ветви Мурманского течения доминировали более активные мезофильные формы сапрофитных бактерий, а в баренцевоморской водной массе – психрофильные. В открытых водах южной части Баренцева моря летом, осенью и зимой численность сапрофитных бактерий колебалась в пределах единиц – десятков клеток в 1 мл воды, а в юго-

восточной части моря, где сказывалось влияние прибрежных вод, численность сапрофитных бактерий составляла десятки – сотни клеток в 1 мл воды (Теплинская, 1990).

Для вод губ центрального района Кольского залива, подверженных влиянию пресного стока и антропогенному воздействию, были отмечены более высокие величины сапрофитных микроорганизмов: сотни и тысячи клеток в 1 мл зимой, и сотни тысяч клеток в 1 мл летом (Теплинская, 1985; Песегов, 1991).

В работах И.Е. Мишустинной было показано, что в северных морях обитают преимущественно грамположительные бактерии, состоящие в антагонистических отношениях с грамтрицательными бактериями (Мишустина и др., 1989). Также в этих исследованиях было установлено, что на распределение сапрофитных бактерий прибрежной зоны, имеющих высокую биохимическую активность в условиях низких температур, влияют приливно-отливные явления (Мишустина и др., 1982; Мишустина и др., 1989). Следует отметить, что прибрежным водам Восточного и Центрального Мурмана свойственна довольно высокая численность микробного населения, в среднем приближающаяся к 1 млн. кл/мл (Мишустина и др., 1997). Это превышает показатели, полученные в ходе летних экспедиционных исследований осевой части южного колена Кольского залива – 919 тыс. кл/мл (Байтаз, Байтаз, 1991). На основании полученных количественных и продукционных показателей бактериопланктона прибрежные воды Баренцева моря были отнесены к мезотрофному уровню, близкому к нижней границе эвтрофных вод (Мишустина и др., 1997).

В последующие годы ряд микробиологических работ на Баренцевом море был посвящен уточнению состава и размерности бактериопланктона в период полярной ночи (Мишустина, Каменева, 1981; Каменева, Мишустина, 1982; Мишустина, Батурина, 1984). В пробах воды из юго-восточного района моря с помощью метода последовательной фильтрации были обнаружены ультрамикроскопические формы бактерий с размерами $0,1 \times 0,15$ мкм (Мишустина, Батурина, 1984), а их средний объем составлял $0,04$ мкм³ (Мишустина, Каменева, 1981).

Во время полярной ночи общая численность ультраформ бактериопланктона варьировала от 50 до 150 тыс. кл/мл, составляя, в среднем 100 тыс. кл/мл. Бактериальная продукция в поверхностных слоях воды моря достигала, в среднем, 11 мг/м³ в сутки (Мишустина и др., 1982, Мишустина, Батурина, 1984). Исследователи предположили высокую метаболическую активность ультрамикроорганизмов, проходящих через фильтр с диаметром пор 0,23 мкм, и сделали вывод о том, что смена арктического дня арктической ночью и частичное выключение процессов фотосинтеза не приводит к спаду в развитии бактериопланктона.

Исследования морфологии бактериопланктона Баренцева моря, проведенные О.Н. Байтаз в период с 1983 по 1992 г.г. и в 1996 г. (Байтаз, 1998), показали доминирование кокковидных форм бактерий в водах независимо от района моря и сезона года. Было установлено, что количественные показатели бактериопланктона связаны с локализацией органического вещества, а зоны максимумов кокков и палочек зависят от характера органического вещества. О.Н. Байтаз указала на связь между развитием фитопланктона и максимумами количественных характеристик бактериопланктона (Байтаз, 1998).

Азотфиксирующую активность и распространение азотфиксирующих бактерий в пелагиали, донных отложениях и в сублиторали в зоне произрастания *Laminaria saccharina* в Баренцевом море изучала М.И. Москвина (1991). Ею определены численность аэробных и анаэробных азотфиксаторов в воде, донных отложениях и на таллуме ламинарии. Показано, что эпифитные микроорганизмы неравномерно заселяют таллом ламинарии сахаристой – от 25 миллионов клеток на 1 см² у основания водоросли до 100 миллионов клеток на см² в верхней части (Москвина, 1991; Мишустина, 1997).

Сотрудницей ММБИ О.Н. Труновой проводились работы по изучению санитарного состояния прибрежной полосы Баренцева моря, для этого исследовались такие показатели, как общее микробное число (ОМЧ), титр кишечной палочки, энтерококка, протей и бактериофагов. Так, в южном колене Кольского залива количество сапрофитных микроорганизмов в зимний период составило 2,2 тыс. кл/мл, в летний – 35 тыс. кл/мл, в открытых водах Баренцева моря численность

бактерий варьировала от 100 кл/мл в зимний сезон до 500 кл/мл в летний (Трунова, 1977).

В конце прошлого века В.В. Ильинским (2000) были проведены многолетние исследования роли гетеротрофного бактериопланктона в процессах естественного очищения воды от нефтяных углеводородов в районах Центральной части Арктического бассейна и северной части Карского моря. Несмотря на неблагоприятные условия среды Арктического бассейна, величины ОЧБ составили от $1,9 \times 10^7$ до $1,10 \times 10^8$ кл/л. Горизонтальное распределение микроорганизмов в исследованной акватории было достаточно равномерно. Обнаружено доминирование кокковидных форм в исследованных акваториях Северного Ледовитого Океана. Среди бактерий, способных к росту на агаризованных питательных средах (евтрофные, олиготрофные и углеводородокисляющие микроорганизмы), доминировали евтрофные бактерии (от 40 до 2140 КОЕ/л). В большинстве проб из Карского моря также доминировали евтрофные бактерии ($4,5 \times 10^5$ кл/л; $5,66 \times 10^4$ КОЕ/л), а ОЧБ достигала $7,21 \times 10^8$ кл/л.

С использованием радиоуглеродного метода был выполнен ряд натурных наблюдений в юго-западной части Карского моря и кутовой части Кандалакшского залива Белого моря, где была определена углеводородокисляющая активность микробиоты. Определен таксономический состав углеводородокисляющих микроорганизмов арктических вод и льдов (Ильинский, 2000).

Исследования евтрофных бактерий были проведены В.Г. Песеговым в Баренцевом, Белом и Карском морях (Песегов, 1994). Анализ распределения евтрофных бактерий в водах Баренцева моря показал, что их численность колеблется в пределах 18 – 140 клеток в 10 мл воды, составляя в среднем 50 кл/10 мл. В водах Белого моря их содержание в придонном горизонте составило 250 кл/10мл, а в вышележащих слоях – 15 – 21 кл/10 мл. Численность евтрофных бактерий в водах Карского моря колебалась в пределах единиц-сотен, в среднем составив 71 кл/10 мл.

В результате экспедиционных исследований морей Российской Арктики в летне-осенние периоды 1993 – 2009 годов А.С. Саввичевым (2000, 2011) было вы-

явлено, что для открытых вод Белого, Баренцева, Карского и Чукотского морей характерна низкая численность бактерий – сотни тысяч клеток в 1 мл, по сравнению с их эстуарными и прибрежными зонами, где содержание бактерий было в несколько раз выше. Так, общая численность бактерий в поверхностном горизонте водной толщи Баренцева моря уменьшалась с юга на север от 350 – 550 тыс. кл/мл в прибрежной зоне до 20 – 150 тыс. кл/мл в открытых водах северной окраины моря.

Бактериопланктон эстуарных зон Баренцева моря изучала Т.И. Широколова (2009) в период с 1996 по 2009 г.г. В сезонной динамике культивируемых галофильных и галотолерантных бактерий ею было выявлено три максимума их развития, связанные с повышением концентраций лабильного органического вещества после отмирания первичных продуцентов или штормовой активности. Также обнаружено увеличение численности бактериопланктона от открытых вод залива к контактной зоне море-суша. Т.И. Широколовой проведено исследование ультрамикроскопических форм бактерий, их сезонной динамики и определено их количество, составляющее от единиц до десятков тысяч клеток в 1 мл воды (Широколова, 2009).

Исследования санитарного состояния Кольского залива Баренцева моря были проведены под руководством заведующей кафедрой микробиологии МГТУ А.Т. Перетрухиной (2002). В результате исследования динамики численности сапрофитных бактерий в морской воде Кольского залива в период 1992 по 2002 годы было выявлено несколько зон сапробности. Олигосапробная зона была отмечена в северном колене залива (ОМЧ от $1,1 \times 10^3$ до $5,5 \times 10^3$ КОЕ/мл), мезосапробная зона – в среднем колене (Белокаменка) и кутовой части (ОМЧ от $1,4 \times 10^5$ до $5,9 \times 10^5$ КОЕ/мл), а вода в центральной части южного колена, наиболее подверженной антропогенному воздействию, не соответствовала санитарным нормам. Общая численность бактерий в среднем составила $5,02 \times 10^7$ кл/мл. Также в пробах воды обнаружены микроорганизмы-индикаторы гнилостных процессов, а также фекального загрязнения (Перетрухина, 2002).

В работах О.Ю. Богдановой (2003; 2011) по исследованию морфологической структуры культивируемого сообщества бактериопланктона литоральной зоны Кольского залива указано, что в загрязненных водах преобладают палочковидные (45–58%), преимущественно грамотрицательные бактерии (75 – 80%), в то время как для более чистых акваторий характерно доминирование кокковидных (40 – 53%), чаще грамположительных (73–80%), микроорганизмов. Впервые показано, что в условиях Крайнего Севера соотношение палочковидных и кокковидных, грамположительных и грамотрицательных бактерий может являться качественным показателем санитарного состояния водных экосистем при проведении мониторинга.

По данным современных исследований, проведенных в ММБИ КНЦ РАН, общая численность микробного населения в прибрежных водах Западного Шпицбергена, полученная методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием акридинового оранжевого, варьировала от $1,10 \times 10^5$ до $3,360 \times 10^6$ кл/мл (Дворецкий, 2012), а распределение бактериопланктона в водах архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля изменялось от $2,5 \times 10^5$ до $3,4 \times 10^6$ кл/мл (Венгер, 2011).

Исследования бактериобентоса литорали Кольского залива были проведены сотрудницей МГТУ Е.В. Макаревич, которая применяла предварительную ультразвуковую обработку проб грунта и люминесцентную микроскопию для учета количества бактериальных клеток. Было установлено, что гранулометрический состав донных отложений оказывает существенное влияние на количество обитающих в них бактерий. Так, максимальное количество бактерий во все сезоны на всех станциях, определенное в 1 г, наблюдалось в мелком песке (7×10^8 кл/г), в то время как определенное на 1 см² частиц грунта – в мелком алевролите ($4,965 \times 10^8$ кл/см²). При оценке пространственно-временной изменчивости состояния микробных ценозов грунтов литорали Кольского залива было выявлено, что количество бактерий в грунте увеличивается от минимальных значений (сотни и тысячи клеток на см²) в зимний период до максимальных (десятки миллионов клеток на 1 см²) летом (Макаревич, 2004).

Единичные исследования бактериального обрастания в северных морях были выполнены Е.Л. Ростовцевой (1986, 1987, 2003 г.г.) в литоральных ваннах Белого моря. Основное внимание было уделено изучению видового состава серных бактерий в альгобактериальных сообществах на искусственных субстратах, и пространственного распределения бактерий в границах ванны, а также влиянию на эти показатели абиотических факторов среды. Было отмечено явление сезонной миграции бактерий из бентоса в планктон и наоборот, а также сходный характер смены групп доминирующих видов в альгобактериальных сообществах различных биотопов (Ростовцева, 2008).

Исследования гетеротрофных бактерий планктона и эпифитона, проведенные И.В. Перетрухиной (2006) в прибрежной зоне Кольского залива позволили ей сделать вывод о необходимости культивирования планктонных бактерий при температурах, не превышающих 10 °С, в то время как оптимальной температурой для эпифитных бактерий оказалась комнатная (22°C). Количественные показатели эпифитных бактерий незначительно менялись по сезонам года из-за благоприятных условий для существования бактерий на макрофитах и варьировали от нескольких миллионов до десятков миллионов на 1 см² поверхности таллома. Скорость микробной деструкции нефтяных углеводородов, измеренная радиоуглеродным методом, в зарослях макрофитов оказалась выше, чем в водной толще (Перетрухина, 2006).

Исследования эпифитных бактерий и их участие в процессах биodeградации нефтяных углеводородов (Воскобойников, 2012) показали, что нефтяное загрязнение морской среды приводит к возрастанию в 3 раза общей численности бактерий на поверхности фукусовых водорослей по сравнению с чистыми районами, а численность сапротрофных и углеводородокисляющих бактерий увеличивается на 1 – 2 порядка.

Исследования гетеротрофных бактерий в открытых водах Кольского залива были выполнены М.Ю. Литвиновой (2013), которой было указано на постоянное присутствие большого количества углеводородокисляющих бактерий в водах средней и северной частей залива, при этом обнаружена их высокая активность по

сравнению с другими северными морями. В водах северного и среднего колен Кольского залива установлена стабильно высокая общая численность бактерий (миллионы клеток в 1 мл). Доминирующей группой среди гетеротрофных бактерий были эвтрофы, и их количество варьировало от сотен клеток до сотен тысяч клеток в 1 мл воды (Литвинова, 2013).

1.2 Бактериоперифитон в морских экосистемах

Характерной чертой любой водной экосистемы является наличие граничных поверхностей, разделяющих жидкую (вода) и твердую (субстрат различного характера и происхождения) фазы. На границе раздела фаз действует комплекс специфических физико-химико-гидродинамических условий, которые определяют существование перифитона (Протасов, 2010, 2011).

Термин «перифитон» (от греч. *peri* - вокруг и *phyton* - растение) был введен на русском языке в гидробиологическую литературу А.Л. Бенингом в 1924 г. и, по-видимому, термин на латинице «*Periphyton*» был введен также им (Behning, 1928), и в дальнейшем был принят в гидробиологической терминологии на всех языках (Протасов, 2011). А.К.Редфильд и Л.У.Хатчинс в 1950-е годы ввели понятие «сообщества обрастаний», которое также широко используется (Горбенко, 1977). Для характеристики природных биопленок на поверхностях в водных средах используются уточняющие термины, а именно: эпифитон (на растениях), эпилитон (на камнях и скалах), эпиксилон (на древесине) и другие (Maki, 2002; Протасов, 2010).

Согласно сложившимся к настоящему времени представлениям под перифитоном понимают комплекс организмов, формирующийся на поверхности твердого субстрата, независимо от происхождения последнего (естественный, искусственный), в условиях более подвижных, чем дно водоема, и включающий автотрофные (водоросли, цианобактерии) и гетеротрофные (бактерии, грибы, беспозвоночные) организмы, а также органическое вещество разного происхождения и разной степени переработки (детрит) (Протасов, 2010, 2011).

1.2.1 Исторический очерк исследований бактериоперифитона

Разные исследователи называли по-разному группу микроорганизмов, обитающих на поверхности погруженных в воду предметов: А.Хенрики (1933) – перифитонными бактериями, Г.С.Карзинкин (1934) – бактериальным перифитоном, К.Зобелл (ZoBell, 1943) – микроорганизмами первичной пленки, Ю.А.Горбенко (1977) – сообществом перифитонных микроорганизмов и т.д. В настоящее время широко применяется определение «био пленки» (англ. – *biofilms*) (Costerton, 1987; Davey, 2000). Термины «био пленки» и «перифитон» часто используются как взаимозаменяемые для всех перифитонных микроорганизмов (Сироткин, 2007).

Уже в начале 20 века Н.Н.Воронихин (1925) отметил наличие бактерий в слизи, образующейся на днище волжских судов (Горбенко, 1977). В 1930-х годах А.Хенрики и Г.С.Карзинкин изучали развитие перифитонных и планктонных микроорганизмов в озерах. Результаты их наблюдений показали, что «большинство водных бактерий не свободно плавающие организмы, а растущие прикрепленными на погруженных поверхностях», и состав и численность микробов перифитона соответствуют составу и численности микроорганизмов планктона (Горбенко, 1977).

Еще в 1897 г. на оз. Глубоком С.А. Зернов изучал перифитон на предметных стеклах на разных глубинах (Щербаков, 1967), однако результаты этих исследований были утеряны (Протасов, 2010, 2011). В 1923 г. С.Н. Дуплаков начал систематические исследования перифитона в оз. Глубоком и прудах (Дуплаков, 1933). Изучая перифитонное сообщество, он обнаружил, что придонный слой воды, соприкасающийся с организмами, развивающимися в илу, и связанный с этим дефицит кислорода и подкисление воды, несомненно, угнетают развитие организмов, составляющих перифитон (Горбенко, 1977).

В результате изучения явления прикрепления микроорганизмов на стекла обрастания в море К.Зобелл (ZoBell, 1935) и Е.Аллен (Allen, 1935) обнаружили в суточной био пленке миллионы овоидных, вытянутых, извитых, шаровидных и палочковидных клеток бактерий, большинство из которых были грамотрицательными и имели толстые капсулы. В сформированном перифитоном сообществе на

корпусе судна, учеными было установлено, что в грамме сырого соскоба содержится от единиц миллионов до нескольких миллиардов бактерий (ZoBell, 1935).

В середине XX века Ю.А. Горбенко и сотрудниками (ИнБЮМ АН СССР) были начаты систематические исследования перифитонных бактерий в Черном море с целью изучения их оседания и развития на поверхностях, покрытых необрастающими красками (Горбенко, 1963). В дальнейшем исследования были расширены и включили количественную характеристику сообщества микроперифитона, определение взаимосвязи между микроорганизмами перифитона и планктона, сроков колонизации искусственных субстратов в разные сезоны и годы наблюдений (Горбенко, 1977), а также определение вклада сообщества перифитонных микроорганизмов в трансформацию органических веществ в морской воде (Хайлов, Горбенко, 1967, 1969; Хайлов, 1971; Горбенко, 1977, 1979).

В 70-х годах ученые активно изучали процессы микробиологической коррозии различных металлов в морской воде, используя разнообразные методы (Costello, 1969; Compton, 1970; Iverson, 1972; LaQue, 1972; Gerchakov, 1974). Так, результатом электронно-микроскопических исследований стала разработка общей схемы развития биопленки на поверхности искусственного субстрата, отражающая не только сукцессию сообщества по дням и неделям, но и количественное соотношение компонентов обрастания по стадиям его формирования. В то же время проводились исследования бактериального обрастания на стеклянных пластинках в морских экосистемах (Corpe, 1974), в которых основное внимание уделялось бактериям первичной пленки, их функционированию и ферментативной активности.

В начале 80-х годов проведен ряд исследований биопленок, развивающихся на металлических поверхностях элементов электростанций, использующих в работе морскую воду. Было выявлено, что очистка поверхностей не удаляет все сообщество, а стимулирует развитие остаточной биопленки и секрецию полисахаридов (Nickels, 1981). Исследования K. Pedersen (1982) показали, что выедание биопленки простейшими, использование воды с низкими температурами и промывание элементов конструкций попеременно морской и пресной водой являются

причинами значительного снижения бактериальной численности и продукции в биопленках.

При исследовании взаимоотношений морских перифитонных бактерий и противообрастающих красок (Ковальчук, 1983) было установлено, что процесс биоповреждения термопластичных композиций в море присущ не специфической микробиоте, а типичным морским бактериям родов *Vibrio*, *Bacillus*, *Pseudomonas*.

В те же годы подробно изучались механизмы бактериальной адгезии к разным поверхностям и функционирование биопленок в природных, промышленных и медицинских экосистемах (Costerton, 1984). Было выявлено, что экзополисахаридный матрикс биопленки участвует в обеспечении бактериальных клеток питательными веществами и защите прикрепленных клеток от химических или биотических антибактериальных факторов.

В конце 80-х годов в Черном море сотрудниками ИнБЮМ АН СССР были возобновлены исследования роли перифитонных бактерий в экологическом метаболизме в море и процессах естественного очищения водной среды (Таможняя, 1988). Было показано, что доминирующим процессом в метаболизме бактериального обрастания является поглощение из морской воды углеводов и аммония. На протяжении годового цикла процессы поглощения органических форм азота чередуются с их выделением в окружающую среду, а интенсивность нарастания биомассы перифитона и уровень обмена метаболитами с окружающей средой падают с увеличением возраста микроценоза.

В обзорной статье M. Wahl (1989) описан механизм образования бактериальной пленки и следующих этапов микрообрастания на твердых поверхностях в море, который включал четыре стадии: образование макромолекулярного слоя, адгезия бактерий (обратимая и необратимая), колонизация пленки одноклеточными эукариотами (микроводорослями и простейшими) и оседание личинок и спор многоклеточных эукариот. Эта схема в исследованиях по формированию сообществ обрастания в морях принята научным сообществом в качестве базовой.

В 90-е годы XX века работы зарубежных ученых, в основном, были направлены на изучение физико-химических закономерностей бактериальной адгезии к

поверхностям твердых субстратов (Cooksey, 1995; Becker, 1996); структуры биопленок микроскопическими, электрохимическими, физико-химическими и другими методами, не применявшимися ранее для исследований перифитона (Costerton, 1995); взаимоотношений между живыми элементами микрообрастания (Rheinheimer, 1991).

Результаты современных исследований, выполненных в конце XX – начале XXI веков, изложены в ряде обзорных статей и монографий (Biggs, 2000a,b; Davey, 2000; Bitton, 2002; Munn, 2004; Maier, 2009; Durr, 2010; Kozmer, 2010; Larned, 2010). Помимо сведений о формировании бактериальной пленки на поверхностях, структуре сообщества и его экологических особенностях, в этих работах приводятся сведения по генетическому анализу и таксономическому составу бактериального сообщества обрастания, использованию его в биоиндикации, а также направлениях дальнейших исследований сообществ прикрепленных бактерий.

1.2.2 Адгезия микроорганизмов к поверхности субстратов и образование биопленок

Микроорганизмы прикрепляются к любой поверхности, погруженной в водную среду. Большинство клеток прикрепляются и производят внеклеточные полимерные органические вещества (экзополисахариды), делятся и растут, и, таким образом, формируют структурированное сообщество микроорганизмов, называемое биопленкой (Dobretsov, 2010). Сложность строения биопленок и многообразие выполняемых ими функций обусловлены наличием в сообществе про- и эукариотических микроорганизмов: бактерий, цианобактерий, микроводорослей, простейших, грибов, спор макрофитов и личинок беспозвоночных (Maki, 2002).

Развитие микробных биопленок – это конечный результат процессов транспорта и обмена веществ между биопленкой и окружающей средой, а также преобразования и разложения неорганических и органических веществ в биопленке (Rittschof, 1999).

Основной массив данных о процессе прикрепления клеток к искусственным субстратам, а также физической и химической структуре биопленок, был получен в опытах с бактериальными культурами. Подобные лабораторные эксперименты значительно легче в проведении и анализе полученных результатов, чем аналогичные в природной среде (Koster, 2002). Автор подчеркивает необходимость исследования перифитона каменистых субстратов, поскольку фактически все свободные поверхности в морской среде покрыты биопленками.

Биопленки состоят из одного или нескольких слоев клеток, их продуктов метаболизма, адсорбированных в матриксе органических и неорганических веществ, и поэтому толщина сообщества варьирует от нескольких сотен микрометров до нескольких миллиметров (Rittschof, 1999).

Процесс колонизации бактериями погруженных в воду субстратов можно разделить на четыре этапа (Wahl, 1989; Lewandowski, 2000; Railkin, 2004; Dobretsov, 2010). Первый этап – это «молекулярное обрастание», при котором растворенные органические вещества (белки, гликопротеины, протеогликаны, полисахариды и липиды), присутствующие в морской воде, осаждаются на поверхности субстрата (Cooksey, 1995; Flemming, 2001). Адсорбция молекул на погруженные в воду поверхности происходит в течение нескольких минут (ZoBell, 1943). Свободная энергия поверхности субстрата влияет на адсорбцию органических молекул из окружающей воды, и молекулярный слой может достигать значительной толщины (Baier, 1980). В зависимости от состава молекулярного слоя, образовавшегося на первом этапе, поверхность субстрата может препятствовать или способствовать бактериальному прикреплению (Marshall, 1971; Tosteson, 1975; Zaidi, 1984; Tosteson, 1985; Little, 1986; Vandevivere, 1993; Dobretsov, 2010), так как в составе молекулярного слоя могут присутствовать как питательные, так и токсичные для бактерий вещества (Kjelleberg, 1985; Maki, 2002).

Колонизация субстрата прокариотами происходит на втором этапе. Механизмы адгезии бактерий на твердые субстраты описаны в нескольких обзорах (Cooksey, 1995; Flemming, 2001; Maki, 2002; Railkin, 2004). Гидродинамические процессы являются определяющими в движении бактерий к поверхностям в море,

и при непосредственном контакте с субстратом прикрепление клеток определяется хемотаксисом у подвижных бактерий и броуновским движением или гидрофобностью клеток у неподвижных форм (Maki, 2002). Феномен природной адгезии бактерий на поверхности субстрата впервые был описан ZoBell в 1943 году. Этот процесс включает в себя обратимые (первичное прикрепление микроорганизмов) и необратимые (фиксация) стадии (ZoBell, 1943; Marshall et al., 1992).

На начальном этапе взаимодействия клетки с поверхностью субстрата ведущую роль играют небιологические процессы (неспецифическая адгезия) (Звягинцев, 1987; Costerton, 1995). Процессы адгезии обусловлены структурными компонентами поверхности бактериальной клетки (Deccho, 1990), на которой расположены молекулы белков (Fletcher, 1982; Paul, 1985), гликопротеинов (Deccho, 1990), гомо- и гетерополисахаридов (Shea, 1991; Quintero, 1995). Эти соединения могут быть представлены небольшим числом молекул, но могут образовывать и относительно крупные капсулы (Maki, 2002).

Соединения, определяющие способность клеток бактерий к адгезии, называют адгезинами, и они часто представлены кислыми полисахаридами или гликопротеинами. Некоторые бактерии обладают специальными приспособлениями для прикрепления к поверхностям – белковые пили у многих грамотрицательных и некоторых грамположительных бактерий, иногда стебельки. В течение нескольких минут после прикрепления бактерии легко могут покинуть поверхность (Звягинцев, 1987).

По истечении нескольких минут адгезия становится необратимой из-за возрастающего взаимодействия активных центров клеточной поверхности и субстрата. Удерживанию клеток микроорганизмов на поверхности способствуют такие факторы, как гидрофобность поверхности клеток, наличие органов движения, шероховатость и смачиваемость поверхности, а также химический состав окружающей среды (Hermansson, 1985; Звягинцев, 1987; Maki, 2002).

На третьем этапе микроорганизмы покрывают всю поверхность субстрата и становятся частью растущей биопленки. Дальнейшее формирование биопленки сопровождается образованием экзополимерного матрикса – продукта жизнедея-

тельности самих клеток, который является основным структурным компонентом биопленки (Flemming, 2001; Branda, 2005), экзополисахариды (ЭПС) которого составляют 85% массы биопленки, а 15% – бактерии (Смирнова, 2010). Наряду с экзополисахаридами в составе матрикса обнаружены белки (Fletcher, 1982; Paul, 1985), нуклеиновые кислоты, липополисахариды (Makin, 1996; Williams, 1996), лектины и минералы, необходимые для формирования полноценной биопленки (Maki, 2002).

Наконец, на четвертом этапе происходит прикрепление эукариотических организмов, которые в зависимости от своих размеров затем формируют микро- или макрообрастание (Maki, 2002).

В ходе роста и развития биопленки достигают определенной толщины, которая зависит от равновесия между ростом и отмиранием биопленки в стационарной фазе. Под действием внешних сил в результате эрозии биопленки микроорганизмы непрерывно «вымываются» из сообщества в виде отдельных клеток или в виде целых частей биопленки (Rittman, 2002). Имеются доказательства того, что бактерии сами могут покидать биопленку, чтобы закрепиться на другом участке поверхности (Lewandowski, 2000; Rittman, 2002).

Благодаря описанным процессам, бактерии могут осуществлять нормальный жизненный цикл, который состоит из стадии развития в планктонном (свободноплавающем) состоянии в водной среде и в прикрепленном (адсорбированном) состоянии в биопленке (O'Toole, 2000).

1.2.3 Структура и функционирование сообществ бактерий перифитона

Все зрелые биопленки имеют трехмерное строение (O'Toole, 2000), и их структура напрямую зависит от видов и функций микроорганизмов, входящих в сообщество (Stoodly, 2002).

Сообщества биопленок обычно состоят из субстрата, основания и поверхности биопленки, водных канальцев и газовой фазы (Wilderer, 1989). Природа субстрата играет важную роль на начальном этапе развития биопленки. В случае колонизации древесины или детрита, например, субстрат представляет собой разла-

гаемую субстанцию, и его обрастание по этой причине будет происходить быстрее.

Основание биопленки сравнительно компактно и строго структурировано, здесь преобладают процессы молекулярной диффузии. Поверхность биопленки обычно имеет неправильную форму, и в ней преобладают процессы поверхностного переноса веществ. Водные каналы служат для перемещения клеток, веществ и энергии в биопленке, а также способствуют удалению конечных продуктов микробного метаболизма из сообщества (Lawrence, 1994; Costerton, 1995). Газовая фаза обеспечивает поступление кислорода и углекислого газа и удаление газообразных продуктов микробного метаболизма (азота, метана, сероводорода) (Koster, 2002).

Подробно описано формирование биопленок на камнях в прибрежных водах Балтийского моря (Meyer-Reil, 1998). Они могут достигать нескольких миллиметров в толщину и состоять из фотоавтотрофных и гетеротрофных микроорганизмов, и тем самым образуют фотогетеротрофные сообщества. Поверхность этих биопленок представляет собой фотоавтотрофный компонент, в основном, состоящий из нитчатых цианобактерий, диатомовых и зеленых микроводорослей. Бактерии и актиномицеты плотно прикреплены к цианобактериям. В глубину биопленка становится более плотной, и количество матрикса увеличивается. Основание биопленки состоит из кокковидных цианобактерий и гетеротрофных бактерий, погруженных в слизистый матрикс, созданный микроорганизмами (Koster, 2002).

Ряд работ посвящен исследованиям роли экзополисахаридов для формирования благоприятного микроместообитания для бактерий в биопленке. Эти полимеры способствуют наиболее эффективному использованию углерода и энергии в метаболизме биопленок (Blenkinsopp, 1991; Wolfaardt, 1995; Karsten, 1998; Elasmri, 1999; Leis, 2002). Кроме того, экзополимеры связывают металлы и другие яды, тем самым являясь эффективным механизмом детоксикации. ЭПС защищают бактерии от выедания простейшими (Bernhard, 1992; Koster, 2002) и резких изменений в окружающей среде, а также от УФ повреждения (Karsten, 1998; Elasmri, 1999).

При изучении потребностей микробных матов и биопленок в биогенах, было установлено, что цианобактерии способны восполнять дефицит азота за счет процесса азотфиксации, свойственного только для прокариотов (Pinckney, 1995).

В высокопродуктивных морских районах микробные маты часто испытывают дефицит биогенов, в отличие от медленнорастущих матов приливно-отливных зон (Paerl, 1993). Жизнедеятельность бактерий, входящих в состав гетеротрофных микробных биопленок зависит от растворенного в морской воде органического вещества. В то же время, в сообществах биопленок, состоящих из авто- и гетеротрофных организмов, фототрофы поставляют питательные вещества для гетеротрофов (Lock, 1985; Koster, 2002). Микроскопические наблюдения показали, что численность бактерий в фотогетеротрофных биопленках зависит от количества цианобактерий и микроводорослей (Meyer-Reil, 1998; Koster, 2002). Также было установлено, что бактерии, ассоциированные с микроводорослями, росли в два раза быстрее на свету, чем в темноте (Kaplan, 1989). Такое взаимодействие фото- и гетеротрофов позволяет рассматривать подобные микробные биопленки как саморегулирующиеся миниэкосистемы (Koster, 2002).

Нарушение структуры микробных биопленок может происходить в результате штормовой активности моря, а также из-за выедания бактерий и механического воздействия зоопланктона и бентосных животных (Fenchel, 1998), которое, в то же время, способствует поддержанию сообщества в активной стадии роста (Marshall, 1992), что позволяет восстанавливать его всего за несколько дней (Lock, 1993; Koster, 2002).

Бактерии в биопленках могут контролировать свой рост, плотность, биолюминесценцию, адгезию и продукцию химических соединений с помощью специального регуляторного механизма, функционирующего за счет образования сигнальных молекул (Zhang, 2004; Dobretsov, 2007).

1.2.4 Состав сообщества морского бактериоперифитона

Структура и состав перифитонного сообщества представляют большой теоретический интерес как модель для изучения закономерностей формирования

природных экосистем в целом и практический интерес – как показатель санитарного состояния водоема (Житина, 1989).

По сравнению с пресноводными и медицинскими биопленками, сообщества морского бактериального обрастания содержат разнообразные виды бактерий, архей, цианобактерий и эукариотических одноклеточных организмов (Railkin, 2004; Dobretsov, 2010).

Среди перифитонных бактерий, выделенных с поверхности предметов, погруженных в природный водоем, обнаруживаются морские и пресноводные виды. ZoBell и соавторы (1935, 1943) в морской воде обнаружили бактерии родов *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Micrococcus* и *Bacillus*, Ю.А. Горбенко (1977) – *Achromobacter*, *Bacterium*, *Sarcina*, *Vibrio*, *Nitrosomonas*, *Thiobacillus*, *Clostridium* и *Galionella*.

А.Хенрики (1933) и Г.С.Карзинкин (1934) считали, что в формировании микробиального перифитона участвуют не все микроорганизмы, имеющиеся в воде, а только часть из них, которая обладает способностью к прикреплению. При этом между количеством гетеротрофных бактерий, оседающих на стеклянную пластину, и численностью их в окружающей воде имеется положительная корреляция (Горбенко, 1977).

Эксперименты, проведенные в Белом море (Railkin, 2004; Ростовцева, 2008), показали, что первыми к любой чистой поверхности прикреплялись палочковидные бактерии, затем – кокки, вибрионы и спираиллы, а последними – стебельковые бактерии родов *Caulobacter* и *Hyphomicrobium*. В зрелых морских биопленках доминируют бактерии, принадлежащие к *Bacterioidetes* (группы *Cytophaga-Flavobacterium*), α - и γ -протеобактериям (Nocker, 2004; Webster, 2004; Kjellerup, 2005; Dobretsov, 2007; Jones, 2007) в отличие от пресноводных биопленок, где доминируют β -протеобактерии (Kjellerup, 2005). По данным Добрецова С.В. (Dobretsov, 2010) большинство штаммов, изолированных из морских биопленок Южно-Китайского, Карибского и Северного морей принадлежали к γ -протеобактериям, составляя 41–58% от всех бактерий перифитона, а большинство некультивируемых форм бактерий – к α -протеобактериям (Webster, 2004;

Dobretsov, 2006; 2010;). Крайне мало работ посвящено исследованиям плесневых грибов, простейших и вирусов в морских биопленках, несмотря на то, что они играют важную роль в экосистеме как редуценты, консументы и паразиты (Dobretsov, 2010).

Продуктивность, биомасса и структура сообщества обрастания подвержены отчетливым сезонным колебаниям: некоторые организмы обнаруживаются в течение всего года, в то время как другие присутствуют только в определенные сезоны (Forster, 2006; Moss, 2006).

1.2.5 Экологическая роль перифитонных микроорганизмов

Сообщества перифитона – это биогеохимические реакторы, работающие на солнечном свете, хранилища биогенов, системы раннего оповещения о деградации экосистемы и «сокровищницы» биоразнообразия (Larned, 2010). Роль организмов обрастания в функционировании биосферы чрезвычайно многообразна: они участвуют в процессах минерализации и биodeградации загрязнений, в процессах самоочищения водных экосистем и очистке сточных вод, в пищевом ферментировании, но они также могут быть причиной обрастания металлических конструкций и вызывать их коррозию, закупоривание водопровода и другие негативные последствия (Jenkinson, 2001).

Любые изменения абиотических и биотических условий окружающей среды меняют состав и структуру, продуктивность и темпы роста биопленок. Уникальные свойства местообитаний влияют на признаки биопленок, и они могут отражать характерные особенности окружающей среды (Underwood, 2005; Forster, 2006; Moss, 2006; Quian, 2007).

Перифитон можно рассматривать как яркий пример проявления «краевого эффекта», т.е. «сгущения жизни» на границе раздела жидкой (вода) и твердой (субстрат различного характера и происхождения) фаз, где существенно возрастают видовое разнообразие, биомасса и метаболическая активность организмов (Протасов, 2010, 2011). Благодаря своей приуроченности к субстрату, он играет первостепенную роль при оценке качества воды и позволяет судить о ее среднем

загрязнении за определенный промежуток времени, предшествующий исследованию (Руководство по гидробиологическому ..., 1992; Миронов, 2004; 2007а,б; Миронова, 2009; Супонина, 2007; Дорошенко, 2007).

1.3 Цианобактерии полярных водных экосистем

1.3.1 Общая характеристика

Цианобактерии – это широко распространенные фотосинтезирующие грамотрицательные прокариоты, которые содержат хлорофилл *a* и фикобилиновые пигменты и осуществляют кислородный фотосинтез (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Определитель бактерий Берджи ..., 1997; Graham, 2000; Schopf, 2000; Определитель бактерий Берджи ..., 2001; Burkholder, 2002; Практическая гидробиология, 2006; Zakhia, 2008). Разные авторы цианобактерии упоминают под разными названиями: цианеи, цианофицеи, цианобионты, цианофиты, цианеллы, сине-зеленые водоросли, цианопрокариоты (Кукк, 1977; Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Костяев, 2001; Белякова, 2005; Ефимова, 2007; Пиневич, 2008; Давыдов, 2010).

Цианобактерии представляют собой одну из древнейших групп организмов (Graham, 2000; Whitton, 2000; Burkholder, 2002; Практическая гидробиология, 2006; Ecology of cyanobacteria II, 2012), которая была доминантной формой жизни на Земле более 1,5 млрд. лет назад, а палеонтологические находки свидетельствуют о том, что докембрийская биота (около 3,5 млрд. лет назад) состояла из кокковых бактерий и нитчатых цианобактерий (Schopf, 2000; Whitton, 2000; Костяев, 2001; Burkholder, 2002; Заварзин, 2003). Особенно значительной представляется роль цианобактерий в эволюции и существовании биосферы. Не подлежит сомнению, что деятельность именно этих фототрофов постепенно обеспечила формирование кислородной атмосферы (Громов, 1989; Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Graham, 2000; Костяев, 2001; Заварзин, 2003). Они явились клетками-предшественниками хлоропластов красных водорослей (*Rhodophyta*), некоторые виды прохлорофитов, имеющие хлорофиллы *a* и *b*, вероятно, предшественники хлоропластов зеленых водорослей (*Chlorophyta*) и выс-

ших растений (*Streptophyta*) (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Graham, 2000; Burkholder, 2002).

Цианобактерии обладают чертами, объединяющими их с эубактериями – это прокариотическая ультраструктура клеток, наличие слизи или чехлов, простое бинарное деление, отсутствие гистонов, связанных в эукариотической ДНК, и 70S рибосомы, состоящие из 16S и 23S субъединиц (Rippka, 1979; Фототрофные микроорганизмы, 1989; Graham, 2000; Burkholder, 2002).

Морфология цианобактерий чрезвычайно разнообразна. Одноклеточные цианобактерии могут быть сферической, эллипсоидной, палочковидной или веретеновидной формы, одиночные или в агрегатах, стабилизированных капсулой либо чехлом. Нитчатые, или трихомные, цианобактерии имеют интеркалярные клетки цилиндрической, сплюснутой или лопастной формы и терминальные клетки с закругленным или коническим (иногда загнутым) концом. Трихомы прямые или спирализованные, однорядные или многорядные, окруженные чехлом или без него, с ложным или истинным ветвлением. Некоторые виды образуют миниатюрные трихомы – гормогонии, цисты (акинеты), устойчивые к физико-химическому повреждению, и гетероцисты для осуществления азотфиксации (Пиневиц, 2006; Практическая гидробиология, 2006; Пиневиц, 2008).

Ультраструктурная организация клеток цианобактерий по сложности превосходит бактериальную. Так, клеточная стенка цианобактерий уникальна и состоит из 4 – 8 слоев муреина, целлюлозы, белков и пронизана порами (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Костяев, 2001; Практическая гидробиология, 2006). В их протоплазме выделяют бесцветную центроплазму, состоящую из гиалоплазмы и хроматиновых нитей содержащих ДНК, к периферии от которой находятся частицы РНК, рибосомы и полифосфатные гранулы. В хроматоплазме находятся тилакоиды, на которых локализованы фотосинтетические пигменты (хлорофиллы а и у некоторых представителей b и d), и гранулы фикобилисом, содержащие фикоэритрин (ФЭ), фикоэритроцианин (ФЭЦ), фикоцианин (ФЦ) и аллофикоцианин (АФЦ), а также каротиноиды (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Miyashita,

1996; Определитель бактерий Берджи 1997, 2001; Castenholz, 2001; Burkholder, 2002; Гусев, 2003; Практическая гидробиология, 2006; Zakhia, 2008).

Благодаря цианобактериям, вероятно, сформировался фотосинтез, основанный на функционировании двух фотосистем (I и II), характеризующийся использованием H_2O в качестве экзогенного донора электронов и сопровождающийся выделением O_2 . Цианобактерии способны переключаться с одного типа фотосинтеза на другой, что имеет важное экологическое значение (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Гусев, 2003; Пиневиц, 2008). Так, у цианобактерий обнаружена способность к бескислородному фотосинтезу, когда активна только фотосистема I и потребляются иные экзогенные доноры электронов (некоторые восстановленные соединения серы, водород, ряд органических соединений) (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Гусев, 2003). Встречается фотогетеротрофия, аэробная и анаэробная хемогетеротрофия (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Андреюк и др., 1990; Anderson, 1991; Определитель бактерий Берджи, 1997; Практическая гидробиология, 2006). Многие виды цианобактерий способны фиксировать атмосферный азот (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Практическая гидробиология, 2006), и по некоторым данным они связывают примерно 75% всего мирового запаса газообразного азота (Vincent, 2000a; Burkholder, 2002; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

Цвет этих микроорганизмов зависит от комбинации пигментов, и может быть красным, сине-зеленым, пурпурным, розовым, желтым, зеленым, коричневым или почти черным (Практическая гидробиология, 2006). Чехлы также могут содержать желтый (сцитонемин) или красно-голубой (глеокапсин) пигменты, способные маскировать пигментацию клеток (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001). Накопление в слизистых оболочках светопоглощающих пигментов является одним из механизмов защиты цианобактерий от ультрафиолетового (УФ) излучения (Vincent, 1994, 1997; Quesada, 1997; Vincent, 2000b). Некоторым ФЭ- или ФЭЦ-содержащим цианобактериям свойственна хроматическая адаптация (Фото-

трофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001).

В качестве одной из примечательных особенностей генетического материала цианобактерий отмечают значительные величины их хромосом и геномов, достигающих максимальных значений у видов со сложной морфологической организацией и циклами развития (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Костяев, 2001; Гусев, 2003). Размер клеток цианобактерий варьирует от 0,5 до более 100 мкм (Пиневиц, 2008). Одноклеточные, колониальные и некоторые нитчатые цианобактерии осуществляют простое бинарное деление с образованием перетяжки, у некоторых представителей размножение происходит путем множественных внутриклеточных делений с наличием сложных стадий развития и полиморфностью в процессе онтогенеза (Фототрофные микроорганизмы, 1989; Кондратьева, 1996; Определитель бактерий Берджи, 1997; Костяев, 2001; Определитель бактерий Берджи, 2001; Пиневиц, 2008).

Цианобактерии хорошо адаптированы к экстремальным условиям среды (Практическая гидробиология, 2006). Цианобактерии, в основном, мезофилы ($+25^{\circ}\text{C}$), реже термофилы ($+75^{\circ}\text{C}$) или психрофилы (менее $+2^{\circ}\text{C}$) (Практическая гидробиология, 2006; Пиневиц, 2008). Они обитают в планктоне пресных и соленых водоемов, живут на поверхности и внутри скал и камней в виде эндолитов или как накипные формы, становясь основным компонентом микробных матов (Определитель бактерий Берджи, 1997; Whitton, 2000; Определитель бактерий Берджи, 2001; Герасименко, 2002; Пиневиц, 2008), покрывают антропогенные субстраты (Практическая гидробиология, 2006) и поверхность эукариот (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001; Пиневиц, 2008), выживают на глубинах до 100 м у нижней границы фотической зоны в океане и ниже 30 м под морским льдом в Антарктике (Vincent, 2000 a, b, c; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

1.3.2 Вопросы таксономии цианобактерий

Цианобактерии насчитывают около 1500 видов (Бактериальная палеонтология, 2002; Пиневиц, 2006; Практическая гидробиология, 2006; Ефимова, 2007) и

являются ярчайшим примером полисистемности. В XVIII веке цианобактерии описывались как водоросли, и первая система классификации была построена на основе Международного кодекса ботанической номенклатуры (Rippka, 1979; Whitton, 1992; Burkholder, 2002; Oren, 2004; Zakhia, 2008). Идентификация была почти полностью основана на морфологических признаках цианобактерий, но позже стало понятно, что многие из этих признаков полиморфны и зависят от условий окружающей среды (Rippka, 1979; Whitton, 1992; Burkholder, 2002). Первые попытки построения системы сине-зеленых водорослей относятся к XIX в. (Агард К.А. – 1824 г., Кютцинг Ф.Т. – 1843, 1849 гг., Тюрэ Г. – 1875 г.). Дальнейшую разработку системы продолжил Кирхнер О. в 1900-е годы. С 1914 г. началась существенная переработка системы идентификации сине-зеленых водорослей, и был опубликован целый ряд новых систем (Еленкин А.А. – 1916, 1923, 1936; Борци А. – 1914, 1916, 1917; Гейтлер Л. – 1925, 1932 гг.). Самой удачной была признана система А.А. Еленкина, опубликованная в 1936 г. (Голлербах, 1953; Ефимова, 2007).

В конце 70-х гг. XX в. R. Stanier аргументировал в рамках прокариотической концепции бактериальную природу сине-зеленых водорослей и переименовал их в цианобактерии (греч. *kianeos* – темно-синий), предложив использовать Кодекс номенклатуры бактерий (Rippka, 1979; Stanier, 1978; Starr, 1981; Burkholder, 2002). Попытка ввести правила бактериологической таксономии на основе типовых чистых культур цианобактерий оказалась лишь частично удачной, потому что многие их представители не поддаются культивированию, а те, которые поддаются, нередко теряют в культуре характерные признаки (Костяев, 2001; Практическая гидробиология, 2006). Многими исследователями цианобактерии стали рассматриваться как организмы «двойной принадлежности» и описываться по правилам как бактериологической, так и ботанической номенклатуры (Современная микробиология ..., 2005).

До настоящего времени классификация цианобактерий находится в стадии развития и приведенные в современных определителях таксоны приходится рассматривать как временные и подлежащие значительной модификации. Основным

принципом классификации цианобактерий при работе с коллекциями из природных местообитаний все еще остается фенотипический, что является применимым и удобным (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001).

В конце прошлого века классификация цианобактерий была пересмотрена чешскими учеными J. Komarek и K. Anagnostidis (1986, 1988; 1989, 1990, 1999, 2005, 2006). В настоящее время система, созданная ими, представляет собой комплексную информацию о морфологии, ультраструктуре, способах размножения, изменчивости цианобактерий, полученную после изучения как природного материала, так и лабораторных культур (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001).

Согласно руководству Берджи, цианобактерии входят в домен *Bacteria* (Определитель бактерий Берджи, 2001). Таксономическая схема «Определителя бактерий Берджи» основана на нескольких классификациях: Р. Риппки, Ф. Друэ, Л. Гейтлера, классификация, К. Анагностидиса и И. Комарека, а также классификации, созданной в результате критической переоценки системы Гейтлера (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001; Ефимова, 2007). В соответствии с Международным кодексом номенклатуры бактерий (МКНБ) выделено 5 основных таксономических групп цианобактерий в ранге порядков, различающихся морфологическими признаками: одноклеточные формы (пор. *Chroococcales*; пор. *Pleurocapsales*) и многоклеточные формы (пор. *Oscillatoriales*, пор. *Nostocales*, пор. *Stigonematales*) (Определитель бактерий Берджи, 1997, 2001; Гусев, 2003; Пиневич, 2008).

1.3.3 Распространение цианобактерий в полярных водных экосистемах

Цианобактерии распространены в природе повсеместно и обнаруживаются в разных частях земного шара, от Арктики до Антарктики (Фототрофные микроорганизмы, 1989). В полярных местообитаниях температура среды редко поднимается выше +5 °C и сопровождается циклами замерзания и оттаивания субстратов, экстремальными колебаниями освещенности, значительными изменениями солености воды и доступности биогенов (Vincent, 2007; Zakhia, 2008). В таких экосистемах доминирующей группой среди фототрофов являются цианобактерии

и поэтому они представляют несомненный интерес для исследований (Vincent, 1988, 2000 a, b, c; Elster, 2002; Vincent, 2007; Zakhia, 2008; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

На побережье полярных морей наиболее широко распространены представители следующих родов цианобактерий – *Leptolyngbya*, *Phormidium* и *Oscillatoria* (Elster, 2002; Mueller, 2005; Komarek, 2005; Comte, 2007; Герасимюк, 2008). Полярные цианобактерии родов *Nostoc* и *Oscillatoria* создают видимые невооруженным глазом корки, маты и биопленки толщиной до нескольких миллиметров и даже сантиметров на большом количестве разнообразных субстратов, включая снег, лед, почву, скалы, дно водоемов (Vincent, 2000 a, b). Цианобактерии часто обнаруживаются в биопленках в трещинах и неровностях камней и скал, где существуют благоприятные условия для защиты микроорганизмов от УФ облучения, перепадов температур, высушивания или сдувания ветром образованных ими корок (Vincent, 1988; Hughes, 2003; Zakhia, 2008). Условия местообитания цианобактерий на скалах и камнях (эпилитов) значительно отличаются от таковых на живых организмах растительного или животного происхождения – эпифитов (Vincent, 2000 a).

Многие полярные цианобактерии поселяются на поверхностях субстратов или на мелководье, где возможно их продолжительное облучение ультрафиолетом во время полярного дня (Vincent, 1994, 1997; Quesada, 1997). Цианобактерии имеют несколько защитных механизмов от губительного действия УФ, и это накопление в слизистых оболочках светопоглощающих пигментов, миграции в толще микробного мата, а также фотоиндуцированная репарация ДНК (Vincent, 2000 a).

Микробные маты, образованные цианобактериями, встречаются в полярных регионах повсеместно, формируя толстые бентосные корки или биопленки. Адаптация цианобактерий к постоянно низким температурам среды, смене циклов замерзания и оттаивания, высушиванию, изменению солености, высоким и низким уровням инсоляции и воздействию УФ обеспечивает им высокую жизнеспособность и стабильное развитие в экстремальных условиях полярных водных экоси-

стем (Vincent, 1988; Hawes, 1992; Quesada, 1997; Vincent, 1997, Tang, 1999; Vincent, 2000a, b; Elster, 2002; Burkholder, 2002; Zakhia, 2008; Vincent, 2004; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

В условиях дефицита солнечного света в полярную ночь цианобактерии образуют запасные внутриклеточные включения липидов и углеводов для использования их в процессе дыхания. Также цианобактерии формируют акинеты и споры на зимний период. Это позволяет им переживать неблагоприятные условия в придонных слоях водной толщи или в донных осадках, куда они попадают благодаря стратификации и штормовому перемешиванию морских вод (Lewkowicz, 1999; Holm-Hansen, 2002).

В пресноводных экосистемах Антарктики бентосные цианобактерии формируют толстые, плотные, пигментированные маты. Цианобактерии родов *Phormidium*, *Nostoc*, *Dichothrix*, *Scytonema* и *Coleodesmium* создают слизистые пленки и флоккулы на погруженных камнях и песчаных берегах. Эти виды формируют видимые микробные маты с большой биомассой, которые мало подвержены сезонным изменениям (Vincent, 1986; 1988; Davey, 1989; Hawes, 1989, 1992). Такой микробный мат имеет низкую продуктивность, а вегетативные клетки в нем переживают период полярной ночи в лиофилизированном виде и в период весеннего оттаивания в течение нескольких минут – нескольких часов восстанавливают свою фотосинтетическую активность (Vincent, 2007). После этого клетки быстро достигают высокой метаболической активности и наращивают биомассу, создавая, таким образом, устойчивую многолетнюю популяцию (Elster, 2002). Цианобактерии хорошо адаптированы к длительному замерзанию (Davey, 1989; Sabačka, 2006), сохраняя способность к метаболизму даже при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Vincent, 2004).

Исследования, проведенные на островах Канадской Арктики и в эстуарии реки Макензи, показали, что в изученных водоемах на развитие микробных матов большое влияние оказывает выедание простейшими (Vincent, 2000 b, 2009).

Полевые и лабораторные исследования цианобактерий, формирующих маты в высохшем русле ручья в районе McMurdo (Море Росса, Антарктика) показали,

что низкие температуры довольно сильно угнетают метаболизм клеток, а их фотосинтетическая активность возрастает вместе с ростом температуры среды (Vincent, 1986; Vincent, 2000 b). В ходе подобных исследований микробного мата с доминированием цианобактерий рода *Phormidium* в прибрежье острова Сигни (Антарктика) был определен температурный оптимум для процесса фотосинтеза – около +15 °C (Davey, 1989; Vincent, 2000 b). Исследование температурного оптимума для культур цианобактерий, выделенных из матов южного района Антарктиды, показало, что он всегда выше, чем для природного местообитания, так как некоторые штаммы не росли при температурах ниже +5°C. Это позволило авторам сделать вывод о происхождении этих цианобактерий из водных масс умеренных широт (Seaburg, 1982; Vincent, 2000 b).

При исследовании культур цианобактерий рода *Oscillatoria* из озер и рек Арктики, субарктики и Антарктики было определено, что температурный оптимум роста культур варьирует от +15 до +35 °C, а при температуре +5°C рост клеток незначителен. Рост цианобактерий в широком диапазоне температур от +5 до +30 °C указывает на то, что они, вероятно, приспособлены к изменчивости температурного режима, которая характерна для их местообитания. По этому параметру полярные цианобактерии отличаются от арктических и антарктических морских диатомовых водорослей и гетеротрофных бактерий, чей температурный оптимум для фотосинтеза и роста гораздо ниже и лежит в пределах от 0 до +10 °C (Tang, 1997; Vincent, 2000 a).

Литературные сведения о цианобактериях Баренцева моря скудны. Сообщество цианобактерий прибрежья Восточного Мурмана, описанное в 2005 году (Белякова, 2005), насчитывает 88 видов из 46 родов, 21 семейства и 4 порядков, что позволило назвать его наиболее богатым среди сообществ юго-западной части Баренцева моря и Кольского залива (Белякова 2002, 2003). Основу сообщества цианобактерий изученного района составили как морские, так и континентальные виды, отмечено отсутствие планктонных представителей, преобладание миграционных процессов и адаптация видов к обитанию в субарктических условиях (Белякова, 2005).

Исследования цианобактерий морской литорали побережья Баренцева моря (Москвина, 1991; Мишустина, 1994; Moskvina, 1995; Мишустина, 1997; Москвина, 2010) показали, что местообитанием у цианобактерий рода *Synechococcus* являются талломы бурых водорослей *Laminaria saccharina*. Наибольшая численность этих мелких форм цианобактерий обнаружена в зоне интеркалярного роста таллома, где она достигала 3×10^9 кл/см², и доля цианобактерий составила от 44 до 88 % от общего числа бактерий. Отмечено, что азотфиксирующая активность эпифитного сообщества ламинарии, по-видимому, в основном, приходится на синне-зеленые водоросли (Москвина, 1991; Мишустина, 1997). Также в альгологически чистые культуры были выделены эпифитные цианобактерии родов *Synechococcus*, *Oscillatoria*, *Phormidium* и *Dermocarpa* (Москвина, 1991; Moskvina, 1995; Москвина, 2010).

Внедрение в практику водных микробиологических исследований флуоресцентной и электронной микроскопии в конце 70-х годов XX века, позволило выявить ранее не учтенную размерную фракцию пикопланктонных цианобактерий с размерами клеток 0,2 – 2,0 мкм. В работах 1980 – 1990-х годов было показано, что они могут играть ключевую роль в биогеохимических и трофических цепях в морских экосистемах (Itturiaga, 1986; Booth, 1988; Chisholm, 1988; Paerl, 2000).

Широкое распространение имеют пикопланктонные цианобактерии родов *Synechococcus*, *Prochlorococcus*, *Synechocystis* (Itturiaga, 1986; Booth, 1988; Chisholm, 1988; Paerl, 2000) и *Cyanobium* (Komarek, 1999; Vincent, 2000b). Эти цианобактерии вносят большой вклад (от 30 до > 50%) в биомассу фитопланктона и первичной продукции как в олиготрофных водах открытого океана, так и в евтрофных прибрежных и эстуарных экосистемах (Itturiaga, 1986; Waterbury, 1986; Booth, 1988; Chisholm, 1988; Paerl, 2000).

В Арктических морях, так же как и в Южном океане, пикоцианобактерии немногочисленны, в отличие от умеренных и тропических вод (Zakhia, 2008). Обилие пикоцианобактерий заметно снижается от умеренных широт к полярным регионам (Murphy, 1985; Marchant, 1987; Legendre 1993; Fouilland, 1999), что, вероятно, обусловлено неблагоприятным температурным режимом (Marchant, 1987),

выеданием их простейшими, а также гидрологическими и гидродинамическими процессами (Vincent, 2000b).

При исследованиях пикоцианобактерий в северо-западной части Гренландского моря было установлено, что их количество уменьшается вместе со снижением температуры воды и варьирует от 0 кл/мл до 5470 кл/мл. Ученые пришли к выводу, что пикоцианобактерии не являются автохтонным компонентом олиготрофных вод Гренландского моря, и могут быть использованы как индикаторы перемещения теплых водных масс Северо-Атлантического течения в арктических морях (Gradinger, 1989, 1995).

В пользу происхождения *Synechococcus* морей субантарктического пояса из океанических вод умеренного пояса свидетельствует сходство последовательностей оснований 16S рРНК у пикоцианобактерий, выделенных из этих вод (Wilmotte, 2002; Zakhia, 2008).

Исследования распространения мелких форм цианобактерий в открытых водах Баренцева, Норвежского, Северного и Гренландского морей, проведенные учеными ММБИ в 1987 – 1993 гг. (Мишустина, 1994; Мишустина, 1997), дали основание считать, что в морях Арктического бассейна имеются районы постоянного присутствия пикоцианобактерий рода *Synechococcus* с некоторым преобладанием в атлантических водах, не смотря на то, что температура воды в исследованных районах большую часть времени имела низкие значения (менее +5°C). Это опровергает описанное выше представление о том, что приполярные районы из-за низкой температуры воды не содержат *Synechococcus* (Waterbury, 1988; Gradinger, 1995), так как частая встречаемость мелких форм цианобактерий в пробах свидетельствует о том, что эти виды не являются стерильными выносами тропических форм в Арктику, а размножаются в этих районах (Мишустина, 1994; Мишустина, 1997). Исследования пикофитопланктона пролива Великая Салма Белого моря (Белевич, 2012) показали, что наибольшее его количество было в августе и в его составе были преимущественно цианобактерии.

Зимой и летом 2008 года (Cottrell, 2009) было отмечено наличие клеток пикоцианобактерий в каждой пробе воды морей Бофорта и Чукотского в количестве

от 40 до 80 тыс. кл/л. Выявленные высокие значения численности клеток в морской воде, по мнению авторов, не были связаны с влиянием впадающих рек, а низкие температуры воды (от +4,1°C летом до –1,8 °C зимой) не угнетали сообщество пикоцианобактерий. Исследователи предположили, что клетки цианобактерий способны расти и развиваться в период полярной ночи за счет собственного запасного или растворенного в воде органического вещества.

Молекулярно-генетические исследования пикоцианобактерий в море Бофорта показали, что они сходны с пресноводными и солоноватоводными *Synechococcus*, но не с океаническими. По мнению автора (Waleron, 2007), происхождение цианобактерий в море Бофорта аллохтонное, так как на него сильное влияние оказывает впадение рек. Так, максимальные концентрации пикоцианобактерий (3503 – 6713 кл/мл) были обнаружены в пробах воды реки Макензи, их плотность была еще достаточно высокой в ее эстуарии, а в открытых водах моря Бофорта их концентрация снизилась на порядок (225 – 560 кл/мл).

По результатам исследований в северной Атлантике (Shapiro, Naugen, 1988) было сделано предположение, что в океанической воде присутствуют психрофильные *Synechococcus*. На распространение пикоцианобактерий в полярных морских экосистемах помимо температуры воды также оказывают влияние такие факторы, как освещенность и наличие биогенов (Robineau, 1999). Было также показано (Glover, 1986), что с глубиной водной толщи в северо-западном районе Атлантики возрастала концентрация нитратов, и увеличивался размер клеток синехококков от 0,6 – 1,0 мкм до 1 – 5 мкм. Для районов Северной Атлантики (Olsen, 1990) было установлено, что увеличение численности *Synechococcus* с глубиной коррелировало с концентрацией нитратов. Было отмечено светозависимое потребление нитратов и аммония цианобактериями с увеличением его активности в темное время суток (Jiao & Wang, 1994). Положительная корреляционная связь была также установлена между количеством ФЭ-содержащих пикоцианобактерий и нитратами и аммонием в Гудзоновом заливе (Robineau, 1999).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Общая характеристика Кольского залива и районов исследования

Кольский залив – это узкий залив-фьорд Баренцева моря на Мурманском берегу Кольского полуострова. Для него характерно наличие одного или нескольких подводных порогов, разделяющих дно фьорда на ряд внутренних бассейнов (Кольский залив, 1997; Ковальчук, 2009). В соответствии с особенностями морфометрии акваторию залива подразделяют на три участка: северное, среднее и южное колена. Эти названия не узаконены в географической номенклатуре, но общеприняты в научной и практической деятельности (Кольский залив, 1997, 2009).

Протяженность залива по створным линиям составляет 58,7 км, тогда как расстояние по прямой от входа к вершине – 51 км. Ширина залива постепенно уменьшается от 3,0 – 3,5 км в северном колене до 1,5 – 2,5 в среднем и 1,0 – 1,5 в южном (Кольский залив, 1997). Глубина залива постепенно убывает от входа к вершине. Максимальная глубина залива в южном колене не превышает 40 м, в среднем колене достигает 170–180 м, а в северном районе более 300 м (Кольский залив, 1997; Ковальчук, 2009).

Кольский залив сохраняет зимой высокую температуру и практически не замерзает даже при сильных морозах за счет водообмена с Баренцевым морем, где по его южной и восточной периферии движутся на восток и север атлантические воды теплого Нордкапского течения – ветви системы Гольфстрима (Танцюра, 1959). Только в холодные зимы южное колено залива, заполненное опресненными водами, может покрываться льдом толщиной 30 – 40 см (Яковлев, 1961).

Воды Кольского залива образованы преимущественно баренцевоморскими водными массами из-за его интенсивного водообмена на своей морской границе. Поэтому для акватории Кольского залива характерны такие же гидрофизические процессы, что и для открытой части Баренцева моря – формирование сезонного термоклина, осенне-зимняя конвекция, изменения температуры воды, солености, плотности в приливном цикле. В то же время на гидрологический режим, особен-

но в южном колене залива, существенно влияют метеорологические условия прилегающей суши и поступление пресных вод (Кольский залив, 1997). Большое значение, особенно у берегов, имеют приливно-отливные течения. Приливы полусуточные, их наибольшая величина 6,1 м у берега Кольского полуострова, в других местах 0,6 – 4,7 м (Танцюра, 1959).

На акватории Кольского залива годовой ход температуры воды выражен сильнее, чем в открытом море. Годовой минимум приходится на февраль-март, когда температура поверхностного слоя воды понижается до $+0,5^{\circ}\text{C}$ в южном колене и до $+1^{\circ}\text{C}$ – в северном. От апреля к самому теплomu месяцу – июлю, температура поверхностного слоя повышается до $+11^{\circ}\text{C}$ в южном колене и до $+10^{\circ}\text{C}$ – в северном (Кольский залив, 1997, 2009).

Режим солености Кольского залива всецело определяется степенью опреснения прибрежной мурманской водной массы, которая, в свою очередь, зависит от устойчивого речного стока, весеннего снеготаяния, выпадения жидких осадков летом и осенью, интенсивности водообмена и перемешивания. Опреснение воды на всех горизонтах резко увеличивается в южном колене и может снижаться до 10 – 15‰ с июня по октябрь. Для зимних и весенних месяцев в этой части залива характерны значения солености 20 – 25‰. В среднем и северном коленах соленость поверхностного слоя подвержена значительной сезонной изменчивости, зимой она не опускается ниже 30‰, в начале лета может понижаться до 15 – 20‰ (Кольский залив, 1997; 2009).

Западный и восточный берега южного колена Кольского залива почти на всем протяжении окаймлены осыхающими отмелями, грунт вблизи берегов – песок с камнем. Северо-западный берег среднего колена залива окаймлен осыхающей отмелью шириной до 150 м, усеянной камнями. Грунт в губах среднего колена представлен преимущественно илом, а ближе к берегам – камнем, местами песком. В северо-западный берег этого колена вдаются небольшие мелководные губы, в юго-восточный берег среднего колена – несколько больших губ (Люция Баренцева моря, 1995). Северное колено Кольского залива обладает максимальной изрезанностью береговой линии и отсутствием постоянных водотоков, впа-

дающих в залив (Кольский залив, 1997).

Кольский залив является зоной повышенной антропогенной нагрузки, испытывающей влияние непрекращающегося сброса мало очищенных промышленных, хозяйственно-бытовых и ливневых сточных вод г. Мурманска, а также городов, поселков, предприятий и портов, расположенных на его берегах, и по результатам гидрохимических наблюдений характеризующейся высоким уровнем загрязнения (Доклад о состоянии и об охране ..., 2014).

Содержание кислорода в водах залива имеет явно выраженную сезонную изменчивость. Кислородный режим морских вод в южном колене залива был удовлетворительным в течение 2013 года, содержание растворенного кислорода изменялось в пределах 8,35 – 13,36 мгО₂/л, насыщение вод составляло 63 – 132% (Доклад о состоянии и об охране ..., 2014). Данные значения соответствуют среднесезонным, так как абсолютное содержание кислорода в поверхностном слое воды в среднем меняется от 10,3 – 10,9 мгО₂/л в осенне-зимний период до 10,0 – 13,0 мгО₂/л весной и летом, а насыщенность воды кислородом, соответственно, от 87 – 98 до 90 – 117%. Насыщенность воды кислородом в северном колене в весенне-летний период под действием процесса фотосинтеза увеличивается на 15 – 25%, в то время как в южном – лишь на 5 – 10%. Толщина слоя фотосинтеза в северном колене достигает 100 м, а в южной части залива, в связи с меньшей прозрачностью воды, она не превышает 20 м (Кольский залив, 1997).

Для открытых районов Баренцева моря характерен ярко выраженный сезонный ход величин рН, связанный с процессом фотосинтеза, в то время как в Кольском заливе уровень рН в большей степени определяется влиянием речного стока. Характерными величинами рН для южного колена залива являются 7,9 – 8,1, для среднего колена – 8,0 – 8,15, для северного – 8,1 – 8,2, т.е. величины водородного показателя имеют тенденцию к возрастанию в направлении с юга на север (Кольский залив, 1997).

Наиболее высокое содержание фосфатов наблюдается в южном колене залива, в основном, из-за влияния речного стока. В направлении с юга на север содержание фосфатов постепенно уменьшается и в северном колене их концентра-

ция примерно такая же, как и в Баренцевом море. Концентрация фосфатов в южном колене изменяется в широких пределах – от 20 до 80 мкг/л, в среднем колене – от 20 до 25 мкг/л, в северном колене – от 10 до 25 мкг/л (Кольский залив, 1997; Широкая, 2011; Овчинникова, 2012).

Среднее содержание нитритов в северной части Кольского залива составляет менее 1,0 мкг/л, в среднем и южном коленах их концентрация, в основном, изменяется от 1,0 до 4,0 мкг/л. Распределение нитратного азота отличается однородностью, как по вертикали, так и в горизонтальном направлении, диапазон изменчивости его концентрации невелик и составляет, в основном, 60 – 90 мкг/л. Наименьшее содержание нитратов наблюдается летом и осенью и составляет в южном колене 40 – 60 мкг/л, в среднем районе – от 20 до 80 мкг/л, в северном колене – от 20 до 90 мкг/л (Кольский залив, 1997; Широкая, 2011; Овчинникова, 2012).

Концентрация аммонийного азота в южном колене залива колеблется в пределах 80 – 130 мкг/л, содержание аммоний-иона в воде убывает в направлении с юга на север и в северной части залива находится на уровне его содержания в море (Кольский залив, 1997). Максимальные значения концентрации аммонийного азота в водах кута залива составляют 321,3 – 640,0 мкг/л (Широкая, 2011; Овчинникова, 2012; Доклады о состоянии и об охране ..., 2014).

Кольский залив является главным поставщиком загрязняющих веществ в Баренцево море из-за интенсивного водообмена с загрязненными бухтами и заливами, в пределах которых расположены города и поселки, ведущие производственную и хозяйственную деятельность. По комплексной оценке, данной Мурманским УГМС в 2013 году, индекс загрязненности вод южной части залива соответствует V классу – воды грязные, воды среднего и северного колен – II классу, воды чистые (Доклады о состоянии и об охране ..., 2014).

Солоноватый биотоп (водная толща южного и часть среднего колен залива) заселен пресноводно-перифитонным комплексом (ППК) микроводорослей, в составе которого присутствуют виды пресноводного происхождения, относящиеся к отделам *Bacillariophyta* и *Dinophyta*, и талассогенные литоральные виды из отдела

Bacillariophyta (Кольский залив ..., 2009). В летний период в южном колене Кольского залива отмечается массовое развитие эвгленовой водоросли *Eutreptiella marina* da Cunha. В направлении к мористой части акватории встречаемость ППК уменьшается и в поверхностном горизонте северного колена данное сообщество отсутствует. В переходной зоне, разграничивающей солоноватоводный и морской биотопы, формируется смешанный комплекс фитопланктона, в равной мере включающий компоненты двух альгокомплексов. В сезонной динамике видов ППК акватории южного колена можно провести временные границы между зимним и весенним (середина апреля), весенним и летним (конец мая) периодами в развитии сообщества. Переход к зимнему состоянию фитопланктона ППК происходит в ноябре-декабре (Кольский залив ..., 2009). Фитопланктон морского биотопа залива представляет собой часть общего баренцевоморского альготаксоцена (Кольский залив ..., 1997). Развитие альгофлоры в этом биотопе залива в общих чертах повторяет течение годового сукцессионного цикла в прибрежье Баренцева моря (Дружков, Макаревич, 1991; Кольский залив ..., 1997; Макаревич, 2004) и микроводоросли представлены преимущественно родами отдела Динофитовые (Кольский залив ..., 2009).

В составе зоопланктона залива насчитывается более 140 видов и форм, разделенных на экологические группировки (Бродский, 1957; Тимофеев, 2000, Кольский залив ..., 2009). Наиболее многочисленные представители зоопланктона залива – веслоногие ракообразные, или копеподы (суммарный вклад в обилие – 81,8%) и аппендикулярии (суммарный вклад в обилие – 11,1%). Основную часть биомассы зоопланктона в заливе составляют копеподы и эвфаузииды, дающие в среднем более 97% на протяжении всего года. Зимний биологический сезон в развитии сообщества зоопланктона залива начинается в ноябре-декабре, длится 4 – 5 месяцев и характеризуется низким обилием с преобладанием взрослых стадий копепод. После ранневесеннего цветения микроводорослей суммарная биомасса зоопланктона возрастает к концу весны, в начале летнего периода (июль) биомасса и количество зоопланктона незначительно снижаются, отмечается высокая численность личиночных стадий, а в осенний период доминируют взрослые ста-

дии. Осенью распределение показателей обилия зоопланктона имеет такой же вид, что и в летний сезон, и наибольшая численность регистрируется в южном колене (Кольский залив ..., 2009).

В Кольском заливе выделено шесть донных биоценозов беспозвоночных: *Macoma calcareea*, *Ophiura robusta*, *Nephtys ciliata*, *Laonice cirrata*, *Tridonta borealis*, *Ophiopholis aculeata*. На большинстве станций в видовой структуре биоценозов преобладает группа полихет. В трофической структуре биоценозов велика доля хищников и трупоедов. Отмечено наличие угнетенных биоценозов в южной части Кольского залива (Кольский залив ..., 1997).

К настоящему времени в Баренцевом море описано 197 видов водорослей-макрофитов – представителей отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta* (Воскобойников, 2006). Характерными представителями водорослей литорали кута залива и литоральных ванн являются зеленые *Enteromorpha intestinalis*, растущие сезонно на камнях и гравии (Кольский залив ..., 1997). Видовой состав и численность макрофитов литорали эстуарной зоны среднего колена Кольского залива бедны и представлены преимущественно водорослями из pp. *Fucus* и *Enteromorpha*. Основное влияние на состав и структуру фитоценозов оказывает опреснение и характер грунта, а как дополнительное – антропогенное воздействие (Кольский залив ..., 2009).

Объектом данного исследования явился Кольский залив, на берегах южного и среднего колен которого были выбраны станции для отбора проб (Рис. 1). Ниже приводится краткая характеристика этих пяти станций.

Станция 1 – мыс Притыка, расположена в южном колене залива на западном берегу. Существенное влияние на эту станцию оказывают стоки рек Кола и Тулома, сброс хозяйственно-бытовых и производственных сточных вод от городской канализационно-очистой станции, а также отдаленные последствия проведения здесь крупномасштабных дноуглубительных работ при строительстве моста через залив в 1995 – 2005 годах.

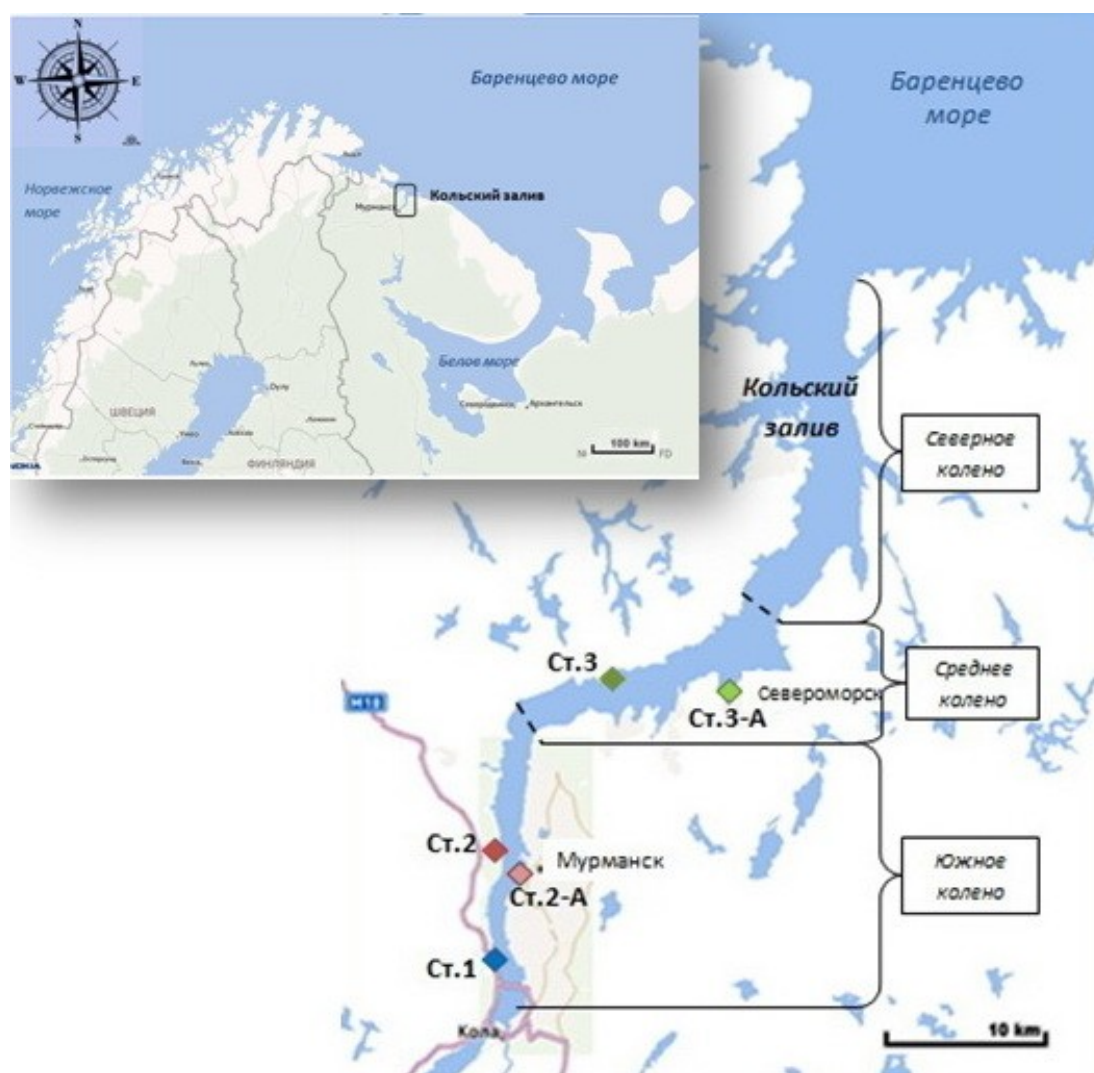


Рисунок 1 – Карта-схема Кольского залива с расположением станций отбора проб.

Станция 2 расположена в районе поселка Абрам-мыс на западном берегу южного колена залива. Инфраструктура поселка включает несколько промышленных предприятий и сельскохозяйственных ферм. Бытовые и промышленные стоки спускаются непосредственно в залив, их степень очистки минимальна.

Станция 2-А – «Морской вокзал», расположена на восточном берегу залива в южном колене в черте города Мурманска, в районе Мурманского морского порта – одного из крупнейших незамерзающих портов в России, который состоит из трех частей: Рыбный порт, Торговый порт и Пассажирский порт. На экологическое состояние акватории станции влияют стоки промышленных предприятий и портов, перегрузка апатита, угля и других минеральных ресурсов, что обуслови-

вает значительное загрязнение акватории нефтепродуктами, тяжелыми металлами и азотсодержащими соединениями (Доклады о состоянии и об охране..., 2014).

Западный и восточный берега южного колена Кольского залива окаймлены осыхающими отмелями, грунт вблизи берегов – ил, песок с камнем (Люция Баренцева моря, 1995).

Станция 3 – район бухты Белокаменка, находится на западном берегу среднего колена залива. Станция удалена от густонаселенных пунктов, расположена по градиенту течения морской воды из Баренцева моря. Нагрузка со стороны поселка Белокаменка незначительна, но в километре от точки отбора проб производятся работы по перегрузке и транспортировке нефтепродуктов.

Станция 3-А – губа Варламова, расположена в среднем колене залива на восточном берегу в черте ЗАТО Североморск – базы крупнейшего в стране атомного и военно-морского флота. Бытовые и промышленные стоки города и баз морского флота спускаются непосредственно в залив, не подвергаясь какой-либо значительной очистке.

Грунт на берегах среднего колена залива представлен преимущественно камнем, местами песком, на литорали хорошо выражен пояс фукоидов (Люция Баренцева моря, 1995; Кольский залив ..., 2009).

2.2 Отбор проб и их подготовка к анализу

В период с сентября 2010 года по апрель 2012 года, а также с января по май 2014 года проводили сбор материала и исследование видового состава цианобактерий обрастания на пяти станциях – ст. 1, 2, 2-А, 3, 3-А. Методику отбора проб эпилитона для количественного учета бактерий на поверхностях каменистых субстратов разрабатывали на трех станциях (ст. 1, 2, 3) с ноября 2011 по апрель 2012 годов. На тех же станциях (ст. 1, 2, 3) с октября 2012 по октябрь 2013 годов проводили исследование годовой динамики количественных параметров планктонных и эпилитонных сообществ бактерий и цианобактерий литоральной зоны залива и гидролого-гидрохимические анализы. Сведения о

количестве отобранных проб и выполненных анализов в ходе проведенных исследований представлены в приложении А.

2.2.1. Отбор проб воды для гидрохимического и микробиологического исследований

Отбор поверхностных проб воды для определения солености и гидрохимических анализов проводили у уреза воды во время отлива с глубины 10 – 30 см от поверхности воды в чистые плотно закручивающиеся пластиковые бутылки объемом 1 л (ГОСТ 17.1.5.05 – 85; ГОСТ 31861 – 2012; ГОСТ 31942 – 2012). Пробы воды для определения концентраций растворенного кислорода и БПК₅ отбирали в стерильные кислородные склянки объемом 125 мл непосредственно на станции и транспортировали в лабораторию в условиях темноты (РД 52.24.420 – 2006). Отбор проб воды для микробиологического исследования совершали во время отлива стерильной стеклянной емкостью объемом 0,5 л с глубины 10 – 30 см. Емкость открывали непосредственно перед отбором пробы и после ее наполнения закрывали стерильной пластиковой крышкой. Микробиологическое исследование производили не позднее двух часов с момента взятия пробы, и не позднее 6 часов при условии сохранения проб при температуре, близкой к температуре окружающей среды (ГОСТ 31942 – 2012).

2.2.2 Разработка методики количественного учета микроорганизмов эпилимтона

В настоящее время не существует единого метода отбора проб эпилимтона с неровных поверхностей субстратов. В связи с этим нами была разработана оригинальная методика, позволяющая наиболее полно учитывать численность микробного сообщества эпилимтона. С ноября 2011 по апрель 2012 гг. в процессе работы над этой методикой был сделан акцент на следующее: выбор места и времени отбора проб, характер и размер субстрата, сбор, фиксация, лабораторная обработка оброста.

Процесс отработки метода включал несколько этапов и состоял в следующем. Отбор проб обрастания для сравнительного исследования проводили с трех горизонтов литорали (Кузнецов, 2003) во время наинизшего положения уровня

моря в течение месячного периода приливов – сизигийного отлива (Дуванин, 1960).

В ноябре 2011 года на нижней литорали станции 3 (рис. 1) были собраны обрастания с трех камней с рядом расположенных на них участков площадью 10 см², ограниченных металлической рамкой, тремя разными способами – соскоб стерильным скальпелем (Абакумов, 1983; Водоросли ..., 1989; Руководство по гидробиологическому ..., 1992; Комулайнен, 2003; Марашли-Оглу, 2005; Дорошенко, 2007; Ли, 2010; Методические указания ..., 2012), очищение стерильной зубной щеткой с синтетической щетиной средней жесткости (Водоросли ..., 1989; Руководство по гидробиологическому ..., 1992; Медведева, 2001; Ким, 2011; Методические указания ..., 2012) и смыв стерильной ватной палочкой (Перетрухина, 2006; Дорошенко, 2007; Пуговкин, 2011). Все используемые инструменты были простерилизованы автоклавированием при 0,5 атм. (t°С = 112°С, 15 – 20 минут). Собранный оброст помещали в пробирки с 20 мл безбактериальной стерильной морской воды. Во всех пробах определяли следующие параметры: общая численность бактерий и цианобактерий, учитываемые методом люминесцентной микроскопии, а также разнообразие форм клеток цианобактерий. Из представленных в таблице 1 полученных данных видно, что наибольшие значения численностей гетеро- и фототрофных бактерий обнаружены в пробах, собранных с помощью зубных щеток. Но при этом, доля цианобактерий от ОЧБ составляет всего около 10%, в то время как таковая в других вариантах достигает 50%.

Таблица 1 – Численность бактерий (ОЧБ) и цианобактерий (ОЧЦБ) в пробах эпилитона, отобранных разными способами.

Способ сбора	Скальпель			Зубная щетка			Ватная палочка		
Учетные параметры	1 камень	2 камня	3 камня	1 камень	2 камня	3 камня	1 камень	2 камня	3 камня
ОЧБ×10 ³ , кл/см ²	698	120	954	12374	9645	13327	5743	2483	3010
ОЧЦБ×10 ³ , кл/см ²	340	74	438	919	121	1325	1530	338	1020
Доля в % шаровидных / нитчатых цианобактерий	73/27	88/22	91/9	59/41	45/55	52/48	31/69	25/75	37/63

Мы предположили, что зубная щетка, с одной стороны, в силу своих больших размеров при сборе оброста заходит за участок сбора пробы, а также собирает микрообрастание из микровпадин и трещин, а, с другой стороны, повреждает клетки некоторых представителей цианобактерий. Кроме того, крайне нежелательно многократное использование зубных щеток, т.к. их промывание не может обеспечить эффективную десорбцию бактериальных клеток от щетинок. Скальпель и одноразовые ватные палочки не имеют подобных проблем.

Наименьшие значения численности бактерий и цианобактерий были в пробах, отобранных с помощью скальпеля. В этих пробах преобладали шаровидные цианобактерии, в то время как в пробах после ватных палочек – нитчатые цианобактерии, а в пробах после зубной щетки присутствовали как шаровидные, так и нитчатые формы клеток в равном объеме (табл. 1). Таким образом, анализ полученных данных привел к выводу, что для наиболее корректного исследования состава бактериального эпилитона необходимо проводить сначала соскоб скальпелем исследуемой поверхности для сбора клеток шаровидных цианобактерий и сопутствующих бактерий, а затем собирать оставшуюся массу бактерий и нитчатых цианобактерий ватными палочками. Собранные таким образом соскоб и смыв надо поместить в пробирку с 20 мл безбактериальной стерильной морской воды.

В ноябре – декабре 2011 года проводили сравнение результатов по численности бактерий и цианобактерий в пробах эпилитона (табл. 2), собранных на трех станциях (рис. 1) после соскоба и смыва материала с 10 см^2 поверхности на валунах, расположенных непосредственно на литорали, и с 10 см^2 поверхности на небольших камнях (около $200 - 250\text{ см}^3$) с проведением соответствующих соскоба и смыва в лабораторных условиях. В результате анализа полученных данных значительных различий в количестве бактерий обнаружено не было. Исходя из удобства проведения исследования с учетом сложных климатических условий практически на протяжении всего года, было принято решение отбирать небольшие камни объемом примерно $200 - 250\text{ см}^3$ с литорали, транспортировать их в фильтрованной морской воде в стерильных стеклянных емкостях в лабораторию, где и проводить дальнейшие манипуляции.

Таблица 2 – Количество бактерий и цианобактерий эпилитона, отобранного с валунов на литорали и с камней в лаборатории.

Станции	Горизонт литорали	Параметры			
		ОЧЦБ×10 ⁶ , кл/см ²		ОЧБ×10 ⁶ , кл/см ²	
		Ноябрь (на литорали)	Декабрь (в лаборатории)	Ноябрь (на литорали)	Декабрь (в лаборатории)
Ст. 1	Верхний	7,377	6,075	18,212	48,091
	Средний	0,165	0,529	10,936	20,992
	Нижний	0,140	0,248	3,941	25,607
Ст. 2	Верхний	2,604	3,476	32,552	88,553
	Средний	8,320	13,425	21,138	76,980
	Нижний	3,493	2,718	76,674	147,064
Ст. 3	Верхний	0,248	0,969	50,889	41,931
	Средний	0,168	0,380	9,025	23,263
	Нижний	0,134	0,169	20,867	26,540
Стандартное отклонение σ		3,275	4,345	23,267	42,041

Выбор трансект при исследовании приливно-отливной зоны имеет большое значение, так как на разных горизонтах литорали существует ряд индивидуальных факторов, влияющих на развитие сообществ организмов обрастания. Отбор проб проводили ежемесячно в период с декабря 2011 по апрель 2012 годов с трех горизонтов литорали во время сизигийного отлива в трех повторностях с трех станций. Всего было отобрано 270 проб. Сбор обрастания совершали в лаборатории разработанным методом соскоба и смыва с поверхности небольших камней и, таким образом, получали по девять пробирок с суспензиями микроорганизмов с субстратов с каждой станции. Из данных, приведенных в таблице 3, видно, что наименьший разброс значений численности бактерий и цианобактерий эпилитона на всех трех станциях приходится на пробы с нижнего горизонта литорали.

Таблица 3 – Количество бактерий и цианобактерий эпилитона на разных горизонтах литорали станций.

Месяц	Горизонт литорали	ОЧЦБ×10 ⁶ , кл/см ²			ОЧБ×10 ⁶ , кл/см ²		
		Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3
1	2	3	4	5	6	7	8
Декабрь	Верхний	6,075	3,476	0,969	48,091	88,553	41,931
	Средний	0,529	13,425	0,380	20,992	76,980	23,263
	Нижний	0,248	2,718	0,169	25,607	147,064	26,540

1	2	3	4	5	6	7	8
Январь	Верхний	6,946	0,195	0,227	47,067	52,893	13,348
	Средний	0,005	0,363	0,005	20,882	52,692	4,970
	Нижний	0,496	0,189	0,166	15,302	29,517	53,318
Февраль	Верхний	41,019	4,415	0,354	100,983	23,900	60,513
	Средний	5,646	5,393	0,629	82,483	30,370	39,073
	Нижний	3,685	1,604	1,668	285,803	72,810	20,587
Март	Верхний	3,320	0,605	0,538	35,436	106,307	65,114
	Средний	0,916	0,916	0,911	84,792	151,420	40,318
	Нижний	5,107	0,350	1,849	151,420	87,547	61,524
Апрель	Верхний	2,446	1,958	0	26,986	32,495	9,603
	Средний	1,091	0,977	0,713	33,872	32,011	15,814
	Нижний	1,341	1,165	0,768	46,378	27,768	14,553
Разброс значений	Верхний	$0 - 1,95 \times 10^5 - 4,1 \times 10^7$			$9,6 \times 10^6 - 1,1 \times 10^8$		
	Средний	$5,0 \times 10^3 - 1,3 \times 10^6$			$4,97 \times 10^6 - 1,5 \times 10^8$		
	Нижний	$1,7 \times 10^5 - 5,1 \times 10^6$			$1,5 \times 10^7 - 2,9 \times 10^8$		

Так, разброс значений для ОЧЦБ в пробах с верхней и средней литорали составил 4 порядка, для ОЧБ с верхней и средней литорали – 3 порядка, а для ОЧЦБ и ОЧБ в пробах с нижней литорали – всего 2 соседних порядка.

Установленный факт можно объяснить тем, что субстраты на нижней литорали долгое время находятся под водой, обнажаясь только раз в месяц на несколько дней во время сизигийных отливов. Поэтому влияние на их эпилитон таких факторов, как высушивание, оледенение, нагревание, солнечное облучение, осадки и механическое воздействие, меньше, чем на средней и верхней литорали, что сказывается на большей стабильности количественных параметров микробиоценоза.

Все полученные результаты в ходе отработки метода количественного учета микроорганизмов эпилитона были учтены в дальнейшей работе и использованы при отборе проб обрастания для определения количественных параметров бактериоценоза эпилитона.

2.2.3. Отбор проб эпилитона для микробиологического исследования

Для количественного учета микроорганизмов эпилитона использовали следующую процедуру (рис. 2).

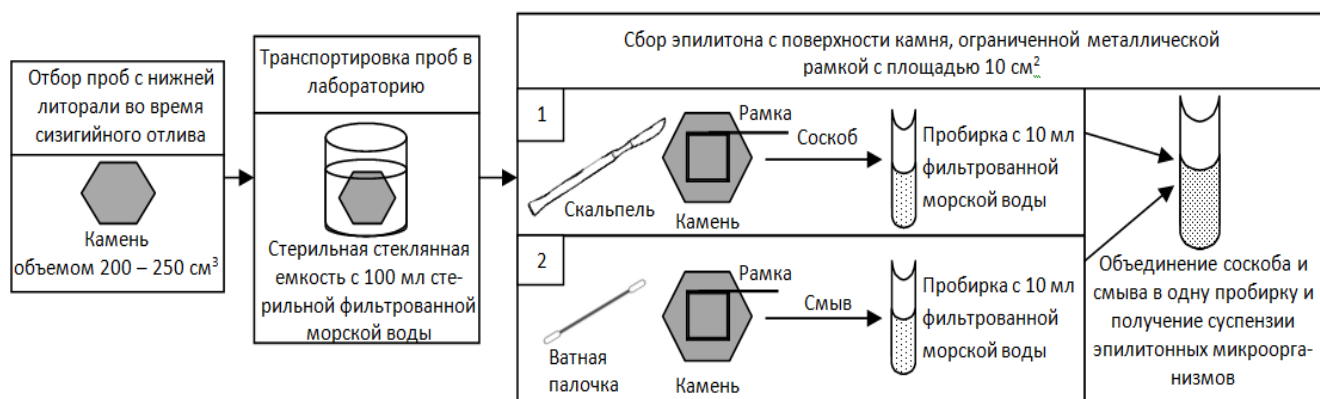


Рисунок 2 – Схема отбора проб эпилитона для количественного микробиологического анализа.

Во время сизигийного отлива отбирали естественные субстраты (камни объемом 200 – 250 см³) с нижней литорали, помещали их в стерильные стеклянные емкости со 100 мл стерильной фильтрованной морской воды для предотвращения высыхания материала. Пробы обрастаний обрабатывали непосредственно после отбора или в течение 6 ч после отбора проб, при условии их сохранения при температуре близкой к природной в момент их отбора (ГОСТ 31942 – 2012). При отсутствии необходимости проводить микробиологический посев в емкости с пробой добавляли профильтрованный через мембранные фильтры (диаметр пор 0,3 мкм) 40 % формалин, в соотношении 1:10 к пробе (ГОСТ 31942 – 2012). Затем пробы транспортировали в лабораторию.

Подготовку проб эпилитона для микробиологического исследования проводили в лаборатории следующим образом: с поверхности камня, ограниченной стерильной металлической рамкой площадью 10 см², стерильным скальпелем делали соскоб, который помещали в пробирку с 10 мл стерильной фильтрованной морской воды. Затем стерильной ватной палочкой собирали оставшийся материал на той же площади и отрезали ватки с палочки в другую пробирку с 10 мл стерильной фильтрованной морской воды. Затем ее тщательно встряхивали для десорбции клеток с ваток, вынимали и отжимали ватки стерильным пинцетом и переливали содержимое в пробирку с соскобом. В результате получали суспензию микроорганизмов эпилитона с поверхности субстрата площадью 10 см² в 20 мл фильтрованной морской воды.

2.2.4. Отбор проб перифитона для определения видового состава цианобактерий

Для исследования видового состава цианобактерий побережья Кольского залива пробы обрастания собирали с поверхностей разнообразных субстратов со всех горизонтов литорали методом соскоба материала стерильным скальпелем (Абакумов, 1983; Водоросли ..., 1989; Руководство по гидробиологическому ..., 1992; Комулайнен, 2003; Марашли-Оглу, 2005; Дорошенко, 2007; Ли, 2010; Методические указания ..., 2012). Выбор субстратов осуществляли визуально по наличию признаков обрастания цианобактериями, а именно: с черными, коричневыми, бордовыми, темно- или светло-зелеными пятнами, корками, слизистыми пленками. Отбор обрастаний проводили со скал и валунов, металлических причалов и бетонных блоков, деревянных, стеклянных, металлических и пластиковых предметов, а также с поверхностей раковин моллюсков и талломов макрофитов. Собранный оброст помещали в стерильные конверты из крафт-бумаги, маркировали их с указанием даты, станции, места отбора пробы, температуры воздуха и воды, солености и транспортировали в лабораторию. В день отбора часть каждой пробы использовали для просмотра материала в световом микроскопе МИКРОМЕД-2 при увеличениях 400× и 1000×. Другую часть проб высушивали в бумажных конвертах для хранения в виде гербария.

2.3 Методы гидролого-гидрохимических исследований

Температуру воды определяли непосредственно на станциях одновременно с отбором проб калиброванным ртутным термометром с ценой деления 0,1°C. Термометр устанавливали в специальном прикрепленном стакане на выбранной глубине (не менее 20 см), выдерживали 5–10 мин, после чего термометр поднимали и, не вынимая его из стакана, сразу же определяли температуру. Соленость воды измеряли в лаборатории рефрактометром марки S/Mill-E ATAGO (Япония). pH воды определяли с помощью лабораторного иономера PH-150M со стеклянным электродом.

Гидрохимические анализы воды исследуемого объекта проводили на кафедре микробиологии и биохимии МГТУ в соответствии с руководящими докумен-

тами «Руководство по химическому анализу морских вод» (РД 52.10.243 – 92) и «Биохимическое потребление кислорода в водах. Методика выполнения измерения скляночным методом» (РД 52.24.420 – 2006).

Содержание нитритов, нитратов, ионов аммония и фосфатов определяли фотоколориметрическим методом в соответствии с РД 52.10.243 – 92 с помощью фотометра фотоэлектрического КФК-3-01.

Определение кислорода в воде проводили йодометрическим методом Винклера в соответствии с РД 52.24.419 – 2005, РД 52.24.420 – 2006. Биохимическое потребление кислорода (БПК₅) определяли по разности между содержанием кислорода до и после инкубации склянок в течение 5 суток без доступа кислорода и света при стандартных условиях. Определение степени насыщения растворенным кислородом пробы воды X , %, вычисляли по формуле:

$$X = \frac{\bar{X} \cdot 100}{C_n}, \quad (1)$$

где $\bar{X}$ – найденная средняя концентрация кислорода, мгО₂/дм³;

C_n – нормальная концентрация кислорода с учетом реального давления и минерализации пробы, мгО₂/дм³.

Для расчета нормальной концентрации кислорода в соответствии с реальным атмосферным давлением и минерализацией использовали специальные таблицы (Океанографические таблицы, 1975).

Расчет равновесной концентрации C_n при реальном давлении проводили по формуле

$$C_n = \frac{C'_n \cdot P}{746} \quad (2)$$

где C'_n – равновесная концентрация с учетом минерализации и температуры, мг/дм³;

P – реальное атмосферное давление, мм рт.ст.,

746 – среднее атмосферное давление для Мурманской области (Мурманское УГМС, <http://www.kolgimet.ru>).

2.4 Определение общей численности бактерий (ОЧБ) планктона и эпилимниона

Учет ОЧБ планктона и эпилимниона проводили методом люминесцентной микроскопии (Практикум по микробиологии, 2005; Практическая гидробиология, 2006). Для «гашения» собственной флюоресценции белых мембранных фильтров их помещали в перенасыщенный спиртовой раствор судана черного не менее, чем на 12 часов. Затем отмывали фильтры от судана, проводя их троекратно через спирт. Затем фильтры высушивали на белой плотной не волокнистой бумаге и хранили на фильтровальной бумаге при комнатной температуре.

Пробы воды и суспензии эпилимниона предварительно встряхивали в течение одной минуты, затем давали отстояться в течение 5 минут для оседания крупной взвеси и помещали 2 мл воды или 0,2 мл суспензии эпилимниона в чисто вымытые и обезжиренные пробирки, предварительно промытые безбактериальной водой – водой, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 0,2 – 0,3 мкм. Фильтровальную воронку также ополаскивали безбактериальной водой.

Если пробы были отобраны в предположительно загрязненной акватории с высоким содержанием взвешенных веществ, которые затрудняют проведение количественного люминесцентного анализа, то для просветления пробы добавляли 0,02 мл 5н H_2SO_4 к 2 мл пробы, быстро перемешивали и сразу продолжали анализ.

К 0,2 мл суспензии эпилимниона в пробирке добавляли 1,8 мл стерильной фильтрованной морской воды. Затем к пробе воды или суспензии эпилимниона приливали 0,5 мл водного раствора акридинового оранжевого (1 : 1000). После инкубации в течение 5 минут пробу фильтровали через окрашенные суданом черным нитроцеллюлозные фильтры Synpor (Чехия) диаметром 25 мм с размером пор 0,3 мкм или поликарбонатные фильтры производства ОИЯИ (г. Дубна, Россия) диаметром 25 мм и размером пор 0,23 мкм. После этого фильтры подсушивали на воздухе. Затем на поверхность предметного стекла наносили каплю нефлуоресцирующего масла, помещали на нее мембранный фильтр, на который также наносили каплю масла и накрывали его покровным стеклом.

Подсчет клеток проводили с помощью люминесцентного микроскопа МИКМЕД-2 вар. 2 со светодетекторной пластиной «Зеленая» с иммерсионным

объективом (100×) и окуляром (10×) с сетчатым микрометром. Подсчет вели не менее, чем в 20 полях зрения (Практическая гидробиология, 2006). Количество бактерий, содержащихся в 1 мл пробы воды или суспензии, рассчитывали по формуле:

$$X = \frac{a \times F \times 10^6}{S \times V} \quad (3)$$

где X – количество клеток в 1 мл материала;

a – среднее количество клеток в поле зрения;

F – площадь мембранного фильтра (201 мм²);

V – объем профильтрованной воды (мл);

10⁶ – коэффициент перевода мм² в мкм²;

S – площадь (мкм²) поля зрения (квадрат в окуляре или «окно» диафрагмы в микроскопе) (Кузнецов, 1979; Практическая гидробиология, 2006).

2.5 Определение общей численности культивируемых бактерий (ОЧКБ) планктона и эпилимтона

Для определения общей численности культивируемых бактерий (ОЧКБ) брали подготовленные пробы эпилимтона и планктона, с помощью пипетки переносили 0,05 – 0,1 см³ (1 – 2 капли) из их первого и второго разведений на поверхность стерильной плотной питательной среды СПА:4 (СПА – 12 г; агар-агар – 12 г; состаренная морская вода – 1000 мл (Горбенко, 1977)). Стерильным стеклянным шпателем растирали каплю пробы по поверхности среды. Чашки Петри с посевами культивировали при температуре 6 °С в течение 21 – 28 дней и затем производили подсчет числа выросших колоний. Полученные значения числа колоний делили на объем засеянной пробы и вычисляли среднее арифметическое и доверительный интервал. Результат выражали в КОЕ на 1 мл пробы воды или на 1 см² пробы эпилимтона.

2.6 Определение качества воды

В 1932 г. А.С. Разумов впервые предложил использовать соотношение количества бактерий, определенных методом прямой микроскопии, и количества

бактерий по посеву в качестве переводного коэффициента для оценки санитарного состояния водоемов (Разумов, 1932). В настоящее время подобный коэффициент K_p используется в системе Росгидромета для оценки состояния экосистемы по показателям развития бактериопланктона, и иногда называется «коэффициент чистоты воды» (Киреева, 2009). Данные об общем количестве бактерий (ОЧБ), числе культивируемых гетеротрофов (ОЧКБ) и их соотношении ($K_p = \frac{ОЧБ}{ОЧКБ}$ (4)) позволяют охарактеризовать состояние экосистемы (табл. 4).

Таблица 4 – Оценка состояния экосистемы по шкале экологических модификаций (Руководство по гидробиологическому ..., 1992).

Состояние экосистемы	ОЧБ, млн. клеток / мл	ОЧКБ, тыс. клеток / мл	K_p
Фоновое	<1,0	<0,5	>1000
Экологический прогресс (антропогенное экологическое напряжение)	1,0 – 4,0	0,5 – 10,0	1000 – 400
Элементы экологического регресса	4,0 – 20,0	10,0 – 200,0	400 – 100
Экологический регресс	20,0 – 40,0	100 – 70	100 – 70
Метаболический регресс	>40,0	>700,0	<70

С помощью классификатора качества вод Росгидромета на основе полученных индексов для разных групп гидробионтов проводится суммарная оценка качества по 6-балльной шкале (табл. 5).

Таблица 5 – Определение класса качества вод по биологическим и бактериологическим показателям.

Класс качества воды	Степень загрязненности воды	По фитопланктону, зоопланктону, перифитону	По бактериопланктону		
		Индекс сапробности по Пантле и Буку (в модификации Сладечека), баллы	Общее количество бактерий, 10^6 кл/см ³ (кл/мл)	Количество сапрофитных бактерий, 10^3 кл/см ³ (кл/мл)	Отношение общего количества бактерий к количеству сапрофитных бактерий
1 (I)	Очень чистые	Менее 1,00	Менее 0,5	Менее 0,5	Более 10^3
2 (II)	Чистые	1,00 – 1,50	0,5 – 1,0	0,5 – 5,0	Более 10^3
3 (III)	Умеренно загрязненные	1,51 – 2,50	1,1 – 3,0	5,1 – 10,0	10^3 – 10^2
4 (IV)	Загрязненные	2,51 – 3,50	3,1 – 5,0	10,1 – 50,0	Менее 10^2
5 (V)	Грязные	3,51 – 4,00	5,1 – 10,0	50,1 – 100,0	Менее 10^2
6 (VI)	Очень грязные	Более 4,00	Более 10,0	Более 100,0	Менее 10^2

Примечание: Допускается оценивать класс качества воды и как промежуточный между 1-2, 2-3, 3-4, 4-5, 5-6. (Руководство по гидробиологическому..., 1992).

2.7 Определение общей численности (ОЧЦБ) и биомассы (БЦБ) цианобактерий планктона и эпилимниона

Для учета общей численности клеток цианобактерий эпилимниона отбирали 2 мл суспензии микроорганизмов эпилимниона, а для изучения планктонных цианобактерий – 20 мл пробы воды, и помещали в вымытую и обезжиренную фильтровальную воронку с уложенным черным нитроцеллюлозным фильтром Synpor (Чехия) диаметром 25 мм с размером пор 0,3 мкм или поликарбонатный фильтр производства ОИЯИ (г. Дубна, Россия) диаметром 25 мм и размером пор 0,23 мкм, и фильтровали под слабым вакуумом. Когда над фильтром оставалось немного пробы, в воронку доливали еще 2 мл стерильной фильтрованной морской воды для смывания прикрепившихся к стенкам бактерий и дофильтровывали. После этого фильтры подсушивали на воздухе. Затем на поверхность предметного стекла наносили каплю нефлуоресцирующего масла и помещали на нее мембранный фильтр, на который также наносили каплю масла и накрывали его покровным стеклом. Препарат просматривали в люминесцентном микроскопе МИКМЕД-2 вар. 2 с использованием светоделительной пластины «Зеленая» при увеличении в 1000 раз. Подсчет клеток цианобактерий эпилимниона проводили не менее, чем в 20 полях зрения, пикопланктонных цианобактерий – в 120 полях. Учету подвергались клетки, имеющие оранжевое свечение. Количество клеток цианобактерий, содержащихся в 1 мл пробы воды или суспензии, рассчитывали по формуле (3) (Кузнецов, 1979; Практическая гидробиология, 2006).

Для вычисления биомассы клетку цианобактерии приравнивали к соответствующим геометрическим фигурам, после чего ее объемы (V , мкм³) вычисляли по известным в геометрии формулам (Кузнецов, 1979; Садчиков, 2003).

Биомассу цианобактерий (мг/м² в эпилимнионе и мг/м³ в планктоне) рассчитывали как произведение общей численности цианобактерий и среднего объема их клеток, установленных методом микроскопии. В каждом поле зрения измеряли размеры клеток в нитях и колониях.

Формула для расчета объемов клеток шаровидных цианобактерий:

$$V = \frac{\pi \cdot a^3}{6}, \quad (5)$$

для клеток в нитях (объем закругленного цилиндра):

$$V = \frac{\pi \cdot a \cdot b^2}{6}, \quad (6)$$

где a – длина клетки, b – ее ширина.

Для каждой пробы высчитывали среднее значение объема клеток и их количество и считали биомассу планктонных цианобактерий по формуле $B = N \cdot V$ (7), а эпилинтонных $B = N \cdot V \cdot 0,01$ (8), где N – среднее количество цианобактерий в пробе; V – средний объем цианобактерий в пробе; 0,01 – коэффициент перевода размерных единиц (Садчиков, 2003; Кузнецов, 1979).

2.8 Определение видового состава цианобактерий перифитона

Для изучения видового состава цианобактерий перифитона готовили препараты по методу «раздавленная капля» и просматривали в живом состоянии (Водоросли, 1989; Садчиков, 2003) под биологическим тринокулярным микроскопом марки МИКРОМЕД-2 в проходящем свете при увеличениях $400\times$ и $1000\times$.

Определение таксономической принадлежности цианобактерий проводили по морфологическим признакам, которые включали размеры клеток, нитей, трихомов и колоний, наличие чехлов или слизистых оболочек, расположение клеток относительно друг друга, цвет слизи и клеток, способ деления, наличие или отсутствие спор, акинет, гормогониев, неквидных клеток (Голлербах, 1953; Водоросли, 1989; Komarek, 1995; Садчиков, 2003; Komarek, 2005). Для определения размеров микроскопических объектов применяли окуляр-микрометр с измерительной линейкой, цену делений которого определяли с помощью объект-микрометра. Изучая оригинальный материал, составляли подробные описания микроорганизмов, а также фиксировали их изображения на рисунках и фотографиях.

Определение видовой принадлежности цианобактерий проводили в соответствии с определителями М.М. Голлербаха «Сине-зеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР» (1953), Е.К. Косинской «Определитель

морских сине-зеленых водорослей» (1948), J. Komárek, K. Anagnostidis «Cyanoprokaryota. 1 Teil: Chroococcales» (1995), J. Komárek, K. Anagnostidis «Cyanoprokaryota. 2 Teil: Oscillatoriales» (2005).

2.9 Анализ биологического разнообразия цианобактерий перифитона и определение сапробности вод

Важной мерой оценки разнообразия для ограниченного в пространстве и времени сообщества, для которого точно известно число составляющих его видов и особей является видовое богатство (Одум, 1986). Однако в большинстве случаев исследователь не располагает полным списком видов в сообществе, и в этом случае используют видовую плотность (например, на 1 м²) (Методические указания ..., 2012). В отличие от качественных индексов загрязнения, в формулах индексов видового разнообразия используется число видов и их численность, поэтому тип полученных данных – количественный (Садчиков, 2003). Применение индексов разнообразия предполагает, что при изменении экологических условий происходит изменение и в структуре сообщества (Комулайнен, 2003).

Индексы, которые уделяют основное внимание обилию обычных видов, а не видовому богатству, относят к группе индексов доминирования, лучшим среди которых считается индекс Симпсона:

$$D_s = \sum \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right) \quad (9),$$

n_i – число особей i -го вида; N – общее число особей. По мере увеличения D разнообразие уменьшается (Методические указания ..., 2012). С помощью него рассчитывается индекс полидоминантности Симпсона (География и мониторинг биоразнообразия, 2002):

$$S_\lambda = 1/D_s \quad (10).$$

Группу индексов, основанных на относительном обилии видов, называют индексами неоднородности, так как они учитывают одновременно и выравнированность, и видовое богатство (Методические указания ..., 2012). К ним относится индекс разнообразия Шеннона-Уивера:

$$H' = - \sum_{i=1}^k P_i \cdot \ln P_i \quad (11),$$

$$\text{где } P_i = \frac{n_i}{N_i} \quad (12),$$

P_i – вероятность события; k – число событий; n_i – обилие особей вида i , N_i – общее обилие видов. Индекс Шеннона-Уивера обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, очень редко превышая 4,5 (География и мониторинг разнообразия, 2002).

Одним из способов определения уровня разнообразия сообществ является сравнение их видового состава. Этот показатель можно использовать при оценке внутреннего разнообразия местообитаний, а также получения представления об общем разнообразии условий данной территории (География и мониторинг биоразнообразия, 2002; Садчиков, 2003; Методические указания ..., 2012). В биоценологических, флористических и биогеографических работах используется индекс сходства Жаккара:

$$K_i = \left(\frac{c}{a + b} \right) \cdot 100 \quad (13),$$

где a – число видов первого сообщества; b – число видов второго сообщества, c – число видов, общих для обоих участков. Сходства нет $< K_i = 50 <$ сходство есть.

Проведенный биологический анализ сапробности вод станций Кольского залива основан на определении комплексов сапробных организмов, предложенных Кольковитцем и Марссоном и затем дополненных и исправленных рядом исследователей (Унифицированные методы ..., 1983). В данной работе использовали индекс сапробности вод Пантле и Букка в модификации Сладечека (Руководство по гидробиологическому мониторингу ..., 1992; Садчиков, 2003; Барина, 2006), так как он рекомендован к использованию системой Росгидромета для оценки сапробности воды по организмам перифитона.

Данный метод учитывает численность вида или относительную частоту встречаемости гидробионтов, определяемую по глазомерной шкале (h) и их индикаторную значимость (S_i). Индикаторную значимость и зону сапробности определяли для каждого вида по спискам сапробных организмов (Руководство по гидро-

биологическому ..., 1992; Садчиков, 2003; Баринова, 2006). Определение относительного количества видов была проведено по шестиступенчатой шкале значений частоты встречаемости (h) (табл. 6) (Унифицированные методы ..., 1983; Садчиков, 2003; Баринова, 2006).

Таблица 6 – Баллы частоты встречаемости и обилие видов (Кузьмин, 1984) в комплексах водорослей по шестибальной шкале (Корде, 1956).

Балл (Корде, 1956)	Визуальная оценка (Корде, 1956)	Число клеток в литре, кл/л (Кузьмин, 1976)	Число клеток в препарате (Корде, 1956)
1	Единично	$1 - 10^3$	1 – 5 клеток в препарате
2	Редко	$10^3 - 10^4$	10 – 15 клеток в препарате
3	Не редко	$10^4 - 10^5$	25 – 30 клеток в препарате
4	Часто	$10^5 - 10^7$	1 клетка в каждом ряду
5	Очень часто	$10^6 - 10^7$	Несколько клеток в ряду
6	Масса	Более 10^7	В каждом поле зрения

Обе величины (h и S_i) входят в формулу для вычисления индекса сапробности:

$$S = \frac{\sum(S_i h)}{\sum h} \quad (14).$$

Для статистической достоверности результатов исследования необходимо, чтобы в пробе содержалось не менее 12 индикаторных видов с общей суммой частоты встречаемости (обилия) $\sum h$ равной 30.

При объединении нескольких исследуемых родов из проб, отобранных на одном месте, в один индекс, вычисления проводили следующим образом:

$$S_m = \frac{S_1 \sum h_1 + S_2 \sum h_2 + \dots + S_k \sum h_k}{\sum h_1 + \sum h_2 + \dots + \sum h_k} \quad (15)$$

где S_m – средний индекс сапробности, определенный из всех исследованных сообществ водоема;

$S_1, S_2, \dots, S_k$ – индекс сапробности проб отдельных сообществ 1, 2, ..., k (планктона, бентоса, перифитона) или несколько проб одного сообщества.

$h_1, h_2, \dots, h_k$ – суммы значений частоты встречаемости отдельных сообществ в пробе или отдельного сообщества в нескольких пробах (Унифицированные методы ..., 1983).

Индекс сапробности указывали с точностью до 0,01. Для ксеносапробной (х) зоны он находится в пределах 0 – 0,50; олигосапробной (о) – 0,51 – 1,50; β -мезосапробной (β) – 1,51 – 2,50; α -мезосапробной (α) – 2,51 – 3,50; полисапробной (р) – 3,51 – 4,00 (Руководство по гидробиологическому ..., 1992; Садчиков, 2003).

2.10 Статистическая обработка результатов

Для исследования отбирали по три каменистых субстрата с каждой станции. Гидрохимические и микробиологические анализы проб делали в трех повторностях. Посев материала на питательные среды проводили из двух соседних разведений. Для сравнительной оценки гидролого-гидрохимических и микробиологических данных рассчитывали такие статистические показатели как минимальное ($M_{\min}$), максимальное ($M_{\max}$), среднее (M_{cp}) значения, среднее квадратическое отклонение (σ), доверительный интервал ($\pm m$), коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r). Статистическую обработку данных проводили на персональном компьютере с использованием пакетов программ MS Excel 2007 и Statistica 6.1.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе проведено исследование сообществ бактерий и цианобактерий планктона и эпилимниона литоральной зоны южного и среднего колен Кольского залива, которое включало изучение пространственно-временной динамики количественных параметров бактериоценозов и ее связи с гидролого-гидрохимическим режимом окружающей среды. Определены классы качества вод станций Кольского залива с помощью коэффициента, предложенного в работе Разумова (Разумов, 1932). Составлен таксономический список цианобактерий оброста, проведен анализ их видового богатства, а также определена сапробность вод станций по видам-индикаторам.

Исследование динамики гидрохимических параметров и микробиологических показателей планктона и эпилимниона прибрежной зоны Кольского залива проводили по месяцам и сезонам года. Под сезонами (табл. 7) подразумевали гидрологические сезоны в Кольском заливе, каждый из которых сохраняет характерное только для данного периода времени распределение океанологических элементов и факторов, определяющих их динамику (Бойцов, 1985).

Таблица 7 – Характеристика гидрологических сезонов в Кольском заливе.

Гидрологический сезон	Начало сезона	Конец сезона	Продолжительность, мес.	Средняя температура водных масс, °С	Средняя температура воздуха, °С
Зимний	Начало декабря	Конец апреля	5	0,7	–7,5
Весенний	Начало мая	Начало июня	1	10	+ 2,4
Летний	Начало июня	Начало сентября	3	10	+9,2
Осенний	Начало сентября	Конец ноября	3	6	+1,3

3.1 Гидролого-гидрохимические исследования прибрежной зоны южного и среднего колен Кольского залива

Для изучения влияния факторов среды на бактериальные сообщества были исследованы гидролого-гидрохимические показатели Кольского залива в период с октября 2012 по октябрь 2013 годов. Пробы воды анализировали на следующие показатели: температура воды, соленость воды, рН, растворенный кислород, насыщение воды кислородом и его биохимическое потребление за пять суток

(БПК₅), концентрации фосфатов, аммонийного, нитратного и нитритного азота. Результаты измерений представлены в таблицах Б-1 – Б-3 в приложении Б.

Годовой ход температуры воды на станциях (рис. 3) был подвержен сезонным изменениям, при этом колебания значений по станциям оказались незначительными.

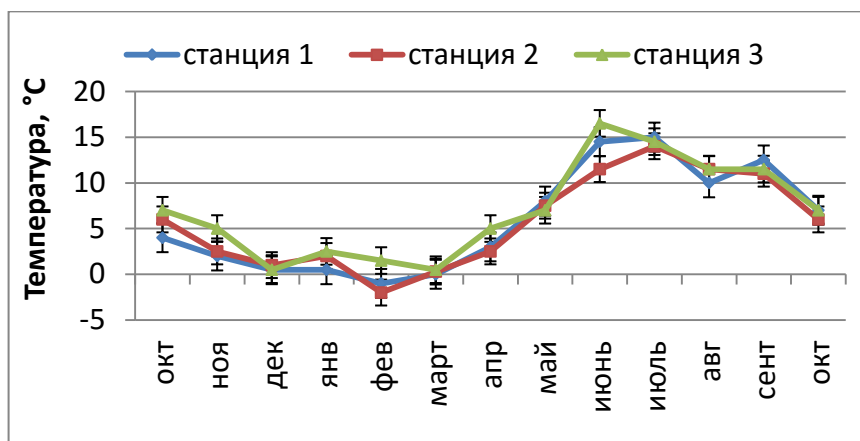


Рисунок 3 – Сезонная динамика температуры воды на станциях.

Так, минимальные значения температуры воды на станциях были отмечены в зимний период (от -2 до $+0,5$ °C), а максимальные – в летний (от $+10$ до $+16,5$ °C). После сравнения температуры воды станций в исследуемый период с литературными данными (Кольский залив ..., 1997, 2009) отмечено, что в зимний и весенний сезоны температура воды была в пределах среднемноголетней нормы, а температура воды в летний и осенний сезоны 2013 года была выше среднемноголетней на $5 - 7$ °C (Кольский залив ..., 1997, 2009).

Проведено районирование изученной акватории в соответствии с характеристикой водных масс Кольского залива (Кольский залив ..., 1997; 2009). За период исследований наименьшая средняя соленость воды была зарегистрирована на станции 1 – $11,0 \pm 1,9$ ‰ (от 2 ± 1 до 16 ± 2 ‰), что характеризует станцию как зону сильно опресненных вод. На станции 2 средняя соленость была равна $21,3 \pm 2,1$ ‰ (от 15 ± 1 до 29 ± 2 ‰), что позволяет отнести район этой станции к зоне солоноватых вод. На станции 3 средняя соленость воды составила $27,4 \pm 3,2$ ‰ (от 17 ± 1 до 34 ‰), что характерно для распресненных морских вод.

Годовая изменчивость солености вод станций (рис. 4) показала наибольшие значения в период зимнего минимального опреснения (январь-февраль), что со-

гласуется с ранее проведенными исследованиями (Кольский залив 1997; Несветова, 2003), а также в июне и сентябре.

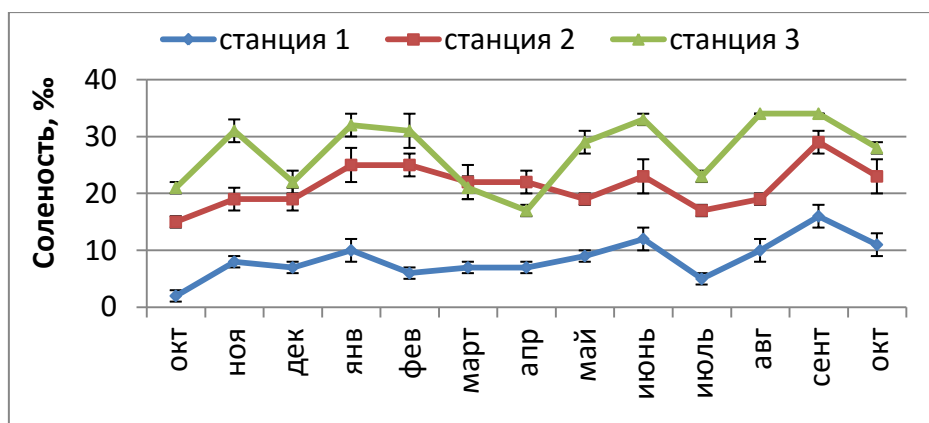


Рисунок 4 – Сезонная динамика солености воды на станциях.

Весной и летом отмечена наименьшая соленость вод станций, минимумы зарегистрированы в июле, что характерно для губ и заливов побережья Мурмана (Несветова, 2003), и связано, соответственно, с таянием снега и льда весной и повышением повторяемости жидких осадков и дождевых паводков летом (Кольский залив ..., 1997).

Режим pH является условием и показателем химических и биологических процессов, протекающих в природных водах (Алекин, 1984). По средним значениям pH (ст. 1 – $7,38 \pm 0,11$; ст. 2 – $7,82 \pm 0,18$; ст. 3 – $7,97 \pm 0,18$) наблюдается тенденция к его увеличению в направлении от кутовой части залива к морю (с юга на север), что согласуется с литературными данными (Кольский залив ..., 1997; Богданова, 2003; Широкая, 2011). Величина водородного показателя варьировала в следующих диапазонах: станция 1 – от $7,03 \pm 0,08$ до $7,58 \pm 0,02$, станция 2 – $7,41 \pm 0,01$ до $8,12 \pm 0,05$, станция 3 – от $7,42 \pm 0,03$ до $8,40 \pm 0,04$ (рис. 5), повышаясь в весенне-летний период под влиянием проходящих процессов фотосинтеза (Кольский залив ... 1997).

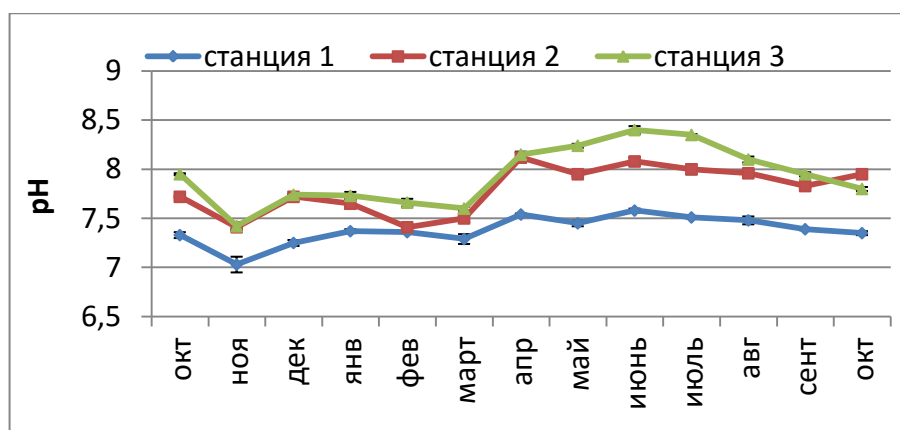


Рисунок 5 – Сезонная динамика pH воды на станциях.

Значения pH воды в исследуемых районах Кольского залива соответствовали природным показателям (Приказ ФАР № 20, 2010), но в основном были ниже характерных для залива величин, которыми являются 7,9 – 8,1 для вод южного колена и 8,0 – 8,15 для среднего колена (Кольский залив ..., 1997).

Растворенный в морской воде кислород является одним из важнейших биохимических показателей состояния морской среды, он обеспечивает существование водных организмов и определяет интенсивность окислительных процессов в море (РД 52.10.736 – 2010). Среднегодовые значения концентраций растворенного кислорода в водах станций были следующие: на станции 1 – $8,31 \pm 0,74$ мг/л; на станции 2 – $9,17 \pm 0,92$ мг/л; на станции 3 – $11,29 \pm 1,01$ мг/л. Содержание кислорода в водах станций южного колена было ниже уровня, определенного для вод Кольского залива ранее (Кольский залив ..., 1997), но соответствовало современным данным (Литвинова, 2013; Доклад о состоянии и об охране..., 2014).

Годовая динамика концентрации растворенного в воде кислорода была сходной на всех станциях (рис. 6). Абсолютное содержание кислорода на акватории залива изменялось от $7,12 \pm 0,6$ – $13,98 \pm 0,9$ мг/л на станции 1 и $7,12 \pm 1,1$ – $14,18 \pm 0,7$ мг/л на станции 2 до $7,02 \pm 0,7$ – $16,08 \pm 1,4$ мг/л на станции 3. В зимний сезон отмечено максимальное содержание кислорода в водах станций, по-видимому, обусловленное увеличением его растворимости в воде при низких температурах (Рабинович, 1991).

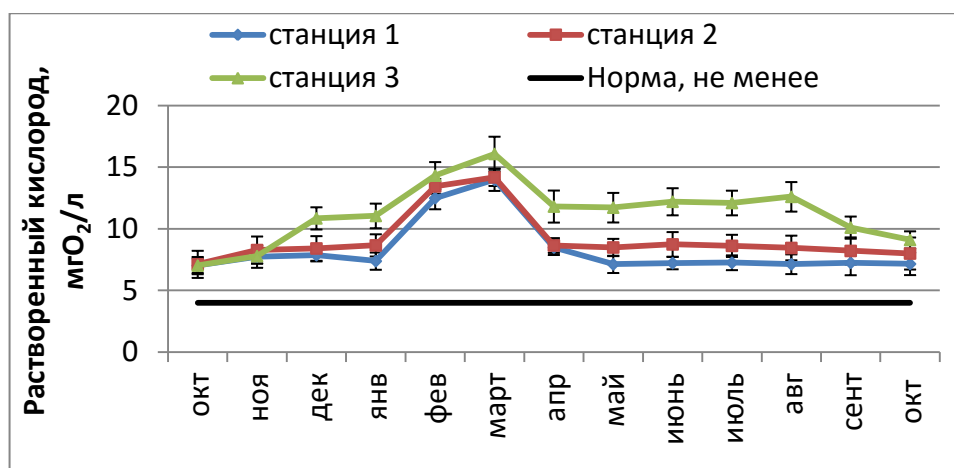


Рисунок 6 – Сезонная динамика концентрации растворенного кислорода в водах станций.

Наименьшее содержание кислорода в водах станций было характерно для осенних сезонов, когда активно протекают процессы гетеротрофной минерализации органических веществ (Богданова, 2003; Перетрухина, 2010). Концентрация растворенного кислорода в водах станций в течение года была в пределах установленных норм (Приказ ФАР № 20, 2010). В водах станций южного колена содержание кислорода было примерно в 1,5 раза ниже, чем на станции в среднем колене.

Среднегодовые значения насыщения воды станций кислородом не опускались ниже 60 % (ст. 1 – 65 %; ст. 2 – 72 %; ст. 3 – 93%), что указывает на хорошую аэрацию прибрежных вод залива (Кольский залив 1997), сравнимую с таковой в водах Баренцева моря (Несветова, 2003).

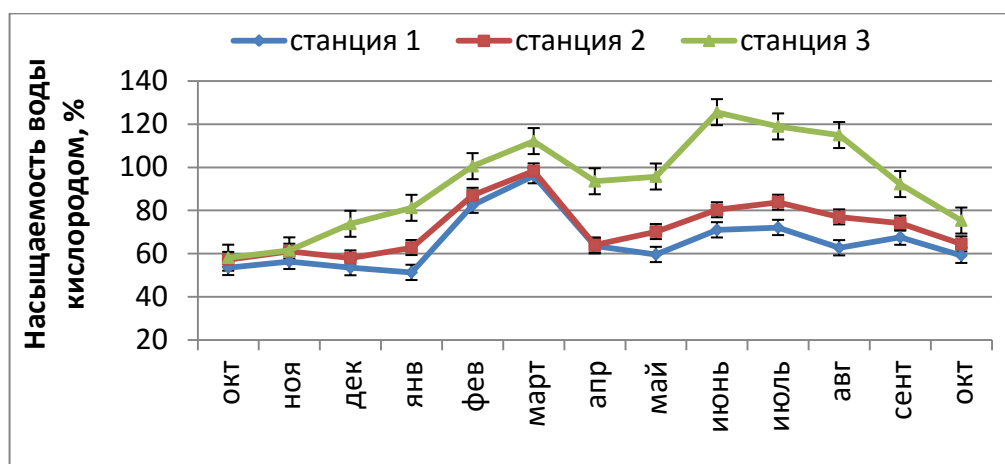


Рисунок 7 – Сезонная динамика насыщения воды станций кислородом.

Насыщение вод кислородом (рис.7) в период исследования на всех станциях было наименьшим в осенний сезон, и составило около 60 %, что связано с затратой кислорода на окисление органических веществ, поступающих с муниципальными стоками и после окончания вегетационного периода фитоценоза Кольского залива (Кольский залив ..., 1997).

В наиболее холодное время в году (февраль – март) наблюдалось максимальное насыщение воды кислородом на станциях южного колена (до 96 % на станции 1, 98 % на станции 2) и высокое на станции в среднем колене (112 % на станции 3). Максимальное насыщение воды кислородом на станции 3 достигло 126 % в начале лета (июне), что соответствует летнему максимуму в Баренцевом море (Несветова, 2003) и губе Дальнезеленецкой (Кузнецов, 2003). Данный максимум, по-видимому, обусловлен процессами фотосинтеза макрофитов на литорали (Макаров, 2010), в чьих зарослях содержание кислорода в 2 – 3 раза выше, чем в открытых частях водоема (Семенов, 2014).

Биохимическое потребление кислорода является одним из важнейших критериев уровня загрязнения водоема органическими веществами, оно определяет количество легкоокисляющихся органических загрязняющих веществ в воде (РД 52.24.420 – 2006). Среднегодовые значения БПК₅ в водах станций варьировали от $3,25 \pm 0,34$ мг/л на станции 1, $2,71 \pm 0,28$ мг/л на станции 2 до $1,96 \pm 0,22$ мг/л на станции 3. Полученные данные для вод южного колена находятся на границе ПДК (ГОСТ 17.1.2.04 – 77; Приказ ФАР № 20, 2010) и указывают на происходящие в акватории процессы окисления органических веществ, поступающих со сточными водами.

Диапазоны уровня БПК₅ в водах исследуемых станций в течение исследованного периода 2012 – 2013 гг. были $1,19 \pm 0,4$ – $6,9 \pm 0,1$ мг/л на станции 1, $1,8 \pm 0,2$ – $3,7 \pm 0,1$ мг/л на станции 2 и $1,1 \pm 0,2$ – $2,98 \pm 0,3$ мг/л на станции 3 (рис. 8).

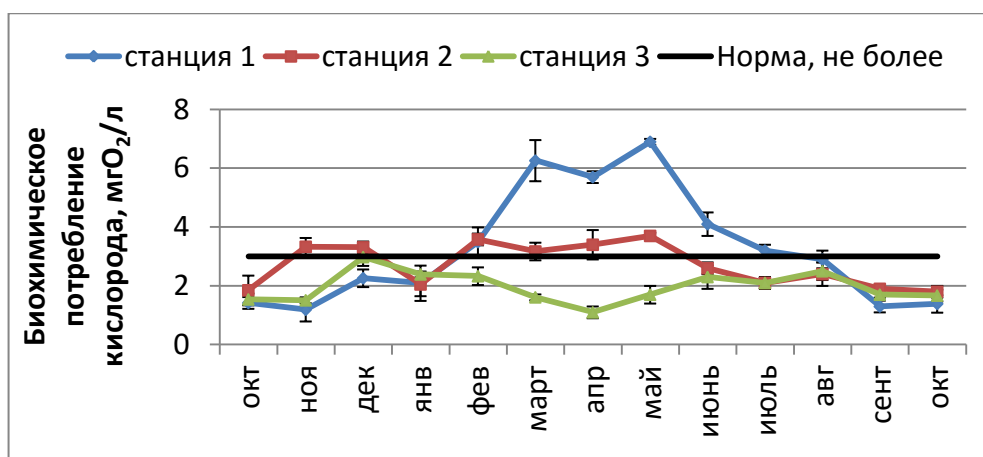


Рисунок 8 – Сезонная динамика биохимического потребления кислорода в водах станций.

За весь период исследования БПК₅ в водах станции 3 не превышало рыбохозяйственных нормативов. Данный показатель превысил ПДК в 2 – 3,5 раза на станции 1 и в 1,1 – 1,2 раза на станции 3, максимумы БПК₅ отмечены весной. Высокий уровень потребления кислорода микроорганизмами в водах станций южного колена указывает на повышенное содержание легкоокисляемой органики в их водах из-за сброса сточных вод. В соответствии с нормативной документацией по оценке качества вод рыбохозяйственных водоемов (ГОСТ 17.1.2.04 – 77; Приказ ФАР № 20, 2010) по значениям БПК₅ воды станции 1 классифицированы как грязные (полисапробные), на станции 2 – загрязненные с переходом к грязным в зимний и весенний периоды (поли- и α-мезосапробные), на станции 3 – умеренно загрязненные у границы с чистыми (β-мезосапробные и олигосапробные).

Азот является биогенным элементом, необходимым для существования морских организмов, является важным показателем качества воды и определяет уровень продуктивности водоема. Минеральные формы азота в водных объектах представлены, главным образом, нитритами, нитратами и ионами аммония (РД 52.10.243 – 92; РД 52.10.740 – 2010; РД 52.10.745 – 2010; РД 52.10.773 – 2013).

Ионы аммония в морской воде присутствуют и как первичный продукт обмена веществ, и на последней стадии полной минерализации органических остатков (РД 52.10.773 – 2013). Среднегодовые значения концентраций аммонийного азота колебались от 317,54±22,8 мкг/л на станции 1 и 145,69±13,2 мкг/л на стан-

ции 2 до $24,70 \pm 2,3$ мкг/л на станции 3. Определенные нами концентрации аммонийного азота в водах станций 1 и 2 соответствовали современным литературным данным (Доклад о состоянии и об охране ..., 2014), но были выше в 1,5 – 3 раза по сравнению с более ранними публикациями (Кольский залив ..., 1997). Содержание аммоний-ионов в водах станции в среднем колесе стало примерно на порядок ниже, чем десять лет назад (Богданова, 2003; Макаревич, 2004), и достигло уровня Баренцева моря (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012).

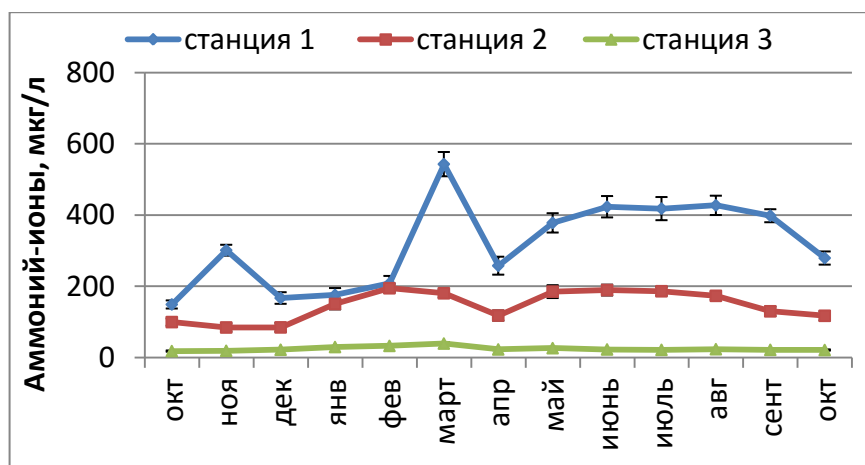


Рисунок 9 – Сезонная динамика концентрации аммонийного азота в водах станций.

В сезонной динамике концентрации аммонийного азота (рис. 9) отмечен рост значений в весенний и летний периоды. В апреле отмечено резкое снижение концентрации аммоний-ионов в водах всех станций, которое, скорее всего, было связано с их интенсивным потреблением диатомовыми водорослями во время их первых весенних максимумов в планктоне и бентосе (Кольский залив ..., 1997; Витченко, 2005; Олейник, 2011). Повышенное содержание аммоний-ионов в летний период, по-видимому, связано с отмиранием микроводорослей и окислением образовавшегося в результате фотосинтеза органического вещества (Кольский залив ..., 1997). Наименьшая концентрация аммоний-ионов в водах станций зарегистрирована в зимний период. В течение исследованного периода превышение рыбохозяйственных нормативов по данному показателю было зафиксировано в марте на станции 1 ($543,2 \pm 34,1$ мкг/л). Высокое, по сравнению со станцией 3, содержание аммоний-ионов в водах станций 1 и 2 может свидетельствовать об антропо-

погенном загрязнении акватории южного колена. В соответствии с ГОСТ 17.1.2.04 – 77 по показателю «аммонийный азот» воды станций южного колена соответствуют умеренно загрязненным (β -мезосапробным), а воды станции в среднем колене – чистым (олигосапробным).

Нитриты, будучи нестойким промежуточным продуктом окислительно-восстановительных процессов в морской воде, чаще всего свидетельствуют о загрязнении акватории сточными водами и являются хорошим показателем темпов минерализации органического вещества (РД 52.10.740 – 2010). Среднегодовые значения концентраций нитритного азота в водах станций были $2,51 \pm 0,17$ мкг/л на станции 2, $2,15 \pm 0,15$ мкг/л на станции 1 и $1,83 \pm 0,14$ мкг/л на станции 3. Полученные данные согласуются с ранее опубликованными (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012). Наиболее высокие концентрации нитритов отмечены в водах станций в южном колене залива, что свидетельствует о загрязнении акватории и усилении процессов разложения органических веществ.

Максимальная концентрация нитритов (рис.10) была отмечена на станциях в южном колене в весенне-летний период и составила $4,48 \pm 0,23$ – $4,70 \pm 0,21$ мкг/л на станции 1 и $4,58 \pm 0,26$ – $5,23 \pm 0,29$ мкг/л на станции 2, что не характерно для этих сезонов (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012).

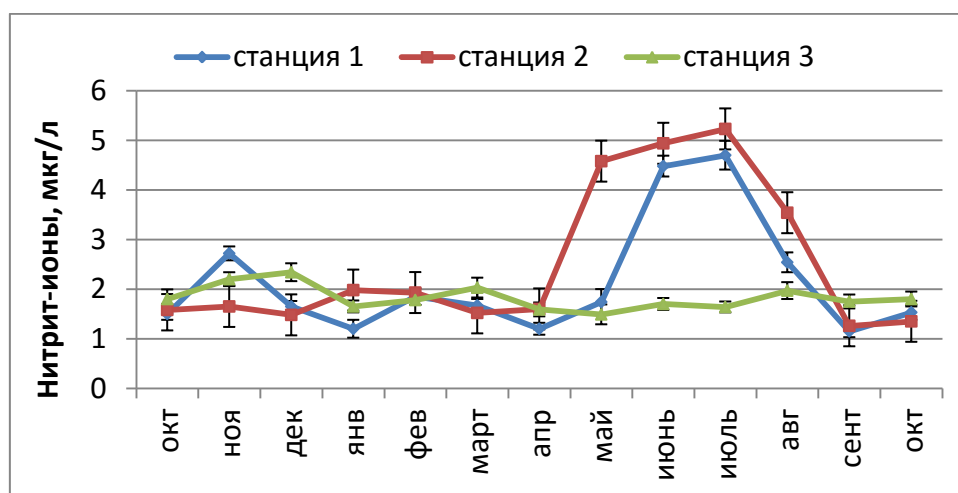


Рисунок 10 – Сезонная динамика концентрации нитритного азота в водах станций.

Это может быть связано с поступлением в воды южного колена залива весной и летом большого количества автохтонного и аллохтонного органического

вещества, промежуточным продуктом минерализации которого являются ионы нитритов (РД 52.10.740 – 2010). Концентрация нитритов в воде станции в среднем колене в течение года варьировала незначительно от $1,49 \pm 0,20$ до $2,34 \pm 0,18$ мкг/л. Отмечено небольшое увеличение значений в осенний сезон, что закономерно для мористых участков залива и Баренцева моря (Кольский залив ..., 1997).

Нитраты являются конечным продуктом минерализации органических азотсодержащих веществ, их отсутствие в воде приводит к угнетению водорослей, снижению интенсивности процесса фотосинтеза, а его избыток вызывает эвтрофирование и ухудшение качества воды (РД 52.10.745 – 2010). Среднегодовые значения концентраций нитратов находились в пределах от $61,53 \pm 2,07$ мкг/л на станции 1 до $42,88 \pm 1,98$ мкг/л на станции 2 и $25,97 \pm 1,63$ мкг/л на станции 3. Концентрации нитратов были на уровне ранее определенных (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012) и ниже установленных нормативов (Приказ ФАР № 20, 2010) на 3 порядка. Сезонный ход концентрации нитратов в водах южного колена залива показал максимумы в летний период, аналогично динамике концентрации нитритов, что, вероятно, указывает на существенное антропогенное воздействие на станции 1 и 2 (рис. 11).

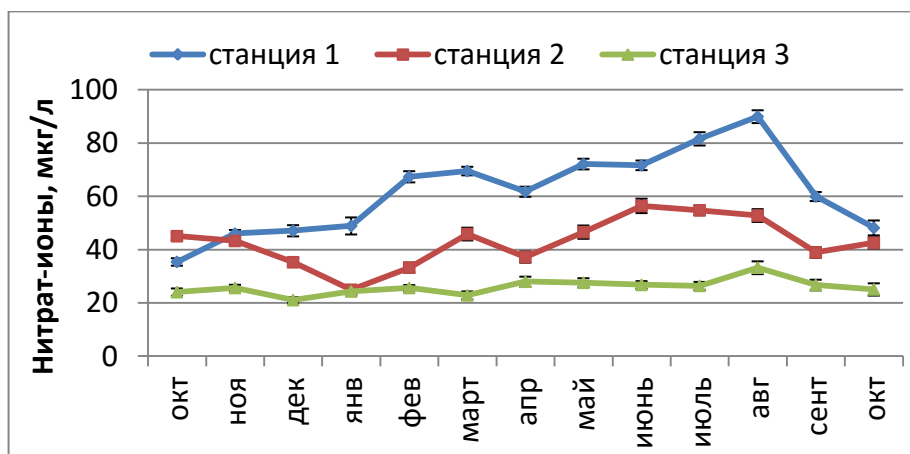


Рисунок 11 – Сезонная динамика концентрации нитратного азота в водах станций.

Наибольшие концентрации нитратов в водах станций 1 и 2 отмечены в марте ($69,55 \pm 1,6$ мкг/л на станции 1, $45,9 \pm 2,4$ мкг/л на станции 2), в июне ($56,47 \pm 2,7$ на станции 2) и августе ($89,97 \pm 2,4$ мкг/л на станции 1). Повышенное содержание

нитратов в летний период в водах южного колена залива, возможно, косвенно указывает на угнетение фотосинтетической активности фитопланктона в летний период из-за увеличения солнечного облучения в полярный день (Кузнецов, 2003) или токсического воздействия на растительные организмы загрязняющих веществ (Израэль, 2009). В апреле отмечен резкий спад содержания нитратов в водах станций 1 и 2, связанный с их изъятием во время апрельской вспышки цветения бентосных и планктонных микроводорослей (Кольский залив..., 1997; Кузнецов, 2003; Макаревич, 2004; Витченко, 2005; Олейник, 2011). Годовой ход концентрации нитратов в водах станции 3 был примерно сходным с описанным в литературе (Кольский залив ..., 1997), отмечено увеличение концентраций в зимний и ранневесенний периоды, уменьшение весной, начале лета и осенью в результате потребления фототрофными организмами в процессе фотосинтеза.

Фосфор относится к числу биогенных элементов, имеющих особое значение для развития жизни в водоемах, а именно: соединения фосфора встречаются во всех живых организмах, они регулируют энергетические процессы клеточного обмена (РД 52.10.738 – 2010). Среднегодовые значения концентраций фосфатов в водах станций находились в пределах от $65,21 \pm 1,32$ мкг/л на станции 1 до $43,33 \pm 1,29$ мкг/л на станции 2 и $12,12 \pm 0,95$ мкг/л на станции 3 и соответствовали уровню, определенному ранее (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012).

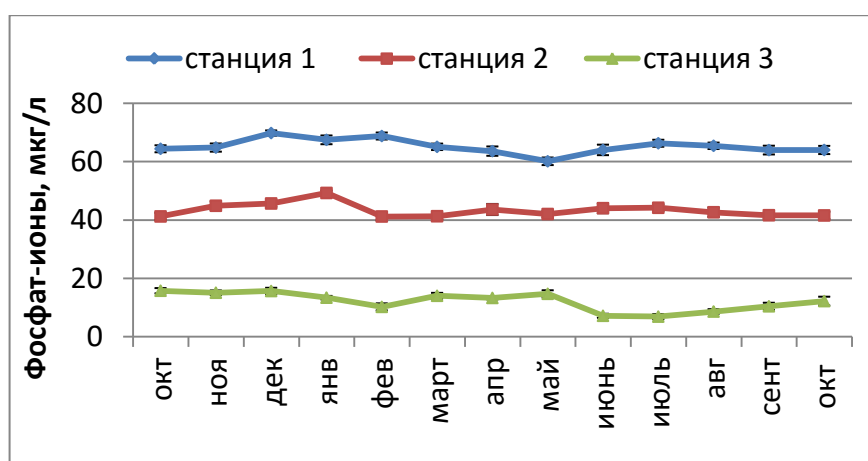


Рисунок 12 – Сезонная динамика концентрации фосфатов в водах станций.

Годовой ход содержания фосфатов (рис. 12) в водах всех станций не претерпевал значительных колебаний, так как уменьшение концентраций фосфатов в

заливе компенсируется их поступлением с речным стоком (Кольский залив ..., 1997).

Концентрация фосфатов на исследуемых станциях варьировала от $60,1 \pm 1,3$ – $69,8 \pm 0,9$ мкг/л на станции 1, $41,2 \pm 1,2$ – $49,3 \pm 0,8$ мкг/л на станции 2 до $6,9 \pm 0,9$ – $15,8 \pm 0,9$ мкг/л на станции 3. Наиболее высокое содержание фосфатов отмечено в водах станции 1, что можно объяснить влиянием речного стока и антропогенным воздействием в виде сброса сточных вод в кутовую часть залива, что также отмечалось и ранее (Кольский залив ..., 1997). Самое низкое содержание фосфатов наблюдалось в летний период в среднем колене, что связано с потреблением их фитопланктоном в процессе фотосинтеза (Кольский залив ..., 1997; Кузнецов, 2003). Выявлено небольшое увеличение содержания фосфатов в водах станций в осенне-зимний период, связанный с минерализацией органического вещества и вертикальным перемешиванием водных масс (Овчинникова, 2012). Интересно отметить снижение концентраций фосфатов на станциях 2 и 3 в феврале, которое, вероятно, было связано с их включением в метаболизм макрофитов, у которых в этот месяц начинается активный фотосинтез (Кузнецов, 2003). На станции 1 сообщество макрофитов развито слабее, поэтому снижение концентраций фосфатов отмечено не было. По содержанию фосфатов воды станции 1 соответствуют мезотрофному уровню, воды станций 2 и 3 – олиготрофному (Приказ ФАР № 20, 2010). В соответствии с нормативными документами (ГОСТ 17.1.2.04 – 77), воды станций южного колена по показателю содержания фосфатов являются умеренно загрязненными (β -мезосапробными), а воды станции среднего колена – чистыми (олигосапробными).

Таким образом, выявленные различия гидролого-гидрохимических параметров вод станций (рис. 13) подтверждают разную степень влияния природных и антропогенных факторов на исследованные районы.

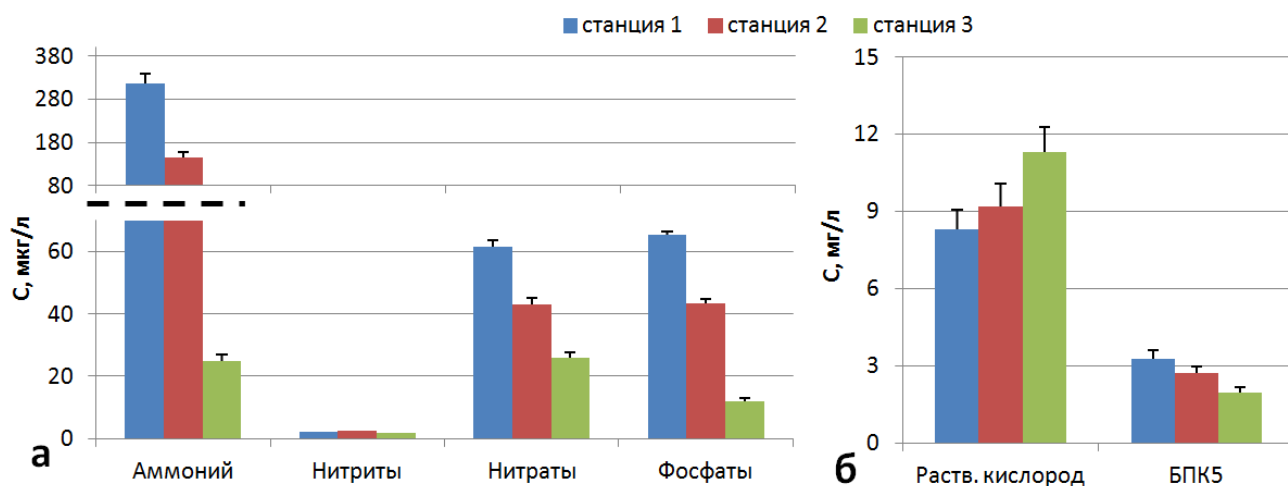


Рисунок 13 – Среднегодовые значения концентраций биогенных элементов (а) и кислорода (б) в водах станций (С – концентрация).

Воды наиболее опресненной станции 1 характеризуются высоким содержанием биогенных и легкоокисляемых органических веществ, а мористой станции 3 – самыми низкими значениями биогенных элементов и наиболее высоким насыщением воды кислородом. По сравнению с другими станциями, годовой ход концентраций учетных элементов на станции 3 наиболее соответствовал уровню, описанному ранее для этого района залива (Кольский залив ..., 1997; Овчинникова, 2012). Ретроспективный анализ информации за последние 6 лет об оценке качества вод южного и среднего колен Кольского залива по гидрохимическим показателям по данным Мурманского УГМС (Доклад о состоянии и об охране ..., 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014) указал на постоянное загрязнение вод южного колена (IV – V класс; воды загрязненные – грязные), и чистое состояние вод среднего колена (II класс; воды чистые). По полученным нами гидрохимическим данным качество воды западного побережья южного колена (станции 1 и 2) соответствует β -мезосапробной ступени загрязненности (воды умеренно загрязненные, III класс), а среднего колена (станция 3) – олигосапробной (воды чистые, II класс).

3.2 Общая численность бактерий планктона и эпилимниона литорали Кольского залива

По среднегодовым данным 2012 – 2013 гг. наибольшая общая численность бактерий планктона отмечена на станции 2, средние значения зарегистрированы на станции 3, наименьшие – на станции 1 (табл. 8, табл. Б-4).

Таблица 8 – Значения общей численности бактерий планктона и эпилимниона исследованных станций.

Станция отбора проб	Общая численность бактерий (ОЧБ)					
	Среднегодовая		Минимальная		Максимальная	
	планктона ($\times 10^6$ кл/мл)	эпилимниона ($\times 10^6$ кл/см ²)	планктона ($\times 10^6$ кл/мл)	эпилимниона ($\times 10^6$ кл/см ²)	планктона ($\times 10^6$ кл/мл)	эпилимниона ($\times 10^6$ кл/см ²)
Станция 1	1,372 $\pm$ 0,112	56,257 $\pm$ 11,806	0,299 $\pm$ 0,012	8,980 $\pm$ 2,440	4,958 $\pm$ 0,233	122,110 $\pm$ 32,723
Станция 2	2,184 $\pm$ 0,355	44,778 $\pm$ 10,266	0,693 $\pm$ 0,258	13,106 $\pm$ 1,020	7,040 $\pm$ 0,742	157,860 $\pm$ 33,893
Станция 3	1,736 $\pm$ 0,352	28,487 $\pm$ 7,514	0,631 $\pm$ 0,200	5,211 $\pm$ 1,518	5,533 $\pm$ 0,988	64,622 $\pm$ 6,980

Полученные данные находятся в пределах, приводимых в литературе среднегодовых значений бактериопланктона для Кольского залива (Широколобова, 2009; Литвинова, 2013). В акваторию станции 2 осуществляется сброс неочищенных хозяйственно-бытовых сточных вод, из-за чего численность бактерий там достигает высоких величин по сравнению с другими районами, на что также указывалось в публикациях начала XXI века по изучению Кольского залива (Перетрухина, 2002; Богданова, 2003; Макаревич, 2004; Широколобова, 2009; Перетрухина, 2010) и в официальных источниках (Доклады о состоянии и об охране ..., 2010 – 2014). Станция 3 наиболее удалена от основных источников загрязнения, и сравнительно высокие значения ОЧБ-пл на ней, по-видимому, обусловлены поступлением автохтонного органического вещества от обширной и богато населенной литорали. Сделанный вывод подтверждает ранее описанное явление, при котором максимальное развитие бактериального населения наступает вследствие использования им веществ, поступающих в среду после посмертного автолиза клеток макрофитов, образующих обширные заросли в прибрежной зоне (Krogh, Lange, 1930; Федоров, 1962; Трунова, 1976).

Распределение бактерий эпилимнотона литорали станций показало отличную от планктонного сообщества картину: наибольшее среднегодовое значение численности бактериоэпилимнотона было характерно для станции 1, а наименьшее – для станции 3 (табл. 8). Полученные значения ОЧБ эпилимнотона были сходными с определенной ранее численностью бактериоценоза бентоса литорали Кольского залива, равной десяткам миллионов клеток на 1 см^2 грунтовых частиц (Макаревич, 2004).

Видимо, на численность бактерий эпилимнотона влияют особенности биотопа станций. Так, литораль станции 1, в основном, состоит из илистых мелкодисперсных грунтов (Макаревич, 2004), которые при перемешивании и взмучивании водных масс могут оседать на каменистые субстраты, полностью их покрывать и, таким образом, создавать собственные микроценозы, защищенные от негативного влияния меняющегося водного режима (осушение на отливе, затопление на приливе, высушивание летом, замораживание зимой и т.п.), и обеспечивать бактерии свободными для колонизации поверхностями (Макаревич, 2004), что может способствовать увеличению плотности популяции бактерий эпилимнотона. В исследованиях перифитона систем гидробиологической очистки в Черном море (Дорошенко, 2007; Миронов, 2007) также были выявлены высокие значения количества бактерий на заиленных поверхностях каменистых и других субстратов, а также во взмученной воде, что подтверждает факт концентрирования наибольшей части бактерий на взвешенных частицах.

Низкая численность бактерий в эпилимноте станции 3, вероятно, обусловлена наибольшей удаленностью станции от городских коллекторов сброса сточных вод, близостью к открытому морю и значительным влиянием на сообщества бактерий обширного макрофитоценоза. В проведенных ранее исследованиях бактериобентоса на станции 3 Кольского залива было также обнаружено наименьшее число бактерий, по сравнению со станциями в южном колене (Макаревич, 2004), которое объяснялось автором тем, что живые водоросли проявляют антагонистические к бактериям свойства, выделяя в окружающую среду антибиотики и фитонциды (Федоров, 1962; Трунова, 1976; Россова, 1977). В связи с вышесказан-

ным интересно отметить, что численность бактериоэпифитона бурой водоросли *Laminaria saccharina*, отобранной с сублиторали Дальнезеленецкой губы Баренцева моря (от $46,7 \pm 16,7$ млн. кл/см² до $100 \pm 11,5$ млн. кл/см²) (Москвина, 1991) была примерно на одном уровне с полученной в данной работе численностью бактериопланктона.

Сезонная динамика общей численности бактериопланктона имела сходный характер на всех станциях (рис. 14).

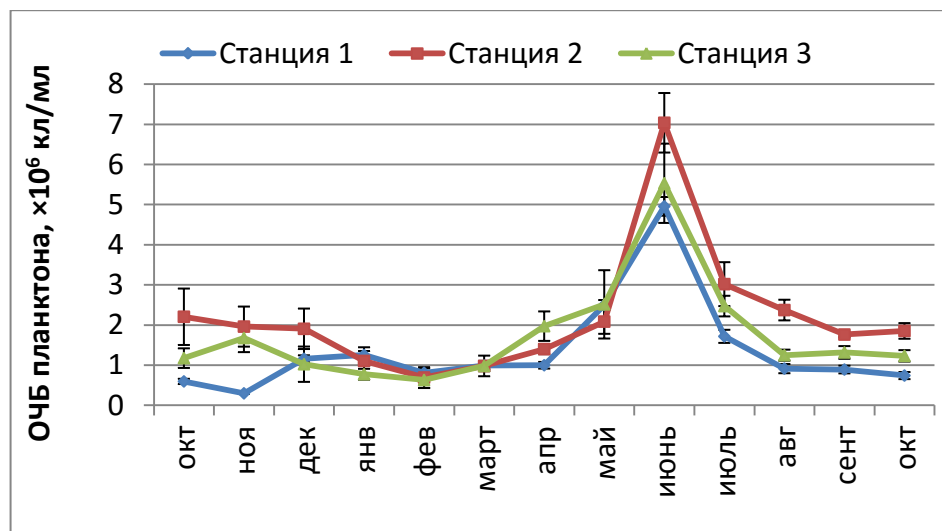


Рисунок 14 – Годовая динамика общей численности бактерий планктона по станциям.

В период наблюдений максимумы и минимумы ОЧБ планктона (табл. 8) на станциях, в основном, совпадали. Наименьшая численность бактериопланктона на станциях 2 и 3 была отмечена в феврале (соответственно, $(0,693 \pm 0,258) \times 10^6$ кл/мл и $(0,631 \pm 0,200) \times 10^6$ кл/мл), а на станции 1 в ноябре ($(0,299 \pm 0,012) \times 10^6$ кл/мл), в то время как наибольшая – на всех станциях в июне (на ст. 1 $(4,958 \pm 0,233) \times 10^6$ кл/мл; на ст. 2 $(7,040 \pm 0,742) \times 10^6$ кл/мл; на ст. 3 $(5,533 \pm 0,988) \times 10^6$ кл/мл), когда температура вод станций поднялась до наивысшей отметки за год. В литературе указывается на высокие значения ОЧБ в пробах воды прибрежного мелководья Кольского залива, отобранных на приливе, равные 3,3 млн. кл/мл (Широколобова, 2009), и отобранных на отливе, равные 12 млн. кл/мл (Перетрухина, 2006). Максимальные значения общего бактериопланктона в воде исследованных станций Кольского залива превышали таковые, определенные в летний период в прибреж-

ных водах Западного Шпицбергена, архипелагах Земля Франца-Иосифа и Новая Земля в 1,5 – 2,1 раза (Венгер, 2010, 2011) и губе Дальнезеленецкой в 3,8 – 5,4 раз (Байтаз, 1998), что указывает на более высокую степень трофности прибрежных вод залива по сравнению с прибрежными районами в центральной и юго-восточной частях Баренцева моря. Осенью ОЧБ планктона уменьшилась вследствие снижения температуры окружающей среды, а также, вероятно, из-за выедания зоопланктоном, который, в соответствии с ранее проведенными исследованиями в зимний период в Баренцевом море (Теплинская, 1990), ответственен за потребление около 45% количества бактерий в сутки.

Годовая динамика количества бактериоэпилитона имела колебательный характер с несколькими пиками развития, не совпадающими по времени на станциях (рис. 15).

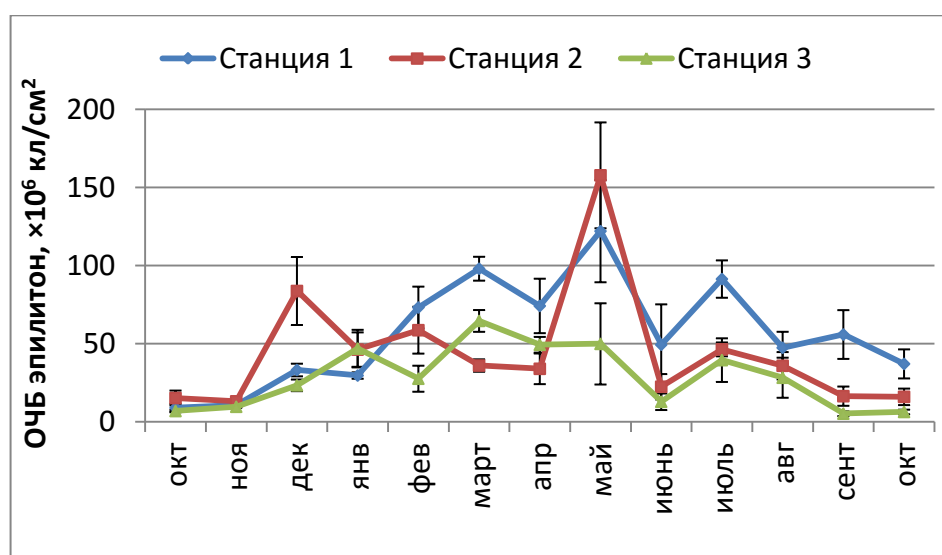


Рисунок 15 – Годовая динамика общей численности бактерий эпилитона по станциям.

Минимумы обилия бактерий эпилитона (табл. 8) зарегистрированы в осенние периоды 2012 и 2013 гг. Вероятно, осеннее снижение численности бактерий связано с процессами выедания бактериальной пленки взрослыми детритофагами (Fenchel, 1998; Koster, 2002; Rittman, 2002), резким снижением температур воды и воздуха, началом обледенения литорали на отливе в ночное время, что особенно сильно сказывается на литоральных биоценозах (Макаревич, 2004). Увеличение численности бактерий в эпилитоне до максимальных значений (табл. 8) происхо-

дило раньше, чем таковое в планктоне, а именно: в марте на станции 3 и в мае на станциях 1 и 2. Это может быть обусловлено включением в гетеротрофный метаболизм на станции 3 органического вещества, синтезированного макрофитами после активизации их жизнедеятельности в феврале (Кузнецов, 2003) и влиянием теплоемкого субстрата (камней и обломков скал), способствующим быстрому развитию сообщества эпилитона на станциях 1 и 2 в мае. Незначительные колебания численности бактерий эпилитона в течение года могут быть обусловлены гидрологическими и климатическими явлениями, например, интенсивным волновым перемешиванием, которое может приводить к смыву части пленки микрообрастания и спаду численности микроорганизмов (Lock, 1993; Koster, 2002; Rittman, 2002). Другим фактором, влияющим на годовые колебания численности бактериоэпилитона, может быть естественный цикл развития биопленок, включающий стадию открепления части сообщества в планктон для дальнейшей миграции и расселения организмов (Ростовцева, 2008; Maki, 2002; Dobretsov, 2010). Так как в период с апреля по август скорость ветра была небольшой (4-5 баллов по шкале Бофорта), создаваемые им волны – невысокими и количество выпавших осадков в период с конца апреля по конец июня было минимальным за исследованный год (Архив погоды Мурманска, www.rp5.ru), то можно предположить, что резкие и значительные скачки численности бактерий планктона и эпилитона в июне 2013 года (рис. 16) явились следствием описанной сезонной сукцессии бактериальных сообществ.

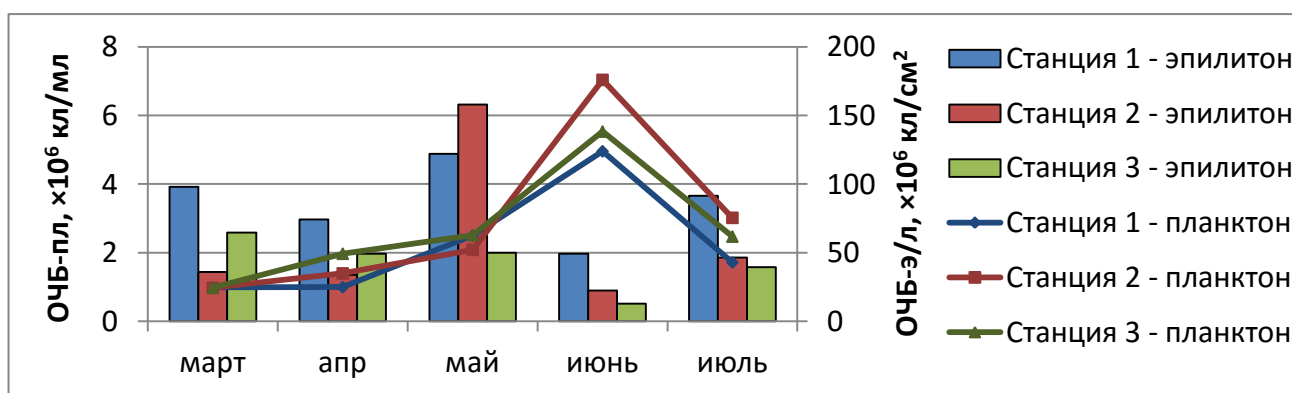


Рисунок 16 – Изменение численности бактерий в планктоне и эпилитоне в весенне-летний период.

3.3 Общая численность культивируемых гетеротрофных бактерий планктона и эпилимтона Кольского залива

Гетеротрофные бактерии осуществляют процессы деструкции легкоокисляемых органических соединений, тем самым участвуя в круговороте органического вещества и самоочищении водоемов. Среднегодовые (2012 – 2013 гг.) значения численности гетеротрофных бактерий в планктоне и эпилимтоне станций Кольского залива колебались в пределах одного-двух порядков (табл. 9, табл. Б-4).

Таблица 9 – Значения общей численности культивируемых бактерий планктона и эпилимтона исследованных станций.

Станция отбора проб	Общая численность культивируемых бактерий (ОЧКБ)					
	Среднегодовая		Минимальная		Максимальная	
	планктона ($\times 10^3$ КОЕ/мл)	эпилимтона ($\times 10^3$ КОЕ/см ²)	планктона ($\times 10^3$ КОЕ/мл)	эпилимтона ($\times 10^3$ КОЕ/см ²)	планктона ($\times 10^3$ КОЕ/мл)	эпилимтона ($\times 10^3$ КОЕ/см ²)
Станция 1	9,065 $\pm$ 1,389	18,103 $\pm$ 1,815	5,000 $\pm$ 1,365	6,800 $\pm$ 1,112	16,511 $\pm$ 2,054	32,570 $\pm$ 2,684
Станция 2	20,259 $\pm$ 2,856	17,785 $\pm$ 1,580	10,371 $\pm$ 1,369	7,900 $\pm$ 0,354	25,011 $\pm$ 3,247	28,251 $\pm$ 1,655
Станция 3	17,214 $\pm$ 1,908	13,379 $\pm$ 1,612	7,550 $\pm$ 0,587	4,350 $\pm$ 1,044	45,000 $\pm$ 5,268	29,578 $\pm$ 2,730

Полученные результаты соответствовали ранее опубликованным данным по бактериопланктону Кольского залива, находящимся в пределах от 2,2 – 4 тысяч КОЕ/мл весной, осенью и зимой, достигая 21 – 35 тысяч КОЕ/мл летом в водах южного колена залива (Трунова, 1977; Широколобова, 2009). Интересно отметить, что количество культивируемых бактерий в водах станций Кольского залива оказалось сопоставимо с таковыми для бухты Круглая Черного моря в июле-августе (от 1,5 до 95 тысяч КОЕ/мл), которая испытывает сильное антропогенное напряжение во время курортного сезона (Рубцова, 2002).

Из данных, представленных в таблицах 8 и 9, видно, что среднегодовые максимумы и минимумы численности обеих групп в планктоне и эпилимтоне приходятся на одни и те же станции, а именно: максимум численности бактериопланктона на станции 2, а минимум – на станции 1, максимальная численность бактериоэпилимтона на станции 1, а минимальная – на станции 3.

Количество культивируемых гетеротрофов в планктоне станции 1 в среднем было в 2 раза ниже, чем на остальных станциях. Это может быть обусловлено разбавлением вод кута залива стоком рек Кола и Тулома, в которых средняя численность сапрофитов ниже в 2,8 и 6,3 раз (Ежегодник ..., 2010, 2011, 2014), соответственно, по сравнению с районом станции 1.

При сравнении численности общего и культивируемого бактериоэпиплтона и бактериопланктона станций Кольского залива было выявлено превышение абсолютных значений ОЧБ над показателями ОЧКБ в одной и той же пробе, которые колебались в пределах 1 – 2 порядков в планктоне и 3 – 4 порядков в эпиплтоне. Такие расхождения результатов при подсчете бактерий методами прямой микроскопии и посева были отмечены ранее для бактериобентоса Кольского залива (Макаревич, 2004) и могут быть обусловлены слабой метаболической активностью клеток, высокими или низкими концентрациями питательных субстратов в средах, использованных для культивирования посевов, и прочими причинами (Ильинский, 2000; Kuznetsov, 1979; Mudryk, 2000; Макаревич, 2004).

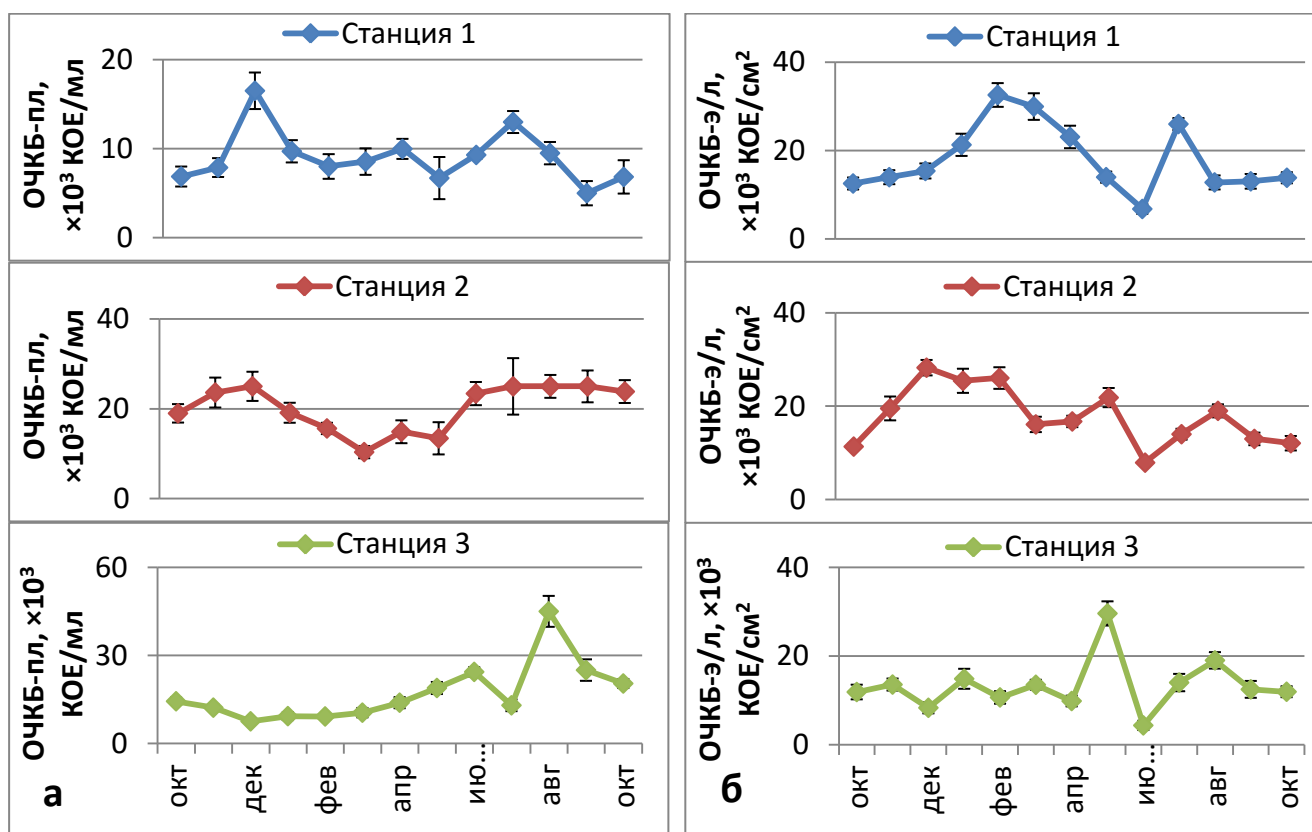


Рисунок 17 – Годовая динамика численности культивируемых гетеротрофных бактерий планктона (а) и эпиплтона (б) по станциям.

Годовая динамика количества культивируемых бактерий планктона и эпи-литона станций была слабо выраженной (рис. 17). В декабре численность бактерий по посеву в планктоне станций 1 и 2 достигла максимальных значений, затем снижалась до наименьших значений в конце зимы и весной. Возможной причиной увеличения количества культивируемых сапрофитов на станциях южного колена залива в зимний период может служить дополнительное поступление в их воды ОВ из прибрежных биотопов в результате увеличения штормовой активности (Терещенко, 1999, 2000; Широколобова, 2009). Резкое увеличение количества сапрофитов отмечено в начале лета, оно достигло высоких значений в июле, сохраняясь на том же уровне на станции 2 до осени, в то время как на станции 1 количество сапрофитов упало до минимума в сентябре. Годовой ход численности культивируемых сапрофитов в планктоне станции 3 характеризовался низкими значениями (менее 20×10^3 КОЕ/мл) на протяжении большей части года, и лишь летом было отмечено ее повышение с максимумом в августе (45×10^3 КОЕ/мл), и с последующим выходом на низкие значения показателя осенью.

Пространственно-временная динамика количества эпилинтонных бактерий, учтенных по посеву, в целом отличалась от планктонных, имея лишь общее с ними понижение численности к осени. На станции 3 численность сапрофитных бактерий достигла максимальных значений в мае. В июне на всех станциях зарегистрирован резкий спад количества культивируемых гетеротрофных бактерий эпи-литона, после которого в летний период отмечен умеренный рост числа учетных бактерий.

Особенности количественного развития сообщества культивируемых бактерий в планктоне и эпилинтоне в течение года определяются спецификой гидролого-гидрохимических условий на станциях, а также характером ОВ, поступающего в их акваторию со сточными водами, континентальным стоком, с осадками и паводками, во время и после периодов «цветения» микроводорослей, образования мортмассы и активизации жизнедеятельности макрофитов (Богданова, 2003; Кузнецов, 2003; Макаревич, 2004; Витченко, 2005; Широколобова, 2009; Олейник, 2011; Доклад о состоянии ..., 2014). Отличия в динамике количества культиви-

руемых бактерий в планктоне и эпилите станций можно объяснить высокой сорбционной емкостью перифитона (Миронова, 2009), благодаря которой на поверхностях твердых субстратов постоянно находятся органические вещества. Резкое снижение численности сапрофитных бактерий в эпилите может определяться, наряду с другими факторами, откреплением эпилитонных бактерий и переходом их в планктон.

3.4 Определение качества воды Кольского залива

Коэффициент Разумова (K_p) характеризует трофическое состояние биоценоза и используется при гидробиологическом мониторинге качества вод (ГОСТ 17.1.2.04 – 77; Руководство по гидробиологическому ..., 1992). Наибольшие среднегодовые (2012 – 2013 гг.) значения коэффициентов, рассчитанных для бактериоценозов и планктона, и эпилитона, отмечены для станции 1 (табл. 10, табл. Б-5, рис. 18), а наименьшие – на станции 2 для планктона и на станции 3 для эпилитона.

Таблица 10 – Значения коэффициента Разумова (K_p) для бактериоценозов планктона и эпилитона станций.

Станция отбора проб	Среднегодовое $K_p \times 10^3$		Минимальное $K_p \times 10^3$		Максимальное $K_p \times 10^3$	
	планктон	эпилитон	планктон	эпилитон	планктон	эпилитон
Станция 1	0,159	3,380	0,038	0,715	0,533	8,726
Станция 2	0,107	2,399	0,044	0,671	0,301	7,227
Станция 3	0,110	2,272	0,028	0,418	0,227	5,013

Полученные величины коэффициента (рис. 18) подтверждают основные закономерности функционирования бактериоценозов литоральной зоны Кольского залива, выявленные нами по показателям общей численности бактерий и количеству их культивируемых форм в планктоне и эпилите.

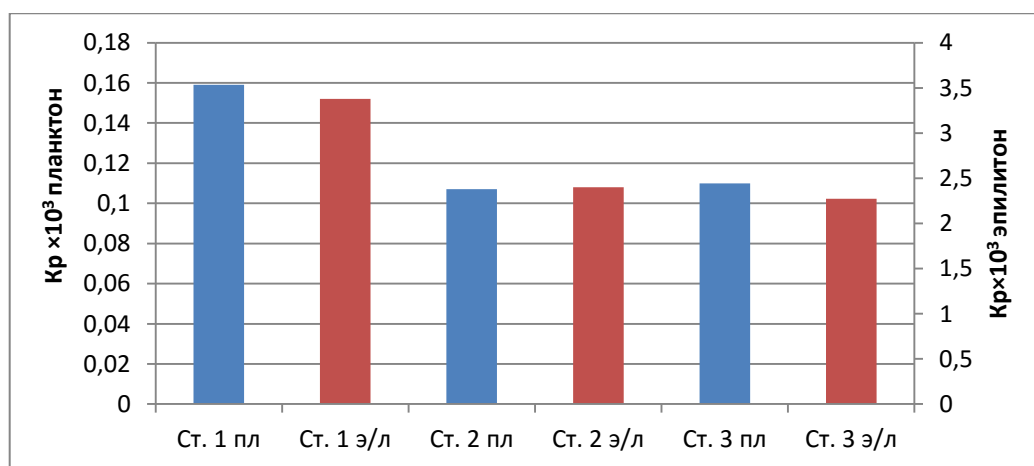


Рисунок 18 – Среднегодовое значение коэффициента Разумова, рассчитанное для бактериоценозов планктона и эпилимниона станций.

К ним относятся: низкая плотность сообщества бактерий планктона из-за разбавления вод станции чистыми водами впадающих рек и малая доля культивируемых форм бактерий в эпилимнионе на станции 1. Поступление со сточными водами аллохтонного органического вещества на станции 2 приводит к увеличению количества бактерий в планктоне и эпилимнионе. В свою очередь, на станции 3 рост числа бактерий происходит вследствие поступления автохтонного органического вещества от обширной и богато населенной литорали.

Значения K_p , рассчитанные для планктонных бактериоценозов станций, указывают, в соответствии с утвержденными нормативами гидробиологической оценки качества вод (ГОСТ 17.1.2.04 – 77), на примерно равный уровень трофности вод исследованных районов, который относится к β -мезосапробной ступени загрязненности, воды умеренно загрязненные, III класс качества.

На рисунке 18 видно, что K_p , определенный по бактериоэпилимниону отличался на порядок от определенного по бактериопланктону. Возможно, это связано с тем, что в эпилимнионе присутствует большое количество некультивируемых форм бактерий, которые не учитываются при использовании стандартных методов исследования. Трофность вод станций, определенная по бактериоэпилимниону показала сходную картину с определенной по бактериопланктону. Это позволяет сделать вывод о том, что бактериоэпилимнион обладает показательной ролью в оценке качества воды и перспективен для использования в экологическом мониторинге.

Сезонные изменения индекса K_p (рис. 19) показали сходную картину на станциях.

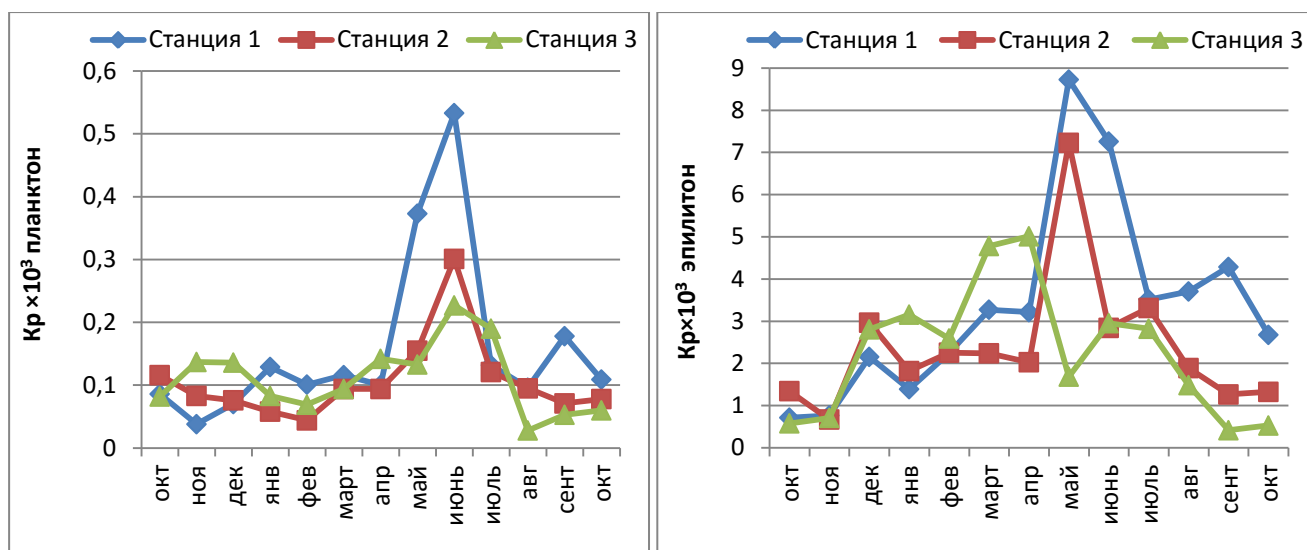


Рисунок 19 – Изменение значений K_p по сообществам бактериопланктона и бактериоэпицита в течение года.

Увеличение индекса K_p планктона и эпицита на всех станциях было отмечено в весенний и летний сезоны, когда, по-видимому, развитию бактериоценозов способствовал ряд факторов: увеличение температуры окружающей среды, накопление биогенных веществ в водах станций (Богданова, 2003, 2011) и автохтонного органического вещества от активно метаболизирующего фитоцена морской литорали и побережья (Кузнецов, 2003; Витченко, 2005; Макаревич, 2008; Олейник, 2011), а также аллохтонного ОВ из сточных вод.

В отличие от станций в южном колене, на станции 3 среднего колена залива рост значений коэффициента Разумова для бактериоэпицита до максимальных наблюдали в ранневесенний период, по-видимому, после активизации продукции ОВ большим количеством макрофитов на литорали данной станции в феврале (Кузнецов, 2003). Увеличение коэффициента для бактериоэпицита станции 3 также отмечено летом и в конце осени. Небольшое увеличение K_p для бактериоэпицита всех станций было в зимний период, что, вероятно, связано с оседанием органического вещества из взмученной после штормов (Терещенко, 1999; 2000) воды на поверхности субстратов. Перечисленные факторы способствуют снижению трофности вод южного колена залива в весенне-летний период и сред-

него колена в ранне-весенний и летний периоды. Наименьшие значения K_p , и, соответственно, наибольшая трофность вод всех станций, отмечена в осенние периоды и, вероятно, связана с большим количеством мортмассы, образующейся в акватории залива на фоне постоянного антропогенного загрязнения.

После анализа полученных данных можно сделать вывод о том, что результат гидробиологической оценки качества вод по микробиологическим параметрам зависит не только от антропогенного воздействия на экосистемы, но и природных сезонных факторов. Так, бактериальная компонента планктона увеличивает свой вклад в процессы естественного очищения воды в весенний и летний сезоны, когда создается благоприятный температурный режим. В начале осени участие бактерий в минерализации ОВ снижается из-за выедания их зоопланктоном и личинками рыб (Кольский залив ..., 1997), и зимой – во время общего снижения активности биоты залива.

3.5 Общая численность и биомасса пикоцианобактерий планктона Кольского залива

Впервые было установлено постоянное присутствие в водах Кольского залива пикоцианобактерий. Среднегодовые значения численности (табл. 11, табл. Б-6) которых на один-три порядка ниже значений, приводимых для умеренных и тропических районов Мирового Океана – от 1 – 4 тыс. кл/мл до 450 – 670 тыс. кл/мл (Waterbury et al., 1979; Zubkov et al., 2000; Saito et al., 2005; Fuller et al., 2006; Zwirgmaier et al., 2007; Ecology of cyanobacteria II, 2012), и на один-два порядка выше таковых, известных для открытых вод Баренцева, Северного, Гренландского, Норвежского, Чукотского морей и моря Бофорта - от 0 до 1600 кл/мл (Мишустина, 1994; Gradinger and Lenz, 1995; Waleron, 2007; Cottrell, 2009).

Выявленная численность пикоцианобактерий Кольского залива находится на уровне, определенном в районе впадения реки Макензи в море Бофорта (до 2314 кл/мл) (Waleron, 2007) и в Гренландском море, на воды которого оказывает влияние теплое Атлантическое течение (до 5470 кл/мл) (Gradinger and Lenz 1989, 1995). В связи с этим интересно отметить, что существенное влияние на гидроло-

гический режим Кольского залива оказывают впадение в него крупных рек Кола и Тулома, а также теплое Атлантическое течение.

Таблица 11 – Количественные характеристики пикопланктонных цианобактерий на исследованных станциях.

Станции отбора проб	Общая численность, $\times 10^3$ кл/мл			Биомасса, мг/м ³			Объем клеток, мкм ³		
	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная
Станция 1	1,546 $\pm 0,122$	0,141 $\pm 0,068$	8,004 $\pm 0,352$	0,657 $\pm 0,049$	0,019 $\pm 0,006$	4,002 $\pm 0,180$	0,37 $\pm 0,06$	0,09	0,57
Станция 2	2,554 $\pm 0,131$	0,151 $\pm 0,034$	14,674 $\pm 0,388$	1,212 $\pm 0,058$	0,028 $\pm 0,010$	8,658 $\pm 0,230$	0,39 $\pm 0,07$	0,15	0,60
Станция 3	3,453 $\pm 0,132$	0,109 $\pm 0,022$	24,248 $\pm 0,391$	1,506 $\pm 0,056$	0,040 $\pm 0,010$	10,427 $\pm 0,170$	0,43 $\pm 0,09$	0,21	0,75

Средние значения численности и биомассы пикоцианобактерий (табл. 11) возрастали в направлении от наиболее опресненной станции 1 к более мористой станции 3, что косвенно указывает на преобладание морских форм цианобактерий в планктоне Кольского залива. Объем клеток пикоцианобактерий также имел, хотя и менее выраженную, тенденцию к увеличению этого параметра в направлении к открытому морю.

В течение года пикоцианобактерии были представлены кокковидными клетками с размерами от 0,8 до 1,3 мкм в диаметре с яркой желто-оранжевой автофлуоресценцией. В зимний период, характеризующийся как зимняя стадия покоя биоценозов Кольского залива (Кольский залив ..., 2009), размеры клеток цианобактерий уменьшились до 0,5 – 0,7 мкм и снизилась яркость их свечения в отраженном ультрафиолетовом свете, что могло быть вызвано суровыми климатическими условиями полярной зимы (полярная ночь и низкие температуры воды).

В сезонной динамике количественных характеристик пикоцианобактерий (рис. 20) Кольского залива в период конца зимы – начала весны, когда в заливе отмечается интенсивное развитие криофлоры (Макаревич, 2008), наблюдалось снижение численности пикоцианобактерий. Наименьшие значения численности пикоцианобактерий были зарегистрированы в феврале на станциях южного колена, и в марте на станции в среднем колене залива.

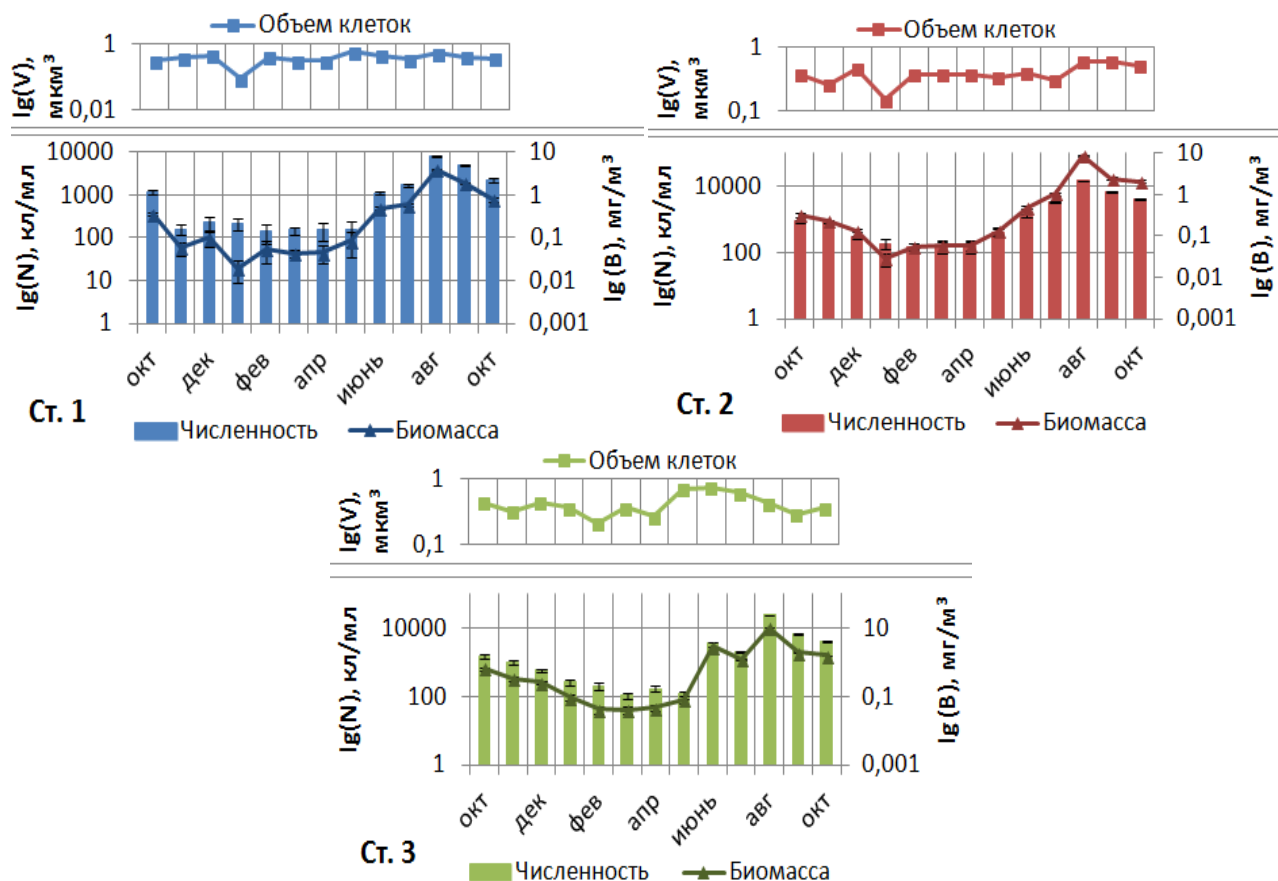


Рисунок 20 – Годовая динамика значений численности, биомассы и средних объемов клеток пикопланктонных цианобактерий по станциям.

В этот период также отмечено уменьшение объемов клеток пикоцианобактерий до минимальных ($0,09 - 0,15 \text{ мкм}^3$). Это повлекло снижение значений биомассы до минимальных в январе на станциях южного колена и в марте на станции в среднем колене.

Несмотря на оптимальный световой режим и повышение температуры воды на станциях в весенний сезон, приведшие к массовому развитию фитопланктона залива (Макаревич, 2008), количественные параметры пикопланктонных цианобактерий оставались на уровне зимнего развития: на станции 1 – численность пикоцианобактерий была равна $149 \pm 0,09 \text{ кл/мл}$, биомасса $0,085 \pm 0,05 \text{ мг/м}^3$; на станции 2, соответственно, – $411 \pm 0,093 \text{ кл/мл}$ и $0,136 \pm 0,03 \text{ мг/м}^3$ и на станции 3 – $115 \pm 0,028 \text{ кл/мл}$ и $0,081 \pm 0,02 \text{ мг/м}^3$. При этом объемы клеток в среднем немного увеличились к концу весны и составили от $0,33 \text{ мкм}^3$ на станции 2 до $0,70 \text{ мкм}^3$ на станции 3.

Максимальный уровень развития сообщества пикоцианобактерий отмечен в летний сезон, когда воды станций максимально прогрелись. В начале лета (июнь) численность пикоцианобактерий выросла на порядок (ст. 1 – $1099 \pm 0,085$ кл/мл; ст. 2 – $1256 \pm 0,121$ кл/мл; ст. 3 – $3845 \pm 0,135$ кл/мл), биомасса возросла в соответствии с численностью клеток (ст.1 – $0,484 \pm 0,04$ мг/м³; ст.2 – $0,490 \pm 0,05$ мг/см³; ст.3 – $2,884 \pm 0,10$ мг/м³, объемы клеток не изменились по сравнению с весенним периодом ($V = 0,39 - 0,75$ мкм³). Резкий всплеск обилия цианобактерий планктона пришелся на август: количество клеток увеличилось в 6 – 12 раз по сравнению с началом сезона.

Высокие значения численности пикоцианобактерий в заливе летом в период с наибольшей температурой воды (10 – 15 °C) подтверждают описанное ранее в южной и северной частях Атлантического океана явление увеличения численности клеток пикоцианобактерий до десятков тысяч в 1 миллилитре при повышении температуры воды до 9 – 14 °C (Marchant et al., 1987; Odate and Fukuchi 1995; Fouilland et al., 1999; Wilmotte et al., 2002; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

Ранее было показано (Макаревич, 2004, 2008), что в сукцессионную фазу летне-осеннего сбалансированного развития микрофитопланктонного сообщества Кольского залива цианобактерии, наряду с диатомовыми и зелеными микроводорослями, занимают доминирующее положение. В работе, проведенной в июле-августе в другом полярном море – в проливе Великая Салма Белого моря, было установлено, что пикофитопланктон представлен преимущественно цианобактериями (Белевич, 2012). Таким образом, обнаруженное нами увеличение в этот же период численности пикоцианобактерий подтверждает значительную роль цианобактерий летом в прибрежных морских полярных биоценозах.

В сентябре количество планктонных цианобактерий уменьшилось в 2 раза на станциях южного колена (ст.1 – $4813 \pm 0,218$ кл/мл; ст.2 – $6801 \pm 0,247$ кл/мл), и в 4 раза на станции в среднем колене (ст.3 – $6631 \pm 0,344$ кл/мл). Сокращение популяции пикоцианобактерий осенью, возможно, связано не только с понижением температуры окружающей среды, но и с выеданием зоопланктоном (Ecology of cyanobacteria II, 2012), так как в Баренцевом море (Теплинская, 1990; Макаревич,

2012) и других морях (Заика, 2005) именно этот фактор становится одним из регуляторов развития микроценозов.

3.6 Общая численность и биомасса цианобактерий эпилимнтона литорали Кольского залива

Цианобактерии встречались в каждой пробе эпилимнтона (всего 210 проб) и были представлены одноклеточными, колониальными и нитчатыми формами с объемами клеток от 0,06 до 19,43 мкм³ (табл. 12, табл. Б-7).

Таблица 12 – Количественные характеристики эпилимтонных цианобактерий на исследованных станциях.

Станции отбора проб	Общая численность, $\times 10^5$ кл/см ²			Биомасса, мг/м ²			Объем клеток, мкм ³		
	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная	Средне-годовая	Мини-мальная	Макси-мальная
Станция 1	20,144 ±4,186	6,523 ±1,856	81,057 ±19,837	35,438 ±4,473	1,578 ±0,399	252,180 ±27,090	2,13 ±2,83	0,20	19,43
Станция 2	8,44 ±2,00	2,322 ±1,100	20,240 ±3,923	25,932 ±4,785	0,139 ±0,070	128,631 ±15,930	2,34 ±1,68	0,06	9,67
Станция 3	3,794 ±1,643	1,281 ±1,394	7,777 ±1,354	19,528 ±2,813	1,153 ±1,250	106,794 ±2,640	3,70 ±2,18	0,9	15,97

Высокие среднегодовые (2012 – 2013 гг.) значения численности и биомассы цианобактерий эпилимнтона (табл. 12) приурочены к станциям южного колена. Подобная закономерность была отмечена ранее для фитопланктона Кольского залива (Макаревич, 2004, 2007, 2008), которая объясняется автором тем, что в эстуарных зонах микроводоросли в течение года практически не испытывают недостатка в биогенных элементах вследствие их притока с материковыми водами (Кузнецов, 2003; Макаревич, 2008) и процессов минерализации большого количества органических веществ (Макаревич, 2008; Богданова, 2011). Также, летом доля цианобактерий в фитоценозе залива существенно возрастает, особенно в кутовых участках эстуария (Макаревич, 2007). В водах станций 1 и 2 в южном колене залива, акватория которого оценена Мурманским УГМС в 2013 году как грязная (V класс качества, воды грязные) (Доклады о состоянии и об охране ..., 2014), выявлены высокие значения количественных параметров сообщества цианобактерий

эпилитона. В среднем колоне воды оцениваются как чистые (II класс качества), и на станции 3 установлена низкая численность цианобактерий эпилитона, при этом биомасса сообщества достаточно высокая вследствие преобладания представителей с крупными клетками.

В годовом цикле развития сообщества цианобактерий эпилитона (рис. 21) литорали Кольского залива на всех станциях в зимний сезон (в декабре и январе на станции 1 и в феврале на станциях 2 и 3), отмечены минимальные численность, биомасса и объемы клеток (табл. 12).

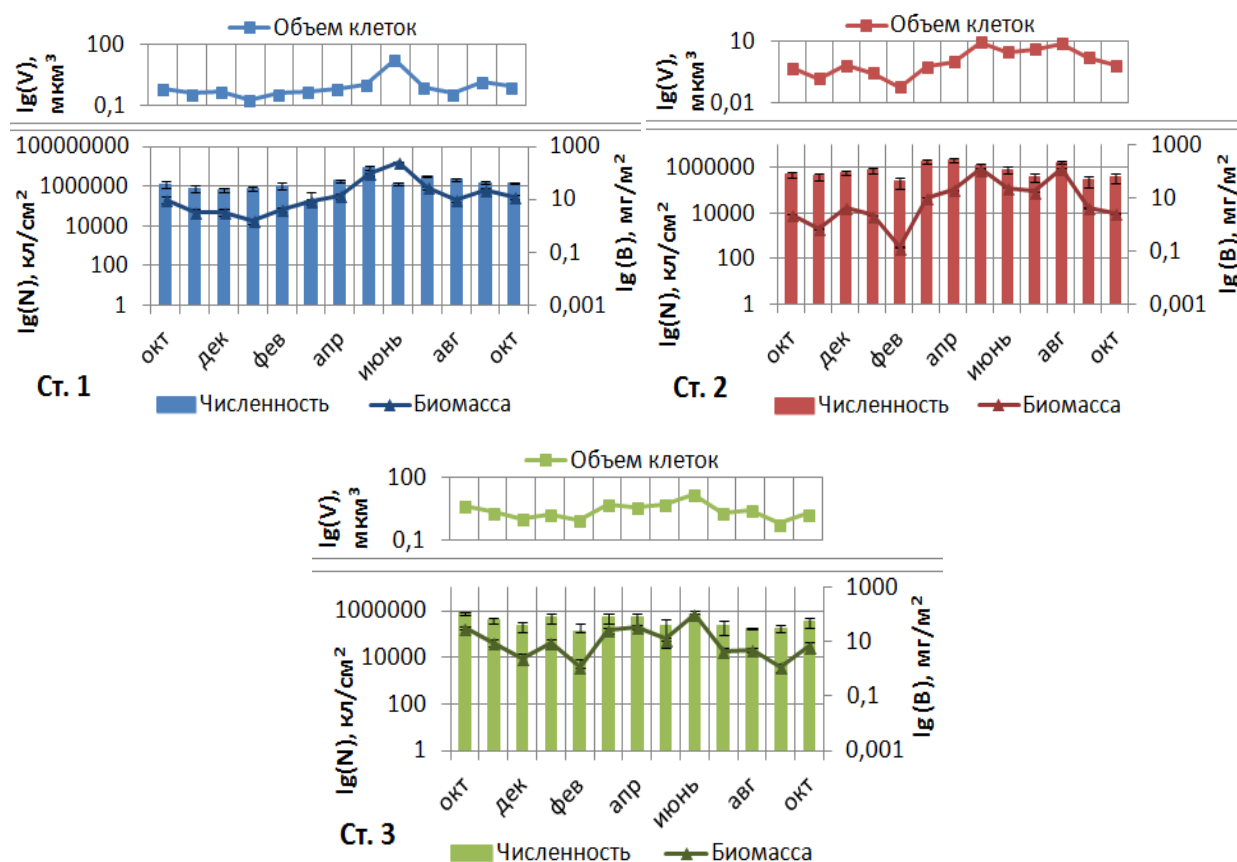


Рисунок 21 – Годовая динамика численности, биомассы и средних объемов клеток цианобактерий эпилитона по станциям.

В отличие от сообществ эпилитонных цианобактерий литорали Кольского залива, наступление минимумов численности и биомассы бентосных микроводорослей литорали залива отмечалось на всех станциях одновременно в январе (Витченко, 2005).

Низкие значения биомасс цианобактерий эпилитона в зимний период, наряду со снижением численности клеток, обусловлены уменьшением их объемов

до минимальных ($0,06 - 0,9 \text{ мкм}^3$). Это, по-видимому, обусловлено суровыми климатическими условиями во время полярной ночи – низкой температурой воды и воздуха, почти полным отсутствием освещенности и обледенением литорали на отливе (Оценочный доклад об изменениях климата ..., 2008; Кольский залив ..., 2009).

Зимний гидрологический сезон в Кольском заливе длится пять месяцев, с начала ноября по конец апреля (Кольский залив ..., 1997), но в его рамках выделяют еще период «предвесенья» (Кольский залив ..., 2009), длящийся с марта по апрель. Период «предвесенья» характеризуется разрушением ледового покрова, что приводит к увеличению инсоляции и, как следствие, к активизации фотосинтеза и постепенному увеличению количественных характеристик фототрофной компоненты сообществ залива (Макаревич, 2008). В этот период «предвесенья» наблюдался максимум численности цианобактерий в эпилимнотоне станции 2 – $(20,240 \pm 3,923) \times 10^5 \text{ кл/см}^2$ (табл.12). На станции 1 к концу «предвесенья» численность цианобактерий достигла $(18,847 \pm 3,668) \times 10^5 \text{ кл/см}^2$, биомасса – $13,193 \pm 2,57 \text{ мг/м}^2$. В то время как на станции 3 обилие цианобактерий эпилимнотона было невысоким и составило $(5,111 \pm 2,556) \times 10^5 \text{ кл/см}^2$, а биомасса возросла до $34,295 \pm 6,71 \text{ мг/м}^2$ за счет увеличения доли клеток с объемом $3,8 \text{ мкм}^3$, которые составили 98 % биомассы цианобактерий.

Весенний гидрологический сезон в Кольском заливе короткий и представлен всего одним месяцем (май), когда создаются условия относительной стабилизации водной толщи и светового оптимума, а также характерны максимальные уровни концентраций биогенных элементов (Макаревич, 2008). В мае 2013 года была отмечена максимальная численность цианобактерий на станции 1 с соответствующим ростом биомассы до $91,837 \pm 10,6 \text{ мг/м}^2$. На станции 2 в этот период зарегистрировано снижение численности клеток на 38,8 % (до $(12,379 \pm 2,579) \times 10^5 \text{ кл/см}^2$), но при этом отмечена высокая биомасса ($119,67 \pm 24,93 \text{ мг/м}^2$), которая обусловлена изменением размерной структуры сообщества цианобактерий эпилимнотона с доминированием хроококковых цианобактерий со средним объемом клеток $9,67 \text{ мкм}^3$ и они составили 96,3 % суммарной биомассы.

Ранее было установлено, что подобные структурные изменения фототрофного сообщества характерны для периодов смены сезонных фитокомплексов микроводорослей планктона и бентоса Кольского залива (Витченко, 2005; Кольский залив ..., 2009) и регулируются рядом факторов: степенью гидродинамической активности водной толщи, концентрацией биогенов, температурным и световым режимами, которые могут по разному влиять на скорость роста различных фракций биоценоза и, как следствие, формировать особенности их пространственного и временного распределения.

Похожая описанной выше ситуация с изменением структуры сообщества была отмечена на станциях 1 и 3 в начале летнего периода (июнь), когда средние объемы клеток цианобактерий увеличились от 1,13 до 19,43 мкм³ на станции 1 и от 5,6 до 15,97 мкм³ на станции 3, что повлекло за собой накопление максимальных биомасс цианобактерий в эпилимнине (табл. 12). Не смотря на то, что температура воды станций с июня по август была выше таковой весной на 4 – 9,5°C, численность цианобактерий на станциях в летний период была значительно ниже ее весеннего уровня: ст.1 – от $(12,977 \pm 1,394) \times 10^5$ кл/см² до $(33,685 \pm 3,677) \times 10^5$ кл/см², ст.2 – от $(8,033 \pm 2,305) \times 10^5$ кл/см² до $(16,721 \pm 2,001) \times 10^5$ кл/см², ст.3 – от $(6,688 \pm 2,921) \times 10^5$ кл/см² до $(2,225 \pm 1,369) \times 10^5$ кл/см². В течение летнего сезона биомасса цианобактерий на станциях 1 и 3 резко снизилась и в августе составила, соответственно, $9,33 \pm 1,25$ и $5,08 \pm 0,64$ мг/м². В июле на этих станциях была отмечена обратная перестройка размерной структуры сообщества в сторону доминирования клеток с размерной фракцией менее 2 мкм, удельная доля которых в совокупной биомассе составила 81 % на станции 1 и 26 % на станции 3, при таковой 0,9 % и 3,4 %, соответственно, в предыдущем месяце. Интересно отметить, что в летне-осеннюю фазу развития фитопланктона и фитобентоса Кольского залива наблюдается колебательный режим изменения как доминирующих форм микроводорослей, так и количественных характеристик сообществ в целом, значения которых в среднем в несколько раз ниже максимальных весенних величин (Витченко, 2005; Макаревич, 2008). Несколько иная картина наблюдалась на станции 2, где весь летний сезон значения биомассы

цианобактерий эпилимниона оставались на достаточно высоком уровне, колеблясь от $24,421 \pm 2,18$ в июне до максимума в августе – $128,63 \pm 15,93$ мг/м² (табл. 12).

Осенний сезон в Кольском заливе длится с начала сентября по конец ноября и характеризуется быстрым остыванием водных масс станций, начинаются процессы реминерализации мертвого органического вещества, дезинтеграция флористической структуры и постепенный спад количественных показателей развития фитоценоза (Макаревич, 2008). Показатели обилия цианобактерий эпилимниона в осенний период на станциях 1 и 2 южного колена снижались к началу зимы, изменяясь, соответственно, от $(2,694 \pm 1,355) \times 10^5$ и $(15,214 \pm 2,193) \times 10^5$ кл/см² в сентябре до $(7,848 \pm 2,953) \times 10^5$ и $(4,204 \pm 1,367) \times 10^5$ кл/см² в ноябре. На станции 3 в октябре зарегистрированы высокие для нее значения численности и биомассы цианобактерий ($33,44 \pm 5,82$ мг/м²), и это может указывать на осенний пик их количественных параметров, что сходно с картиной развития микрофитобентоса литорали Кольского залива (Витченко, 2005) и южного побережья Баренцева моря (Макаревич, 2012).

Таким образом, в годовом цикле развития сообщества цианобактерий эпилимниона литорали Кольского залива выделены пики максимальных значений количественных параметров: весенний и летний для биоценозов южного колена; а также весенний, летний и осенний для цианобактерий эпилимниона среднего колена залива.

3.7 Влияние абиотических факторов на количественные характеристики бактериоценозов литорали Кольского залива

Степень и характер взаимного влияния учетных параметров определяли статистическими методами с помощью расчета коэффициента ранговой корреляции Спирмена (Ивантер, 2010) в программе Statistica 6.1. В результате статистического анализа вариационных рядов с $n=39$ при вероятности 95 % ($\alpha < 0,05$) были выявлены корреляционные связи между гидролого-гидрохимическими и микробиологическими параметрами эпилимниона (табл. 13).

Таблица 13 – Коэффициенты корреляции (r) между гидрохимическими параметрами среды и микробиологическими показателями эпилимтона.

Параметры	ОЧБ-э/л	ОЧКБ-э/л	ОЧЦБ-э/л	Объем клеток ЦБ-э/л
БПК ₅	0,53	0,42	-	-
NH ₄ ⁺	0,36	0,35	0,60	- 0,42
NO ₃ ⁻	0,45	-	0,69	-
PO ₄ ³⁻	0,33	0,37	0,69	- 0,49

Установлено, что основным фактором, оказывающим влияние на все количественные параметры сообществ бактерий и цианобактерий планктона, а также на объем клеток и биомассу цианобактерий эпилимтона литорали залива, является температура воды (табл. 14).

Таблица 14 – Коэффициенты корреляции между температурой воды и микробиологическими показателями.

Параметр	ОЧБ-пл	ОЧ ЦБ-пл	Биомасса ЦБ-пл	Объем клеток ЦБ-пл	Биомасса ЦБ-э/л	Объем клеток ЦБ-э/л
t °C	0,59	0,73	0,35	0,78	0,33	0,61

Значимых взаимосвязей между плотностью сообщества бактерий эпилимтона и температурой окружающей среды обнаружено не было, что, вероятно, объясняется колебаниями неучтенного нами фактора – температуры субстратов. Камни, валуны и обломки скал на литорали Кольского залива преимущественно темного цвета, и это обуславливает их быстрое нагревание из-за высокой теплопроводности и низкого альбедо субстрата (Ecology of cyanobacteria II, 2012).

Положительная связь, обнаруженная между уровнем БПК₅ и количеством эпилимтонных бактерий, по-видимому, указывает на участие этих микроорганизмов в процессах минерализации автохтонного и аллохтонного органического вещества, поступающего в воды станций. На общую численность цианобактерий, бактерий и количество культивируемых сапрофитов эпилимтона положительно влияет увеличение концентраций нитратов и аммонийного азота, а также фосфатов. Выявленная отрицательная корреляция между концентрациями аммонийного азота, фосфатов и объемами клеток цианобактерий эпилимтона, вероятно, связана с

высокими темпами деления их клеток в процессе быстрого развития сообщества в благоприятных условиях насыщения вод биогенами, которые могут дополнительно поступать из поровой воды грунта литорали (Кузнецов, 2003). Ранее было показано, что численность бактерий в фотогетеротрофных биопленках зависит от количества цианобактерий и микроводорослей (Meyer-Reil, 1998; Koster, 2002). Нами выявлены умеренные корреляционные связи между общей численностью бактерий и численностью и биомассой цианобактерий ($r = 0,42$ и $r = 0,40$, соответственно) в эпилите станций, что может служить подтверждением существования такой зависимости.

3.8 Общая характеристика биоразнообразия цианобактерий перифитона литорали южного и среднего колен Кольского залива

3.8.1 Таксономический состав цианобактерий перифитона литорали Кольского залива

В результате исследований видового состава цианобактерий перифитона пяти станций Кольского залива (рис. 1) обнаружено 68 видов цианобактерий, относящихся к 38 родам, 13 семействам, 3 порядкам. И них 33 вида ранее не упоминались для Баренцева моря. На основании полученных результатов был составлен аннотированный список цианобактерий перифитона литорали Кольского залива, в котором таксоны порядков *Chroococcaceae* и *Oscillatoriaceae* расположены в систематическом порядке по системе J. Komárek, K. Anagnostidis (1998, 2005), порядка *Nostocales* – по системе А.А. Еленкина (Голлербах, 1953; Косинская, 1943). Виды внутри родов расположены по алфавиту. Аннотированный список видов цианобактерий перифитона литорали Кольского залива Баренцева моря представлен в виде таблицы в приложении В.

В сообществе цианобактерий перифитона литорали наибольшее число видов относится к порядку *Chroococcales* (48,5%), несколько меньшее число видов – к порядку *Oscillatoriales* (44,1%), и наименьшее число – к порядку *Nostocales* (7,4%). Представителей порядка *Stigonematales*, которые характерны для наземных местообитаний и в водоемах, особенно морских, встречаются редко (Косин-

ская, 1948; Голлербах, 1953; www.marinespecies.org, дата обращения 28.07.2015). На станциях западного берега Кольского залива (ст. 1, 2, 3) отмечено преобладание хроококковых цианобактерий (52,6%, 55,6% и 56,7% соответственно), в то время как на станциях восточного берега (ст. 2-А и 3-А), находящихся в зоне наибольшей антропогенной нагрузки, доминировали представители *Oscillatoriales* (51,2% и 50% соответственно) (табл. 15).

Таблица 15 – Таксономический спектр цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

Порядок	Число видов на станции 1		Число видов на станции 2		Число видов на станции 2-А		Число видов на станции 3		Число видов на станции 3-А	
	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
<i>Chroococcales</i>	20	52,6	20	55,6	19	46,3	17	56,7	8	44,4
<i>Oscillatoriales</i>	15	39,5	13	36,1	21	51,2	11	36,7	9	50
<i>Nostocales</i>	3	7,9	3	8,3	1	2,4	2	6,7	1	5,6
Всего	38	100	36	100	41	100	30	100	18	100

Основу перифитонного сообщества цианобактерий литорали залива составляют представители пяти семейств *Pseudanabaenaceae* (17 видов, 25% от всех видов), *Phormidiaceae* (10 видов, 14,7% от всех видов), *Chroococcaceae* (8 видов, 11,8% от всех видов), *Synechococcaceae* (6 видов, 8,8% от всех видов) и *Xenococcaceae* (6 видов, 8,8% от всех видов), включающие 47 видов, что составляет 69,1 % от числа всех обнаруженных видов. Преобладание в перифитоне литорали залива цианобактерий указанных семейств представляется закономерным, так как многие виды, входящие в них, являются обычными компонентами микробных биопленок в полярных водоемах (Büdel et al., 2008; Cockell and Stokes, 2004; Nienow and Friedmann, 1993; Vincent, 2000a, b; Komarek, 1995, 2005; Ecology of cyanobacteria II, 2012).

На всех станциях наибольшая насыщенность видами была отмечена для семейства *Pseudanabaenaceae* (ст.1 – 28,9%, ст. 2 – 22,2%, ст. 2-А – 24,4%, ст. 3 – 23,3% и ст. 3-А – 27,8%) и среднее число видов в данном семействе составило 8 (табл. 16).

Таблица 16 – Соотношение по числу таксонов семейств цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

Семейство	Станция 1			Станция 2			Станция 2-А			Станция 3			Станция 3-А		
	Место сем-ва	Число видов	% от всех видов	Место сем-ва	Число видов	% от всех видов	Место сем-ва	Число видов	% от всех видов	Место сем-ва	Число видов	% от всех видов	Место сем-ва	Число видов	% от всех видов
<i>Synechococcaceae</i>	3-5	3	7,9	6-10	2	5,6	5-6	3	7,3	3-5	3	10,0	-	-	-
<i>Merismopediaceae</i>	3-5	3	7,9	3	4	11,1	3-4	5	12,2	3-5	3	10,0	5-9	1	5,6
<i>Microcystaceae</i>	3-5	3	7,9	6-10	2	5,6	8-11	1	2,4	2	4	13,3	-	-	-
<i>Chroococcaceae</i>	2	6	15,8	2	6	16,7	5-6	3	7,3	3-5	3	10,0	2-3	3	16,7
<i>Dermocarpellaceae</i>	11	1	2,6	6-10	2	5,6	7	2	4,9	10-11	1	3,3	5-9	1	5,6
<i>Xenococcaceae</i>	6-10	2	5,3	4-5	3	8,3	3-4	5	12,2	10-11	1	3,3	4	2	11,1
<i>Hyellaceae</i>	6-10	2	5,3	11-12	1	2,8	-	-	-	6-9	2	6,7	5-9	1	5,6
<i>Pseudanabaenaceae</i>	1	11	28,9	1	8	22,2	1	10	24,4	1	7	23,3	1	5	27,8
<i>Borziaceae</i>	6-10	2	5,3	6-10	2	5,6	8-11	1	2,4	6-9	2	6,7	-	-	-
<i>Phormidiaceae</i>	6-10	2	5,3	4-5	3	8,3	2	9	22,0	6-9	2	6,7	2-3	3	16,7
<i>Oscillatoriaceae</i>	-	-	-	-	-	-	8-11	1	2,4	-	-	-	5-9	1	5,6
<i>Nostocaceae</i>	11	1	2,6	11-12	1	2,8	-	-	-	-	-	-	5-9	1	5,6
<i>Rivulariaceae</i>	6-10	2	5,3	6-10	2	5,6	8-11	1	2,4	6-9	2	6,7	-	-	-

Вторые места семейств по числу видов на разных станциях распределились по-разному, а именно: семейства *Chroococcaceae* (ст. 1 – 15,8%, ст. 2 – 16,7%, ст. 3-А – 16,7%), *Phormidiaceae* (ст. 2-А – 22,0%, ст. 3-А – 16,7%) и *Microcystaceae* (ст. 3 – 13,3%). Значительную долю, равную от 64 до 89 % от всего числа семейств цианобактерий на станциях, составляют маловидовые семейства, что свидетельствует о неблагоприятности для цианобактерий местообитаний, находящихся в жестких климатических условиях Кольского Заполярья (Гецен, 1985).

Цианобактерии перифитона литорали Кольского залива принадлежат к 38 родам. Родовая насыщенность видами равняется – 1,79, что указывает на пополнение видового состава цианобактерий за счет иммиграции данных микроорганизмов с сопредельных пространств (Толмачев, 1974), и было ранее отмечено для сообщества цианобактерий побережья Восточного Мурмана (Белякова, 2005). Ведущими родами цианобактерий перифитона (табл. 17) являются *Phormidium*, *Leptolyngbya* и *Pseudanabaena*, включающие по 5 видов (22 % от всех видов). Следующими по значимости являются роды *Chroococcus* (4 вида), *Aphanocapsa*, *Calothrix* и *Leibleinia* (по 3 вида), но при этом они доминируют лишь на отдельных станциях. Указанные ведущие 7 родов цианобактерий составляют 41,2 % все-

го видового разнообразия. Известно, что все вышеперечисленные роды широко распространены на побережье полярных морей (Elster, 2002; Komarek, 2005; Comte, 2007; Белякова, 2005).

Первые места в родовых спектрах сообществ цианобактерий на станциях (табл. 17) принадлежат разным родам: на ст. 1 – *Pseudanabaena* (10,5%), на ст. 2 – *Chroococcus* (8,3%), на ст. 2-А – *Leptolyngbya* и *Phormidium* (по 9,8%), на ст. 3 – *Leibleinia* (10,0%) и на ст. 3-А – *Leptolyngbya* (4,9%).

Таблица 17 – Спектр ведущих по числу видов родов цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

Род	Станция 1			Станция 2			Станция 2-А			Станция 3			Станция 3-А		
	Место рода	Число видов	%	Место рода	Число видов	%	Место рода	Число видов	%	Место рода	Число видов	%	Место рода	Число видов	%
<i>Aphanocapsa</i>	14-18	1	2,6	2-11	2	5,6	3	3	7,3	6-14	1	3,3	-	-	-
<i>Aphanothece</i>	4-13	2	5,3	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	6-14	1	3,3	-	-	-
<i>Calothrix</i>	4-13	2	5,3	2-11	2	5,6	11-15	1	2,4	2-5	2	6,7	-	-	-
<i>Chroococcus</i>	2-3	3	7,9	1	3	8,3	11-15	1	2,4	2-5	2	6,7	2-10	1	5,6
<i>Heteroleibleinia</i>	4-13	2	5,3	2-11	2	5,6	11-15	1	2,4	6-14	1	3,3	2-10	1	5,6
<i>Leibleinia</i>	2-3	3	7,9	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	1	3	10,0	2-10	1	5,6
<i>Leptolyngbya</i>	4-13	2	5,3	2-11	2	5,6	1-2	4	9,8	6-14	1	3,3	1	2	4,9
<i>Microcystis</i>	4-13	2	5,3	12-14	1	2,8	11-15	1	2,4	2-5	2	6,7	-	-	-
<i>Phormidium</i>	-	-	-	12-14	1	2,8	1-2	4	9,8	6-14	1	3,3	2-10	1	5,6
<i>Pseudanabaena</i>	1	4	10,5	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	6-14	1	3,3	2-10	1	5,6
<i>Pseudocapsa</i>	14-18	1	2,6	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	-	-	-	2-10	1	5,6
<i>Pseudophormidium</i>	14-18	1	2,6	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	6-14	1	3,3	2-10	1	5,6
<i>Spirulina</i>	-	-	-	-	-	-	11-15	1	2,4	6-14	1	3,3	-	-	-
<i>Synechococcus</i>	14-18	1	2,6	-	-	-	-	-	-	6-14	1	3,3	-	-	-
<i>Synechocystis</i>	4-13	2	5,3	2-11	2	5,6	4-10	2	4,9	2-5	2	6,7	2-10	1	5,6
<i>Xenotholos</i>	14-18	1	2,6	12-14	1	2,8	4-10	2	4,9	-	-	-	2-10	1	5,6
Всего родов	30			25			25			24			17		

Семейственный и родовой спектры указывают на разнообразие сообщества цианобактерий литорали Кольского залива. Такое разнообразие сообществ цианобактерий обусловлено наличием и морских, и пресноводных компонентов, миграционных процессов и адаптаций видов к обитанию в высокоширотных водоемах, как ранее было показано и для сообществ побережья Восточного Мурмана Баренцева моря (Белякова, 2005).

Как следует из анализа полученных данных, виды цианобактерий с высокой встречаемостью в пробах сходны на всех станциях (табл. 18).

Таблица 18 – Доминирующие виды цианобактерий в перифитоне литорали Кольского залива.

Вид	Встречаемость P, %					
	На всех станциях	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 2-А	Ст. 3	Ст. 3-А
<i>Leibleinia nordgaardii</i> (Wille) Anagnostidis et Komárek	57,4	77,8	44,8	29,4	50	64,7
<i>L. epiphytica</i> (Hieronymus) Compère	31,8	57,8	24,1	23,5	27,8	-
<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i> (Thuret) Geitler ex Komárek	18,9	-	27,6	-	22,2	41,2
<i>Calothrix scopulorum</i> C. Agardh ex Bornet & Flahault	16,9	46,7	-	-	-	-
<i>Pseudophormidium battersii</i> (Gomont) Anagnostidis	14,2	-	-	23,5	-	35,3
<i>Leptolyngbya fragilis</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek	13,5	-	-	41,2	-	29,4

Приведенные в таблице 18 шесть доминирующих видов цианобактерий предпочитают обитать на каменистых субстратах и являются типичными представителями микроводорослей супралиторальной, литоральной и сублиторальной зон множества морских экосистем (Komárek, 1998, 2005; Голлербах, 1953), а также входят в список цианобактерий обрастания для побережья юго-восточной части Баренцева моря (Белякова, 2005). Остальные виды цианобактерий, определенные в ходе данного исследования, во всех пробах характеризуются меньшей встречаемостью ($P < 10\%$).

При анализе видовой структуры цианобактерий перифитона по станциям отмечена аналогичная картина, что и для всего залива в целом (табл. 19).

Таблица 19 – Спектр ведущих видов цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

Таксон	Встречаемость видов P, % на станциях				
	1	2	2-А	3	3-А
<i>Leibleinia nordgaardii</i>	77,8	44,8	29,4	50	64,7
<i>Leibleinia epiphytica</i>	57,8	24,1	23,5	27,8	-
<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i>	-	27,6	-	22,2	41,2
<i>Calothrix scopulorum</i>	46,7	-	-	-	-
<i>Pseudophormidium battersii</i>	-	-	23,5	-	35,3
<i>Leptolyngbya fragilis</i>	-	-	41,2	-	29,4
<i>Xenotholos starmachii</i>	-	-	-	-	35,3
<i>Chroococcus microscopicus</i>	-	31	-	-	-
<i>Leptolyngbya minuta</i>	-	-	23,5	-	-
<i>Phormidium ambiguum</i>	-	-	23,5	-	-
<i>Phormidium laetevirens</i>	-	-	-	-	23,5
<i>Aphanocapsa litoralis</i>	22,2	-	-	-	-
<i>Nostoc minutissimum</i>	22,2	-	-	-	-

Помимо вышеуказанных ведущих видов, выявленные специфичные для станций представители цианобактерий также являлись обрастателями и эпифитами с высокой встречаемостью в пробах с соответствующих станций.

3.8.2 Анализ сходства и разнообразия видовой структуры сообществ цианобактерий перифитона литорали Кольского залива

Оценка сходства сообществ цианобактерий по станциям проведена по индексу Жаккара (K_i) (табл. 20). Все значения индексов сходства были меньше 50, и это указывает на отсутствие сходства между сообществами цианобактерий станций. Это также может говорить о различающихся гидролого-гидрохимических условиях среды обитания на станциях (рельеф дна и берега, сочетание биотических и абиотических факторов).

Таблица 20 – Сходство сообществ цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

K_i	Станция 1	Станция 2	Станция 2-А	Станция 3-А	Станция 3
Станция 1	100	-	-	-	-
Станция 2	35	100	-	-	-
Станция 2-А	28	31	100	-	-
Станция 3-А	18	20	20	100	-
Станция 3	35	30	20	19	100

Наибольшее сходство сообществ обнаружено для станций 1 и 2, 1 и 3, 2 и 3, которые расположены на западном берегу залива по градиенту течения поверхностных вод с юга на север. Сходство сообществ цианобактерий литорали станций 2 и 2-А, возможно, связано с их близким расположением на противоположных берегах залива на расстоянии всего около 1 км друг от друга. Коэффициент флористического сходства между видовым составом сообществ цианобактерий литорали Кольского залива, определенным в данной работе, и видовым составом цианобактерий юго-восточного побережья Баренцева моря, определенным ранее (Белякова, 2005) равен 20. Это, вероятно, указывает на разнообразие условий местообитаний цианобактерий, а именно: разница гидролого-гидрохимических параметров районов отбора проб – Кольского залива и Баренцева моря, а также го-

ризонтов литорали с которых совершался отбор проб – в нашей работе пробы обрастания отбирались со всех горизонтов литорали, в то время как в предыдущих исследованиях (Белякова, 2005) отбор проб производился только с верхней литорали и супралиторали.

Распределение видов цианобактерий по горизонтам литорали Кольского залива носило равномерный характер. Количество видов на горизонтах станций варьировало незначительно, за исключением супралиторали (табл. 21).

Таблица 21 – Количество видов цианобактерий перифитона, выявленные на горизонтах литорали станций Кольского залива.

Горизонт	Станция 1	Станция 2	Станция 2-А	Станция 3	Станция 3-А	Всего
Супралитораль	12	10	16	10	6	19
Верхняя литораль	32	30	24	20	9	38
Средняя литораль	30	31	36	23	15	51
Нижняя литораль	33	31	30	27	16	48

Значения индекса сходства сообществ цианобактерий на горизонтах литорали станций представлены в табл. 22.

Таблица 22 – Значения индекса сходства сообществ цианобактерий перифитона на горизонтах литорали Кольского залива по станциям.

Горизонты литорали	Станции				
	1	2	2-А	3	3-А
Супралитораль – верхний	20	20	23	20	20
Супралитораль – средний	26	24	27	24	24
Супралитораль – нижний	24	24	28	27	24
Верхний – средний	42	41	37	33	40
Верхний – нижний	42	46	35	36	43
Средний – нижний	43	42	39	42	42

Наиболее низкие значения индекса сходства Жаккара (от 20 до 28) отмечены между сообществами цианобактерий на супралиторали и других горизонтах литорали на всех станциях (табл. 22), и это, по-видимому, указывает на значительное отличие условий обитания цианобактерий в зоне заплеска от таковых на затапливаемой литорали. Значения индекса сходства между верхним, средним и нижним горизонтами литорали на всех станциях колебались в диапазоне от 33 до 46, что указывает на сходство комплекса факторов, действующих на биоценоз в приливно-отливной зоне.

Видовое богатство цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям оценивали с помощью индексов Симпсона, полидоминантности и Шеннона-Уивера значения которых представлены в таблице 23.

Таблица 23 – Значения индексов Симпсона, полидоминантности и Шеннона-Уивера.

Станции отбора проб	Индекс Симпсона, D_s	Индекс полидоминантности, S_λ	Индекс Шеннона-Уивера, H'
Все станции	0,048	20,83	4,36
Станция 1	0,076	13,16	3,01
Станция 2	0,055	18,18	3,21
Станция 2-А	0,036	27,78	3,47
Станция 3	0,071	14,08	3,01
Станция 3-А	0,085	11,76	2,62

Индекс полидоминантности Симпсона показал изменчивость видовой структуры сообществ цианобактерий перифитона от олигодоминантного сообщества на станции 3-А до полидоминантного на станции 2-А (рис. 22).

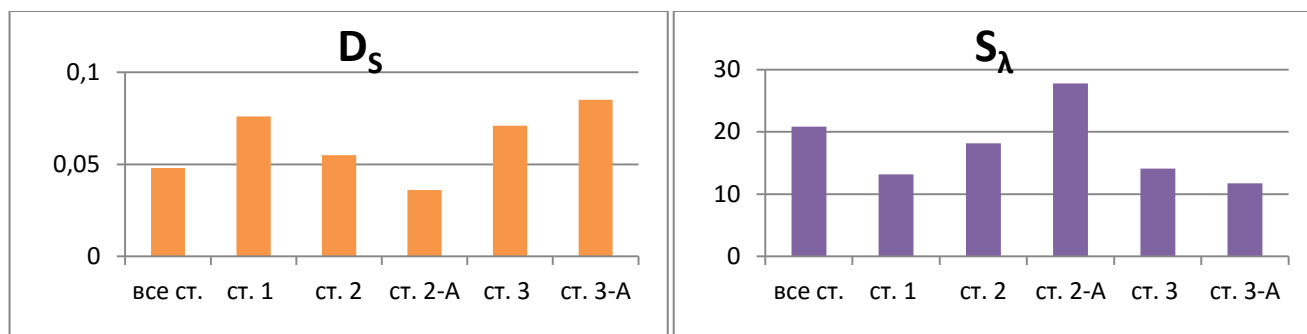


Рисунок 22 – Графическое изображение индекса Симпсона и полидоминантности для сообществ цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.

Полученный результат противоречит общеизвестному факту, что полидоминантные сообщества организмов характерны только для чистой и благополучной среды обитания (География и мониторинг биоразнообразия, 2002; Садчиков, 2003). Возможно, формирование полидоминантного сообщества цианобактерий в на самой загрязненной станции Кольского залива – станции 2-А, связано с особенностями метаболизма этих фототрофных микроорганизмов. Так, цианобактерии способны в неблагоприятных условиях (например, при отсутствии света или биогенных элементов в окружающей среде) переходить с фотосинтеза на миксотрофный или гетеротрофный типы питания (Ecology of cyanobacteria II, 2012), а

также фиксировать атмосферный азот (Pinckney, 1995; Практическая гидробиология, 2006; Пиневиц, 2006, 2008), что, по-видимому, может способствовать их выживанию при высоком уровне антропогенной нагрузки.

К такому же выводу приводят и полученные высокие значения индекса Шеннона-Уивера (табл. 22). Значения этого индекса H' варьировали незначительно, за исключением станции 3-А, на которой индекс был наименьшим (рис. 23).

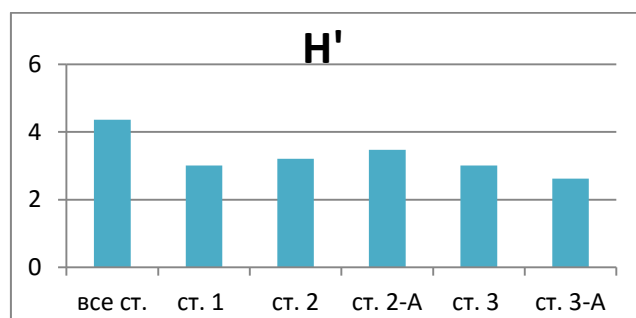


Рисунок 23 – Графическое изображение индекса Шеннона-Уивера для сообществ цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.

Полученные значения индекса Шеннона-Уивера для цианобактерий перифитона станций Кольского залива оказались сравнительно высокими, что указывает на стабильность экосистемы и благоприятные условия для развития бактериальных сообществ, не смотря на сильную антропогенную нагрузку на залив. Можно отметить, что при исследованиях структуры бактериопланктона литорального мелководья Кольского залива (Богданова, 2003) наиболее высокий индекс Шеннона сообществ гетеротрофных бактерий был определен для наиболее загрязненных районов залива. Выявленное наименьшее разнообразие на станции 3-А скорее всего обусловлено недостаточной изученностью данного района, находящегося на территории ЗАТО Североморск.

Как известно, литораль – это высокопродуктивная зона с пространственной неоднородностью абиотической среды, то есть с постоянно сменяющимися друг друга периодами затопления и высушивания, замораживания и оттаивания, колебаний температуры и солености воды из-за приливно-отливных и других течений. Можно предположить, что высокое разнообразие цианобактерий перифитона литорали Кольского залива во многом определено этими экологическими особенностями.

3.8.3 Эколого-ценотический анализ видового состава цианобактерий перифитона литорали Кольского залива Баренцева моря

Эколого-ценотический анализ видового состава цианобактерий перифитона всех станций литорали Кольского залива представлен на рисунках 24 – 27.

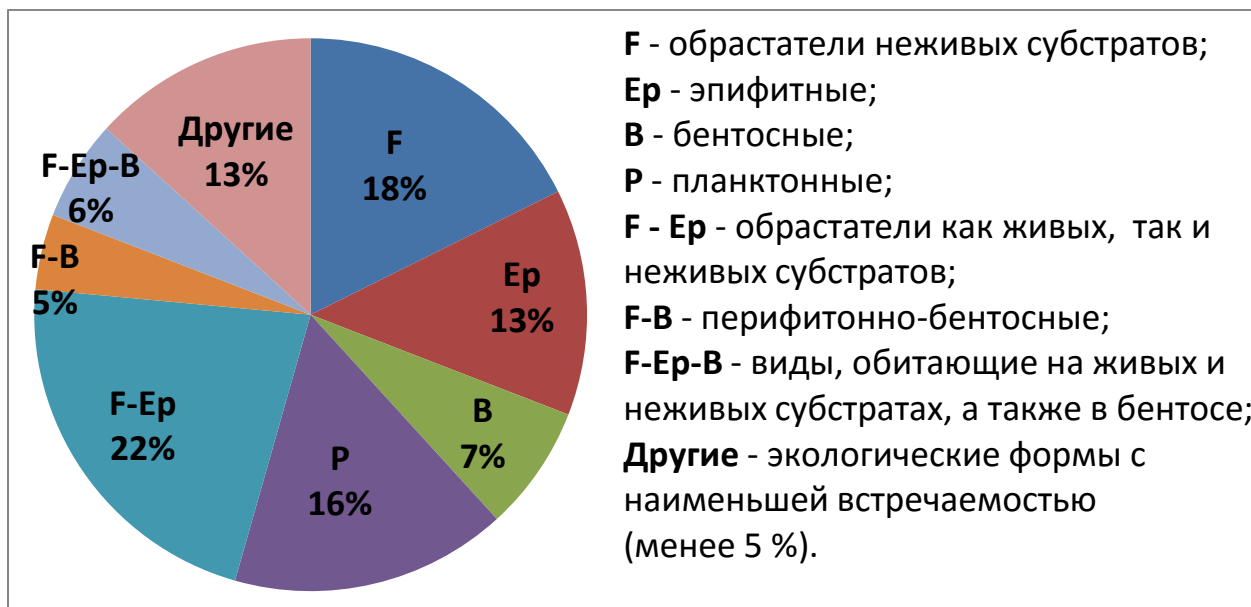


Рисунок 24 – Экологические группировки цианобактерий перифитона литорали Кольского залива.

Наибольшее количество видов цианобактерий представлено обрастателями неживых субстратов и эпифитами (всего 36 видов), их суммарная доля составляет 53 % от всех видов. Цианобактерии, вследствие своей теплолюбивой природы (Белякова, 2005), предпочитают обитать на поверхности прогреваемых субстратов: камней, валунов, скал. Большая доля эпифитных форм цианобактерий связана с высоким уровнем развития макрофитов на литорали Кольского залива (Кузнецов, 2003). Значительный вклад планктонных форм (11 видов) в структуру сообщества, по-видимому, обусловлен привнесением их с приливно-отливными течениями и стоками рек Туломы и Колы, которые также сильно влияют на все фитопланктонное сообщество залива (Олейник, 2011). Типично бентосные и перифитонно-бентосные цианобактерии представлены 8 видами (12%), остальные 9 видов (13 %) представлены другими смешанными формами. Такое разнообразие экологических группировок выделенных цианобактерий говорит о наличии на ли-

торали благоприятных для них микроместообитаний и пополнении их сообществ за счет миграционных процессов.

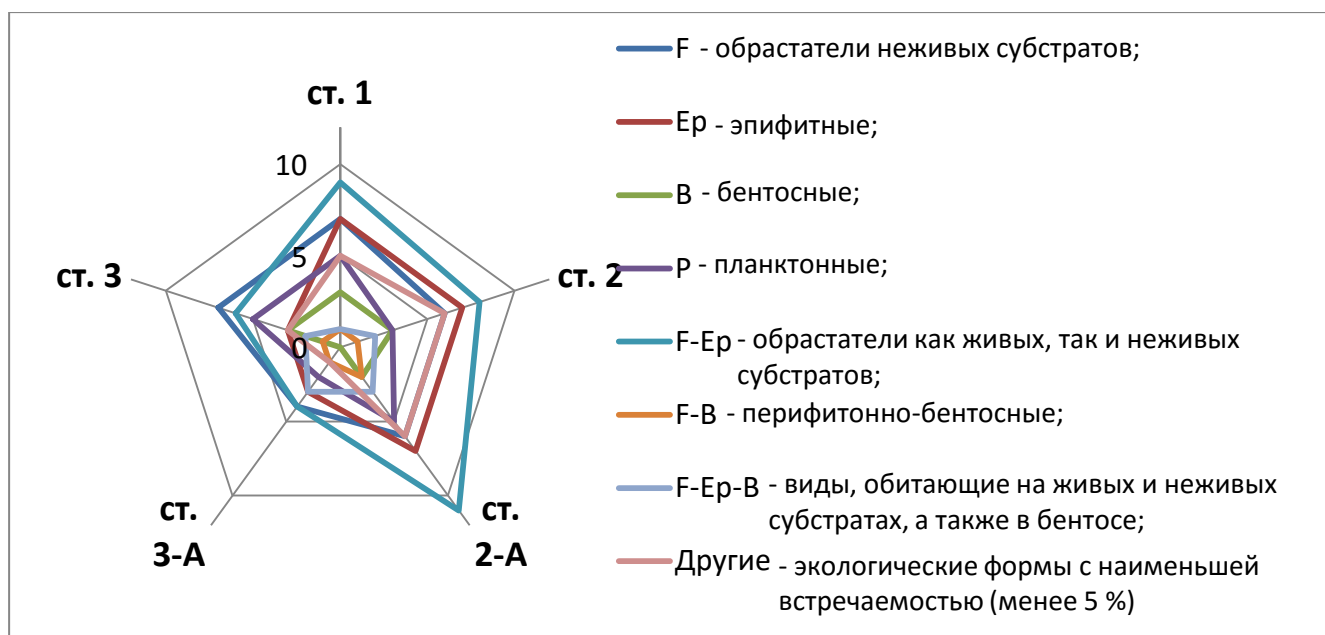


Рисунок 25 – Экологические группировки цианобактерий перифитона литорали Кольского залива по станциям.

Распределение экологических форм цианобактерий на станциях (рис. 25) показало доминирование F-Ер и Ер видов на станциях 1, 2 и 2-А, F и F-Ер форм – на станции 3-А и F форм – на станции 3. Преобладание данных экологических форм цианобактерий на станциях связано с количеством доступных для заселения субстратов на литорали, а именно: на станциях в южном колене залива (ст. 1, 2, 2-А) берег илисто-песчаный и каменистый, а в районах станций среднего колена (ст. 3, 3-А) берег каменисто-валунный и скалистый. Третьи по значимости формы цианобактерий – планктонные, были приурочены к станциям 1 и 3, на которые сильное влияние оказывают впадающие в эти акватории реки (рр. Кола и Тулома на станции 1, р. Белокаменка на станции 3).

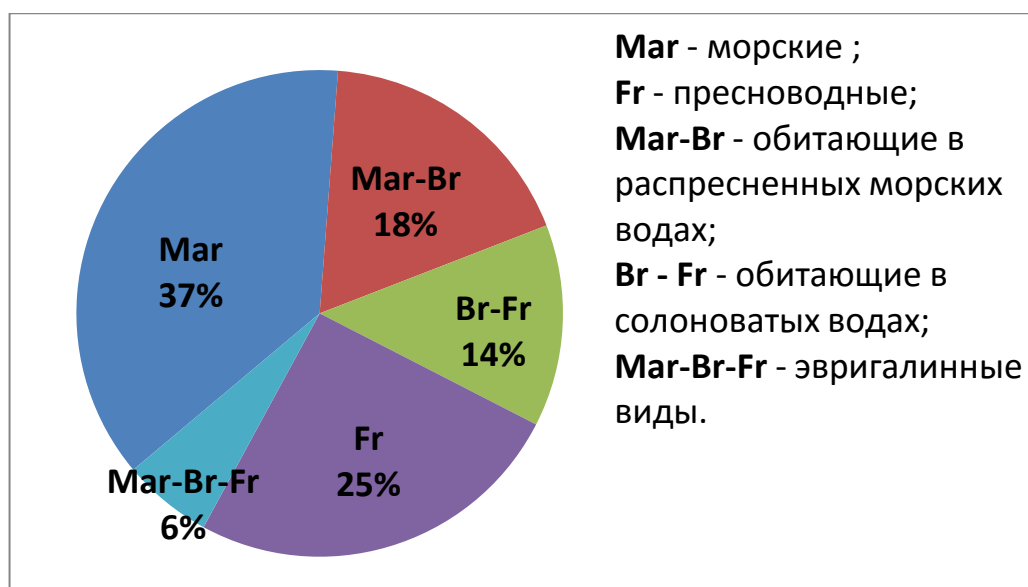


Рисунок 26 – Соотношение видов цианобактерий перифитона Кольского залива, способных обитать в воде с разной минерализацией.

Анализ соотношения видов цианобактерий, способных выживать в воде с разной соленостью, представлен на рисунке 26. Среди выявленных цианобактерий доминирующее положение занимали морские виды (25 видов, 37%). Субдоминантное положение занимали пресноводные формы (17 видов, 25%), а также виды, способные обитать в распресненных морских (12 видов, 18 %) и солоноватых водах (9 видов, 14 %). И лишь 5 (6 %) отнесены к эвригалинным видам.

Доминирующими видами цианобактерий на всех станциях (рис. 27) были морские, на их долю приходилось от 27 % видового состава на станции 2-А до 12 % на станции 3-А.

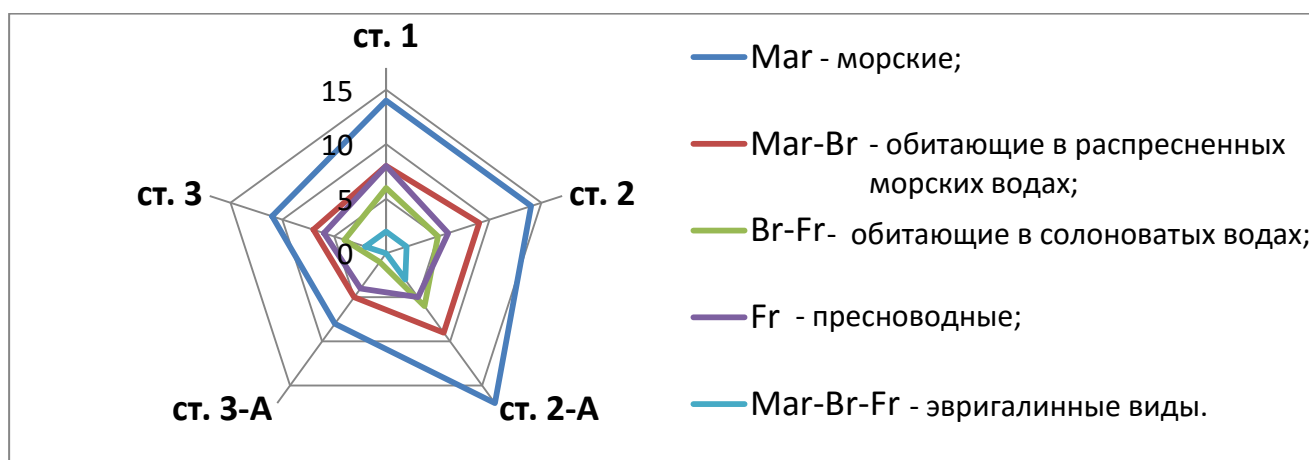


Рисунок 27 – Соотношение видов цианобактерий перифитона Кольского залива, способных обитать в воде с разной минерализацией, по станциям.

Субдоминантное положение имели виды, способные обитать в распресненных морских водах (от 24 % на станциях 2 и 2-А до 13 % на станции 3-А), а также пресноводные формы (от 27 % на станции 1 до 14 % на станции 3-А).

Такое распределение форм цианобактерий типично для высокоширотных сообществ (Белякова, 2005), и, вероятно, вызвано миграциями биотических компонентов с водными массами Баренцева моря и пресными водами впадающих в залив рек. Ранее также был отмечен морской характер фитопланктона и фитобентоса Кольского залива, а также был отмечен стабильный вклад пресноводного компонента в структуру сообществ в течение года (Витченко, 2005; Олейник, 2011).

Определение сапробности прибрежных вод южного и среднего колен Кольского залива проводили по индексу Пантле и Букка в модификации Сладечека. Было обнаружено 25 видов цианобактерий – индикаторов сапробности (табл. 24). Таблица 24 – Список видов цианобактерий – индикаторов сапробности, обнаруженных в перифитоне станций литорали Кольского залива.

Таксон	Станция	Степень сапробности	Индикаторная значимость, S_i
1	2	3	4
<i>Aphanothece smithii</i>	1, 2, 2-А, 3	о-β	1,1
<i>Cyanothece aeruginosa</i>	2-А	β-о	2,5
<i>Synechococcus nidulans</i>	1	о-β	2,5
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	2-А	о	1,3
<i>Microcystis firma</i>	1, 2, 2-А, 3	о	1,2
<i>Microcystis natans</i>	1, 3	о	1,3
<i>Eucapsis minor</i>	3	х	0,3
<i>Chroococcus minutus</i>	1, 2, 2-А	о	1,8
<i>Chroococcus turgidus</i>	2, 3-А	о	1,3
<i>Chroococcopsis fluviatilis</i>	2, 3, 3-А	о-х	0,7
<i>Pseudanabaena catenata</i>	1, 2, 2-А	β-р	2,8
<i>Pseudanabaena mucicola</i>	1	о-β	1,5
<i>Spirulina subsalsa</i>	3	о-β	1,4
<i>Leibleinia epiphytica</i>	1, 2, 2-А, 3	о	1,2
<i>Leptolyngbya fragilis</i>	1, 2, 2-А, 3, 3-А	β-о	1,7
<i>Heteroleibleinia distincta</i>	1, 2	о-β	1,5
<i>Heteroleibleinia epiphytica</i>	1, 2, 2-А, 3, 3-А	о	1,2

1	2	3	4
<i>Planktothrix agardhii</i>	2-A	β -o	1,6
<i>Phormidium ambiquum</i>	2-A	β	2
<i>Phormidium papyraceum</i>	2-A	o- β	1,5
<i>Phormidium subuliforme</i>	3	β - α	2,8
<i>Calothrix fusca f. parva</i>	2	o	1,2

Индекс сапробности вод, рассчитанный для всех станций, составил $S_{\text{общее}} = 1,60$, что характеризует воды залива как β -мезосапробные, умеренно загрязненные (III класс). Среди цианобактерий по станциям выявлены индикаторные виды для каждой из них – по 11 видов на станциях 1 и 2; 12 видов на станции 2-A; 10 видов на станции 3; 4 вида на станции 3-A. Сравнение значений индекса Пантле и Букка для каждой станции (рис. 28) показало, что качество их вод находится практически на одном уровне – на переходной ступени между олиго- и β -мезосапробностью (Ст. 1 – 1,58; Ст. 2 – 1,45; Ст. 2-A – 1,44; Ст. 3 – 1,41) – воды чистые – умеренно загрязненные (II – III класс).

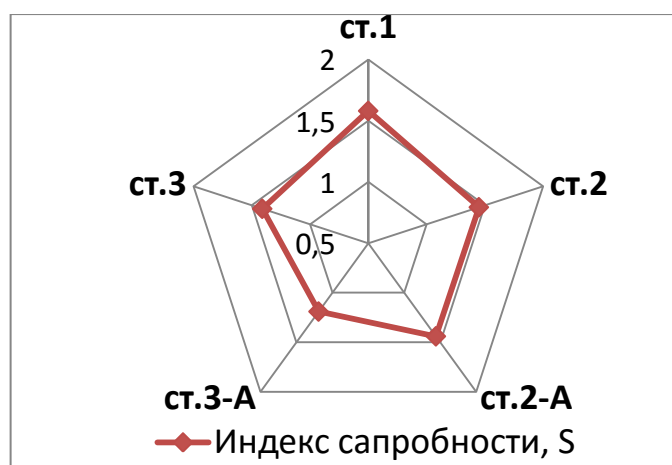


Рисунок 28 – Графическое изображение индекса сапробности Пантле и Бука в модификации Сладечека для всех станций.

По нашему мнению, оценка уровня загрязнения станции 3-A невозможна, так как количества выявленных индикаторных видов недостаточно для проведения анализа. Учитывая, что по данной нами выше гидрохимической и микробиологической оценке воды станций являются умеренно загрязненными, то определенный по индикаторным видам морских цианобактерий уровень сапробности вод является более низким. Возможно, это связано с малой изученностью выжи-

ваемости морских цианобактерий в водах с разной степенью загрязненности и неизвестными сапробными валентностями их представителей. Также, используемый в мониторинге список сапробных организмов был составлен в результате исследований пресных водоемов и содержит небольшое количество морских видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кольский залив Баренцева моря – это крупная эстуарная экосистема, функционирующая в условиях полярного климата и испытывающая большую антропогенную нагрузку. Литораль Кольского залива является высокопродуктивной зоной, где активно протекают процессы превращения веществ, в которых непосредственное участие принимают автотрофные и гетеротрофные бактериальные сообщества, в том числе обитающие в эпилите. Круглогодичные исследования, проведенные на литорали залива, позволили определить не только численность автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов прибрежных бактериоценозов, но также выявить ряд закономерностей в их сезонной динамике и пространственном распределении, а также в видовом разнообразии цианобактерий перифитона.

По гидролого-гидрохимическим параметрам станций залива, которые в разной степени подвержены антропогенному влиянию, выявлено, что условия среды обитания прибрежных бактериоценозов на станциях различаются. Степень опреснения баренцевоморских водных масс, а также концентрации биогенных элементов и органических веществ в водах станций увеличивались от мористых участков к куту залива, обуславливая пространственную изменчивость бактериальных сообществ.

Разработанная оригинальная методика отбора проб эпилитона позволила наиболее точно учитывать количества гетеротрофных бактерий и цианобактерий в биопленках. В результате проведенных микробиологических исследований с использованием данной методики впервые получены количественные показатели бактериоценозов эпилитона литорали Кольского залива. Установлена высокая численность гетеротрофных бактерий планктона и эпилитона, а также цианобактерий эпилитона в загрязненных и мелководных участках залива с мелкодисперсными грунтами на литорали. Низкие значения численности бактерий, обнаруженные в планктоне кута, могли быть результатом разбавления вод залива чистыми реками в районах их впадения, а в эпилите мористой части залива – воздействием метаболитов прибрежного фитоценоза.

Сравнительный анализ прибрежных сообществ бактерий и цианобактерий по станциям показал существенное отличие бактериоценозов станции в среднем колене от станций в загрязненном южном колене залива. На мористой станции уровень содержания биогенных элементов и их сезонный ход соответствуют таковым для Баренцева моря, а величины микробиологических показателей оказались наиболее низкими, и в их сезонной динамике отмечено по одному пику численности в планктоне и эпилимнине.

В прибрежных водах Кольского залива впервые обнаружено постоянное присутствие планктонных пикоцианобактерий, численность и биомасса которых превышает, в среднем в десятки-сотни раз, таковые в открытых водах полярных морей, в том числе в Баренцевом море. Кроме того, впервые в морской эстуарии в водах с разной степенью солености исследована сезонная динамика пикоцианопланктона.

Влиянием баренцевоморских водных масс на бактериоценозы побережья Кольского залива можно объяснить увеличение численности пикоцианопланктона по направлению к выходу в открытое море, преобладание в эпилимнине мористой станции представителей цианобактерий с крупными клетками, а также доминирование морских видов в таксономическом спектре цианобактерий перифитона литорали залива.

Изучение корреляционных связей между микробиологическими и гидролого-гидрохимическими параметрами показало, что наиболее значимыми абиотическими факторами являются температура воды, концентрации азот- и фосфорсодержащих элементов, а также легкодоступное аллохтонное или автохтонное ОВ. Для биотических факторов необходимо отметить значимое взаимное влияние численности бактерий и цианобактерий в фотогетеротрофных биопленках. Таким образом, литоральные микробиоценозы находятся в тесной связи с факторами окружающей среды и подвержены сезонной изменчивости сходного типа.

Наименьшие значения количественных параметров как планктонных, так и эпилимниальных бактерий и цианобактерий, были зарегистрированы в наиболее холодные зимние месяцы, а для осени было характерно снижение численности кле-

ток, по-видимому, вследствие выедания бактерий простейшими. Также отмечено, что увеличение численности как планктонных, так и эпилинтонных бактерий и цианобактерий, происходило в наиболее благоприятный для их развития весенне-летний период, когда повышается температура воды и увеличивается поступление ОВ от первичных продуцентов. Впервые для эпилинтонных бактериоценозов Кольского залива выявлено, что в летний период происходит перестройка размерной структуры цианобактерий эпилинтонна, а также уменьшение численности бактерий эпилинтонна с последующим увеличением численности бактериопланктона, что может свидетельствовать о миграции бактерий.

Почти половина (33 вида) из числа всех выявленных видов (всего 68) цианобактерий перифитона Кольского залива впервые отмечены для Баренцева моря. Оказалось, что доминирующие виды цианобактерий перифитона залива являются типичными представителями фитоценозов морской литорали и широко распространены на побережье полярных морей. Большинство видов цианобактерий перифитона литорали Кольского залива принадлежит обрастателям неживых субстратов и эпифитам, но при этом достаточно высок вклад планктонных форм, приносимых впадающими в залив реками и приливно-отливными течениями. Сообщество перифитонных цианобактерий можно охарактеризовать как морское с достаточно высоким вкладом пресноводного компонента, обусловленное смешением баренцевоморских водных масс и пресного стока рек. Можно предположить, что биологическое разнообразие цианобактерий залива формируется за счет миграционных процессов, а также благодаря особенностям метаболизма и высокой адаптационной способности этих фототрофов к изменчивым условиям обитания на станциях (смешение морских и пресных водных масс, приливно-отливные течения, разнообразие доступных для колонизации субстратов, высокий уровень антропогенной нагрузки, обледение в зимний период).

Гидрохимическая, микробиологическая и сапробиологическая оценки степени загрязненности вод станций южного колена совпали и показали, что их воды являются β -мезосапробными (воды умеренно загрязненные, III класс качества). Качество вод станции среднего колена по гидрохимическим показателям оценено как олигосапробное (воды чистые, II класс качества), в то время как микробиоло-

гические показатели и уровень сапробности, указали на большую трофность вод станции 3 – воды β -мезосапробные (умеренно загрязненные, III класс качества).

Таким образом, проведенные исследования позволили не только проследить пространственно-временную динамику, сезонные изменения структуры и взаимосвязь между планктонными и эпилитонными сообществами бактерий и цианобактерий литоральной зоны Кольского залива Баренцева моря, но и существенно дополнить имеющиеся сведения о прибрежных бактериоценозах полярных морей.

Полученные научные результаты могут быть использованы при проведении экологических мониторинга и контроля, инженерно-экологических изысканий, а также в дальнейших научных исследованиях бактериоперифитона и в образовательных целях.

ВЫВОДЫ

1. Впервые для эпилимнотона литорали южного и среднего колен Кольского залива Баренцева моря с помощью оригинальной методики определены общая численность бактериоэпилимнотона (ОЧБ) – $5,2 \div 157,9$ млн. кл/см² и их культивируемых форм (ОЧКБ) – $6,8 \div 32,6$ тыс. КОЕ/см², общая численность и биомасса эпилимнотонных цианобактерий – $0,13 \div 8,11$ млн. кл/см² и $0,14 \div 252,18$ мг/м², соответственно;

2. Для прибрежных вод Кольского залива впервые выявлено постоянное присутствие пикопланктонных цианобактерий, численность и биомасса которых варьировали от 0,11 до 24,25 тыс. кл/мл и от 0,02 до 10,43 мг/м³, соответственно. Численность общего и культивируемого гетеротрофного бактериопланктона составила, соответственно, $0,3 \div 7,0$ млн. кл/мл и $5,0 \div 45,0$ тыс. КОЕ/мл;

3. Установлены различия пространственного распределения бактерий эпилимнотона и планктона в южном и среднем коленах Кольского залива:

- самые высокие среднегодовые значения общей численности бактерий, их культивируемых форм и цианобактерий эпилимнотона в опресненной мелководной кутовой части залива, а наиболее низкая численность этих параметров – на мори-стой станции среднего колена;
- наименьшие среднегодовые величины общей численности планктонных бактерий и их культивируемых форм, а также планктонных пикоцианобактерий на станции в кутовой части залива,
- наибольшие среднегодовые значения общей численности планктонных бактерий и их культивируемых форм в водах наиболее загрязненной станции южного колена залива, а пикоцианобактерий – в водах наиболее чистой станции среднего колена;

4. Выявлены особенности сезонной динамики численности планктонных и эпилимнотонных гетеротрофных бактерий в прибрежной зоне южного и среднего колен Кольского залива:

- минимальные значения общей численности планктонных бактерий и их культивируемых форм в кутовой части залива в осенний, а в остальных исследованных районах – в зимний период;
- минимальные величины общей численности эпилитонных бактерий на всех станциях и культивируемых бактерий станций южного колена – осенью, тогда как культивируемых форм в мористой части залива – в зимний период;
- резкое снижение численности эпилитонных бактерий и их культивируемых форм на всех станциях при одновременном увеличении до максимума общего количества планктонных бактерий – в июне, а максимум численности культивируемых форм бактериопланктона в южном колене – в начале зимы и в мористой части залива – в конце лета;
- максимальные значения общей численности эпилитонных бактерий на мористой станции – в конце зимы и на станциях южного колена залива – весной, а культивируемых эпилитонных бактерий в южном колене – зимой и в мористой части – весной;

5. Выявлены особенности сезонной динамики количественных параметров (численности, биомассы и объемов клеток) цианобактерий пикопланктона и эпилитона прибрежной зоны южного и среднего колен Кольского залива:

- минимальные значения исследованных параметров цианобактерий планктона и эпилитона на всех станциях в зимний период;
- максимального развития сообщество пикопланктонных цианобактерий достигает на всей обследованной акватории в августе, а эпилитонных цианобактерий – в мористой части осенью и на всей акватории в весенне-летний сезон;
- колебания величин биомассы у эпилитонных цианобактерий были связаны в большей степени с изменениями объемов их клеток, тогда как у планктонных пикцианобактерий – с изменениями их численности;

6. В перифитоне Кольского залива обнаружено 68 видов цианобактерий, из которых 33 вида ранее не упоминались для Баренцева моря. Установлено, что доминирующими видами в перифитоне Кольского залива являются *Leibleinia*

nordgaardii, *L. epiphytica*, *Gloeocapsopsis crepidinum*, *Calothrix scopulorum*, *Pseudophormidium battersii*, *Leptolyngbya fragilis*.

7. Проведенный анализ индексов сходства и разнообразия показал наличие на литорали южного и среднего колен Кольского залива благоприятных, но различающихся между собой местообитаний для цианобактерий. Их сообщество было представлено, в основном, обрастателями неживых субстратов и эпифитами, при этом значителен вклад планктонных форм, меньшая встречаемость была отмечена у бентосных, перифитонно-бентосных, тихопланктонных и эврибионтных видов. По отношению к солености сообщество цианобактерий является преимущественно морским с большим вкладом пресноводного компонента, реже встречаются солоноватоводные и эвригалинные виды.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю, ведущему научному сотруднику Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, кандидату биологических наук Москвиной Марии Игоревне за квалифицированные консультации и всестороннюю поддержку. Автор глубоко признателен доктору биологических наук, профессору Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Ильинскому Владимиру Викторовичу за оказанную помощь и данные советы по работе, доктору биологических наук, профессору Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Садчикову Анатолию Павловичу за оценку рукописей и ценные указания, а также кандидату биологических наук, ведущему научному сотруднику Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Дмитриевой Аиде Георгиевне и кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова Мошаровой Ирине Викторовне за критику и ценные указания. Особую благодарность автор выражает сотрудникам ПАБСИ им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН кандидату биологических наук Давыдову Денису Александровичу и кандидату биологических наук Шалыгину Сергею Сергеевичу, а также сотрудникам кафедры ботаники Киевского Национального Университета им. Т. Шевченко за неоценимую помощь в начале научного пути. Отдельную благодарность хотелось бы выразить заведующей кафедрой «Микробиология и биохимия» МГТУ, кандидату биологических наук Макаревич Елене Викторовне, доктору биологических наук, профессору и наставнику Перетрухиной Алефтине Трофимовне, кандидату биологических наук, доценту Усковой Инге Владимировне, инженеру Гладченко Алене Вадимовне и другим сотрудникам кафедры за содержательные обсуждения работы, грамотные замечания и поддержку.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

АН СССР – Академия наук Союза Советских Социалистических Республик;

АФЦ – аллофикоцианин;

БПК – биохимическое потребление кислорода;

БЦБ – биомасса цианобактерий;

ВНТИЦ – Всероссийский научно-технический информационный центр;

ГОСТ – Государственный стандарт;

ЗАТО – Закрытое административно-территориальное образование;

ИнБЮМ – Институт биологии южных морей;

$K_{\text{И}}$ – коэффициент Ильинского;

КНЦ РАН – Кольский научный центр Российской академии наук;

КОЕ – колониеобразующая единица;

$K_{\text{Р}}$ – коэффициент Разумова;

МГГУ – Мурманский государственный гуманитарный университет;

МГТУ – Мурманской государственный технический университет;

МГУ – Московский государственный университет;

МКНБ – Международный кодекс номенклатуры бактерий;

ММБИ – Мурманский морской биологический институт;

НИОКР – научно-исследовательская и опытно-конструкторская работа;

НИР – научно-исследовательская работа;

ОИЯИ – Объединенный институт ядерных исследований;

ОМЧ – общее микробное число;

ОЧБ – общая численность бактерий;

ОЧКБ – общая численность культивируемых бактерий;

ОЧЦБ – общая численность цианобактерий;

Пл – планктон;

ППК – пресноводно-перифитонный комплекс;

РД – руководящий документ;

Ст. – станция;

УГМС – управление гидрометеорологической службы;

УФ – ультрафиолет;

ФАР – Федеральное агентство по рыболовству;

ФЦ – фикоцианин;

ФЭ – фикоэритрин;

ФЭЦ – фикоэритроцианин;

э/л – эпилитон;

ЭПС – экзополисахарид;

В – биомасса;

N – численность;

V – объем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Абакумов, В.А.** Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / В.А. Абакумов. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 239 с.
2. **Алекин, О.А.** Химия океана / О.А. Алекин, Ю.И. Ляхин – Л.: Гидрометиздат, 1984. – 344 с.
3. **Александров, Б.Г.** Экологические последствия антропогенного преобразования прибрежной акватории Черного моря в XX веке / Б.Г. Александров // Исследования береговой зоны морей / Б.Г. Александров. – Киев, 2001. – С. 25-29.
4. **Андреюк, Е.И.** Цианобактерии / Е.И. Андреюк, Ж.П. Коптева, В.В. Занина. – Киев: Наук. думка, 1990. – 200 с.
5. **Архив погоды Мурманска.** www.rp5.ru. (дата обращения 17.11.2014 г.).
6. **Байтаз, В.А.** Количественные и продукционные характеристики бактериального населения прибрежной зоны Баренцева моря / В.А. Байтаз, О.Н. Байтаз // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1991. – С. 20 – 33.
7. **Байтаз, О.Н.** Некоторые данные о пространственном распределении бактериопланктона Баренцева моря / О.Н. Байтаз, В.А. Байтаз // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1987. – С. 84 – 89.
8. **Байтаз, О.Н.** Пространственно-временная изменчивость бактериопланктона Баренцева моря : автореф. дисс. ... канд. биол. наук / О.Н. Байтаз. – М., 1998. – 25 с.
9. Бактериальная палеонтология : Учеб. пособие для студентов вузов / под ред. А.Ю. Розанова. – М.: ПИН РАН, 2002. – 188 с.
10. **Бардан, С.И.** Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987 – 1988 г. / С.И. Бардан, В.А. Дружков, Ю.А. Бобров, В.А. Байтаз // Препринт. – Апатиты: изд-во КНЦ АН СССР, 1989. – 42 с.

11. **Бардан, С.И.** Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летнее-осенний период 1989 г. Функциональные характеристики / С.И. Бардан, Ю.А. Бобров, В.А. Дружков // Препринт. – Апатиты: изд-во КНЦ АН СССР, 1990. – 44 с.
12. **Баринова, С.С.** Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С.С. Баринова, Л.А. Медведева, О.В. Анисимова. – Тель-Авив: изд-во «PiliesStudio», 2006. – 498 с.
13. **Белевич Т.А.** Обилие пикофитопланктона в проливе Великая Салма Белого моря / Т.А. Белевич, Л.В. Ильяш // Микробиология. – 2012. – Т. 81. - № 3. – С. 389 – 395.
14. **Белякова, Р.Н.** *Cyanoprokaryota* Восточного Мурмана (Баренцево море) / Р.Н. Белякова // Новости систематики низших растений. – 2005. – Т. 38. – С. 8-21.
15. **Белякова, Р.Н.** *Cyanophyta* юго-восточной части Баренцева моря / Р.Н. Белякова // Новости систематики низших растений. – 2002. – Т. 36. – С. 12 – 18.
16. **Белякова, Р.Н.** *Cyanoprokaryota* Баренцева моря / Р.Н. Белякова // Ботанические исследования в Азиатской России : Материалы XI съезда Рус. ботан. о-ва (Новосибирск / Барнаул, 18-22 авг. 2003 г.). – Барнаул, 2003. – С. 81 – 82.
17. **Богданова, О.Ю.** Морфология и биоразнообразие гетеротрофного бактериопланктона литорали Кольского залива / О.Ю. Богданова, Е.С. Мищенко. – Мурманск: Изд-во МГТУ, 2011. – 109 с.
18. **Богданова, О.Ю.** Пространственно-временная изменчивость гетеротрофных бактериальных сообществ воды литорали Кольского залива : дисс. ... канд.биол.наук / О.Ю. Богданова. – Мурманск, 2003. – 147 с.
19. **Бойцов, В.Д.** Океанографические факторы формирования биопродуктивности Баренцева моря. Температура воды / В.Д. Бойцов // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. – Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1985. – С. 30–37.
20. **Бокова, Е.Н.** Количественное распределение бактерий в Баренцевом и Карском морях / Е.Н. Бокова. – Тр. ВНИРО. – 1937. – Т.4. – №1. – С. 373 – 377.

21. **Бродский, К.А.** Фауна веслоногих рачков (*Calanoida*) и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод / К.А. Бродский. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 222 с.
22. **Буткевич, В.С.** Бактериальное население Арктических морей и его распределение в воде и грунтах / В.С. Буткевич // По материалам экспедиций научного океанографического института на судне «Персей» (1928-1933 гг.). – Избранные тр. – 1958. – Т.2. – С. 77 – 134.
23. **Буткевич, В.С.** Метод бактериологического исследования и некоторые данные о распределении бактерий в воде и осадках Баренцева моря / В.С. Буткевич // Тр. Океанограф. ин-та. – 1932. – Т.2. – № 2. – С. 5 – 37.
24. **Венгер, М.П.** Бактериопланктон северо-восточной части Баренцева моря / М.П. Венгер // Вестник южного научного центра. – 2011. – т.7. – № 4. – С. 55 – 60.
25. **Венгер, М.П.** Летний бактериопланктон западной части Баренцева моря / М.П. Венгер // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки : тезисы Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10 – 12 марта 2010 г). – Мурманск: изд-во КНЦ РАН, 2010. – С. 40 – 41.
26. **Витченко, Т.В.** Структурно-продукционные характеристики микрофитобентоса литоральной зоны Восточного Мурмана : автореф. дисс. ... канд.биол.наук / Т.В. Витченко. – Москва, 2005. – 25 с.
27. Водоросли. Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. – Киев: Наукова Думка, 1989. – 608 с.
28. **Воронихин, Н.Н.** К познанию перифитона р. Волги / Н.Н. Воронихин // Работы Волж. биол. станции. – 1925. – № 8, вып. 1/3. – С. 55 – 64.
29. **Воскобойников, Г.М.** Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря : автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Г.М. Воскобойников. – Мурманск, 2006. – 46 с.
30. **Воскобойников, Г.М.** О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения / Г.М. Воскобойников, Д.В. Пуговкин // Вестник МГТУ. – Т. 15. – № 4. – 2012. – с. 716 – 721.

31. География и мониторинг биоразнообразия : Серия учебных пособий «Сохранение биоразнообразия» / Коллектив авторов под рук. Н.С. Касимова. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – 432 с.
32. **Герасименко, Л.М.** Актуалистическая палеонтология циано-бактериальных сообществ : автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Л.М. Герасименко. – М., 2002. – 70 с.
33. **Герасимюк, В.П.** Водоросли прибрежных вод и внутренних водоемов острова Галиндез (архипелаг Аргентинские острова, Антарктика) / В.П. Герасимюк // Альгология. – Т. 18. – № 1. – 2008. – С. 58 – 71.
34. **Гецен, М.В.** Водоросли в экосистемах Крайнего Севера / М.В. Гецен. – Л.: Наука, 1985. – 165 с.
35. Гидромикробиология с основами общей микробиологии : Учебное пособие / Н. М. Вербина. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 288 с.
36. **Гладких, А.С.** Сообщества цианобактерий в биопленках и планктоне литоральной зоны озера Байкал: автореф. дисс. ... канд.биол.наук / А.С. Гладких. – Иркутск, 2012. – 20 с.
37. **Глущенко, Л.А.** Структура фитоперифитона в оценке качества воды разнотипных водных объектов бассейна реки Енисей : автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Л.А. Глущенко. – Красноярск, 2010. – 23 с.
38. **Голлербах, М. М.** Определитель пресноводных водорослей СССР / М. М. Голлербах, Е. К. Косинская, В. И. Полянский. – М.: Сов. наука, 1953. – Вып. 2. – 398 с.
39. **Горбенко, Ю.А.** Экология морских микроорганизмов перифитона / Ю.А. Горбенко. – Киев: Наукова Думка, 1977. – 249 с.
40. **Горбенко, Ю.А.** О взаимосвязи рН морской воды с метаболитами микроорганизмов перифитона и взвеси в море / Биология моря. – Вып. 48. – 1979. – С. 3 – 5.
41. **Горбенко, Ю.А.** Образование бактериальной пленки на погруженных в морскую воду пластинках, покрытых необрастающими красками / Труды Севастопольской биологической станции АН УССР. – Том XVI. – 1963. – С. 447 – 452.
42. ГОСТ 31861-2012. Вода. Общие требования к отбору проб.

43. ГОСТ 31942-2012. Вода. Отбор проб для микробиологического анализа.
44. ГОСТ 17.1.2.04-77. Охрана природы. Гидросфера. Показатели состояния и таксации рыбохозяйственных водных объектов.
45. ГОСТ 17.1.5.05-85. Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб поверхностных и морских вод, льда и атмосферных осадков.
46. **Громов, Б.В.** Экология бактерий / Б.В. Громов, Г.В. Павленко. – Л.: изд-во Ленинградского университета, 1989. – 248 с.
47. **Гусев, М.В.** Микробиология : Учебник для студ. биол. специальностей вузов / М.В. Гусев, Л.А. Минеева. – 4-е изд., стер. – М.: Издательский центр «Академия», 2003. – 464 с.
48. **Давыдов, Д.А.** Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области / Д.А. Давыдов. – М.: ГЕОС, 2010. – 178 с.
49. **Дворецкий, В.Г.** Летний бактерио- и зоопланктон прибрежных вод архипелага Шпицберген / В.Г. Дворецкий, М.П. Венгер, П.Р. Макаревич, Д.В. Моисеев // Биология моря. – 2012. – Т.38. – № 1. – с. 82 – 85.
50. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2008 году. – Мурманск: Кн. Изд-во, 2009. – 152 с.
51. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2009 году. – Мурманск: Кн. Изд-во, 2010. – 152 с.
52. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2010 году. – Мурманск: ООО «Рекламное агентство XXI век», 2011. – 152 с.
53. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2011 году. – Мурманск: ООО «Ростсервис», 2012. – 152 с.
54. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2012 году. – Мурманск: Индивидуальный предприниматель Щербаков Максим Леонидович, 2013. – 152 с.
55. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2013 году. – Нижний Новгород: Индивидуальный предприниматель Кузнецов Никита Владимирович, 2014. – 152 с.

56. **Дорошенко, Ю.В.** Микрофлора акватории в районе размещения систем гидробиологической очистки морских вод / Ю.В. Дорошенко // Экология моря. – Вып. 73. – 2007. – С. 36 – 43.
57. **Дружков, Н.В.** Сезонная сукцессия микрофитопланктона в прибрежной зоне Восточного Мурмана / Н.В. Дружков, П.Р. Макаревич // Продукционно-деструкционные процессы пелагиали побережья Баренцева моря: сборник науч. тр. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1991. – С.43-55.
58. **Дуванин, А.И.** Приливы в море / А.И. Дуванин. – Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1960. – 390 с.
59. **Дударенко, О.Н.** Морфометрический анализ бактериопланктона восточной части Баренцева моря / О.Н. Дударенко // Биология моря. – 1982. – Т. 8. – №1. – С. 24 – 28.
60. **Дуплаков, С.Н.** Материалы к изучению перифитона / С.Н. Дуплаков. – Тр. лимнол. станции в Косине. – 1933. – Вып. 16. – С. 3 – 160.
61. Ежегодник состояния экосистем поверхностных вод России (по гидробиологическим показателям), 2010 год / Под науч. ред. проф., д.б.н. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометиздат, 2011. – 132 с.
62. Ежегодник состояния экосистем поверхностных вод России (по гидробиологическим показателям), 2011 год / Под науч. ред. проф., д.б.н. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометиздат, 2013. – 146 с.
63. Ежегодник состояния экосистем поверхностных вод России (по гидробиологическим показателям), 2012 год / Под науч. ред. проф., д.б.н. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометиздат, 2013. – 151 с.
64. Ежегодник состояния экосистем поверхностных вод России (по гидробиологическим показателям), 2013 год / Под науч. ред. проф., д.б.н. В.М. Хромова. – М.: Росгидромет, 2014. – 163 с.
65. **Ефимова, М.В.** Синезеленые водоросли или цианобактерии? Вопросы систематики / М.В. Ефимова, А.А. Ефимов // Современные проблемы науки и образования. – 2007. – № 6. – С. 34 – 40.

66. **Житина, Л.С.** Наблюдение за перифитонным сообществом Можайского водохранилища / Л.С. Житина, И.Г. Радченко, В.Н. Максимов // Пробл. взаимодействия человека и биосферы. – М.: изд-во МГУ, 1989. – С. 94 – 96.
67. **Заварзин, Г.А.** Лекции по природоведческой микробиологии / Г.А. Заварзин. – М.: Наука, 2003. – 348 с
68. **Заика, В.Е.** Питание морской гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillas* (Macartney) Kof. Et Swezy синезелеными водорослями рода *Synechococcus* Näg. / Альгология. – 2005. – Т. 15. – № 4. – С. 411 – 414.
69. **Заика, В.Е.** Экология морского фототрофного пикопланктона / В.Е. Заика, В.А. Шевченко, К.В. Булатов. – М.: изд-во НЦ биологических исследований АН СССР в Пущине, 1989. – 170 с.
70. **Звягинцев, Д.Г.** Почва и микроорганизмы / Д.Г. Звягинцев. – М.: изд-во МГУ, 1987. – 256 с.
71. **Ивантер, Э.В.** Элементарная биометрия: учебное пособие / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: изд-во ПетрГУ, 2010. – 104 с.
72. **Израэль, Ю.А.** Антропогенная экология океана / Ю.А. Израэль, А.В. Цыбань. – М.: Наука, 2009. – 520 с.
73. **Ильинский, В.В.** Гетеротрофный бактериопланктон: экология и роль в процессах естественного очищения среды от нефтяных загрязнений: Дисс. ... докт. биол. наук / В.В. Ильинский. – М., 2000. – 581 с.
74. **Исаченко, Б.Л.** Избранные труды / Б.Л. Исаченко. – М.: изд-во АН СССР, 1951. – 250 с.
75. **Исаченко, Б.Л.** Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана / Б.Л. Исаченко // Тр. Мурманск. научн.-промысл. экспед. 1906-1914 гг. – Петроград, 1914. – 297 с.
76. **Исаченко, Б.Л.** Микробиологическая характеристика грунтов и воды Карского моря / Б.Л. Исаченко // Тр. Аркт. ин-та. – 1937а. – Т.82. – С. 1-30.
77. **Исаченко, Б.Л.** Микробиологические исследования морей Советского союза (1917-1937) / Б.Л. Исаченко // Микробиология. – 1937б. – Т.6. – № 8. – С. 964 – 982.

78. **Каменева, Т.Г.** Электронно-микроскопическое исследование фракции растворенного органического вещества морской воды / Т.Г. Каменева, И.Е. Мишустина // Гидробиол. журн. – 1982. – Т. 18. – № 3. – С. 26-31.
79. **Карзинкин, Г.С.** К изучению бактериального перифитона / Г.С. Карзинкин // Тр. лимнол. станции в Косине. – 1934. – Вып. 17. – С. 21 – 44.
80. **Ким, Г.В.** Водоросли перифитона Телецкого озера / Г.В. Ким // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 1. – С. 33 – 41.
81. **Киреева, И.Ю.** Применение микробиологических показателей в мониторинге водных объектов / И.Ю. Киреева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11. - № 1(3). – С. 492 – 495.
82. **Ковальчук, Ю.Л.** Влияние морских перифитонных бактерий на работу противообрастаемых красок в море: автореф. дисс. ... канд.биол.наук / Ю.Л. Ковальчук. – Севастополь, 1983. – 24 с.
83. **Ковальчук, Е.А.** Первые данные о строении и литологическом составе разреза отложений Кольского фиорда (залива) / Е.А. Ковальчук, Э.В. Шипилов // Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Д.Г. Панова. – Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН, 2009. – С. 157 – 160.
84. Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, поллютанты / под ред. Г.Г. Матишова. – Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 1997. – 256 с.
85. Кольский залив: освоение и рациональное природопользование / под.ред. Г.Г. Матишова. – М.: Наука, 2009. – 381 с.
86. **Комулайнен, С.Ф.** Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках / С.Ф. Комулайнен. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. – 43 с.
87. **Кондратьева, Е.Н.** Автотрофные прокариоты : Учебное пособие / Е.Н. Кондратьева. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 312 с.
88. **Константинов, А.С.** Общая гидробиология: Учеб. для студентов биол. спец. вузов. – 4-е изд. перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1986. – 472 с.
89. **Косинская, Е.К.** Определитель морских синезеленых водорослей / Е.К. Косинская. – Л., М.: изд-во АН СССР, 1948. – 278 с.

90. **Костяев, В.Я.** Синезеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов / В.Я. Костяев. – Л.: Наука, 2001. – 130 с.
91. **Кордэ, Н.В.** Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ) / Н.В. Кордэ // Жизнь пресных вод СССР. – 1956. – № 4 (1). – С. 383-413.
92. **Корш, Л.Е.** Ускоренные методы санитарно-бактериологического исследования воды / Л.Е. Корш, Т.З. Артемова. – М.: изд-во Медицина, 1978. – 272 с.
93. **Крисс, А.Е.** Микробиологическая океанография / А.Е. Крисс. – М.: Наука, 1976. – 269 с.
94. **Крисс, А. Е.** Морская микробиология / А.Е. Крисс. – М.: изд-во АН СССР, 1959. – 278 с.
95. **Кузнецов, С.И.** Методы изучения водных микроорганизмов / С.И. Кузнецов, Г.А. Дубинина. – М.: Наука, 1979. – 286 с.
96. **Кузнецов, Л.Л.** Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики) / Л.Л. Кузнецов, Е.В. Шошина. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. – 308 с.
97. **Кузьмин, Г.В.** Таблицы для вычисления биомассы водорослей / Г.В. Кузьмин. – Магадан, 1984. – 48 с.
98. **Кукк, Э.Г.** Отдел синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) / Э.Г. Кукк // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники / под ред. М.М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977. – 487 с.
99. **Ли, Р.И.** Сезонная динамика видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей эпилимнина Карантинной бухты в зависимости от температуры воды в Черном море / Р.И. Ли, Л.И. Рябушко // Системы контроля и окружающей среды. – Севастополь: МГИ НАНУ, 2010. – Вып. 14. – С. 215-221.
100. **Лимберг, Е.Л.** Численность бактерий и бактериальные процессы в прибрежном районе Баренцева моря / Е.Л. Лимберг // Тр. ЗИН АН СССР. – 1941. – Т. 7. – №2. – С. 221 – 239.
101. **Литвинова, М.Ю.** Гетеротрофный бактериопланктон среднего и северного колен Кольского залива и его участие в процессах естественного очищения от

- нефтяных углеводородов: дисс. ... канд.биол.наук / М.Ю. Литвинова. – Мурманск, 2013. – 173 с.
102. Лоция Баренцева моря: часть 2 (№1112). – СПб.: ГУНиО, 1995. – 463 с.
103. **Макаревич, Е.В.** Бактериобентос литорали южного и среднего колен Кольского залива: дисс. ... канд. биол. наук / Е.В. Макаревич – М., 2004. – 150 с.
104. **Макаревич, П.Р.** Дружкова Е.И. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей / П.Р. Макаревич, Е.И. Дружкова. – М.: изд-во Наука, 2010. – 338 с.
105. **Макаревич, П.Р.** Структура и функционирование планктонных альгоценозов эстуарных экосистем шельфовых морей: автореф. дисс. ... докт.биол.наук / П.Р. Макаревич. – Мурманск, 2004. – 45 с.
106. **Макаревич, П.Р.** Первичная продукция Баренцева моря / П. Р. Макаревич // Вестник Мурманского государственного технического университета. – 2012. –Т. 15. – № 4. – С. 786-793.
107. **Макаревич, П.Р.** Концепция функционирования сообществ фитопланктона в эстуарных бассейнах высоких и умеренных широт / П.Р. Макаревич, А.А. Олейник // Вестник ЮНЦ РАН. – 2007. – Т. 3. – № 2. – С. 57 – 63.
108. **Макаревич, П.Р.** Годовой сукцессионный цикл пелагических фитоценозов эстуарных экосистем северных морей России [Баренцева, Карского] / П.Р. Макаревич // Альгология. – 2008. – Т. 18. – № 4. – С. 386 – 392.
109. **Макаров, М.В.** Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения: автореф. дисс. ... докт. биол. наук / М.В. Макаревич. – Мурманск, 2010. – 51 с.
110. **Марашли-оглу, Ф.** Видовой состав и сезонная изменчивость сообществ эпиплитных *Bacillariophyta* озера Ладик (Самсун, Турция) / Ф. Марашли-оглу, Н.Е. Сойлю, А. Гьонюлол // Альгология. – 2005. – Т. 15. – № 2. – С. 218 – 229.
111. **Медведева, Л.А.** Некоторые данные о динамике численности и биомассы эпиплитонных водорослей реки Кедровая / Л.А. Медведева // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток, 2001. – Вып. 1. – С. 31 – 37.

112. Методические указания по изучению фитомикробентоса и фитоперифитона / О.А. Ковтун, А.А. Снигирева. – Одесса: изд-во Одесского национального университета имени И.И. Мечникова, 2012. – 36 с.
113. **Миронов, О.Г.** Нефтеокисляющие дрожжи перифитона систем гидробиологической очистки морских вод / О.Г. Миронов, Ю.В. Дорошенко // Морской экологический журнал. – 2007. – № 2. – Т. VI. – С. 58 – 62.
114. **Миронов, О.Г.** Экспериментальное изучение формирования органического вещества на структурах морских прибрежных наносов / О.Г. Миронов, И.П. Муравьева, Т.О. Гапонюк и др. // Экология моря. – 2004. – Вып. 66. – С. 67 – 71.
115. **Миронов, О.Г.** Илистые образования на гидротехнических сооружениях акватории Севастополя (Черное море) / О.Г. Миронов, И.П. Муравьева, О.Т. Миронova и др. // Экология моря. – 2007. – Вып. 73. – С. 55 – 59.
116. **Миронова, Т.О.** Динамика органического вещества в перифитоне гидротехнических сооружений / Т.О. Миронова, И.П. Муравьева // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 88 – 90.
117. **Мишустина, И.Е.** Бактериальные клетки минимальной величины в воде Баренцева моря во время полярной ночи / И.Е. Мишустина, Т.Г. Каменева // Микробиология. – 1981. – Т. 50. – №2. – С. 360 – 363.
118. **Мишустина, И.Е.** Бактериопланктон Баренцева моря: исследования 1983 – 1993 гг. / И.Е. Мишустина, О.Н. Байтаз, М.И. Москвина // Планктон морей Западной Арктики. – Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 1997. – С. 7 – 50.
119. **Мишустина, И.Е.** Микроорганизмы на литорали Баренцева моря / И.Е. Мишустина, М.И. Москвина, Ю.М. Миллер // Жизнь и среда полярных морей. – Л.: Наука, 1989. – С. 66–76.
120. **Мишустина, И.Е.** Микрофлора Баренцева моря во время полярной ночи / И.Е. Мишустина, М.В. Батурина, А.С. Саввичев // II Всесоюзн. съезд океанологов: Тез. докл. – Севастополь, 1982. – С. 25-26.
121. **Мишустина, И.Е.** Морская микробиология: учеб. пособие / И.Е. Мишустина, И.К. Щеглова, И.Н. Мицкевич. – Владивосток: изд-во ДГУ, 1985. – 181 с.

122. **Мишустина, И.Е.** Распространение гетеротрофных микроорганизмов в Гренландском море / И.Е. Мишустина, И.Н. Мицкевич // Изв. АН СССР. – Сер.биол. – 1963. – №6. – С. 914 – 921.
123. **Мишустина, И.Е.** Ультрамикрорганизмы и органическое вещество океана / И.Е.Мишустина, М.В. Батурина. – М.: Наука, 1984. – 94 с.
124. **Мишустина, И.Е.** Цианобактерии рода *Synechococcus* в морях Арктического бассейна / И.Е. Мишустина, М.И. Москвина, Л.П. Родикова, И.И. Северина // Доклады АН. – 1994. – Т. 336. – № 4. – С. 562 – 565.
125. **Мишустина, И.Е.** Электронная микроскопия в изучении бактериального населения и ультрамикроскопических форм в морской воде / И.Е. Мишустина, Э.Я. Россова, М.В. Батурина // Изв. АН СССР. – Сер. биол. – 1976. – № 6. – С. 840 – 848.
126. **Москвина, М.И.** Азотфиксация в Баренцевом море: автореф. дисс. ... канд.биол.наук. / М.И. Москвина. – Москва, 1991. – 26 с.
127. **Москвина, М.И.** Исследование культур цианобактерий Северных морей / М.И. Москвина // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки : тезисы междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10 -12 марта 2010 г.). – Мурманск: изд-во КНЦ РАН, 2010. – с. 166 – 167.
128. **Москвина, М.И.** Морские пикоцианобактерии-биоиндикаторы повреждающего воздействия ультрафиолетового излучения / М.И. Москвина // Биологические ресурсы побережья Кольского полуострова (современное состояние и рациональное использование). – Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 1995. – 158 с.
129. Мурманское УГМС. www.kolgimet.ru.
130. **Несветова, Г.И.** Гидрохимические условия функционирования экосистемы Баренцева моря : автореф. дисс. ... докт.биол.наук / Г.И. Несветова. – Мурманск, 2003. – 50 с.
131. **Нетрусов, А.И.** Общая микробиология / А.И. Нетрусов, И.Б. Котова. – М.: изд-во «Academia», 2007. – 288 с.

132. **Никитина, Н.С.** Влияние животного и растительного населения литорали на бактериальный состав грунтов / Н.С. Никитина // Доклады АН. – 1955 а. – Т.102. – № 5. – С. 1031 – 1034.
133. **Никитина, Н.С.** Распад органических остатков на литорали Баренцева моря / Н.С. Никитина // Тр. Мурманского морск. биол. ин-та. – 1958. – Т. 4. – С. 18-41.
134. **Никитина, Н.С.** Сезонные изменения бактериального состава грунтов литорали Восточного Мурмана / Н.С. Никитина // Микробиология. – 1955 б. – Т.24. – Вып. 5. – С. 580 – 588.
135. **Никулина, В.Н.** Опыт использования разных методов оценки степени загрязненности вод по альгофлоре / В.Н. Никулина // Методы биологического анализа пресных вод. – Л.: ЗИН АН СССР, 1976. – С. 38 – 58.
136. **Овчинникова, С.И.** Основные тенденции изменения гидрохимических показателей водной экосистемы Кольского залива (2000 – 2011) / С.И. Овчинникова, Т.А. Широкая, О.И. Пашкина // Вестник МГТУ. – 2012. – Т.15. – № 3. – С. 544 – 550.
137. **Одум, Ю.** Экология: в 2-х т. / Ю. Одум. – Т. 1. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
138. Океанографические таблицы : 4-е изд. – Л.: Гидрометиздат, 1975. – 478 с.
139. **Олейник, А.А.** Фитопланктон Кольского залива: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / А.А. Олейник. – Мурманск, 2011. – 23 с.
140. Определитель бактерий Берджи: в 2-х т. / под ред. Хулта Дж., Крига Н., Снита П. и др.; пер. с англ. под ред. Заварзина Г.А. – М.: МИР, 2001. – 800 с.
141. Определитель Бактерий Берджи: в 2-х т. / под ред. Хоулта Дж., Крига Н., Снита П. и др.; пер. с англ. – М.: Изд-во МИР, 1997. – 800 с.
142. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации в 2-х т.: Т. 2. Последствия изменений климата / колл. авторов; рук-ль С.М. Семенов. – М.: изд-во Росгидромета, 2008. – С. 134 – 149.
143. **Палибин, И.В.** Исторический обзор исследований микроорганизмов Баренцева моря и прилегающих к нему морей / И.В. Палибин // Изв. Бот.сада. – Спб, 1904. – т. 4. – С. 71 – 79.

144. **Перетрухина, А.Т.** Микробиологический мониторинг водных экосистем Кольского Заполярья: дис. ... докт. биол. наук / А.Т. Перетрухина. – Мурманск, 2002. – 246 с.
145. **Перетрухина, А.Т.** Микробиологический и вирусологический мониторинг Кольского залива и водных экосистем г. Мурманска / А.Т. Перетрухина, Е.С. Луценко. – Мурманск: изд-во МГТУ, 2010. – 144 с.
146. **Перетрухина, И.В.** Гетеротрофный бактериопланктон литорали Кольского залива и его роль в процессах естественного очищения вод от нефтяных углеводородов: дисс. канд. биол. наук / И.В. Перетрухина. – Мурманск, 2006. – 230 с.
147. **Песегов, В.Г.** Гетеротрофные бактерии прибрежной зоны Баренцева моря / В.Г. Песегов // Продукционно деструкционные процессы пелагиали прибрежья Баренцева моря: сборник науч. тр. АН СССР. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1991. – С.33 – 39.
148. **Песегов, В.Г.** Экология гетеротрофных бактерий в заливах северных морей / В.Г. Песегов // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. – Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 1994. – С. 31 - 38.
149. **Пилипас, Н.Г.** Гетеротрофные микроорганизмы Белого и Баренцева морей и их биохимическая активность / Н.Г. Пилипас // Вопросы загрязнения и самоочищения Белого и Баренцева морей. Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1977. – С. 29 – 39.
150. **Пиневиц, А.В.** Микробиология. Биология прокариотов: Учебник. В 3-х т. Том 1. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006. – 352 с.
151. **Пиневиц, А.В.** Парадоксы биоразнообразия, филогении и систематики цианобактерий / Вестн. Моск. Унив-та. – Сер. 16. Биология. – 2008. – № 1. – С. 23 – 26.
152. Практикум по микробиологии: Учебное пособие для студентов высш. учеб. заведений / А.И. Нетрусов, М.А. Егорова, Л.М. Захарчук и др.; Под ред. А.И. Нетрусова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 608 с.
153. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы / под ред. В.Д. Федорова, В.И. Капкова. – М.: Изд-во ПИМ, 2006. – 367 с.

154. Приказ ФАР от 18 января 2010 г. № 20. Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно-допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения.
155. **Протасов, А.А.** Жизнь в гидросфере: очерки по общей гидробиологии. – Киев: Академперіодика, 2011. – 703 с.
156. **Протасов, А.А.** Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов / А.А. Протасов // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2010. – № 1. – С. 20 – 56.
157. **Пуговкин, Д.В.** Сравнительный анализ методов десорбции эпифитных бактерий // Морские исследования экосистем Европейской Арктики: Материалы ХХІХ конференции молодых ученых ММБИ, посвященной 140-летию со дня рождения Г.А. Ключе (г. Мурманск, май 2011 г.). – Мурманск: изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2011. – С. 177 – 180.
158. **Пуговкин, Д.В.** Таксономический состав эпифитных бактериоценозов бурых водорослей *Fucus vesiculosus* из чистых и загрязненных нефтепродуктами акваторий Баренцева моря / Д.В. Пуговкин, В.В. Ильинский, А. Ляймер // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов : Материалы Всероссийского симпозиума с международным участием (г. Москва, декабрь 2014 г.). – Москва: изд-во Макс Пресс, 2014. – С. 191.
159. **Рабинович, В.А.** Краткий химический справочник : Справ. изд. / В.А. Рабинович, З.Я. Хавин // Под ред. А.А. Потехина и А.И. Ефимова. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л.: Химия, 1991. – 432 с.
160. **Разумов, А.С.** Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха / А.С. Разумов // Микробиология. – 1932. – Т. 1. – С. 131 – 146.
161. РД 52.10.243-92. Руководство по химическому анализу морских вод.
162. РД 52.24.419-2005. Массовая концентрация растворенного кислорода в водах. Методика выполнения измерений йодометрическим методом.
163. РД 52.24.420-2006. Биохимическое потребление кислорода в водах. Методика выполнения измерений скляночным методом.

164. РД 52.10.736-2010. Объемная концентрация растворенного кислорода в морских водах. Методика измерений йодометрическим методом.
165. РД 52.10.740-2010. Массовая концентрация азота нитритного в морских водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса.
166. РД 52.10.745-2010. Массовая концентрация азота нитратного в морской воде. Методика измерений фотометрическим методом после восстановления в кадмиевом редукторе.
167. РД 52.10.773–2013. Массовая концентрация азота аммонийного в морских водах. Методика измерений с реактивом Несслера.
168. **Редфилд, А.К.** Действие обрастания / А.К. Редфилд, Л.У. Хатчинс // Морское обрастание и борьба с ним. – М.: Воениздат, 1957. – С. 11–33.
169. **Россова, Э.Я.** Некоторые данные о численности, продукции бактериопланктона в юго-западной части Баренцева моря / Э.Я. Россова // Океанология. – 1977. – Т.17. – № 5. – С. 878 – 882.
170. **Ростовцева, Е.Л.** Альгобактериальное сообщество литоральных ванн Белого моря: автореф. дисс. ... канд. биол.наук. – Москва, 2008. – 26 с.
171. **Рубан, Е.Н.** Микробиологические процессы в грунтах литорали Восточного Мурмана / Е.Н. Рубан //Труды МБС АН СССР. – 1955. – Т. 2. – С. 87 – 93.
172. **Рубан, Е.Н.** Микробиологическое разложение органического вещества в грунтах литорали Баренцева моря / Е.Н. Рубан // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1961. – С. 229 – 237.
173. **Рубцова, С.И.** Гетеротрофные бактерии – показатели загрязнения и самоочищения морской среды / С.И. Рубцова // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 81 – 84.
174. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. – Спб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.
175. **Саввичев, А.С.** Микробные процессы циклов углерода и серы в морях Российской Арктики / А.С. Саввичев : автореф. дисс. ... докт.биол.наук. – Москва, 2011. – 50 с.

176. **Саввичев, А.С.** Особенности биогеохимических процессов круговорота углерода в водной толще, донных осадках, ледовом и снеговом покрове Баренцева моря / А.С. Саввичев, И.И. Русанов, И.Н. Мицкевич, И.Т. Байрамов, А.Ю. Леин, А.П. Лисицын // Опыт системных океанологических исследований в Арктике / Под ред. акад. А.П. Лисицына, акад. М.Е. Виноградова – М.: Научный мир, 2001. – С. 385-394.
177. **Садчиков, А.П.** Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство / А.П. Садчиков. – М.: изд-во «Университет и школа», 2003. – 157 с.
178. **Семенов, А.М.** Микроорганизмы на поверхности морских макрофитов в северных морях России и их возможное практическое использование / А.М. Семенов, В.Н. Федоренко, Е.В. Семенова // Биосфера. – 2014. – Т. 6. – № 1. – С. 60 – 76.
179. **Сироткин, А.С.** Агрегация микроорганизмов: флокулы, биопленки, микробные гранулы / А.С. Сироткин, Г.И. Шагинурова, К.Г. Ипполитов. – Казань: Изд-во «Фан» АН РТ, 2007. – 160 с.
180. **Смирнова, Л.Л.** Комплексы гетеротрофных микроорганизмов прибрежного мелководья бухты Казачья (Черное море) / Л.Л. Смирнова // Морской экологический журнал. – 2010 – № 2. – Т. IX. – С. 81 – 88.
181. Современная микробиология. Прокариоты: в 2 х т. / под ред. Шлегель Г., Ленглер Й.; пер. с англ. Берг И.А., Ивановский Р.Н. – Т. 2. – М.: Мир, 2005. – 1152 с.
182. **Супонина, А.П.** Оценка накопительной способности микробиоценоза обрас- тания относительно ряда тяжелых металлов в портовых и контрольных водах морских экспериментально-коррозионных станций / А.П. Супонина, М.Д. Корякова, В.Г. Куравый // Защита металлов. – 2007.– Т. 43. – № 3. – С. 320 – 325.
183. **Таможняя, В.А.** Внешний азотистый и углеводный метаболизм микросообществ перифитона и взвеси / В.А. Таможняя, С.А. Горомосова // Экология моря. – 1988. – № 29. – С. 18 – 25.
184. **Танцюра, А. И.** О течениях Баренцева моря / А.И. Танцюра //Труды ПИНРО. – 1959. – Вып. 11. – С. 35 – 53.

185. **Теплинская, Н.Г.** Бактериопланктон и бактерии деструкторы органического вещества / Н.Г. Теплинская // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1985. – С. 74 – 99.
186. **Теплинская, Н.Г.** Бактериопланктон Кандалакшского залива Белого моря / Н.Г. Теплинская, М.И. Москвина // Биология моря. – 1987 а. – № 5. – С. 27 – 32.
187. **Теплинская, Н.Г.** Летний бактериопланктон и бактериобентос вблизи м. Картеш (Белое море) / Н.Г. Теплинская, Б.В. Матиашвили, Т.А. Макаревич // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: тезисы докл. 3-й регион. конф. – Кандалакша: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1987 б. – Т.2. – С. 240 – 242.
188. **Теплинская, Н.Г.** Процессы бактериальной продукции и деструкции органического вещества в северных морях / Н.Г. Теплинская. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1990. – 106 с.
189. **Теплинская, Н.Г.** Экологические группы в сапрофитном бактериопланктоне Баренцева и Белого морей / Н.Г. Теплинская, М.И. Москвина // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1987 в. – С. 71 – 84.
190. **Терещенко, В.В.** Гидробиологические исследования в Баренцевом море в 1985-1998 г. / В.В. Терещенко. – Мурманск: изд. ПИНРО, 1999. 176 с.
191. **Терещенко, В.В.** Океанологические основы распределения промысловых гидробионтов Баренцева моря. Автореф. канд дисс. СПб.: Рос. гос. гидромет. ун-т, 2000. 50 с.
192. **Терещенко, В.Г.** Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества / В.Г. Терещенко, Л.И. Терещенко, М.М. Сметанин // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. – М.: Наука, 1994. – С. 86 – 98.
193. **Тимофеев, С.Ф.** Экология морского зоопланктона / С.Ф. Тимофеев. – Мурманск: Изд-во МГПИ, 2000. – 216 с.
194. **Толмачев, А.И.** Введение в географию растений / А.И. Толмачев. – Л., ЛГУ, 1974. – 244 с.

195. **Трунова, О.Н.** Микробиология загрязненного моря / О.Н. Трунова, Т.И. Молчановская, Н.И. Пилипас // Вопросы загрязнения и самоочищения Белого и Баренцева морей. – Апатиты: изд-во Кольского филиала АН СССР, 1977. – С. 12 – 20.
196. **Трунова, О.Н.** Микроорганизмы-антагонисты патогенной микрофлоры Кольского залива / О.Н. Трунова, Т.И. Изгорова // Гидробиологический журнал. – 1976. – Т. 12. – Вып. 4. – С. 69 – 72.
197. Унифицированные методы исследования качества вод. Часть III. Методы биологического анализа вод.: Изд. 4. – М.: изд-во Секретариат СЭВ, 1983. – 365 с.
198. **Федоров, В.Д.** Взаимоотношения водорослей и микроорганизмов. Влияние развивающихся культур протококковых водорослей *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* на выживаемость кишечной палочки / В.Д. Федоров, С.Г. Кушнер, М.М. Телитченко // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1962. – № 2. – С. 160 – 165.
199. Фототрофные микроорганизмы: Учебное пособие для биологических специальностей университетов / Е.Н. Кондратьева, И.В. Максимова, В.Д. Самуилов. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 374 с.
200. **Хайлов, К.М.** Об участии сообществ перифитонных микроорганизмов в экологическом метаболизме в море взаимодействие сообществ с растворенным органическим веществом морской воды / К.М. Хайлов, Ю.А. Горбенко // Океанология. – 1969. – Т. IX. – Вып. 5. – С. 834 – 845.
201. **Хайлов, К.М.** Экологический метаболизм в море / К.М. Хайлов. – Киев: Наукова думка, 1971. – 252 с.
202. **Хайлов, К.М.** Внешнеметаболическая регуляция в системе сообщество перифитонных микроорганизмов – растворенное органическое вещество морской воды / К.М. Хайлов, Ю.А. Горбенко // Доклады АН СССР, сер. Экология. – 1967. – Т. 173. – № 6. – С. 1434 – 1437.
203. **Чугайнова, В.А.** Продукционно-деструкционные процессы в водах Баренцева моря в летний период 2008 г. / В.А. Чугайнова, Н.В. Климовский // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана

на: материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием (Петрозаводск, 26–28 августа 2011 г.). – Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2011. – С. 132 – 134.

204. **Широкая, Т. А.** Гидрохимические исследования бассейна Кольского залива / Т.А. Широкая, С.И. Овчинникова. – Мурманск: Изд-во МГТУ, 2011. – 182 с.

205. **Широколобова, Т.И.** Бактериопланктонные сообщества эстуарных зон и прибрежных экосистем Баренцева моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Т.И. Широколобова. – Мурманск, 2009. – 25 с.

206. **Щербаков, А.П.** Озеро Глубокое: гидробиологический очерк / А.П. Щербаков. – М.: Наука, 1967. – 378 с.

207. **Яковлев, Б.А.** Климат Мурманской области / Б.А. Яковлев. – Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1961. – 178 с.

208. **Anagnostidis, K.** Modern approach to the classification system of cyanophytes : Т. 3. *Oscillatoriales*. Arch. Hydrobiol. / K. Anagnostidis, J. Komárek // Algolog. Stud. – 1988. – № 50 – 53. – P. 327 – 472.

209. **Anagnostidis, K.** Modern approach to the classification system of cyanophytes : Т. 5. *Stigonematales*. Arch. Hydrobiol. / K. Anagnostidis, J. Komarek // Algolog. Stud. – 1990. - № 59. – P. 1 – 73.

210. **Anderson, S.L.** Light-activated heterotrophic growth of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803: a blue-light-requiring process / S.L. Anderson, L. McIntosh // J. Bacteriol. – 1991. – № 173. – P. 2761 – 2767.

211. **Baier, R.E.** Substrate influences on adhesion of microorganisms and their resultant new surface properties. In: Bitton G. & Marshall K.C. (eds). Adsorption of microorganisms to surfaces / R.E. Baier. – New York: John Wiley & Sons, Inc. – 1980. – P. 59 - 104.

212. **Becker, K.** Exopolysaccharide production and attachment strength of bacteria and diatoms on substrates with different surface tensions / K. Becker // Microb Ecol. – 1996. – № 32. – P. 23 – 33.

213. **Behning, A.** Das Periphyton der Wolga / A. Behning // Das Leben der Wolga. – 1928. – P. 133–141.

214. **Bernhard, J.M.** Bacterial biofilms as a trophic resource for certain benthic foraminifera / J.M. Bernard, S.S. Bowser // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1992. – № 83. – P. 263–272.
215. **Biggs, B.J.F.** New Zealand periphyton guideline: detecting, monitoring and managing enrichment of streams / B.J.F. Biggs. – New Zealand, Christchurch: NIWA, 2000 b. – 124 p.
216. **Biggs, B.J.F.** Stream periphyton monitoring manual / B.J.F. Biggs, C. Kilroy. – New Zealand, Christchurch: NIWA, 2000 a. – 232 p.
217. **Bitton, G.** Encyclopedia of environmental microbiology: Vol. 1 – 6 / ed. G. Bitton. – New York: John Wiley & Sons, Inc., 2002. – 3609 p.
218. **Blenkinsopp, S.A.** Seasonal trends in river biofilm storage products and electron transport system activity / S.A. Blenkinsopp, P.A. Gabbott, C. Freeman, M.A. Lock // Freshwater Biol. – 1991. – № 26. – P. 21–34.
219. **Bliznichenko, T.E.** Results of plankton investigation in the Norwegian and Barents seas in 1976 / T.E. Bliznichenko, A.A. Degtereva, S.S. Drobysheva et al. // Ann. Biol. Cons. Int. Explor. Mer. – 1976. – № 33. – P. 54–56.
220. **Booth, B.C.** Size classes and major taxonomic groups of phytoplankton at two locations in the subarctic Pacific Ocean in May and August 1984 / B.C. Booth // Mar Biol. – 1988. – № 97. – P. 275 – 286.
221. **Branda, S.S.** Biofilms: the matrix revisited / S.S. Branda, S. Vik, L. Friedman et al. // Trends Microbiol. – 2005. – № 13 (1). – P. 20 – 26.
222. **Büdel, B.** Dewfall as a water source frequently activates the endolithic cyanobacterial communities in the granites of Taylor Valley, Antarctica / B. Büdel, J. Bendix, F.R. Bicker, T.G.A. Green // J Phycol. – 2008. – № 44. – P. 1415-1424.
223. **Burkholder, J.M.** *Cyanobacteria*. In: Bitton G. (ed.). Encyclopedia of Environmental Microbiology / J.M. Burkholder. – New York: Wiley Publishers, 2002. – P. 952-982.
224. **Castenholz, R. W.** Phylum BX. *Cyanobacteria*. Oxygenic Photosynthetic Bacteria. In: Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Volume 1: The Archaea and the

- Deeply Branching and Phototropic Bacteria : Second Edition / R.W. Castenholz, G. Garrity, D. R. Boone (eds.). – New York: Springer-Verlag, 2001. – 721 p.
225. **Charpy, L.** Photosynthetic picoplankton in French Polynesia atoll lagoon: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry / L. Charpy, J. Blanchot // *Mar Ecol Prog Ser.* – 1998. – № 162. – P. 57 – 70.
226. **Chisholm, S.W.** A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone / S.W. Chisholm, R.J. Olsen, E.R. Zettler, R. Goericke, J.B. Waterbury // *Nature.* – 1988. – № 334. – P. 340 – 343.
227. **Cockell, C.S.** Widespread colonization by polar hypoliths / C.S. Cockell, M.D. Stokes // *Nature.* – 2004. – № 431. – P. 414.
228. **Compton, K.G.** The unique environment of seawater and its effect on corrosion of metals / K.G. Compton // *Corrosion.* – 1970. – № 26. – P.448 – 449.
229. **Comte, K.** Relationships between the Arctic and the Antarctic cyanobacteria: three *Phormidium*-like strains evaluated by a polyphasic approach / K. Comte, M. Šabacká, A. Carre-Mlouka, J. Elster, J. Komárek // *FEMS Microbiol Ecol.* – 2007. – № 59. – P. 366-376. – doi: 10.1111/j.1574-6941.2006.00257.x.
230. **Cooksey, K.E.** Adhesion of bacteria and diatoms to surfaces in the sea: a review / K.E. Cooksey, B. Wigglesworth-Cooksey // *Aquat microb Ecol.* – 1995. – № 9. – P. 87 – 96.
231. **Corpe, W.A.** Periphytic marine bacteria and the formation of microbial films on solid surfaces. In: R.R. Colwell and R. Y. Morita (eds.). *Effect of the ocean environment on microbial activities* / W.A. Corpe. – Baltimore: University Park Press, 1974. – P. 397 – 417.
232. **Costello, A.J.** The corrosion of metals by microorganisms: a literature survey / A.J. Costello // *Int. Biodeth. Bull.* – 1969. – № 5. – P. 191 – 1118.
233. **Costerton, J.W.** Bacterial biofilms in nature and disease / J.W. Costerton, K.-J. Cheng, G.G. Geesey, T.I. Ladd, N.C. Nickel et al. // *Annu. Rev. Microbiol.* – 1987. – № 41. – P. 435 – 464.
234. **Costerton, J.W.** Direct ultrastructural examination of adherent bacterial populations in natural and pathogenic ecosystems. In: Klug M.J., Reddy C.A. (eds). *Current*

- perspectives in microbial ecology / J.W. Costerton. – Washington DC: American Society for microbiology, 1984. – P. 115 – 123.
235. **Costerton, J.W.** Microbial biofilms / J.W. Costerton, Z. Lewandowski, D.E. Caldwell, D.R. Korber, H.M. Lappin-Scott // Annu. Rev. Microbiol. – 1995. – № 49. – P. 711 – 745.
236. **Cottrell, M.T.** Photoheterotrophic microbes in the Arctic Ocean in Summer and Winter / M.T. Cottrell, D.L. Kirchman // Appl. Environm. Microbiol. – 2009. – P. 4958 – 4966.
237. **Dahlback, B.** Microbial investigations of surface microlayers water column, ice and sediment in the Arctic ocean / B. Dahlback, L.A. Gunnarsson, M. Hermansson, S. Kjelleberg // Marine Ecology. – 1982. – v. 9. – № 3. – P. 101 – 109.
238. **Davey, M.C.** The effects of freezing and desiccation on photosynthesis and survival of terrestrial Antarctic algae and cyanobacteria / M.C. Davey // Polar Biol. – 1989. – № 10. – P. 29 – 36.
239. **Davey, M.E.** Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics / M.E. Davey, G.A. O'Toole // Microbiology and molecular biology reviews. – 2000. – V. 64. – № 4. – P. 847 – 867.
240. **Deccho, A.W.** Microbial exopolymer secretion in ocean environments: their role in food webs and marine processes / A.W. Deccho // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. – 1990. – № 28. – P. 73 – 153.
241. **Dobretsov, S.** Facilitation and inhibition of larval attachment of the bryozoans *Bugula neritina* in association with mono-species and multi-species biofilms / S. Dobretsov, P.-Y. Qian // Journal Experimental Marine Biology Ecology. – 2006. – № 333. – P. 263 – 264.
242. **Dobretsov, S.** Marine biofilms. Ch. 9. In: Dürr S., Thomason J.C. (eds.). Biofouling / S. Dobretsov. – India, New Delhi: Aptara Inc., 2010. – P. 123 – 137.
243. **Dobretsov, S.** The effect of quorum sensing blockers on the formation of marine microbial communities and larval attachment / S. Dobretsov, H.-U. Dahms, Y.L. Huang, M. Wahl, P.-Y. Qian // FEMS Microbiology Ecology/ - 2007. – № 60. – P. 177 – 188.

244. **Dürr, S.** Biofouling: 1st ed. / S. Dürr, J.C. Thomason (eds.). – India, New Delhi: Aptara Inc., 2010. – 456 p.
245. Ecology of cyanobacteria II: Their diversity in space and time / ed. Whitton B.A. – Berlin Heidelberg: Springer Science+Business Media B.V., 2012. – 760 p.
246. **Elasri, M.O.** Study of the response of a biofilm bacterial community to UV radiation / M.O. Elasri, R.V. Miller // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1999. – № 65. – P. 2025–2031.
247. **Elster, J.** Feasibility studies on future phycological research in polar regions / J. Elster, J. Svoboda, S. Ohtani, H. Kanda // *Polar Bioscience.* – 2002. – № 15. – P. 114 – 122.
248. **Fenchel, T.** Artificial cyanobacterial mats: structure and composition of the biota / T. Fenchel // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1998. – № 14. – P. 235 – 240.
249. **Flemming, H.-C.** Physico-chemical properties of biofilms. In: Evans L.V. (ed.). *Biofilms: Recent Advances in their Study and Control* / H.-C. Flemming, J. Wingender, T. Griebel, C. Mayer. – Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 2001. – P. 19 – 34.
250. **Fletcher, M.** Bubble contact angle method for evaluating substratum interfacial characteristics and its relevance to bacterial attachment / M. Fletcher, K.C. Marshall // *Appl Environ Microbiol.* – 1982. – Jul; № 44(1). – P. 184 – 192.
251. **Forster, R.M.** Biodiversity-ecosystem function relationship in microphytobenthic diatoms of the Westerschelde estuary / R.M. Forster, V. Creach, K. Sabbe, W. Vyverman, L.J. Stal // *Marine Ecology Progress Series.* – 2006. – № 311. – P. 191 – 201.
252. **Fouilland, E.** Autotrophic carbon assimilation and biomass from size-fractionated phytoplankton in the surface waters across the subtropical frontal zone (Indian Ocean) / E. Fouilland, C. Descolas-Gros, C. Courties, V. Pons // *Polar Biol.* – 1999. – № 21. – P. 90 – 96.
253. **Fuller, N.J.** Molecular analysis of picocyanobacterial community structure along an Arabian Sea transect reveals distinct spatial separation of lineages / N.J. Fuller, G.A. Tarran, M. Yallop, K.M. Orcutt, D.J. Scanlan // *Limnol Oceanogr.* – 2006. – № 51. – P. 2515 – 2526.

254. **Gerchakov, S.M.** Succession of periphytic microorganisms on metal and glass surfaces in natural seawater / S.M. Gerchakov, D.S. Marszalek, F.J. Roth, L.R. Udey // Paper presented at the 4th International congress on marine corrosion and fouling, Juan-les-Pins. – Antibes (France), 14 – 19 June, 1976. – 27 p.
255. **Glover, H.E.** Contribution of *Synechococcus* spp. To size-fractioned primary productivity in three water masses in the Northwest Atlantic Ocean / H.E. Glover, L. Campbell, B.B. Prezelin // Mar. Biol. – 1986. – № 91. – P. 193.
256. **Gradinger, R.** Picocyanobacteria in the high Arctic / R. Gradinger, J. Lenz // Mar Ecol Prog Ser. – 1989. – V. 52. – P. 99 – 101.
257. **Gradinger, R.** Seasonal occurrence of picocyanobacteria in the Greenland Sea and central Arctic Ocean / R. Gradinger, J. Lenz // Polar Biol. – 1995. – № 15. – P. 447 – 452.
258. **Graham, L.E.** *Cyanobacteria (Chloroxybacteria)*. Algae / L.E. Graham, L.W. Wilcox. – Upper Saddle River, New Jersey: Prentice-Hall, Inc., 2000. – P. 97 – 131.
259. **Hawes, I.** Desiccation and recovery of Antarctic cyanobacterial mats / I. Hawes, C. Howard-Williams, W.F. Vincent // Polar Biol. – 1992. – № 12. – P. 587 – 594.
260. **Hawes, I.** Filamentous green algae in freshwater streams on Signy Island, Antarctica / I. Hawes // Hydrobiology. – 1989. – № 172. – P. 1 – 18.
261. **Henrici, A.T.** Freshwater bacteria: I. A direct microscopic technique / A.T. Henrici // J. Bacteriol. – 1933. – № 25 (3). – P. 277-286.
262. **Hermansson, M.** Utilization of surface localized substrate by non-adhesive marine bacteria / M. Hermansson, K.C. Marshall // Microb. Ecol. – 1985. – № 11. – P. 91 – 105.
263. **Holm-Hansen, O.** Polar Marine Phytoplankton. In: Bitton G. (ed.). Encyclopedia of Environmental Microbiology, vol. 5 / O. Holm-Hansen, E. Sakshaug. – New York, John Wiley & Sons, Inc., 2002. – P. 2554 – 2565.
264. **Hughes, K.A.** A novel Antarctic microbial endolithic community within gypsum crusts / K.A. Hughes, B. Lawley // Environ Microbiol. – 2003. – № 5. – P. 555 – 565.

265. **Itturiaga, R.** Chroococcoid *Cyanobacteria*: A significant component in the food web dynamics of the open ocean / R. Itturiaga, B.G. Mitchell // *Mar Ecol Progr Ser.* – 1986. – № 28. – P. 291 – 297.
266. **Iverson, W.P.** Biological corrosion. In: Fontana M.G., Staehle R.W. (eds). *Advances in corrosion science. Vol. 2.* / W.P. Iverson. – New York: Plenum Press, 1972. – P. 1- 42.
267. **Jenkinson, H.F.** Biofilms adhere to stay / H.F. Jenkinson, H.M. Lappin-Scott // *Trends in Microbiology.* – 2001. – № 9. P. 9 – 10.
268. **Jiao, N.-Z.** Size structures of microplankton biomass and production in Jiaozhou Bay, China / N.-Z. Jiao, R. Wang // *J. Plankton Res.* – 1994. – № 16. – P. 1609 – 1625.
269. **Jones, P.R.** Bacterial community structure of biofilms on artificial surfaces in an estuary / P.R. Jones, M.T. Cottrell, D.L. Kirchman, S.C. Dexter // *Microbial Ecology.* – 2007. – № 53. – P. 153 – 162.
270. **Kaplan, L.A.** Diel fluctuations in bacterial activity on streambed substrata during vernal algal blooms: Effects of temperature, water chemistry, and habitat / L.A. Kaplan, T.L. Bott // *Limnol. Oceanogr.* – 1989. – № 34. – P. 718 – 733.
271. **Karsten, U.** Seasonality in UV-absorbing compounds of cyanobacterial mat communities from an intertidal mangrove flat / U. Karsten, J. Maier, F. Garcia-Pichel // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1998. – № 16. – P. 37 – 44.
272. **Kjelleberg, S.** Mechanisms of bacterial adhesion at gas-liquid interfaces. In: Savage D.C., Fletcher M. (eds.). *Bacterial Adhesion: Mechanisms and Physiological Significance* / S. Kjelleberg. – New York, Plenum Press, 1985. – P. 163 – 194.
273. **Kjellerup, B.V.** Microbial diversity in biofilms from corroding heating systems / B.V. Kjellerup, T.R. Thomsen, J.L. Nielsen, B.H. Olensen, O. Frølund, P.H. Nielsen // *Biofouling.* – 2005. – № 21. – P. 19 – 29.
274. **Komárek, J.** Cyanobacterial taxonomy: Current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches / J. Komárek // *Algae.* – 2006. – № 21. – P. 349 – 75.

275. **Komárek, J.** *Cyanoprokaryota*. 1 Teil: *Chroococcales*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1 / J. Komárek, K. Anagnostidis. – Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 1995. – 523 p.
276. **Komárek, J.** *Cyanoprokaryota*. 2 Teil: *Oscillatoriales*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2 / J. Komárek, K. Anagnostidis. – 2005. – München: Elsevier GmbH, 2005. – 759 p.
277. **Komárek, J.** Modern approach to the classification system of cyanophytes. Teil 2 – *Chroococcales*. Arch. Hydrobiol. / J. Komárek, K. Anagnostidis // Algolog. Stud. – 1986. – № 43. – P. 157 – 226.
278. **Komárek, J.** Modern approach to the classification system of cyanophytes. Teil 4 – *Nostocales*. Arch. Hydrobiol. / J. Komárek, K. Anagnostidis // Algolog. Stud. – 1989. – № 56. – P. 247 – 345.
279. **Koster, M.** Ecology of marine microbial biofilms. In: Bitton G. Encyclopedia of environmental microbiology / M. Koster, L.A. Meyer-Reil. – New York, John Wiley & Sons, Inc., 2002. – P. 1081 – 1091.
280. **Kozmér, A.** Succession of marine fouling on experimental ship coatings in tropical waters, Oman: Master thesis in Environmental & Molecular Biology / A. Kozmér. – Denmark, Roskilde: Roskilde University, 2010. – 182 p.
281. **Krogh, A.** On the organic matter, given of by algen / A. Krogh, E. Lange // Biochemical J. – 1930. – V. 24. – P. 1666 – 1671.
282. **Kuznetsov, S.I.** Biology of oligotrophic bacteria / S.I. Kuznetsov, G.A. Dubinina, N.A. Lapteva // Ann. Rev. Microbiol. – 1979. – V. 33. – P. 377 – 387.
283. **LaQue, F.L.** Corrosion in the ocean / F.L. LaQue // Paper presented at the Symposium on Marine Electrochemistry, 142nd Natl. Meeting of the Electrochemical Soc. – Miami Beach, October 8 – 13, 1972.
284. **Larned, S.T.** A prospectus for periphyton: recent and future ecological research / S.T. Larned // J.N. Am. Benthol. Soc. – 2010. – № 29 (1). – P. 182 – 206.
285. **Lawrence, J.R.** Determination of diffusion coefficients in biofilms by confocal laser microscopy / J.R. Lawrence, G.M. Wolfaardt, D.R. Korber // Appl. Environ. Microbiol. – 1994. – № 60. – P. 1166 – 1173.

286. **Legendre, L.** Environmental control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75°N) / L. Legendre, M. Gosselin, H.J. Hirsch, G. Katner, G. Rosenberg // *Mar Ecol Prog Ser.* – 1993. – № 98. – P. 297 – 313.
287. **Leis, A.** Activity and carbon transformations in biofilms. In: Bitton G. *Encyclopedia of environmental microbiology* / A. Leis, H.-C. Flemming. - New York: John Wiley & Sons, Inc., 2002. – P. 81 – 92.
288. **Levin, D.** Les microbes dans les regions arctiques / D. Levin // *Ann. linst. Pasteur.* – 1899. – V. 13. – P. 558 – 567.
289. **Lewandowski, Z.** Structure and function of biofilms. In: Evans L.V. (ed.). *Biofilms: Recent Advances in their Study and Control* / Z. Lewandowski. – Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 2000. – P. 1–17.
290. **Lewkowicz, A.G.** Poles Apart: A study in contrasts / A.G. Lewkowicz. – Canada, Ottawa: University of Ottawa Press, 1999. – 237 p.
291. **Little, B.J.** Factors influencing the adhesion of microorganisms to surfaces / B.J. Little, P. Wagner, J.S. Maki, M. Walsh, R. Mitchell // *J. Adhesion.* – 1986. – № 20. – P. 187 – 210.
292. **Lock, M.A.** Attached microbial communities in rivers / M.A. Lock // *Aquatic Microbiology: an Ecological Approach* (ed. T.E. Ford). – 1993. – P. 113 – 138.
293. **Lock, M.A.** Microcalorimetric approach to determine relationships between energy supply and metabolism in river epilithon / M.A. Lock, T.E. Ford // *Appl Environ Microbiol.* – 1985. – Feb; № 49(2). – P. 408 – 412.
294. **Maier, R.M.** *Environmental microbiology*. 2nd ed. / R.M. Maier, I.L. Pepper, C.P. Gerba. – Academic Press, 2009. – 621 p.
295. **Maki, J.S.** Biofouling in the marine environment. In: Bitton G. *Encyclopedia of environmental microbiology* / J.S. Maki, R. Mitchell. – New York, John Wiley & Sons, Inc., 2002. – P. 610 – 619.
296. **Makin, S.A.** The influence of A-band and B-band lipopolysaccharide on the surface characteristics and adhesion of *Pseudomonas aeruginosa* to surfaces / S.A. Makin, T.J. Beveridge // *Microbiology.* – 1996. – № 142. – P. 299 – 307.

297. **Marchant, H.J.** The distribution and abundance of chroococcoid cyanobacteria in the Southern Ocean / H.J. Marchant, A.T. Davidson, S.W. Wright // Proc NIPR Symp Polar Biol. – 1987. – № 1. – P. 1 – 9.
298. **Marshall, K.S.** Ecophysiological and biochemical aspects of phylogenetically diverse groups. In: Balows A. et al. (eds.). The Prokaryotes / K.S. Marshall. – New York: Springer-Verlag, 1992. – P. 262 – 275.
299. **Marshall, K.C.** Mechanism of the initial events in the sorption of marine bacteria to surfaces / K.C. Marshall, R. Stout, R. Mitchell // Journal of Genetic Microbiology. – 1971. – № 68. – P. 337 – 348.
300. **Meyer-Reil, L.-A.** Final report of the research programme “Structure and function analysis of natural microbial communities” / L.-A. Meyer-Reil, F. Neudorfer, M. Koster. – German Research Council, 1998.
301. **Miyashita, H.** Chlorophyll a as a major pigment / H. Miyashita, H. Ikemoto, N. Kurano, K. Adachi, M. Chihara, S. Miyashi // Nature. – 1996. – № 383. – P. 402.
302. **Moskvina, M.I.** Morphology and pigment composition of the marine unicellular cyanobacteria: Abstr.: The XIXth Ann. Meet. Japan. Soc. Phycology, Kochi, Japan, 1995 / M.I. Moskvina, K. Kohata, M.M. Watanabe // The Japanese Journal of Phycology (S-rui). – 1995. – V. 43. – № 1. – P. 86.
303. **Moss, J.A.** Stability and change in estuarine biofilm bacterial community diversity / J.A. Moss, A. Nocker, J.E. Lepo, R.A. Snyder // Applied Environmental Microbiology. – 2006. – № 72. – P. 5679 – 5688.
304. **Mudryk, Z.J.** The occurrence and activity of sulphate-reducing bacteria in the bottom sediments of Gulf of Gdansk / Z.J. Mudryk, B. Podgorska, A. Ameryk, J. Bolatek // Oceanologia. – 2000. – № 42 (1). – P. 105 – 117.
305. **Mueller, D.R.** Extremophiles, extremotrophs and broadband pigmentation strategies in a high arctic ice shelf ecosystem / D.R. Mueller, W.F. Vincent, S. Bonilla, I. Laurion // FEMS Microbiology Ecology. – 2005. – № 53. – P. 73 – 87.
306. **Munn, C.B.** Marine microbiology: Ecology & Applications / C.B. Munn. - Bios Scientific Publishers, 2004. – 229 p.

307. **Murphy, L.S.** The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic / L.S. Murphy, E.M. Haugen // *Limnol Oceanogr.* – 1985. – № 30. – P. 47 – 58.
308. **Nickels, J.S.** Effect of manual brush cleaning on biomass and community structure of microfouling film formed on aluminum and titanium surfaces exposed to rapidly flowing seawater / J.S. Nickels, R.J. Bobbie, D.F. Lott, R.F. Martz, P.H. Bensos, D.C. White // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1981. – № 41 (6). – P. 1442 – 1453.
309. **Nienow, J.A.** Terrestrial lithophytic (rock) communities. In: Friedmann E.I., Thistle A.B. (eds.). *Antarctic microbiology.* – New York: Wiley, 1993. – P. 343 – 412.
310. **Nocker, A.** Influence of an oyster reed on development of the microbial heterotrophic community on an estuary biofilm / A. Nocker, J.E. Lepo, R.A. Snyder // *Applied Environmental Microbiology.* – 2004. – № 70. – P. 6834 – 6845.
311. **Odate, T.** Physical and chemical properties of surface water in the Southern Ocean in summer 1991/92 / T. Odate, M. Fukuchi // *Proc NIPR Symp Polar Biol.* – 1995. – № 8. – P. 77 – 85.
312. **Olson, R.J.** Pigments, size and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans / R.J. Olson, S.W. Chisholm, E.R. Zettler, E.V. Armbrust // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – № 35. – P. 45 – 58.
313. **Oren, A.** A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code / A. Oren // *Int J Syst Evol Microbiol.* – 2004. – № 54. – P. 1895 – 1902.
314. **O'Toole, G.** Biofilm formation as microbial development / G. O'Toole, H.B. Kaplan, R. Kolter // *Annual Review Microbiology.* – 2000. – № 54. – P. 49 – 79.
315. **Paerl, H.W.** Evaluation of nutrient limitation of CO₂ and N₂ fixation in marine microbial mats . H.W. Paerl, S.B. Joye, M. Fitzpatrick // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1993. – № 101. – P. 297 – 306.
316. **Paerl, H.W.** Marine plankton. Ch. 5. In: Potts M., Whitton B. (eds.). *The biology and ecology of cyanobacteria* / H.W. Paerl. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2000. – P. 121 – 148.

317. **Paul, J.H.** Evidence for separate adhesion mechanisms for hydrophilic and hydrophobic surfaces in *Vibrio proteolytica* / J.H. Paul, W.H. Jeffrey // Appl. Environ. Microbiol. – 1985. – Aug; № 50 (2). – P. 431 – 437.
318. **Pedersen, K.** Factors regulating microbial biofilm development in a system with slowly flowing seawater / K. Pedersen // Appl. Environ. Microbiol. – 1982. – № 44 (5). – P. 1196 – 1204.
319. **Pinckney, J.** Impacts of seasonality and nutrients on microbial mat community structure and function / J. Pinckney, H.W. Paerl, M. Fitzpatrick // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1995. – № 123. – P. 207 – 216.
320. **Pinckney, J.** Ecophysiology of stromatolitic microbial mats, Stocking Island, Exuma Cays, Bahamas / J. Pinckney, H.W. Paerl, R.P. Reid, B. Bebout // Microb. Ecol. – 1995. – № 29. – P. 19 – 37.
321. **Qian, P.-Y.** Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling, aquaculture, and conservation management / P.-Y. Qian, S.C.K. Lau, H.-U. Dahms, S. Dobretsov, T. Harder // Marine Biotechnology. – 2007. – № 9. – P. 399 – 410.
322. **Quesada, A.** Strategies of adaptation by Antarctic cyanobacteria to ultraviolet radiation / A. Quesada, W.F. Vincent // Eur J Phycol. – 1997. – № 32. – P. 335 – 342.
323. **Quintero, E.J.** Evidence for the adhesive function of the exopolysaccharide of hyphomonas strain MHS-3 in its attachment to surfaces / E.J. Quintero, R.M. Weiner // Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – № 61 (5). – P. 1897 – 1903.
324. **Railkin, A.I.** Marine Biofouling: Colonization Processes and Defenses / A.I. Railkin. – Boca Raton, Fla.: CRC Press, 2004. – 303 p.
325. **Rheinheimer, G.** Aquatic microbiology: 4th Edition / G. Rheinheimer. – New York: John Wiley & Sons, Inc., 1991. – 393 p.
326. **Rippka, R.** Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria/ R Rippka, J. Deruelles, J.B. Waterbury, M. Herdman, R. Y. Stanier // J Gen Microbiol. – 1979. – № 111. – P. 1 – 61.

327. **Rittman, B.R.** Biofilm detachment. In: Bitton G. (ed.). Encyclopedia of environmental microbiology / B.R. Rittman, C.S. Laspidou. – 2002. – New York: John Wiley & Sons, Inc., 2002. – P. 544 – 550.
328. **Rittschof, D.** Biofilms, bioadhesion, corrosion and biofouling. In: Fingerman M., Nagabhushanam R., Thompson M.-F. (eds.). Recent advances in marine biotechnology, V. 3 / D. Rittschof. – Enfield, N.H.: Science Publishers, 1999. – P. 245 – 257.
329. **Robineau, B.** Ultraphytoplankton abundances and chlorophyll a concentrations in ice-covered waters of northern seas / B. Robineau, L. Legendre, C. Michel, W. Schneider, S. Pesant // Journal of plankton research. – 1999. – V. 21. – № 4. – P. 735 – 755.
330. **Šabacká, M.** Response of cyanobacteria and algae from Antarctic wetland habitats to freezing and desiccation stress / M. Šabacká, J. Elster // Polar Biology. – 2006. – № 30. – P. 31 – 37. – DOI: 10.1007/s00300-006-0156-z.
331. **Saito, M.A.** Production of cobalt binding ligands in a *Synechococcus* feature at the Costa Rica Upwelling Dome / M.A. Saito, G. Rocap, J.W. Moffett // Limnol. Oceanogr. – 2005. – № 50. – P. 279 – 290.
332. **Schopf, J.W.** The fossil record: tracing the roots of the cyanobacterial lineage. In: Whitton B.A., Potts M., (eds). The ecology of cyanobacteria. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. – P. 13 – 35.
333. **Seaburg, K.G.** Temperature growth responses of algal isolates from Antarctic oases / K.G. Seaburg, A.C. Parker, R.A. Wharton Jr., G.M. Simmons // J. Phycol. – 1982. – № 17. – P. 353 – 360.
334. **Shapiro, L.P.** Seasonal distribution and temperature tolerance of *Synechococcus* in Boothbay Harbor, Maine / L.P. Shapiro, E.M. Haugen // Estuarine and coastal Shelf Science. – 1988. – № 26. – P. 517 – 525.
335. **Shea, C.** Comparision of the adhesion properties of *Deleya marina* and the exopolysaccharide-defective mutant strain DMR / C. Shea, J.W. Nunley, J.C. Williamson, H.E. Smith-Somerville // Appl. Environ. Microbiol. – 1991. – № 57 (11). – P. 3107 – 3113.

336. **Stanier, R.Y.** Proposal to place the nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria / R.Y. Stanier, W.R. Sistrom, T.A. Hansen, B.A. Whitton, R.W. Castenholz, N. Pfennig, V.N. Gorlenko, E.N. Kondratieva, K.E. Eimhjellen, R. Whittenbury, R.L. Gherna, H.G. Truper // Int. J. Syst. Bact. – 1978. – № 28. – P. 335 – 336.
337. **Starr, M.P.** Section B: The phototrophic prokaryotes. V. 1 / M.P. Starr, H. Stolp, H.G. Truper, A. Balows, H.G. Shlegel (ed.). – Berlin: Springer-Verlag, 1981. – P. 197 – 256.
338. **Stoodley, P.** Biofilms as complex differentiated communities / P. Stoodley, K. Sauer, D.G. Davies, J.W. Costerton // Annual Review Microbiology. – 2002. – № 56. – P. 187 – 209.
339. **Tang, E.P.Y.** Strategies of thermal adaptation by high latitude cyanobacteria / E.P.Y. Tang, W.F. Vincent // New Phytol. – 1999. – № 142. – P. 315 – 323.
340. **Teplinskaya, N.G.** The bacterioplankton of the Barents and Kara seas / N.G. Teplinskaya, O.N. Dudarenko // I.C.E.S. – 1984. – № L:4. – P. 1 – 18.
341. **Tosteson, T.R.** Aggregation-adhesion enhancing macromolecules and specificity of marine microbial surface interactions / T.R. Tosteson, R. Revuelta, B.R. Zaidi, S.H. Imam, R.F. Bard // J. Colloid Interface Sci. – 1985. – № 104. – P. 60 – 71.
342. **Tosteson, T.R.** Enhancement of adhesion of the marine *Chlorella vulgaris* to glass / T.R. Tosteson, W.A. Corpe // Can. J. Microbiol. – 1975. – № 21 (7). – P. 1025 – 1031.
343. **Underwood, G.J.C.** Patterns in microphytobenthic primary productivity: species-specific variation in migratory rhythms and photosynthesis in mixed species biofilms / G.J.C. Underwood, R.G. Perkins, M.C. Consalvey et al. // Limnology and Oceanography. – 2005. – № 50. – P. 755 – 767.
344. **Vandevivere, P.** Attachment stimulates exopolysaccharide synthesis by a bacterium / P. Vandevivere, D.L. Kirchman // Applied Environmental Microbiology. – 1993. – № 59. – P. 3280 – 3286.
345. **Vincent, W.F.** Antarctic stream ecosystems: physiological ecology of a blue green algal epilithon / W.F. Vincent, C.H. Williams // Freshwater Biology. – 1986. – № 16. – P. 219 – 233.

346. **Vincent, W.F.** Arctic microbial ecosystems and impacts of extreme warming during the International Polar Year / W.F. Vincent, L.G. Whyre, C. Lovejoy, C.W. Greer et al. // Polar Science. – 2009. – DOI:10.1016/j.polar.2009.05.004.
347. **Vincent, W.F.** Cold tolerance in cyanobacteria and life in the cryosphere. In: Seckbach J. (ed.). Algae and cyanobacteria in extreme environments / W.F. Vincent. – Heidelberg: Springer, 2007. – P. 287 – 301.
348. **Vincent, W.F.** Cyanobacterial dominance in the polar regions. In: Whitton B.A., Potts M. (eds.). Ecology of the Cyanobacteria: their Diversity in Time and Space. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000 a. – P. 321 – 340.
349. **Vincent, W.F.** Ecosystems on ice: the microbial ecology of Markham Ice Shelf in the High Arctic / W.F. Vincent, D.R. Mueller, S. Bonilla // Cryobiology. – 2004. – № 48. – P. 103 – 112.
350. **Vincent, W.F.** Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism / W.F. Vincent // Antarctic Science. – 2000 c. – № 12. – P. 374 – 385.
351. **Vincent, W.F.** Microbial Ecosystems of Antarctica / W.F. Vincent. – United Kingdom: Cambridge University Press, 1988. – 304 pp.
352. **Vincent, W.F.** Microbial niches in the polar environment and the escape from UV radiation in non-marine habitats. In: Battaglia B., Valencia J., Walton D. (eds.). Antarctic communities: species, structure and survival / W.F. Vincent, A. Quesada. – 1997. – UK: Cambridge University Press, 1997. – P. 388 – 395.
353. **Vincent, W.F.** Phylogenetic diversity of picocyanobacteria in Arctic and Antarctic ecosystems. In: Brylinsky M., Bell C., Johnson-Green P. (eds.). Microbial biosystems: new frontiers: Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology / W.F. Vincent, J. Bowman, L. Powell, T. McMeekin. – Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, 2000 b. – P. 317 – 322.
354. **Vincent, W.F.** Ultraviolet radiation effects on cyanobacteria: implications for Antarctic microbial ecosystems / W.F. Vincent, A. Quesada // Antarctic Res Ser. – 1994. – № 62. – P. 111 – 124.
355. **Wahl, M.** Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects / M. Wahl // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1989. – № 58. – P. 175 – 189.

356. **Waleron, M.** Allochthonous inputs of riverine picocyanobacteria to coastal waters in the Arctic Ocean / M. Waleron, K. Waleron, W. Vincent, A. Wilmotte // FEMS Microbiol Ecol. – 2007. – № 59. – P. 356 – 365.
357. **Waterbury, J.B.** Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. In: Platt T., Li W.K.W. (eds.). Photosynthetic picoplankton // Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1986. – № 214. – P. 71 – 120.
358. **Waterbury, J.B.** Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium / J.B. Waterbury, S.W. Watson, R.R.L. Guillard, L.E. Brand // Nature. – 1979. – № 277. – P. 293 – 294.
359. **Whitton, B.A.** Diversity, ecology and taxonomy of the cyanobacteria. In: Mann N.H., Carr N.G. (eds.). Photosynthetic prokaryotes. – New York: Plenum Press, 1992. – P. 1 – 51.
360. **Whitton, B.A.** Ecology of Cyanobacteria II: their diversity in space and time / B.A. Whitton. – Springer Science + Business Media B.V., 2012. – 669 p. – DOI 10.1007/978-94-007-3855-3_1.
361. **Whitton, B.A.** The Ecology of Cyanobacteria: their diversity in time and space / B.A. Whitton, M. Potts – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. – 689 p.
362. **Webster, N.S.** Metamorphosis of a scleractinian coral in response to microbial biofilms / N.S. Webster, L.D. Smith, A.J. Heyward et al. // Applied Environmental Microbiology. – 2004. – № 70. – P. 1213–1221.
363. **Wilderer, P.A.** Structure and function of biofilms / P.A. Wilderer, W.G. Characklis. – New York: John Wiley & Sons, Inc., 1989. – P. 5 – 17.
364. **Williams, V.** Pseudomonas fluorescens adhesion and transport through porous media are affected by lipopolysaccharide composition / V. Williams, M. Fletcher // Appl. Environ. Microbiol. – 1996. – № 62 (1). – P. 100 – 104.
365. **Wilmotte, A.** Molecular and pigment studies of the picoplankton in a region of Southern Ocean (42 - 45° S, 141 - 144°E) in March 1998 / A. Wilmotte, C. Demonceau, A. Goffart, J.-H. Hecq et al. // Deep-Sea Res II. – 2002. – № 49. – P. 3351 – 3363.

366. **Wolfaardt, G.M.** Bioaccumulation of the herbicide dichlofor in extracellular polymers and its utilization by a biofilm community during starvation / G.M. Wolfaardt, J.R. Lawrence, R.D. Robarts, D.E. Caldwell // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1995. – № 61. – P. 152 – 158.
367. World Register of Marine Species (WoRMS). www.marinespecies.org.
368. **Zaidi, B.R.** Microbial specificity of metallic surfaces exposed to ambient seawater / B.R. Zaidi, R.F. Bard, T.R. Tosteson // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1984. – № 48 (3). – P. 519 – 524.
369. **Zakhia, F.** Cyanobacteria in cold ecosystems. In: Margesin R., Schinner F., Marx J.C., Gerday C. (eds.). *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology* / F. Zakhia, A.D. Jungblut, W.F. Vincent, A. Wilmotte. - Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. – P. 121 – 135.
370. **Zhang, L.H.** Quorum sensing and signal interference: diverse implications / L.H. Zhang, Y.H. Dong // *Molecular Microbiology*. – 2004. – № 53. – P. 1563 – 1571.
371. **ZoBell, C.E.** The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surfaces / C.E. ZoBell, E.C. Allen // *J. Bacteriol.* – 1935. – № 29 (3). – P. 239 – 251.
372. **ZoBell, C.E.** The effect of solid surfaces upon bacterial activity / C.E. ZoBell // *J. Bacteriol.* – 1943. – № 46. – P. 39 – 56.
373. **Zubkov, M.V.** Picoplankton community structure on the Atlantic Meridional Transect: a comparison between seasons / M.V. Zubkov, M.A. Sleigh, P.H. Burkill, R.J.G. // *Prog Oceanogr.* – 2000. – № 45. – P. 369 – 386.
374. **Zwirgmaier, K.** Basin-scale distribution patterns of picocyanobacteria lineages in the Atlantic Ocean / K. Zwirgmaier, J.L. Heywood, K. Chamberlain, E.M.S. Woodward, M.V. Zubkov, D.J. Scanlan // *Environ Microbiol.* – 2007. – № 9. – P. 1278 – 1290.

Сведения о количестве отобранных проб и выполненных анализов и определений в ходе исследований

Характер определения	Количество
Пробы для гидролого-гидрохимических анализов	57
Пробы планктона	59
Пробы эпилимтона	210
Из них для разработки методики количественных микробиологических исследований эпилимтона	171
Пробы обрастаний для определения видового состава цианобактерий	283
Из них:	
Пробы без цианобактерий	140
Пробы с цианобактериями	143
С каменистых субстратов	114
С деревянных субстратов	8
С металлических субстратов	5
С стеклянных субстратов	3
С поверхностей животных	3
С поверхностей макрофитов	3
С других субстратов (бетон, резина, песок, детрит)	7
Препараты «раздавленная капля» для определения таксономического состава цианобактерий обрастания	543
Определение общей численности бактерий для разработки методики микробиологического исследования эпилимтона	174
Определение общей численности цианобактерий для разработки методики микробиологического исследования эпилимтона	144
Определение биомассы цианобактерий для разработки методики микробиологического исследования эпилимтона	144
Определение гидролого-гидрохимических параметров	570
Определение общей численности бактерий по прямому счету под люминесцентным микроскопом.	277
Из них:	
Бактериопланктона	160
Бактериоэпилимтона	117
Определение общей численности цианобактерий	269
Из них:	
Пикоцианобактерий	152
Цианоэпилимтона	117
Определение биомассы цианобактерий	269
Из них:	
Пикоцианобактерий	152
Цианоэпилимтона	117
Разведения проб	313
Из них:	
Планктона	118
Эпилимтона	195
Посевы проб на плотные питательные среды	234
Из них:	
Планктона	117
Эпилимтона	117
Итого отобранных проб	609
Итого выполненных анализов	2367

Приложение Б.

Количественные результаты гидролого-гидрохимических и микробиологических исследований планктона и эпилимтона Кольского залива Баренцева моря

Таблица Б-1 – Значения температуры, солености и рН воды исследованных станций Кольского залива.

Показатель Месяц, год	Температура, °C			Соленость, (M±m) ‰			pH, (M±m)		
	Номера станций								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	4	6	7	2±1	15±1	21±1	7,33±0,03	7,72±0,01	7,95±0,01
Ноябрь, 2012	2	2,5	5	8±1	19±2	31±2	7,03±0,08	7,41±0,03	7,42±0,03
Декабрь, 2012	0,5	1	0,5	7±1	19±2	22±2	7,25±0,03	7,72±0,02	7,74±0,01
Январь, 2013	0,5	2	2,5	10±2	25±3	32±2	7,37±0,02	7,65±0,05	7,73±0,04
Февраль, 2013	-1	-2	1,5	6±1	25±2	31±3	7,36±0,01	7,41±0,01	7,66±0,04
Март, 2013	0	0,3	0,5	7±1	22±3	21±2	7,29±0,05	7,50±0,04	7,60±0,02
Апрель, 2013	3	2,5	5	7±1	22±2	17±1	7,54±0,01	8,12±0,05	8,15±0,03
Май, 2013	8	7,5	7	9±1	19±1	29±2	7,45±0,03	7,95±0,02	8,24±0,02
Июнь, 2013	14,5	11,5	16,5	12±2	23±3	33±1	7,58±0,02	8,08±0,04	8,40±0,04
Июль, 2013	15	14	14,5	5±1	17±1	23±1	7,51±0,01	8,00±0,05	8,35±0,01
Август, 2013	10	11,5	11,5	10±2	19±1	34±0	7,48±0,04	7,96±0,03	8,10±0,03
Сентябрь, 2013	12,5	11	11,5	16±2	29±2	33±1	7,39±0,01	7,83±0,02	7,95±0,02
Октябрь, 2013	7	6	7	11±2	23±3	28±1	7,35±0,02	7,95±0,03	7,80±0,02

Таблица Б-2 – Значения концентраций растворенного в воде кислорода, насыщение воды кислородом и его биохимическое потребление в водах исследованных станций Кольского залива.

Показатель Месяц, год	Растворенный кислород, (M±m) мгO ₂ /л			Насыщение воды кислородом, %			Биохимическое потребление кислорода, (M±m) мгO ₂ /л		
	Номера станций								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	7,02±0,6	7,12±1,1	7,02±0,7	53,6	57,3	58,1	1,42±0,2	1,85±0,5	1,54±0,2
Ноябрь, 2012	7,74±0,9	8,28±1,1	7,79±0,6	56,4	61,1	61,5	1,19±0,4	3,33±0,3	1,51±0,1
Декабрь, 2012	7,86±0,5	8,41±1,0	10,85±0,9	53,5	58,0	73,8	2,26±0,3	3,31±0,2	2,98±0,3
Январь, 2013	7,38±0,7	8,66±0,9	11,05±1,0	51,3	62,8	81,2	2,09±0,6	2,05±0,4	2,39±0,1
Февраль, 2013	12,49±0,9	13,45±0,6	14,32±1,1	82,4	87,0	100,5	3,49±0,5	3,58±0,2	2,33±0,3
Март, 2013	13,98±0,9	14,18±0,7	16,08±1,4	96,1	98,3	112,1	6,26±0,7	3,17±0,3	1,61±0,1
Апрель, 2013	8,48±0,6	8,65±0,6	11,81±1,3	63,6	64,0	93,5	5,7±0,2	3,4±0,5	1,1±0,2
Май, 2013	7,12±0,7	8,49±0,7	11,72±1,2	59,6	70,2	95,7	6,9±0,1	3,7±0,1	1,7±0,3
Июнь, 2013	7,22±0,5	8,74±1,0	12,20±1,1	71,0	80,3	125,5	4,1±0,4	2,6±0,2	2,3±0,4
Июль, 2013	7,25±0,6	8,62±0,9	12,10±1,0	72,1	83,8	118,9	3,2±0,2	2,1±0,4	2,1±0,2
Август, 2013	7,13±0,8	8,45±1,0	12,60±1,2	62,7	77,0	114,9	2,9±0,3	2,4±0,1	2,5±0,3
Сентябрь, 2013	7,24±1,0	8,21±1,1	10,10±0,9	67,6	74,1	92,2	1,3±0,2	1,9±0,1	1,7±0,1
Октябрь, 2013	7,15±0,9	8,00±1,3	9,10±0,7	59,2	64,5	75,3	1,39±0,3	1,8±0,2	1,67±0,2

Таблица Б-3 – Значения концентраций азот- и фосфорсодержащих биогенных веществ в водах исследованных станций.

Показатель Месяц, год	Аммонийный азот, (M±m) мкгNH ₄ ⁺ /л			Нитритный азот, (M±m) мкгNO ₂ ⁻ /л			Нитратный азот, (M±m) мкгNO ₃ ⁻ /л			Фосфаты, (M±m) мкгPO ₄ ³⁻ /л		
	Номера станций											
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	149,1 ±11,4	99,6 ±10,2	18,2 ±1,8	1,50 ±0,11	1,58 ±0,12	1,80 ±0,10	35,4 ±1,4	45,1 ±1,5	24,1 ±1,4	64,4 ±1,2	41,2 ±1,2	15,8 ±0,9
Ноябрь, 2012	301,4 ±15,3	84,5 ±11,9	19,0 ±2,5	2,72 ±0,17	1,65 ±0,14	2,20 ±0,14	46,0 ±1,4	43,3 ±1,4	25,7 ±1,2	64,8 ±1,4	44,9 ±1,5	15,1 ±0,8
Декабрь, 2012	167,2 ±16,3	84,7 ±12,5	22,0 ±2,9	1,65 ±0,12	1,48 ±0,11	2,34 ±0,18	47,1 ±2,1	35,3 ±1,7	21,1 ±1,1	69,8 ±0,9	45,7 ±1,2	15,7 ±1,1
Январь, 2013	175,8 ±19,4	150,5 ±15,2	29,6 ±2,4	1,20 ±0,11	1,98 ±0,18	1,65 ±0,12	48,9 ±3,2	25,0 ±1,3	24,3 ±1,7	67,5 ±1,5	49,3 ±0,8	13,4 ±0,6
Февраль, 2013	208,1 ±21,2	194,7 ±12,5	32,8 ±3,0	1,85 ±0,13	1,93 ±0,17	1,78 ±0,10	67,4 ±2,1	33,3 ±1,9	25,6 ±1,1	68,8 ±1,2	41,2 ±1,3	10,2 ±1,2
Март, 2013	543,2 ±34,1	180,5 ±11,5	39,4 ±3,5	1,67 ±0,15	1,52 ±0,13	2,03 ±0,20	69,6 ±1,6	45,9 ±2,4	22,9 ±1,5	65,1 ±1,1	41,3 ±1,0	14,0 ±1,0
Апрель, 2013	258,0 ±25,2	118,0 ±14,2	22,8 ±2,1	1,20 ±0,09	1,60 ±0,12	1,59 ±0,14	61,8 ±1,9	37,3 ±2,1	28,0 ±1,9	63,6 ±1,6	43,6 ±1,9	13,3 ±0,5
Май, 2013	378,2 ±27,1	185,2 ±18,1	26,4 ±2,4	1,74 ±0,18	4,58 ±0,26	1,49 ±0,20	72,2 ±2,0	46,6 ±2,5	27,6 ±1,7	60,1 ±1,3	42,1 ±1,1	14,7 ±1,2
Июнь, 2013	423,6 ±30,0	189,5 ±15,2	22,7 ±2,3	4,48 ±0,23	4,94 ±0,21	1,70 ±0,12	71,7 ±1,8	56,5 ±2,7	26,8 ±1,4	64,0 ±1,8	44,1 ±1,7	7,2 ±0,7
Июль, 2013	418,3 ±32,5	186,2 ±12,1	21,7 ±2,2	4,70 ±0,21	5,23 ±0,29	1,64 ±0,11	81,6 ±2,5	54,8 ±1,8	26,4 ±1,5	66,3 ±1,2	44,2 ±1,2	6,9 ±0,9
Август, 2013	427,4 ±27,1	173,3 ±11,5	23,5 ±2,5	2,54 ±0,19	3,54 ±0,20	1,97 ±0,17	90,0 ±2,4	52,9 ±2,4	33,3 ±2,4	65,4 ±1,1	42,7 ±1,6	8,6 ±0,8
Сентябрь, 2013	398,3 ±18,3	129,9 ±13,2	21,7 ±1,6	1,15 ±0,11	1,26 ±0,12	1,75 ±0,14	60,0 ±1,7	40,0 ±2,0	26,8 ±2,0	64,0 ±1,5	41,6 ±1,1	10,4 ±1,2
Октябрь, 2013	279,5 ±18,5	117,3 ±12,9	21,2 ±1,8	1,53 ±0,13	1,35 ±0,15	1,80 ±0,15	48,2 ±2,8	42,6 ±2,1	25,1 ±2,3	64,0 ±1,4	41,6 ±1,2	12,2 ±1,5

Таблица Б-4 – Результаты количественного учета общей численности и количества культивируемых гетеротрофных бактерий планктона и эпилимфотона исследованных станций.

Показа- тель	Общая численность бактериопланктона, ОЧБ-пл, (M±m)×10 ⁶ кл/мл			Общая численность бак- териозпилимфотона, ОЧБ-э/л, (M±m)×10 ⁶ кл/см ²			Общая численность культивируемого бактериопланктона, ОЧКБ-пл, (M±m)×10 ³ КОЕ/мл			Общая численность культивируемого бактериозпилимфотона, ОЧКБ-э/л, (M±m)×10 ³ КОЕ/см ²		
	Номера станций											
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Месяц, год	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>
Октябрь, 2012	0,596 ±0,065	2,207 ±0,703	1,176 ±0,244	8,980 ±2,440	15,239 ±4,780	6,892 ±0,764	6,873 ±1,124	19,000 ±2,057	14,380 ±1,258	12,557 ±1,354	11,341 ±0,689	11,870 ±1,648
Ноябрь, 2012	0,299 ±0,012	1,962 ±0,499	1,677 ±0,351	10,723 ±0,980	13,106 ±1,020	9,625 ±0,627	7,881 ±1,058	23,630 ±3,332	12,210 ±1,004	13,990 ±1,587	19,520 ±2,555	13,551 ±1,356
Декабрь, 2012	1,160 ±0,087	1,907 ±0,504	1,025 ±0,440	33,182 ±4,046	83,786 ±21,780	23,359 ±3,723	16,511 ±2,054	25,011 ±3,247	7,550 ±0,587	15,391 ±1,698	28,251 ±1,655	8,320 ±1,255
Январь, 2013	1,254 ±0,100	1,106 ±0,341	0,775 ±0,135	29,633 ±2,046	46,266 ±11,020	46,883 ±12,030	9,710 ±1,254	19,130 ±2,224	9,320 ±1,349	21,301 ±2,514	25,441 ±2,587	14,851 ±2,251
Февраль, 2013	0,810 ±0,110	0,693 ±0,258	0,631 ±0,200	73,200 ±13,380	58,688 ±15,010	27,598 ±8,340	8,002 ±1,387	15,640 ±1,258	9,210 ±0,987	32,570 ±2,684	26,031 ±2,316	10,650 ±1,412
Март, 2013	0,993 ±0,098	0,980 ±0,129	0,982 ±0,257	98,054 ±7,650	36,041 ±3,980	64,622 ±6,980	8,551 ±1,489	10,371 ±1,369	10,500 ±1,597	29,951 ±3,005	16,091 ±1,643	13,510 ±1,116

Продолжение таблицы Б-4.

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>
Апрель, 2013	0,999 ±0,083	1,401 ±0,125	1,973 ±0,367	74,220 ±17,440	33,951 ±9,810	49,337 ±5,030	9,980 ±1,127	14,900 ±2,547	13,900 ±1,895	23,081 ±2,541	16,730 ±1,222	9,841 ±1,209
Май, 2013	2,500 ±0,124	2,087 ±0,305	2,516 ±0,851	122,110 ±32,723	157,864 ±33,893	49,913 ±26,015	6,700 ±2,369	13,440 ±3,587	18,900 ±2,058	13,994 ±1,259	21,844 ±2,058	29,578 ±2,730
Июнь, 2013	4,958 ±0,233	7,040 ±0,742	5,533 ±0,988	49,362 ±25,882	22,455 ±8,142	12,848 ±5,281	9,300 ±0,458	23,400 ±2,579	24,380 ±1,598	6,800 ±1,112	7,900 ±0,354	4,350 ±1,044
Июль, 2013	1,719 ±0,163	3,020 ±0,547	2,473 ±0,257	91,432 ±11,970	46,392 ±4,439	39,506 ±13,980	13,000 ±1,235	25,000 ±6,287	13,000 ±1,993	26,000 ±1,354	14,000 ±1,166	14,000 ±1,952
Август, 2013	0,915 ±0,115	2,374 ±0,257	1,250 ±0,138	47,440 ±10,220	35,901 ±8,773	28,233 ±12,833	9,500 ±1,257	25,000 ±2,547	45,000 ±5,268	12,800 ±1,587	19,000 ±1,398	19,000 ±1,858
Сентябрь, 2013	0,892 ±0,096	1,764 ±0,068	1,318 ±0,158	55,914 ±15,610	16,429 ±6,171	5,211 ±1,518	5,000 ±1,365	25,000 ±3,548	25,000 ±3,658	13,047 ±1,658	12,988 ±1,346	12,470 ±1,900
Октябрь, 2013	0,742 ±0,089	1,854 ±0,195	1,233 ±0,143	37,087 ±9,304	15,998 ±5,279	6,309 ±1,468	6,832 ±1,874	23,850 ±2,547	20,430 ±1,547	13,854 ±1,247	12,065 ±1,547	11,934 ±1,230

Таблица Б -5 – Значения коэффициентов Ки и Кр для бактериоценозов планктона и эпилимтона исследованных станций.

Показатель Месяц, год	Кр, М×10 ³					
	Бактериопланктон			Бактериозеопилитон		
	Номера станций					
	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	0,09	0,12	0,08	0,72	1,34	0,58
Ноябрь, 2012	0,04	0,08	0,14	0,77	0,67	0,71
Декабрь, 2012	0,07	0,08	0,14	2,16	2,97	2,81
Январь, 2013	0,13	0,06	0,08	1,39	1,82	3,16
Февраль, 2013	0,1	0,04	0,07	2,25	2,25	2,6
Март, 2013	0,12	0,09	0,09	3,27	2,24	4,78
Апрель, 2013	0,1	0,09	0,14	3,22	2,03	5,01
Май, 2013	0,27	0,16	0,13	8,73	7,23	1,69
Июнь, 2013	0,74	0,3	0,23	7,26	2,84	2,95
Июль, 2013	0,13	0,12	0,19	3,52	3,31	2,82
Август, 2013	0,1	0,09	0,03	3,71	1,89	1,49
Сентябрь, 2013	0,18	0,07	0,05	4,29	1,27	0,42
Октябрь, 2013	0,11	0,12	0,18	2,68	1,33	0,57

Таблица Б-6 – Количественные результаты исследований пикопланктонных цианобактерий Кольского залива.

Показатель Месяц, год	Общая численность пикопланктонных цианобактерий, ОЦБ-пл, (M±m)×10 ³ кл/мл			Биомасса пикопланктонных циано- бактерий, БЦБ-пл, (M±m), мг/м ³			Средний объем клеток пико- планктонных цианобактерий, V ЦБ-пл, мкм ³		
	Номера станций								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	1,163±0,102	0,872±0,100	1,496±0,157	0,361±0,03	0,323±0,04	0,658±0,07	0,31	0,37	0,44
Ноябрь, 2012	0,160±0,045	0,879±0,095	1,009±0,133	0,059±0,02	0,229±0,02	0,323±0,04	0,37	0,26	0,32
Декабрь, 2012	0,230±0,087	0,290±0,024	0,59±0,064	0,101±0,04	0,133±0,01	0,260±0,03	0,44	0,46	0,44

Продолжение таблицы Б-6

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>
Январь, 2013	0,210±0,062	0,186±0,065	0,255±0,055	0,019±0,01	0,028±0,01	0,094±0,02	0,09	0,15	0,37
Февраль, 2013	0,141±0,068	0,151±0,034	0,201±0,049	0,056±0,03	0,056±0,01	0,042±0,01	0,40	0,37	0,21
Март, 2013	0,148±0,032	0,153±0,062	0,109±0,022	0,044±0,01	0,058±0,02	0,040±0,01	0,30	0,38	0,37
Апрель, 2013	0,150±0,066	0,160±0,044	0,17±0,035	0,045±0,02	0,059±0,02	0,046±0,01	0,30	0,37	0,27
Май, 2013	0,149±0,090	0,411±0,093	0,115±0,028	0,085±0,05	0,136±0,03	0,081±0,02	0,57	0,33	0,70
Июнь, 2013	1,099±0,085	1,256±0,121	3,845±0,135	0,484±0,04	0,490±0,05	2,884±0,10	0,44	0,39	0,75
Июль, 2013	1,687±0,123	3,313±0,236	2,001±0,139	0,591±0,04	1,027±0,07	1,241±0,09	0,35	0,31	0,62
Август, 2013	8,004±0,352	14,674±0,388	24,248±0,391	4,002±0,18	8,658±0,23	10,427±0,17	0,50	0,59	0,43
Сентябрь, 2013	4,813±0,218	6,801±0,247	6,631±0,344	1,925±0,09	2,448±0,15	1,923±0,10	0,40	0,60	0,29
Октябрь, 2013	2,146±0,259	4,052±0,199	4,224±0,167	0,773±0,09	2,107±0,10	1,563±0,06	0,36	0,52	0,37

Таблица Б-7 – Количественные результаты исследований эпиитонных цианобактерий Кольского залива.

Показатель Месяц, год	Общая численность цианобактерий, ОЦБ-э/л, (M±m)×10 ⁵ кл/см ²			Биомасса цианобактерий, БЦБ-э/л, (M±m), мг/м ²			Средний объем цианобактерий, V ЦБ-э/л, мкм ³		
	Номера станций								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Октябрь, 2012	13,116 ±4,933	4,777 ±1,258	7,777 ±1,354	9,614 ±2,88	2,422 ±0,64	33,440 ±5,82	0,73	0,51	4,30
Ноябрь, 2012	7,849 ±2,953	4,204 ±1,367	3,797 ±1,103	3,139 ±1,18	0,685 ±0,22	9,340 ±2,46	0,40	0,16	2,23
Декабрь, 2012	6,523 ±1,856	5,965 ±1,249	2,257 ±1,000	3,262 ±0,93	4,175 ±0,87	2,482 ±1,10	0,50	0,70	1,10
Январь, 2013	7,891 ±1,995	7,466 ±1,987	5,402 ±2,672	1,578 ±0,40	2,240 ±0,60	9,545 ±2,72	0,20	0,30	1,77
Февраль, 2013	10,964 ±4,045	2,322 ±1,100	1,281 ±1,394	4,386 ±0,82	0,139 ±0,07	1,153 ±1,25	0,40	0,06	0,90
Март, 2013	16,740 ±3,356	17,430 ±3,587	5,329 ±2,346	8,370 ±1,68	10,458 ±2,15	26,645 ±6,73	0,50	0,60	5,00
Апрель, 2013	18,847 ±3,668	20,240 ±3,923	5,111 ±2,556	13,193 ±2,57	20,240 ±3,92	34,295 ±6,71	0,70	1,00	3,80
Май, 2013	81,057 ±19,345	12,379 ±2,579	2,257 ±2,003	91,837 ±10,60	119,666 ±24,93	12,639 ±1,22	1,13	9,67	5,60
Июнь, 2013	12,977 ±1,394	8,033 ±2,305	6,688 ±2,921	252,180 ±27,09	24,421 ±2,18	106,7904 ±2,64	19,43	3,04	15,97
Июль, 2013	33,685 ±3,677	3,919 ±1,623	2,225 ±1,369	28,296 ±3,09	17,136 ±7,10	4,449 ±1,74	0,84	4,37	2,00
Август, 2013	22,587 ±3,028	16,721 ±2,001	1,756 ±0,222	9,328 ±1,25	128,631 ±15,93	5,080 ±0,64	0,41	7,69	2,89
Сентябрь, 2013	15,214 ±2,193	2,694 ±1,355	1,815 ±0,648	22,822 ±3,29	4,298 ±2,16	1,156 ±0,41	1,50	1,60	0,64
Октябрь, 2013	14,422 ±1,962	3,574 ±1,644	3,623 ±1,649	12,691 ±2,37	2,609 ±1,43	6,848 ±3,12	0,88	0,73	1,89

Аннотированный список цианобактерий перифитона литорали Кольского залива Баренцева моря

Аннотации к видам содержат следующую информацию:

- 1). Экологическую характеристику, данную по литературным источникам и электронным базам данных (Mar – морские, Br – солоноватоводные, Fr - пресноводные; P – планктонные, B – бентосные, F – обрастатели, P-B – случайно планктонные, Ep – эпифитные);
- 2). Номера станций, где обнаружен вид (Станции 1; 2; 2-A; 3; 3-A);
- 3). Месяцы отбора проб (I – январь, II – февраль, III – март, IV – апрель, V – май, VI – июнь, VIII – август, IX – сентябрь, X – октябрь);
- 4). Относительную численность вида (h) по глазомерной шкале (1 – единично, 2 – редко, 3 – нередко, 4 – часто, 5 – очень часто);
- 5). Встречаемость вида в экосистеме (p) по формуле $p = \frac{n}{m} \times 100\%$, где n – число проб, в которых встретился вид, m – общее число проб;
- 6). Сведения о местообитании вида (описание субстратов, положение на литорали);
- 7). Виды, впервые указываемые для Кольского залива и Баренцева моря, обозначены – *.

№ п/п	Таксон	Экология	Место-обитание	Станция	Месяц	h, средний балл	p, %	Горизонт литорали	Субстрат
ТИП CYANOBACTERIA									
Порядок Chroococcales									
Сем. Synechococcaceae									
Подсем. Aphanothecoideae									
Род Aphanothece									
1	<i>Aphanothece marina</i> * (Ercegovic) Komárek & Anagnostidis	Mar	F; Ep	1; 2; 2-A	III; IV	2,8	5,4	Верхний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет
2	<i>Aphanothece smithii</i> * Komárková-Legnerová & G.Cronberg	Br Fr	P; P-B	1; 2; 2-A; 3	II; III; IV; V	2,8	5,4	Верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными и/или зелеными микроводорослями, раковины моллюсков, металл, стекло, бурые водоросли
Род Cyanothece									
3	<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komárek	Fr	P	2-A	III; VI	2,5	1,4	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, стекло
Род Gloeothece									
4	<i>Gloeothece subtilis</i> * Skuja	Fr	B; P-B	3	X	3	0,7	Нижний	Камни без макроводорослей
Подсем. Synechococcoideae									

Род <i>Synechococcus</i>									
5	<i>Synechococcus salinarum</i> Komárek	Mar	B	3	X	2	0,7	Нижний	Камни без макроводорослей
6	<i>Synechococcus nidulans</i> (Pringsheim) Komárek	Fr	P	1	III	2	0,7	Верхний	Камни с макроводорослями
Сем. Merismopediaceae									
Подсем. Merismopedioideae									
Род <i>Synechocystis</i>									
7	<i>Synechocystis pevalekii</i> Ercegovic	Br Fr	F; Ep	1; 2; 2-A; 3	II; III; IV; V	2,8	6,1	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с красными микроводоросля- ми, раковины моллюсков, металл, бурые водоросли
8	<i>Synechocystis salina</i> * Wislouch	Mar Br	P	1; 2; 2-A; 3; 3-A	X; II; III; IV; VI; VIII	3,2	8,1	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, ракови- ны моллюсков, деревянный предмет, металл, бетон
Род <i>Aphanocapsa</i>									
9	<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemmermann) G. Cronberg et Komárek	Br Fr	P	2-A	III	2,5	1,4	Нижний	стекло
10	<i>Aphanocapsa litoralis</i> Hansgirg	Mar Br	Ep; P-B	1; 2; 2-A; 3	IX; X; III; IV; V; VI	2,9	8,8	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет, резина, стек- ло, пластик, лишайник
11	<i>Aphanocapsa salina</i> Woronichin [Woronichin]	Mar Br	B	2; 2-A	IX; X; II; III	3,5	2,7	Верхний; средний	Камни без макроводорослей, резина
Сем. Microcystaceae									
Род <i>Microcystis</i>									
12	<i>Microcystis firma</i> * (Kützing) Schmidle	Br Fr	P	1; 2; 2-A; 3	X; I; II; III; IV	3	6,8	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными и/или зелеными микроводорослями, раковины моллю- сков, детрит, металл, резина
13	<i>Microcystis natans</i> Lemmermann ex Skuja	Fr	P	1; 3	III; V	2,3	4,1	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями
Род <i>Gloeocapsa</i>									
14	<i>Gloeocapsa salina</i> * Hansgirg	Mar	F; B	1; 2; 3	III; IV; V	4,7	4,7	Верхний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет
Род <i>Eucapsis</i>									
15	<i>Eucapsis minor</i> * (Skuja) Elenkin	Fr	P	3	II	2	0,7	Средний	Камни без макроводорослей
Сем. Chroococcaceae									
Род <i>Gloeocapsopsis</i>									
16	<i>Gloeocapsopsis crepidinum</i> (Thuret) Geitler ex Komárek	Mar	F	1; 2; 3-A; 3	X; II; III; IV; VI; VIII	3,9	18,9	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными и/или зелеными микроводорослями, деревянный пред- мет, резина, литторины
Род <i>Chroococcus</i>									
17	<i>Chroococcus cohaerens</i> (Brébisson) Nägeli	Fr	F	1; 3	I; II; IV; VI; VIII	3,4	6,8	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревян- ный предмет
18	<i>Chroococcus microscopicus</i> * Komárková-Legnerová & G.Cronberg	Br Fr	P	1; 2; 3	III; IV; V; VI	3,4	9,5	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с зелеными микроводорослями, деревянный предмет, резина, стекло
19	<i>Chroococcus minutus</i> * (Kützing) Nägeli	Br Fr	P P-B	1; 2; 2-A	X; I; III; VI	3,1	5,4	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, металл

20	<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	Fr	F Ep	2; 3-A	X; II	2,5	1,4	Средний	Камни с макроводорослями, песок
Род Cyanosarcina									
21	<i>Cyanosarcina chroococcoides</i> * (Geitler) Kováčik	Fr	P-B	1	III	4	0,7	Нижний	Камни с красными микроводорослями
Род Pseudocapsa									
22	<i>Pseudocapsa maritima</i> * Komárek	Mar	F; Ep; B; P-B	2; 2-A	X; III; VI	2,7	2	Супра-; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями
23	<i>Pseudocapsa sphaerica</i> (Proskina-Lavrenko) Kováčik	Mar Br	Ep	1; 2; 2-A; 3-A	III; IV; VI	3	3,4	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, стекло
Сем. Dermocarpellaceae									
Род Cyanocystis									
24	<i>Cyanocystis olivacea</i> * (Reinsch) Komárek et Anagnostidis	Mar	F; Ep; B	1; 2; 2-A; 3; 3-A	X; II; III; IV; V; VI	3,5	8,8	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, раковины моллюсков, деревянный предмет, бетон, резина
Род Dermocarpa									
25	<i>Dermocarpa acervata</i> (Setchell & Gardner) Pham-Hoàng Hô	Mar	Ep	2; 2-A	X; II	4	1,4	Средний	Камни без макроводорослей; камни с макроводорослями
Сем. Xenococcaceae									
Род Chroococcidiopsis									
26	<i>Chroococcidiopsis fissurarum</i> (Ercegovic) Komárek & Anagnostidis	Mar	F	2-A	X; III	3	1,4	Средний	Камни без макроводорослей
Род Myxosarcina									
27	<i>Myxosarcina gloeocapsoides</i> (Setchell & N.L.Gardner) Komárek & Anagnostidis	Mar	F	2; 2-A	X; II	3	1,4	Верхний; нижний	Резина с красными микроводорослями
Род Xenococcus									
28	<i>Xenococcus pyriformis</i> * Setchell & N.L.Gardner	Mar	Ep	1; 2-A	X; III	3	1,4	Верхний; средний	Камни без макроводорослей, камни с красными микроводорослями
Род Chroococcopsis									
29	<i>Chroococcopsis fluviatilis</i> (Lagerheim) Komárek et Anagnostidis	Fr	F Ep B	2; 3; 3-A	X; III; IV	3,4	3,4	Верхний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, бетон, стекло
Род Xenotholos									
30	<i>Xenotholos kernerii</i> * (Hansgirg) M.Gold-Morgan et.al.	Fr	F Ep	2-A	X	4	0,7	Средний	Камни без макроводорослей
31	<i>Xenotholos starmachii</i> * (Geitler) M.Gold-Morgan et.al.	Fr	Ep	1; 2; 2-A; 3-A	I; II; III; IV; VI	2,8	8,1	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревянный предмет, резина, литорины
Сем. Hyellaceae									
Подсем. Hyelloideae									
Род Radaisia									
32	<i>Radaisia Gomontiana</i> * Sauvageau	Mar	Ep	1; 2; 3	III; V; VI	2,8	3,4	Верхний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревянный предмет, металл
Род Pleurocapsa									

33	<i>Pleurocapsa fuliginosa</i> Hauck	Mar	F	1; 3; 3-A	X; I; II; III; V	3,9	5,4	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, раковины моллюсков, бетон
Порядок Oscillatoriales									
Сем. Pseudanabaenaceae									
Подсем. Pseudanabaenoideae									
Род Pseudanabaena									
34	<i>Pseudanabaena catenata</i> * Lauterborn	Mar Br Fr	F B P-B	1; 2; 2-A	IX; X; III	3,8	3,4	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет, металл
35	<i>Pseudanabaena frigida</i> * (F.E.Fritsch) Anagnostidis	Fr	B	1; 2; 2-A; 3	X; III; VI; VIII	2,7	4,1	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет, резина
36	<i>Pseudanabaena mucicola</i> * (Naumann & Huber-Pestalozzi) Schwabe	Br Fr	Ep	1	III	2,8	2,7	Верхний; нижний	Камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, металл
37	<i>Pseudanabaena tenuis</i> Koppe	Fr	B	1	III	2	0,7	Верхний	Камни; без водорослей
38	<i>Pseudanabaena westiana</i> * Anagnostidis	Fr	Ep P	3-A	X	4	1,4	Нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревян- ный предмет, бетон
Подсем. Spirulinoideae									
Род Spirulina									
39	<i>Spirulina meneghiniana</i> * Zanardini ex Gomont	Mar Br Fr	F B	2-A	IX	2	0,7	Средний	Камни без макроводорослей
40	<i>Spirulina subsalsa</i> Oersted ex Gomont	Mar Br Fr	F Ep	3	II	5	0,7	Средний	Камни без макроводорослей
Подсем. Leptolyngbyoideae									
Род Leibleinia									
41	<i>Leibleinia epiphytica</i> (Hieronymus) Compère	Mar Br Fr	Ep	1; 2; 2-A; 3	X; II; III; IV; VI; VIII	3,7	31,8	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет, металл, стек- ло
42	<i>Leibleinia nordgaardii</i> (Wille) Anagnostidis et Komárek	Mar Br	F Ep	1; 2; 2-A; 3; 3-A	X; I; II; III; IV; V; VI	3,8	57,4	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными и зелеными микроводорослями, деревянный предмет, бетон, резина, стекло, литорины, лишайник
43	<i>Leibleinia subtilis</i> * (Holden) Anagnostidis & Komárek	Mar	F Ep	1; 3	III; V; VI	2,7	2	Супра-; ниж- ний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, лишай- ник
Род Leptolyngbya									
44	<i>Leptolyngbya fragilis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	Mar Br	F	1; 2; 2-A; 3; 3-A	IX; X; I; II; III; IV; VI	2,9	13,5	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни; без водорослей; с водорослями; раковины моллюсков; дерево; детрит; металл; бетон; резина; песок
45	<i>Leptolyngbya gracilis</i> * (Lindstedt) Anagnostidis & Komárek	Mar	F Ep	1; 2-A	IX; X; I; III; IV; VI	2,8	4,1	Супра-; верхний; средний	Камни без макроводорослей
46	<i>Leptolyngbya minuta</i> (Lindstedt) Anagnostidis & Komárek	Mar	F B P	2-A	IX; X	2,8	2,7	Супра-; верхний; средний	Камни без макроводорослей, металл
47	<i>Leptolyngbya mycoidea</i> * (Frémy) Anagnostidis	Mar	Ep P-B	2	III	3	0,7	Средний	Деревянный предмет

48	<i>Leptolyngbya saxicola</i> * (N.L.Gardner) Anagnostidis	Mar	F	2-A; 3-A	X	3,8	2,7	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревян- ный предмет, резина
Подсем. Heteroleibleinioideae									
Род Heteroleibleinia									
49	<i>Heteroleibleinia distincta</i> * (Schmidle) Anagnostidis et Komárek	Fr	F Ep	1; 2	III	2,6	3,5	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет
50	<i>Heteroleibleinia epiphytica</i> * (Wille) Komárek et Anagnostidis	Mar	Ep	1; 2; 2-A; 3; 3-A	III; IV; VI	3,3	4,2	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет, металл, водо- росли
Сем. Borziaceae									
Род Komvophoron									
51	<i>Komvophoron breve</i> * (Carter) Anagnostidis	Mar Br	B	1; 2; 3	II; III; IV; V; VI	2,7	7,4	Супра-; верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, лишай- ник
Род Yonedaella									
52	<i>Yonedaella lithophila</i> (Ercegovic) Umezaki	Mar	F	1; 2; 2-A; 3	X; III; V; VI	2,9	4,7	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, камни с красными микроводорослями, деревянный предмет
Сем. Phormidiaceae									
Подсем. Phormidioideae									
Род Planktothrix									
53	<i>Planktothrix agardhii</i> * (Gomont) Anagnostidis & Komárek	Fr	P	2-A	X	3	0,7	Супра-	Камни без макроводорослей
Род Pseudophormidium									
54	<i>Pseudophormidium battersii</i> (Gomont) Anagnostidis	Mar	F Ep	1; 2; 2-A; 3; 3-A	X; III; IV; VI	4	14,2	Супра-; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, ракови- ны моллюсков, деревянный предмет, металл, бетон, стекло
55	<i>Pseudophormidium golenkinianum</i> (Gomont) Anagnostidis	Mar Br	F Ep	2; 2-A	IX; X; II; VI	3,5	2,7	Верхний; сред- ний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с красными микроводоросля- ми, металл, резина
Род Phormidium									
56	<i>Phormidium ambiguum</i> Gomont	Br Fr	F Ep B	2-A	X; VI	2,8	2,7	Супра-; средний; нижний	Резина с красными микроводорослями, металл
57	<i>Phormidium holdenii</i> * (Forti) Branco, Sant'Anna et al.	Mar	F Ep	2; 2-A	X; II; III	3	2	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, резина с красными микроводорослями
58	<i>Phormidium laetevirens</i> * (P.L.Crouan & H.M.Crouan ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	Mar	F B	2-A; 3-A	X	4,4	3,4	Супра-; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревян- ный предмет, песок
59	<i>Phormidium papyraceum</i> Gomont ex Gomont	Mar Fr	F	2-A	IX	3	0,7	Средний	Камни без макроводорослей
60	<i>Phormidium subuliforme</i> * (Thwaites ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	Mar Br	F	3	V	5	0,7	Супра-	Камни без макроводорослей, лишайник
Род Porphyrosiphon									
61	<i>Porphyrosiphon luteus</i> (Gomont ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	Mar Br	F Ep	1; 2-A	IX; IV	3	2,1	Верхний; средний	Камни без макроводорослей
Подсем. Microcoleoideae									
Род Microcoleus									
62	<i>Microcoleus chthonoplastes</i> Thuret ex	Mar	F	2-A; 3-A	X	5	1,4	Супра-; ниж-	Металл, бетонный предмет с макроводорослями

	Gomont	Br	Ep B					ний	
Сем. Oscillatoriaceae									
Подсем. Oscillatorioidae									
Род Lyngbya									
63	<i>Lyngbya meneghiniana</i> * Gomont	Mar	F Ep	2-A; 3-A	X	2,8	2,7	Средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревянный предмет, песок, бетон, резина
Порядок Nostocales									
Сем. Nostocaceae									
Род Nostoc									
64	<i>Nostoc minutissimum</i> Kutzing ex Bornet & Flahault	Mar	F	1; 2	I; II; III; IV; VI	3,6	10,1	Верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями
Род Anabaena									
65	<i>Anabaena contorta</i> Bachmann	Br Fr	P	3-A	X	2	0,7	Средний	Песок
Сем. Rivulariaceae									
Род Calothrix									
66	<i>Calothrix aeruginea</i> Thuret ex Bornet & Flahault	Mar	F Ep	1; 2-A; 3	X; I; VI; VIII	3,8	3,4	Супра-; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревянный предмет, металл
67	<i>Calothrix fusca</i> f. <i>parva</i> (Ercegovic) Poljansky	Fr	Ep	2	III; IV	4	1,4	Верхний; средний	Камни с зелеными микроводорослями, деревянный предмет
68	<i>Calothrix scopulorum</i> C.Agardh ex Bornet & Flahault	Mar Br	F	1; 2; 3	I; II; III; IV; VI; VIII	3,7	16,9	Верхний; средний; нижний	Камни без макроводорослей, камни с макроводорослями, деревянный предмет, стекло