
О.М. ВИНОГРАДОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601
algae@botany.kiev.ua

СЯНОПРОКАРЮТА У ГІПЕРГАЛІННИХ МІСЦЕЗРОСТАННЯХ ТА ЇХ АДАПТАЦІЙНІ СТРАТЕГІЇ

Ключові слова: синьозелені водорості, Cyanoprocaryota, солоність, таксономічна різноманітність, екофізіологічні стратегії

O.M. VINOGRADOVA

M.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

CYANOPROCARYOTA IN HYPERSALINE ENVIRONMENTS AND THEIR ADAPTATIONAL STRATEGIES

The review is devoted to analysis of literary and original data on diversity of cyanoprocaryotes in aquatic and terrestrial hypersaline environments and types of ecophysiological strategies of cyanobacteria under conditions of different salinity.

Key words: blue-green algae, Cyanoprocaryota, salinity, taxonomic diversity, ecophysiological strategies

O.H. ВИНОГРАДОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, г. Київ

СЯНОПРОКАРЮТА В ГІПЕРГАЛІННИХ МЕСТООБИТАННЯХ И ИХ АДАПТАЦИОННЫЕ СТРАТЕГИИ

В обзоре анализируются литературные и оригинальные данные о разнообразии синезеленых водорослей в водных и наземных гипергалинных местообитаниях и их экофизиологические стратегии в условиях различной солёности.

Ключевые слова: синезеленые водоросли, Cyanoprocaryota, солёность, таксономическое разнообразие, экофизиологические стратегии

Вступ

Синьозелені водорості (Cyanoprocaryota) — древня група фотоавтотрофних прокаріотів, якій властива значна морфологічна різноманітність та унікальна функціонально-біологічна організація. Здатність до окисного фотосинтезу та азотфіксації забезпечує її представни-

© О.М. ВИНОГРАДОВА, 2006

кам можливість обирати для свого існування найрізноманітніші екотопи та робить їх найуспішнішими колонізаторами на Землі. Особливо важливу екологічну роль синьозелені водорості відіграють в місцезростаннях із несприятливими для більшості автотрофів умовами життя — у термальних джерелах (де вони здатні фотосинтезувати при температурах до 74 °С), на поверхні скель у жарких та холодних пустелях (де різниця між денними та нічними температурами та ступінь інсоляції, особливо в тропічних широтах, досягає критичних значень) на солончаках та в гіпергалінних озерах, печерах, продуктах вулканічної діяльності тощо [38]. Більшість видів, що населяють подібні місцезростання, не екстремофіли, а за типом життєвих стратегій належать до екотопічних пацієнтів або стрес-толерантів. Важливими властивостями цих організмів є адаптаційні механізми пристосування до екстремальних умов існування, що базуються на морфологічних стратегіях, специфічних саме для прокаріотів — передусім це диверсифікація шляхів метаболізму та максимальний розвиток поліфункціональних клітинних структур [11, с. 15]. Як свідчать палеонтологічні дані, синьозелені водорості існують на Землі вже більше 3 млрд. років [44]. За свою довгу еволюційну історію вони змогли накопичити той запас адаптаційних властивостей, які допомогли їм опанувати практично всі типи місцезростань, що існують на планеті, та стати важливим компонентом автотрофного блоку біосфери.

Серед екотопів, у яких синьозелені водорості відіграють особливо важливу роль, одне з чільних місць займають гіпергалінні місцезростання, тобто такі, в яких існування організмів залежить від їх здатності витримувати постійний вплив підвищеної концентрації легкорозчинних солей у ґрунті або воді. В Україні солонцеві ґрунти та мінеральні водойми поширені на лівобережжі Середнього Придніпров'я та Сіверського Дінця, у Присивашші та приморській смузі [1]. У цій статті ми обговорюємо різноманітність синьозелених водоростей у водних та наземних гіпергалінних місцезростаннях та типи адаптаційних стратегій, які забезпечують їх успішне функціонування в цих умовах.

Солоність та засоленість — базові характеристики галоекотопів

Солоність середовища — це сумарна концентрація всіх солей, які у ньому містяться [9]. Це поняття може стосуватися як наземних, так і водних систем. Солоність води прийнято визначати у проміллі (‰): 1 ‰ відповідає вмісту 1 г солей в 1 л води [22]. У випадку ґрунтів говорять про *засоленість* ґрунту, яку визначають за питомою електропровідністю водних витяжок, отриманих із ґрунтових паст. До засолених відносять ґрунти із електропровідністю більше 2 сСм/м, поділяють їх на слабозасолені (2—8 сСм/м), середньозасолені (8—15) та сильнозасолені (>15 сСм/м). Іноді ступінь засоленості ґрунту визначають за концентрацією Cl (у мг-екв. на 100 г ґрунту) [20].

Загально визнаної відповіді на питання, яку саме солоність вважати пороговою, виділяючи гіпергалінні екотопи, немає, хоча всі погоджуються

з тим, що він має бути вищим за солоність Світового океану, яка в середньому становить 35 ‰. В різних публікаціях цей поріг різний. Наприклад, в існуючих нормативних документах його визначають на рівні 40 ‰ [9]. Л.П. Приходькова [16] у своїй праці, присвяченій дослідженню розподілу синьозелених водоростей в ефемерних водоймах Присивашся залежно від ступеню солоності води, гіпергалінними вважала ті водойми, в яких солоність води становила 50,25-378,44 г/л, тобто 50-378 ‰. Ф. Пор [39] наводить свою класифікацію водойм за вмістом солей (на основі модифікованої Венеційської системи) на прикладі солоних водойм Синайського півострова, і гіпергалінними вважає водойми із солоністю від 60 ‰. Я.Я. Цеєб [21] в публікації, присвяченій типології солонуватих і солоних водойм Криму, пересолоненими вважає водойми з солоністю 70—330 ‰. А. Орен [37] в огляді ціанобактеріальних угруповань гіпергалінних біотопів визначив межу гіпергалінності як рівну подвійній концентрації морської води, тобто 70 ‰. Загалом солоність морської води часто фігурує як відправна точка при визначенні гіпергалінності, хоча, строго кажучи, за іонним складом пересолонені місцезростання можуть бути не тільки подібними до морської води (таласогалінні), але і значно відрізнятись від неї (аталасогалінні). Перший тип (таласогалінні екотопи, що виникли в результаті випаровування морської води та відбивають її іонний склад) значно поширений у світі вздовж узбережжя морів та океанів. В Україні яскравим прикладом таласогалінної системи є Присивашся. До аталасогалінних екотопів належать, наприклад, Мертве Море, а також гіперсолоні содові озера, в яких іонний склад значно відрізняється від океанічного. Карбонатні (содові) озера також трапляються на південному сході України.

Різноманітність та екологічні особливості синьозелених водоростей гіпергалінних екотопів

Відомо, що види синьозелених водоростей значно відрізняються за своєю пристосованістю до солоності середовища. Більшість представників цієї групи — прісноводні організми, але серед них також багато галотолерантів. Прикладом може бути штам *Synechocystis* PCC 6803, виділений із прісноводного місцезростання, який широко використовується для вивчення фізіології та сольової адаптації синьозелених водоростей. Було показано [43], що він добре росте при концентраціях солі, що удвічі-тричі перевищують концентрацію морської води. Ті види синьозелених водоростей, що адаптувалися до життя в морській воді, часто здатні рости і при вищих концентраціях солі, що робить майже неможливими спроби чітко розмежувати морські цианеї та мешканців гіперсолоних екотопів, тому ми у своєму огляді орієнтувались виключно на літературні джерела щодо знаходження тих чи інших видів у континентальних гіпергалінних місцезростаннях (див. нижче).

За екологічною потенцією по відношенню до градієнта засолення розрізняють евригалінні види, здатні мешкати в широкому діапазоні значень фактора солоності (таких меншість), та стеногалінні, адаптовані до

життя у вузькому діапазоні солоності. В спеціальному дослідженні сольової толерантності та солевої потреби у синьозелених водоростей [31] робиться висновок, що видоутворення у синьозелених водоростей проходило за градієнтом солоності, і окремі таксони галобіонтів займають місцезростання з відносно постійною солоністю. Крім стеногалінних та евригалінних, С. Голубіч [31] також пропонує розрізняти оліго-, мезо- та полігалінні типи синьозелених водоростей, виходячи з концентрацій солоності, оптимальних для їх росту.

Аналіз різноманітності синьозелених водоростей у гіпергалінних місцезростаннях різних країн та трапляння окремих видів з метою встановлення їх екологічної амплітуди дуже ускладнений і майже унеможливлений тим фактом, що в останні кілька десятиріч років автори або взагалі не використовують видові назви, посилаючись на існуючі розбіжності і проблеми у сучасній систематиці синьозелених, або використовують різні назви для одного й того самого виду. Яскравим прикладом цього є *Aphanothece halophytica* Frémy, яку різні автори наводять для гіпергалінних місцезростань по всьому світу, хоча часто під іншими назвами (*Aphanocapsa halophytica*, *Coccochloris elabens*, в колекціях штамів трапляється також під назвами *Synechococcus* та *Cyanothece*). Л. Боровічка [25] висловив припущення, що численні морфотипи, знайдені у природі, та штами, описані під різними назвами, насправді належать до одного виду. З іншого боку, І. Комбрек та К. Анагностідіс [34] вважають *Aphanothece halophytica* збірним видом, що насправді є кластером евригалінних та еврitherмних таксонів. Цієї точки зору дотримуються й інші автори [28, 29].

Прямо протилежна ситуація склалася із видом *Microcoleus chthonoplastes* Thur. ex Gomont, головним матоутворюючим видом морської літоралі та інтертідальної зони, що також трапляється по всьому світу в гіпергалінних місцезростаннях при солоності до 200‰ [3]. Фенотипічний та філогенетичний аналіз штамів цього виду із гіпергалінних екотопів у різних куточках світу довів, що це дійсно один і той самий вид-космополіт [27]. У лагунах Сиваша мати *M. chthonoplastes* виступають основним первинним продуцентом при солоності 80—160 ‰ [4], хоча цей вид знаходили тут і при значно вищих значеннях солоності, аж до 300 ‰ [5].

Якщо говорити про таксономічну різноманітність синьозелених водоростей в гіпергалінних місцезростаннях, то тут виявлені представники трьох порядків синьозелених водоростей — Chroococcales, Oscillatoriales та Nostocales. Представники порядку Stigonematales, наскільки нам відомо, в гіпергалінних біотопах не зафіксовані, хоча в морях вони поширені. Що стосується родової різноманітності, то, за нашими підрахунками, в гіпергалінних місцезростаннях представлено близько 80 родів Cyanoprocarota¹. В систематичному відношенні вони розподіляються таким чином. З порядку Chroococcales Комбрек et Anagn. в гіпергалінних місцезростаннях виявлено види з 21 роду, що належать

¹ Ми враховували лише т□ роди цианей, представники яких були виявлен□ саме в континентальних г□пергал□нних (□з солон□стю вище 50‰) системах.

до 6 родин (*Synechococcaceae*, *Merismopediaceae*, *Microcystaceae*, *Chroococcaceae*, *Xenococcaceae*, *Hyellaceae*). Найчастіше в літературі згадуються представники родів *Cyanobium* Rippka et Cohen-Bazire, *Cyanothece* Kombrék, *Aphanothece* Nägeli, *Synechocystis* Sauv., *Aphanocapsa* Nägeli, *Merismopedia* Meyen, *Myxobactron* Schmidle (як *Dactylococcopsis*), *Pseudocapsa* Erceg., *Entophysalis* Kütz., *Chroococcidiopsis* Geitler, *Myxosarcina* Printz., *Pleurocapsa* Thur. За попередніми підрахунками, 38 видів хроококових можна вважати галофілами. Найбільш яскравими представниками цієї екологічної групи є кластер *Aphanothece halophytica*, що трапляється по всьому світу при солоності від 100 промілле і до рівнів, близьких до концентрації насиченого розчину кам'яної солі [37]. У планктоні гіпергалінних водойм поширені *Synechocystis salina* Wislouch, *S. crassa* Woron., *Myxobactron* (*Dactylococcopsis*) *salinum* Walsby [3]. Серед бентосних форм можна згадати *Chondrocystis* (*Chlorogloea*) *sarcinoides* (Elenkin) Kombrék et Anagn., що часто утворює макроскопічні скупчення на дні та по берегах мінеральних озер. Морський вид *Xenococcus acervatus* Setchell et Gardner вегетує в континентальних гіпергалінних екотопах при солоності до 174—188 ‰ [41]. Прикладом евригалінної форми є *Johannesbaptistia pellucida* (Dickie) W.R. Taylor et F.E. Drouet, що трапляється в прісноводних, мезогалінних, еугалінних та гіпергалінних біотопах [34].

Представники порядку Oscillatoriales відзначені в гіпергалінних місцезростаннях меншою таксономічною різноманітністю, ніж хроококові. Тут виявлені представники чотирьох родин (*Pseudoanabaenaceae*, *Schizotrichaceae*, *Phormidiaceae*, *Oscillatoriaceae*) з 17 родів, серед яких необхідно згадати *Halospirulina* Nubel, Garcia-Pichel & Muyzer — єдиний рід синьозелених водоростей, описаний з гіпергалінного біотопу на підставі його екофізіологічних особливостей в культурі (росте при солоності від 30 до 130 ‰ (див. [36])). Найбільш поширені в гіпергалінних місцезростаннях представники родів *Jaginema* Anagn. & Kombrék, *Spirulina* Turpin ex Gomont, *Halospirulina* Nübel, Garcia-Pichel & Muyzer, *Leptolyngbya* Anagn. & Kombrék, *Phormidium* Kütz. ex Gomont, *Porphyrosiphon* Kütz. ex Gomont, *Microcoleus* Desmazieres ex Gomont, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont, *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont. Близько 50 видів осцилаторіальних водоростей за своєю екологією можуть вважатися галофілами. Найпоширеніший з них — евригалінний вид-космополіт *Microcoleus chthonoplastes*, також евригалінною та космополітичною формою вважається *Spirulina subsalsa* Oersted ex Gomont (= *Spirulina tenuissima* Kütz.), що зафіксована в гіпергалінних місцезростаннях обох півкуль при солоності до 205 ‰ [35, 36]. На думку І. Комарека та К. Анагностідіса, цей вид насправді може включати в себе кілька «ековидів», що відрізняються між собою саме за ступенем галофільності, і недавно описаний вид *Halospirulina tapeticola* Nübel et al. [36], який тепер також наводиться як значно поширений цианогалобіонт [38], є прикладом мікрвиду із кластера «*Spirulina subsalsa*» [35]. Серед широко розповсюджених бентосних галофілів, котрі беруть участь у формуванні матів в гіпер-

галінних водоймах та на поверхні солончаків, також можна згадати *L. aestuarii* Liebman ex Gomont, *Porphyrosiphon luteus* (Gomont ex Gomont) Anagn. et Kombrék, *Leptolyngbya halophila* (Hansg. ex Gomont) Anagn. et Kombrék, *Leptolyngbya fragilis* (Gomont) Anagn. et Kombrék. Субаерофітний вид *Schizothrix arenaria* (Berk.) Gomont було зафіксовано в гіперсолоних місцезростаннях на узбережжі Синайського півострова в Єгипті навіть при солоності 250—300 ‰ [30, 36].

Представники порядку Nostocales значно менше поширені в гіпергалінних екосистемах, тому вони лише зрідка згадуються у систематичних оглядах, присвячених цим місцезростанням [25, 31, 40], а А. Орен у своєму огляді цианобактеріальних угруповань гіперсолоних місцезростань навіть пише, що «гетероцитні синьозелені звичайно відсутні в гіперсолоних біотопах» [37, с. 284]. Безперечно, це перебільшення. В літературі ми знайшли відомості про знахідки в гіпергалінних водоймах та ґрунтах представників родин *Scytonemataceae* (рід *Scytonema* Ag. ex Born et Flahault), *Microchaetaceae* (рід *Tolypothrix* Kütz. ex Bornet et Flahault), *Rivulariaceae* Kütz. (*Calothrix* Ag. ex Bornet et Flahault), *Nostocaceae* (*Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault, *Cylindrospermum* Kütz. ex Bornet et Flahault, *Nodularia* Mert. ex Bornet et Flahault, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault). З води Мертвого моря було отримано штам *Nostoc*, що розвивався при концентрації солей 180 г/л⁻¹ [46]. *Nodularia spumigena* виявлено в донних відкладах гіперсолонного Великого Солонного Озера в штаті Юта, США [37].

Спеціальні дослідження синьозелених водоростей гіпергалінних місцезростань, розпочаті Н.В. Кондратьєвою [6—8], продовжені та поглиблені Л.П. Приходьковою [12—19], а також наші власні спостереження над синьозеленими водоростями солончаків Чорноморського біосферного заповідника та Азово-Сиваського національного парку свідчать про те, що гетероцитні форми населяють гіпергалінні екосистеми, хоча їх частка значно нижча, ніж осцилаторієвих, а різноманітність та рясність розвитку із зростанням солоності зменшуються. За даними Л.П. Приходькової [16], в пересолонених водоймах Присивашся частка порядку Nostocales становила 6 %, тут було виявлено три види з родини *Anabaenaceae*. У сильно засолених ґрунтах та на солончаках в околицях Скадовська часто траплялись *Nostoc commune* Vauch. in sensu Elenk., *Anabaena thermalis* Vouk. f. *propinqua* (Setchell et Gardn.), Pohreb., *Nodularia spumigena* Mert., *N. harveyana* f. *sphaerocarpa* (Bornet et Flahault) Elenk. [15]. Н.В. Кондратьєва [6] виявила в солончаках Джанкойського і Красноперекопського районів Криму 14 видів ностокальних із родів *Tolypothrix*, *Anabaena*, *Nodularia* та *Nostoc*. Вона описала новий галофільний вид синьозелених водоростей — *Anabaena solicola* Kondrat. [7]. У солончакових фітоценозах Азово-Сиваського національного парку ми виявили 13 видів з порядку Nostocales, що належали до родів *Nostoc*, *Anabaena*, *Nodularia* та *Calothrix*. Цікавою рисою досліджених місцезростань можна вважати значну різноманітність представників роду *Calothrix* (5), що були виявлені як у плівках на поверхні ґрунту, так і в ґрунті

(Виноградова, неопубл.). За узагальненими літературними даними, близько 30 видів з порядку Nostocales можна віднести до галофільних форм, спираючись на відомості про їх трапляння в гіпергалінних місцезростаннях, хоча ряд видів, зафіксованих у широкому діапазоні місцезростань, в майбутньому можуть виявитися збірними таксонами.

Як ми вже зазначали вище, оцінити різноманітність синьозелених водоростей у гіпергалінних місцезростаннях у світовому масштабі неможливо через розбіжності у підходах до систематики цієї групи, що виникли в останні десятиліття. Але ми можемо зробити такий огляд для України, оскільки всі дослідження тут проводили вчені, що належать до однієї наукової школи, тому їх дані коректно порівнювати та узагальнювати. Наш огляд базується на відомостях, узагальнених у фундаментальному зведенні «Algae of Ukraine» [23]: розділи, присвячені синьозеленим водоростям (Cyanoprocarvota), підготували О.В. Коваленко (порядок Chroococcales, с. 44—96) та О.М. Виноградова (порядки Oscillatoriales, Nostocales, Stigonematales, с. 97—216). При аналізі ми враховували дані, отримані для Сивашу, ряду озер із високим ступенем мінералізації, сильно засолених ґрунтів та солончаків. Для гіпергалінних екоотопів України різні автори наводять 129 видів синьозелених водоростей з трьох порядків: Chroococcales — 17,8%, Oscillatoriales — 62,8% та Nostocales — 19,4 %. Хроококові представлені 23 видами з 12 родів. Серед них галофілами вважаються 10 видів: *Aphanothece salina* Elenkin et A.N. Danilov, *Aphanocapsa litoralis* (Hansg.) Komárek et Anagn., *Aphanocapsa salina* Woron., *Synechocystis crassa* Woron., *S. minuscula* Woron., *S. planctonica* Proschk.-Lavr., *S. salina* Wisniouch, *Chondrocystis sarcinoides* (Elenkin) Komárek et Anagn., *Gloeocapsopsis crepidinum* (Thur.) Geitler ex Komárek, *Pseudocapsa sphaerica* (Proschk.-Lavr.) Kováčík. Ще два види (*Merismopedia mediterranea* Ndgeli та *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault) є морськими формами, що виявлені в Україні в приморських континентальних водоймах та на солончаках. Решта хроококальних видів, що наводяться для гіпергалінних екоотопів, за своєю екологічною приуроченістю вважаються прісноводними (7 видів) або аерофітними (1 вид). Космополітні *Merismopedia punctata* Meyen та *Microcystis pulvereae* (Wood) Forti emend Elenkin — колективні види, які наводять для дуже широкого кола місцезростань. Представники порядку Oscillatoriales є лідерами за кількістю виявлених видів (81 вид з 16 родів). Серед них, порівняно з хроококальними, вищим є процент морських (20,9%, або 17 видів) та аерофітних (8) форм, тимчасом як галофілами можна вважати хіба що *Phormidium dimorphum* Lemmerm., *Leptolyngbya fragilis* (Gomont) Anagn et Komárek, *L. halophila* (Hansg. ex Gomont) Anagn et Komárek, *L. woronichinii* (Anisimova) Anagn et Komárek, *Lyngbya salina* Kütz., *Spirulina tenuissima* Kütz. та *Microcoleus chthonoplastes*. 15 видів є нестрогими галобіонтами, 13 видів мають широку екологічну амплітуду, а 23 види з числа виявлених у гіпергалінних місцезростаннях вважаються прісноводними формами, тому, вірогідно, ці знахідки належать до інших видів.

**Розподіл видів Cyanoprocargota за порядками (%)
в гіпергалінних екотопах України**

Порядок	Наземні			Водні (мінеральні озера)
	солончаки	сильно засолені ґрунти	разом	
Chroococcales	15,3	6,3	13,1	27,7
Oscillatoriales	62,6	68,2	61,7	64,6
Nostocales	22,1	25,4	25,2	7,7
Разом видів	91	63	107	65

Гетероцитні форми з порядку Nostocales представлені в гіпергалінних місцезростаннях України 25 видами з 7 родів. Переважна кількість виявлених таксонів є аерофітними або ґрунтовими формами, що трапляються також в різних умовах засолення. Галофілом серед них можна було б вважати *Anabaena solicola*, хоча цей вид було знайдено також і в рисових чеках [14].

Якщо порівняти видовий склад синьозелених водоростей, виявлених у водних екотопах (Сиваш та інші мінералізовані водойми) із тими, що виділені із солонців і сильно засолених ґрунтів, то можна зауважити, що ці дві групи місцезростань відрізняються як за кількістю виявлених видів, так і за їх систематичним складом. Для водних гіпергалінних екотопів наводиться 65 видів цианей, а для перезасолених ґрунтів — 107 (на солончаках знайдено 91 вид, а в сильно засолених ґрунтах — 63 види). Систематичний розподіл видів Cyanoprocargota у водних та наземних умовах також відрізнявся, причому за рахунок представників порядків Chroococcales та Nostocales, частка осцилаторіальних майже не змінювалась (таблиця). Стабільно висока різноманітність осцилаторіальних форм пояснюється більшою екофізіологічною пластичністю представників цієї групи, що здатні здійснювати фотосинтез як в аеробних, так і в анаеробних умовах, і при аноксигенному фотосинтезі використовувати сульфід в якості донора електронів. Що стосується представників хроококових, то у водоймах із високим ступенем мінералізації вони становлять більше чверті виявлених видів, а в наземних екотопах — 13,1%. Вважається, що розвитку одноклітинних колоніальних форм сприяють умови стабільної солоності в мінералізованих водоймах [24]. Крім того, в наземних умовах ступінь вологості ґрунту виступає в якості лімітуючого фактора. Це ж, на нашу думку, пояснює і вищу різноманітність хроококальних водоростей на солончаках, попри те, що рівень засоленості там вищий, ніж у сильно засолених ґрунтах (їх частка, відповідно, становить 15,3 та 6,3%). На солончаках умови більш вологі, а представники порядку Chroococcales гірше переносять дефіцит вологи, ніж трихомальні форми. Ще контрастніше виглядає частка ностокальних у водних і наземних екотопах — на солонцях та в сильно засолених ґрунтах вони складають 25,2% від виявлених видів, а для мінералізованих водойм наво-

дять лише 5 видів з порядку Nostocales (7,7% їх кількості). Питання про причини низької різноманітності ностокальних в умовах перезасоленості ще до кінця не з'ясоване. Є припущення [45], що гетероцитні форми не витримують перебування в середовищі з високими концентраціями сульфідів або в темряві за безкисневих умов. Надлишок сірки та анаеробні умови в придонному шарі є характерною рисою гіпергалінних озер, тому таке пояснення виглядає вірогідним.

Адаптаційні стратегії цианогалобіонтів

У гіпергалінних місцезростаннях основним стресовим чинником виступає концентрація солей в середовищі, що вимагає від організмів вироблення певних адаптаційних стратегій, які зможуть забезпечити їх виживання. Якщо у вищих рослин адаптаційні стратегії галофітів реалізуються через три основні типи регуляції метаболізму, що також визначають габітус організму, то у прокаріотичних фотоавтотрофів це різні варіанти фізіолого-біохімічних адаптацій на рівні клітини, спрямованих на підтримку осмотичної рівноваги та клітинного тургору. Судинні рослини засолених місцезростань поділяють [10] на галофітів кумулятивного типу — це рослини, здатні поглинати і без шкоди для метаболізму накопичувати в клітинах великі кількості солей, для їх клітин властиві дуже високі значення осмотичного потенціалу (еугалофіти); секреторного типу — рослини, здатні виділяти надлишкові солі назовні через спеціальні залози (криногалофіти); регуляторного типу — мембрани клітин вибірково проникні для сольового розчину, а осмотичний потенціал клітин підтримується не іонами, а органічними речовинами.

Пристосування тих чи інших видів синьозелених водоростей до життя в умовах підвищеної солоності, як уже відмічалось, реалізується через механізм підтримання осмотичної рівноваги і тургору клітин. Раніше вважалось, що ті види синьозелених водоростей, що ростуть в умовах високих концентрацій солі, відзначаються високою концентрацією внутрішньоклітинних солей, але потім було доведено, що це не зовсім так [37]. В разі швидкого зростання солоності середовища іони K^+ та Cl^- певний час можуть акумулюватися в клітинах, щоб нейтралізувати осмотичний дисбаланс, поки організмом не будуть вироблені достатні об'єми осмотичних розчинів, але при тривалому впливі чинника солоності, що має місце в засолених місцезростаннях, клітини синьозелених водоростей метаболічно підтримують низький рівень солі в цитоплазмі. Залежно від типу органічного розчину, який вони акумулюють у відповідь на осмотичний стрес, синьозелені водорості можна розділити на три групи [42]. З цієї метою продукуються різні органічні осмоліти: дисахариди цукроза та трегалоза (особливо в менш галотолерантних видів), глюкозилгліцерол (у помірно галотолерантних видів), гліцин- бетаїн (у форм, здатних витримувати дуже високі концентрації солі).

Цукроза і трегалоза відіграють незначну роль в осмотичній адаптації синьозелених водоростей, оскільки вони здатні забезпечувати осмотичний захист тільки при відносно низьких солоностях. Ці дисахариди низь-

когалотолерантні види виробляють у відповідь на сольовий стрес, хоча є відомості [35], що на середовищі з низькою концентрацією солі *Microcoleus chthonoplastes* також продукує трегалозу в якості осмотичного розчину, а при збільшенні солоності цей вид переходить на синтез глюкозилгліцеролу.

Глюкозилгліцерол виявлено у багатьох галотолерантних видів з морських та гіпергалінних місцезростань [37]. Його внутрішньоклітинна концентрація може бути дуже високою. Наприклад, у природних популяціях *Microcoleus chthonoplastes*, що вегетував у Сиваші при солоності 140 ‰, глюкозилгліцерол становив до 30% сухої ваги [4]. Показано [32], що ферментативна система, відповідальна за синтез глюкозилгліцерола, для активації потребує підвищеної солоності або гіпертонічних умов.

Форми синьозелених водоростей, адаптовані до життя в умовах найвищих значень солоності, в якості осмотичного розчину накопичують високі концентрації гліцин бетаїну [45]. Його було знайдено у штамів *Aphanothese halophytica*, *Spirulina subsalsa*, *Dactylococcopsis salina*, *Synechocystis* DUN 52 та ін., виділених із гіпергалінних місцезростань. Гліцин бетаїн дуже ефективно захищає ферментативну активність від інгібуючого впливу солі. В умовах культур було показано [37], що види синьозелених, здатні виробляти гліцин бетаїн, також можуть акумулювати його із зовнішнього середовища за допомогою активного транспорту. У тих видів, що продукують дисахариди або глюкозилгліцерол, транспорт гліцин бетаїну не був виявлений.

Акумуляція органічних осмотичних розчинів відіграє важливу роль у вуглецевому циклі гіперсолоних екоотопів, де найбільший внесок в їх первинну продукцію роблять саме галофільні цианеї [2, 3, 45].

Таким чином, адаптаційні стратегії синьозелених водоростей у гіпергалінних місцезростаннях за загальними рисами подібні до тих, що спостерігаються у галофітів регуляторного типу, та спрямовані на підтримання низького рівня солі в цитоплазмі. Осмотичний потенціал клітин підтримується органічними розчинами різного складу, і здатність до синтезу тих чи інших осмолітів визначає галотолерантність виду. Подальше вивчення цієї проблеми та розширення кола досліджених видів із гіпергалінних місцезростань допоможе вирішити питання про екологічну амплітуду та систематичну приналежність багатьох таксонів, які вважаються евригалінними формами.

1. Білик Г.І. Рослинність засолених ґрунтів України. — К.: Вид-во АН, 1963. — 300 с.
2. Герасименко Л.М., Венецкая С.Л., Дубинин А.В. и др. Альгобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша (Крым) //Альгология. — 1992. — 2, № 2. — С. 88—94.
3. Дубинин А.В., Застрижная О.М., Гусев М.В. Продукция пероксида водорода галофильной цианобактерией *Microcoleus chthonoplastes* //Микробиология. — 1992. — 61, № 1. — С. 77—88.
4. Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жилина Т.Н. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // Микробиология. — 1993. — 62, № 6. — С. 1144—1158.
5. Звягинцева И.С., Герасименко Л.М., Кострикина Н.А и др. Взаимодействие галобактерий и цианобактерий в галофильном цианобактериальном сообществе // Микробиология. — 1995. — 64, № 2. — С. 252—258.

6. Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості деяких ґрунтів степового Криму // Укр. ботан. журн. — 1959 — **16**, № 6. — С. 30—39.
7. Кондратьева Н.В. Новий вид синьозелених водоростей (*Anabaena solicola* sp. n.) // Укр. ботан. журн. — 1959. — **16**, № 5. — С. 77—80.
8. Кондратьева Н.В. Новий вид синьозелених водоростей — *Nostoc edaphicum* sp. n. // Укр. ботан. журн. — 1962. — **19**, № 1. — С. 58—65.
9. Кондратьева Н.В. Прокариотические водоросли. Общая характеристика. Ч. 2. Экология, роль в природе, проблемы систематики. — Киев: Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного, 2001. — 342 с. [Флора водорослей континентальных водоемов Украины, Вып. 1, ч. 2.]
10. Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В. Екологія. Охорона природи: Словник-довідник. — К.: Знання, 2002. — 550 с.
11. Пиневиц А.В., Аверина С.Г. Оксигенная фототрофия. — 2002. — С.-Петербург: Изд-во С.-Пб. ун-та. — 234 с.
12. Приходькова Л.П. Синьозелені водорості деяких ґрунтів Лівобережного Нижнього Придніпров'я // Укр. ботан. журн. — 1969. — **26**, № 1. — С. 36—41.
13. Приходькова Л.П. Синьозелені водорості ефемерних водойм Лівобережного Нижнього Придніпров'я // Укр. ботан. журн. — 1969. — **26**, № 6. — С. 3—7.
14. Приходькова Л.П. Нове місцезнаходження *Anabaena solicola* Kondrat. // Укр. ботан. журн. — 1969. — **26**, № 5. — С. 111—112.
15. Приходькова Л.П. Стационарні дослідження синьозелених водоростей ґрунтів околиць м. Скадовська Херсонської обл. // Укр. ботан. журн. — 1970. — **27**, № 1. — С. 20—24.
16. Приходькова Л.П. До вивчення розподілу синьозелених водоростей в ефемерних водоймах Присивашся залежно від ступеня солоності води // Укр. ботан. журн. — 1971. — **28**, № 4. — С. 415—419.
17. Приходькова Л.П. Азотфіксуючі синьозелені водорості ґрунтів рисових полів та ефемерних водойм півдня України // Укр. ботан. журн. — 1971. — **28**, № 6. — С. 753—758.
18. Приходькова Л.П. Синьозелені водорості глеє-солодей півдня України // Укр. ботан. журн. — 1974. — **31**, № 2. — С. 185—190.
19. Приходькова Л.П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. — Киев. Наук. думка. — 1992. — 299 с.
20. Учебное руководство к полевой практике почв / Под. ред. А.Д. Воронина. — М.: Изд-во МГУ, 1988. — 92 с.
21. Цееб Я.Я. К типологии солоноватых и соленых водоемов Крыма и характеристика их фауны // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — С. 230—242.
22. Юнгер В.П. Основные факторы, влияющие на распространение и развитие водорослей // Водоросли. Справочник / Отв. ред С.П. Вассер. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 107—118.
23. *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography* / Eds.: Tsarenko P., Wasser S., Nevo E. — Rügge: A.R. Gantner Ver. K.-G., 2006. — 714 p.
24. Bauld J. Occurrence of benthic microbial mats in saline lakes // *Hydrobiologia*. — 1981. — **81**. P. 87—111.
25. Borowitzka L.J. The microflora. Adaptation to life in extremely saline lakes // *Hydrobiologia*. — 1981. — **81**. — P. 33—46.
26. Ehrlich A., Dor I. Photosynthetic microorganisms of the Gavish sabkha // *Hypersaline Ecosystems. The Gavish Sabkha* / Eds. Friedmann I., Krumbein W.E. — New-York: Springer, 1985. — P. 296—321.
27. Garcia-Pichel F., Prufert-Bebout L., Muyzer G. Phenotypic and phylogenetic analysis show *Microcoleus chthonoplastes* to be a cosmopolitan cyanobacterium // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1996. — **62**. — P. 3284—3291.
28. Garcia-Pichel F., Nuebel U., Muyzer G., Prufert-Bebout L. Combined molecular and traditional approaches to cyanobacterial phylogeny: case studies of «*Microcoleus chthonoplastes*» and «*Aphanotheca halophytica*» // *Abstr. Symp. «Marine Cyanobacteria and related organisms»*. (November 24—28, 1997). — Paris: Inst. Oceanogr., 1997. — P. 9.
29. Garcia-Pichel F., Nuebel U., Muyzer G. The phylogeny of unicellular, extremely halotolerant cyanobacteria // *Arch. Microbiol.* — 1998. — **169**. — P. 469—482.

30. Gerdes G., Krumbein W.E., Holtkamp S. Salinity and water activity related zonation of microbial communities and potential stromatolites of the Gavish Sabha // *Hypersaline Ecosystems. The Gavish Sabkha* / Eds. Friedmann I., Krumbein W.E.— New-York: Springer, 1985. — P. 169—183.
31. Golubic S. Halophily and halotolerance in cyanophytes // *Origins of life*. — 1980. — **10**. — P. 169—183
32. Hagemann M., Richter S., Zuther E., Schoor A. Characterization of the glucosylglycerol-phosphate-accumulating, salt sensitive mutant of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 // *Arch Microbiol*. — 1966. — **166**. — P. 83—91.
33. Karsten U. Growth and organic osmolites of geographically different isolates of *Microcoleus chthonoplastes* (Cyanobacteria) from benthic microbial mats: response to salinity change // *Phycology*. — 1996. — **32**. — P. 501—506.
34. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. — Jena etc.: G. Fischer, 1999. — 548 p. [*Съясwasserflora von Mitteleuropa*, **19** (1)].
35. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. — Munchen: Elsevier GmbH, 2005. — 759 p. [*Съясwasserflora von Mitteleuropa*, **19** (1)].
36. Nuebel U., Garcia-Pichel F., Muyzer G. The halotolerance and phylogeny of cyanobacteria with tightly coiled trichomes (*Spirulina* Turpin) and the description of *Halospirulina tapeticola* gen. nov. sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*. — 2000. — **86**. — P. 1265—1277.
37. Oren A. Salts and Brines. // *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space* / Eds.: Whitton, B. & Potts, M. — Dordrecht; London; Boston: Kluwer Akad. Publ., 2000. — P. 281—306.
38. Oren A., Seckbach J. Oxigenic photosynthetic microorganisms in extreme environments // *Nova Hedwigia*. — 2001. — **123**. — P. 13—31.
39. Por F.D. Hydrobiological notes on the high-salinity waters of the Sinai Peninsula // *Mar. Biol*. — 1972. — **14**, № 2. — P. 111—119.
40. Potts M. Blue-green algae (Cyanophyta) in marine coastal environments of the Sinai peninsula: distribution, zonation, stratification and taxonomic diversity // *Phycologia*. — 1980. — **19**. — P. 60—73.
41. Rahaman A.A., Ambikadevi M., Sosamma-Esso. Biological management of Indian solar saltworks // *7th Symposium on Salt*. — Amsterdam, 1993. — V. 1. — P. 633—643.
42. Reed R.H., Borowitzka L.J., Mackay M.A. et al. Organic solute accumulation in osmotically stressed cyanobacteria // *FEMS Microbiol. Rev*. — **39**. — P. 51—59.
43. Richardson D.L., Reed R.H., Stewart W.D.P. *Synechocystis* PCC 6803; a euryhaline cyanobacterium // *FEMS Microbiol. Lett*. — 1983. — **18**. — P. 99—102.
44. Schopf, J.W. Cyanobacteria: Pioneers of the early Earth // *Nova Hedwigia*. — 1996. — **112**. — P. 13—32.
45. Stal L.J. Cyanobacterial mats and stromatolites. // *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space* / Eds. Whitton B. & Potts M. — Dordrecht; London; Boston; Kluwer Akad. Publ., 2000. — P. 61—120.
46. Volcani B.E. The microorganisms of the Dead Sea // *Papers collected to commemorate the 70th Anniversary of Dr. Chaim Weizmann*. — Rehovoth: D. Sieff Res. Inst., 1944. — P. 71—85.

