

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ  
БУРЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.В. Хахинов, Б.Б. Намсараев  
Е.Ю. Абидуева, Э.В. Данилова

ГИДРОХИМИЯ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ВОДНЫХ СИСТЕМ  
С ОСНОВАМИ ГИДРОБИОЛОГИИ

Улан-Удэ  
Издательство Бурятского госуниверситета  
2007

УДК 577.472: 551.48

ББК 26.22 (2 Р 54)

Г 46

Утверждено к печати Ученым Советом научно-образовательного центра «Байкал», редакционно-издательским советом Бурятского государственного университета

Издание осуществлено при финансовой поддержке программ «Фундаментальные исследования и высшее образование» (проект НОЦ-017 «Байкал») и «Развитие научного потенциала высшей школы (2006-2008 гг.)» (проект РНП.2.2.1.7334).

*Рецензенты*

д-р хим. наук, проф. *Д.М. Могнонов*

д-р биол. наук, проф. *Н.М. Пронин*

**Гидрохимия экстремальных водных систем с основами гидробиологии:** учеб. пособие / В.В. Хахинов, Б.Б. Намсараев, Е.Ю. Абидуева, Э.В. Данилова. – Улан-Удэ: Издательство Бурятского госуниверситета, 2007. – 148 с. ISBN 978-5-9793-0019-1

В учебном пособии обобщены основные сведения об экстремальных водных системах. Дана гидрохимическая и гидробиологическая характеристика горячих и холодных минеральных источников, содовых и соленых озер. Описана биология водной толщи и донных отложений экстремальных водных систем, приведены данные о планктоне и бентосе.

Пособие предназначено для научных сотрудников, аспирантов и студентов, изучающих гидрохимию, гидробиологию, экологию микроорганизмов и химию водных систем.

© В.В. Хахинов В.В., Б.Б. Намсараев,  
Е.Ю. Абидуева, Э.В. Данилова, 2007

ISBN 978-5-9793-0019-1

© Бурятский госуниверситет, 2007

## ВВЕДЕНИЕ

Оптимальные условия развития большинства микроорганизмов, растений и животных определяются свойствами клеточных компонентов и в целом соответствуют параметрам наиболее распространенных на Земле экосистем: это умеренные температуры (15-35<sup>0</sup>С), нейтральный рН среды, соленость природных вод (пресной и морской), аэробные условия. Местообитания, значительно отличающиеся по одному или нескольким параметрам от повсеместно распространенных экосистем, принято называть *экстремальными*, а населяющие их организмы – *экстремофильными*. К экстремальным условиям относятся крайние значения температуры, рН, солености, повышенное давление, высокие концентрации токсических веществ, анаэробноз, что ограничивает развитие эукариотных организмов. В соответствии с этим экстремальными местообитаниями можно считать низко- и высокотемпературные районы, соленые и содовые воды и биотопы с крайне кислой или щелочной реакцией, анаэробные зоны, так как основные таксономические группы в них отсутствуют и в большинстве случаев доминируют только прокариоты.

Экстремальные водные системы достаточно широко распространены в природе и отличаются низкой или высокой температурой, высокой концентрацией солей, низкими или высокими значениями рН, анаэробными условиями, химией воды и донных отложений. Экстремальные водные системы могут иметь и антропогенное происхождение, например сточные воды с низкими или высокими значениями рН, повышенной температурой, высокой концентрацией солей или токсических веществ, радиоактивностью. К экстремальным природным водным системам относятся термальные и сероводородные холодные источники, кислые, содовые и соленые озера, морские лагуны, постоянно низкотемпературные озера и болота.

Термальные источники встречаются в вулканически активных районах нашей планеты. Содовые и соленые озера широко распространены в аридных зонах. Низкотемпературные озера и болота распространены в высоких широтах и горных системах.

Основными факторами среды обитания организмов в термальных источниках являются температура, крайние значения рН, анаэробноз, поступление токсичных вулканогенных веществ. В содовых и соленых озерах на рост и развитие гидробионтов влияют минерализация, щелочность, значения рН, химия воды и донных отложений.

В более общем смысле к экстремальным можно относить условия, в которых выживают только специализированные микроорганизмы нескольких таксономических групп и погибают прокариоты многих других таксономических групп. Это положение легко проиллюстрировать на примере температурных условий. Для представителей всех основных форм жизни благоприятна температура в диапазоне 20-30°C; верхняя граница выживания для позвоночных находится уже при 40°C, для сосудистых растений и других структурно высокоорганизованных форм – в пределах 40-50°C; некоторые простейшие, водоросли, грибы и прокариоты способны выживать при температурах выше 50°C. При температурах выше 60°C жизнь возможна только для прокариот, выше 95°C – по-видимому, только для архей. Таким образом, разнообразие живых организмов с повышением температуры снижается; термальные местообитания, например горячие источники, заселяет лишь сравнительно небольшое число видов (которые, однако, могут давать обильный рост) и многие крупные таксоны в них отсутствуют.

Связь определенных организмов со специфическими условиями существования обозначают эпитетами с окончанием «-фильный» или «-толерантный». Термофильные бактерии характеризуются наиболее интенсивным ростом при повышенных значениях температуры. Термотолерантные организмы способны выживать и даже, возможно, активно расти в условиях повышенной температуры, но оптимальна для них умеренная температура. Сходным об-

разом соответствующими специальными терминами характеризуют организмы, приспособленные к низкой температуре (психрофильные, или криофильные, психротолерантные), к высокой концентрации соли (галофильные, галотолерантные), высокой кислотности среды (ацидофильные, ацидотолерантные), высокой щелочности (алкалофильные, алкало-толерантные) и условиям высокого давления (барофильные, или пьезофильные, баротолерантные).

Научный интерес к экстремальным местообитаниям связан как с поиском необычных свойств вообще, так и конкретно с вопросом о механизмах адаптации жизни к таким «трудным» условиям и эволюции приспособленных к ним организмов. Кроме того, экстремальные среды важно исследовать как модельные объекты в целях развития общей и микробной экологии. При относительно малом разнообразии жизненных форм в таких местообитаниях легче выявить кооперацию микроорганизмов, чем в экосистемах с обычными условиями среды, высоким видовым разнообразием и сложной структурной организацией. Наконец, экстремальные местообитания могут служить источниками микроорганизмов, представляющих интерес для биотехнологии. Термофильные бактерии продуцируют термостабильные или термоактивные ферменты, используемые для промышленного разложения биополимеров с целью получения сахаров в нестерильных условиях. Протеазы из алкалофильных бактерий применяются при дублении кожи, в пивоварении и производстве специфических детергентов. Термофильные липазы нашли применение как компоненты моющих средств.

Таким образом, организмы, обитающие в экстремальных условиях среды, подвергаются воздействию таких факторов, как неблагоприятная температура, кислотность или щелочность и недостаток воды, иногда в комбинации. Во всех подобных местообитаниях преобладают прокариоты, а не эукариотические организмы, причем в сверхэкстремальных средах обитают обычно только прокариоты. Благодаря малым размерам прокариотические клетки высокоригидны; у большинства прокариот нет внутренних мембран, которые могли бы

повреждаться при температурном или каком-либо другом стрессе; ДНК относительно стабильна благодаря кольцевой форме молекулы, иногда образующей также свёрнутки; клеточная стенка способна противостоять механическому и осмотическому стрессу в большей степени, чем стенки более высокоорганизованных клеток. Наиболее термоацидофильные организмы представлены главным образом археями, а не бактериями, вероятно по причине того, что липиды с простыми эфирными связями значительно более устойчивы к высоким температурам, особенно в условиях высокой ионной активности, чем липиды со сложнэфирными связями (Современная микробиология, 2005).

Интерес к экстремофильным прокариотам в последние годы исключительно высок с точки зрения их биологической уникальности (Woese et al, 1990; Заварзин, 1993) и использования в биотехнологии (Extremophiles, 1998). Они обитают в самых разных условиях среды (Prasad et al, 1997). В природе встречается немало биотопов, в которых экстремальные условия сочетаются и тогда в них развиваются комбинированные по виду и степени экстремофильности организмы. Одним из таких мест обитания являются содовые, содово-соленые и соленые озера, где высокие значения pH, минерализации и содержание NaCl обуславливают развитие алкало-, гало-алкало- и галофильных микроорганизмов. Микробное сообщество в этих водоемах подвергается действию крайней щелочности и осмотическому стрессу.

Горячие и холодные минеральные источники являются экстремальными экосистемами представляющими значительный интерес, как для фундаментальных исследований, так и для потенциальных практических применений. В связи с постоянством химического состава и температуры воды горячие и холодные источники являются удобными модельными системами для изучения экологии обитающих в них организмов (Brock et al., 1971; Логинова, Егорова, 1977).

Исследование экстремальных водных систем и экстремофильных организмов важно с точки зрения определения физико-химических границ функционирования живых систем, в

том числе и при рассмотрении возможности существования жизни на иных, чем Земля, планетах. С практической точки зрения оно важно для понимания особенностей циклов различных элементов в экстремальных экосистемах, в том числе антропогенных, а также при поиске новых биологически активных соединений для биотехнологии.

## Г л а в а I ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Вода – одно из самых распространенных на Земле веществ. Природные воды являются основным компонентом океанов, морей, озер, рек, водохранилищ, болот, ледников, подземных водных резервуаров. Пары воды находятся в атмосфере. Почва и горные породы содержат воду. Без воды не может функционировать биосфера и не могут существовать все организмы – прокариоты, растения и животные.

Водная экосистема (т.е. экосистема, в структуре и функционировании которой ведущая роль принадлежит воде) следует рассматривать как систему, состоящую из трех самостоятельных, но активно взаимодействующих компонентов:

- абиотическая часть водной экосистемы, т. е. вода с содержащимися в ней растворенными (включая газы) и взвешенными веществами, грунты дна и берегов водных объектов;

- биотическая часть экосистемы, т. е. все гидробионты и их комплексы – биоценозы;

- человеческое общество и его хозяйственная деятельность.

К числу характеристик абиотической части водных экосистем, имеющих наибольшее значение для развития водной биоты, необходимо отнести: температуру, минерализацию (соленость), мутность воды, освещенность, газовый режим, содержание в ней химических веществ, в том числе биогенных, органических и загрязняющих; концентрацию кислорода и диоксида углерода; скорости течения; интенсивность водообмена между различными частями водного объекта; уровни воды и площади

заливания поймы; ледовые явления, характер грунта (Константинов, 1979; Михайлов и др., 2005).

Биотическая часть экосистемы состоит из микро- и макроорганизмов водной толщи и донных отложений, которые в целом подразделяются на планктон, бентос и обитатели донных осадков. В экстремальных водных системах ведущая роль принадлежит прокариотным археям и эубактериям.

## Г л а в а П ЭКСТРЕМАЛЬНЫЕ ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Экстремальные водные системы распространены по всей нашей планете. Термальные и холодные источники встречаются в областях активного современного вулканизма, в рифтовых зонах океана и суши. Содовые и соленые озера распространены в внутриконтинентальных аридных районах. В мелководных прибрежных районах Мирового океана создаются экстремальные условия для гидробионтов из-за высокой солености. На высоких широтах распространены постоянно низкотемпературные водоемы, где развиваются психрофильные микроорганизмы. К антропогенным экстремальным водным системам относятся сточные воды или водоемы с низкими или высокими значениями рН, повышенной температурой, высокой концентрацией солей или токсических веществ, радиоактивностью.

Основными факторами среды обитания организмов в термальных источниках являются температура, крайние значения рН, анаэробизм, поступление токсичных вулканогенных веществ. В содовых и соленых озерах на рост и развитие гидробионтов влияют минерализация, щелочность, значения рН, химия воды и донных отложений.

В Забайкалье и Прибайкалье широко представлены экстремальные водные системы (Атлас Забайкалья, 1967). К ним относятся азотные гидротермы Прибайкалья, углекислые термальные источники Восточных Саян, холодные сероводородные источники Кижинги, содовые и соленые озера

Даурии и Селенгинского среднегорья, подземные соленые рассолы Приангарья, пресные озера и болота в зоне вечной мерзлоты Витимского плоскогорья. Расположение этих водных систем на относительно небольшой территории делает их удобными объектами для изучения и использования в биотехнологии и охране окружающей среды.

## 2.1. Минеральные источники

В земной коре находится большое количество воды – физически и химически связанной, свободной гравитационной, капиллярной, в виде водяного пара и льда. Подземными водами как объектом гидрологии будем называть лишь те содержащиеся в земной коре воды, которые находятся в активном взаимодействии с атмосферой и поверхностными водами (океанами и морями, реками, озерами и болотами) и участвуют в круговороте воды на земном шаре. Подземные воды в таком понимании представлены в основном свободной (гравитационной) и капиллярной водой, а также перемещающимся в порах грунта водяным паром.

Скопления подземных вод, участвующих в круговороте воды на планете – это особые водные объекты, существенно отличающиеся от водотоков и водоемов и важные элементы гидросферы. Вместе с тем подземные воды тесно связаны с геологическим строением земной коры и свойствами горных пород.

### *2.1.1. Происхождение подземных вод и их распространение на земном шаре*

Все воды земной коры, находящиеся ниже поверхности Земли в горных породах в газообразном, жидком и твердом состояниях, называются **подземными водами**. Подземные воды составляют часть гидросферы – водной оболочки земного шара. Они встречаются в буровых скважинах на глубине до нескольких километров. По данным В.И. Вернадского, подземные воды могут существовать до глубины 60 км в связи с тем, что молекулы воды даже при температуре 2000°C диссоциированы всего на 2%. Приблизительные подсчеты запасов пресной воды в недрах Земли до глубины 16 километров дают величину 400

миллионов кубических километров, т.е. около 1/3 вод Мирового океана.

Под влиянием солнечной энергии с поверхности Мирового океана испаряется в среднем около 450.0 тыс. км<sup>3</sup> воды. Некоторая часть этой влаги в виде пара переносится воздушными течениями на материки. При определенных условиях водяные пары конденсируются и выпадают в виде дождя, снега, града и т.п. Выпавшие на сушу атмосферные осадки стекают по склонам местности, образуя ручьи и реки, которые несут свои воды вновь в Мировой океан. Часть выпавших осадков испаряется, часть просачивается в землю, образуя подземные воды, которые подземным стоком поступают в ручьи и реки и, таким образом, также возвращаются в океан. Этот замкнутый процесс обмена между атмосферой и земной поверхностью называется круговоротом воды в природе.

Подземные воды формируются в основном из вод атмосферных осадков, выпадающих на земную поверхность и просачивающихся (инфильтрующихся) в землю на некоторую глубину, и из вод из болот, рек, озер и водохранилищ, также просачивающихся в землю. Количество влаги, прогоняемой таким образом в почву, составляет по данным А.Ф.Лебедева, 15-20 % общего количества атмосферных осадков.

Проникновение вод в грунты (водопроницаемость), слагающих земную кору, зависит от физических свойств этих грунтов. В отношении водопроницаемости грунты делятся на три основные группы: водопроницаемые, полупроницаемые и водонепроницаемые или водоупорные.

К водопроницаемым породам относятся крупнообломочные породы, галечник, гравий, пески, трещиноватые породы и т.д. К водонепроницаемым породам – массивно- кристаллические породы (гранит, порфир, мрамор), имеющие минимальную способность впитывать в себя влагу, и глины. Эти глины, пропитавшись водой, в дальнейшем ее не пропускают. К породам полупроницаемым относятся глинистые пески, лесс, рыхлые песчаники, рыхловатые мергели и т.п.

Подземные воды в земной коре распределены в двух этажах. Нижний этаж, сложенный плотными магматическими и

метаморфическими породами, содержит ограниченное количество воды. Основная масса воды находится в верхнем слое осадочных пород. В нем по характеру водообмена с поверхностными водами выделяют три зоны: зону свободного водообмена (верхнюю), зону замедленного водообмена (среднюю) и зону весьма замедленного водообмена (нижнюю). Воды верхней зоны обычно пресные и служат для питьевого, хозяйственного и технического водоснабжения. В средней зоне располагаются минеральные воды различного состава. Это – древние воды. В нижней зоне находятся высокоминерализованные рассолы. Из них добывают бром, иод и другие вещества.

Подземные воды образуются различными способами. Как уже отмечалось выше, один из основных способов образования подземной воды – просачивание, или инфильтрация, атмосферных осадков и поверхностных вод (озер, рек, морей и т.д.). По этой теории, просачивающаяся вода доходит до водоупорного слоя и накапливается на нем, насыщая породы пористого и пористо-трещиноватого характера. Таким образом, возникают водоносные слои, или горизонты подземных вод. Поверхность грунтовых вод, называется зеркалом грунтовых вод. Количество воды, просочившейся в грунт, зависит не только от его физических свойств, но и от количества атмосферных осадков, наклона местности к горизонту, растительного покрова. Длительный морозящий дождь создает лучшие условия для просачивания, нежели обильный ливень, так как чем интенсивнее осадки, тем с большей скоростью выпавшая вода стекает по поверхности почвы.

Для многих территорий земного шара инфильтрация является основным способом образования подземных вод. Однако имеется и другой путь их образования – за счет конденсации водяных паров в горных породах. В теплое время года упругость водяного пара в воздухе больше, чем в почвенном слое и нижележащих горных породах. Поэтому водяные пары атмосферы непрерывно поступают в почву и опускаются до слоя постоянных температур, расположенного на разных глубинах – от одного до нескольких десятков метров от поверхности земли.

В этом слое движение паров воздуха прекращается в связи с увеличением упругости водяных паров при повышении температуры в глубине Земли. Вследствие этого возникает встречный поток водяных паров из глубины Земли вверх – к слою постоянных температур. В поясе постоянных температур в результате столкновения двух потоков водяных паров происходит их конденсация с образованием подземной воды. Такая конденсационная вода имеет большое значение в пустынях, полупустынях и сухих степях. В знойные периоды года она является единственным источником влаги для растительности. Таким же способом возникли основные запасы подземной воды в горных районах Западной Сибири.

Оба способа образования подземных вод – путем инфильтрации и за счет конденсации водяных паров атмосферы в породах – главные пути накопления подземных вод. Инфильтрационные и конденсационные воды называются вандозными водами (от лат. "vadare" – идти, двигаться). Эти воды образуются из влаги атмосферы и участвуют в общем круговороте воды в природе.

Некоторые исследователи отмечают еще один способ образования подземных вод. Многие выходы этих вод в районах современной или недавней вулканической активности характеризуются повышенной температурой и значительной концентрацией солей и летучих компонентов. Для объяснения генезиса таких вод австрийский геолог Э. Зюсс в 1902 г. выдвинул теорию ювенильного (от лат. *juvenilis* – девственный). Такие воды, как считал Зюсс, образовались из газообразных продуктов, в изобилии выделяющихся при дифференциации магматического очага.

Более поздние исследования показали, что чистых ювенильных вод, как их понимал Э. Зюсс, в поверхностных частях Земли не существует. В природных условиях подземные воды, возникшие разными способами, смешиваются друг с другом, приобретая те или иные черты. Однако определение генезиса подземных вод имеет большое значение: оно облегчает подсчет запасов, выяснение режима и их качество.

Во время весеннего половодья и паводков уровень воды в реке, поднимаясь выше уровня речного потока, направленного к реке, вызывает отток воды из нее и подъем уровня грунтовых вод. Это снижает высоту уровня весенних половодий. На спаде грунтовые воды начинают питать реку, и уровень грунтовых вод понижается.

Грунтовые воды могут образовываться за счет искусственных гидротехнических сооружений, например таких, как оросительные каналы. Так, при строительстве Каракумской оросительной системы за счет переброса части стока сибирских рек, в пустынной части значительное количество воды уходило не столько на поливные нужды, сколько на испарение и в грунт. Произошло это вследствие того, что большая часть оросительной системы проходила по песчаным почвам, где коэффициент фильтрации достаточно высок, и, несмотря на противофильтрационные меры, падения уровней воды за счет фильтрации воды в грунт были велики. Все это, помимо уменьшения стока рек, приводило к тому, что содержащиеся в грунте соли растворялись грунтовыми водами, и при движении подводных потоков обратно в канал происходило заиливание и засоление последнего.

Согласно современным представлениям, подземные воды по происхождению могут быть как экзогенными (их источник – водные объекты на поверхности суши и влага атмосферы), так и эндогенными (их источник – недра Земли).

*Экзогенные подземные воды* попадают в горные породы либо при процессах просачивания (инфильтрации) поверхностных вод и конденсации водяного пара, либо в результате седиментации (осадконакопления). Эти воды часто называют соответственно инфильтрационными, конденсационными и седиментационными.

*Инфильтрационные подземные воды* проникают в горные породы путем просачивания атмосферных, речных, морских и озерных вод. Основную роль при этом играет проникновение в грунт через поры трещины практически пресной атмосферной воды. *Конденсационные подземные воды* образуются при конденсации в порах грунта рдяного пара, перемещающегося в

грунте под влиянием разности давления. Считают, что вклад этого вида питания подземных вод невелик, однако в некоторых физико-географических условиях, например пустынях, может иметь существенное значение. *Седиментационные подземные воды* образуются из вод того водного объекта, где происходил процесс седиментации, т. е. отложения наносов. Воды такого типа распространены в осадочных породах и в ложах океанов и морей, где образуют так называемые «иловые растворы».

*Эндогенные подземные воды* образуются в горных породах в результате дегидратации минералов (такие воды называют дегидратационными или «возрожденными») или поступают из магматических очагов, в частности в районах современного вулканизма (их называют «*ювенильными*» водами).

Инфильтрационные, конденсационные, седиментационные, дегидратационные и «ювенильные» воды при своем перемещении в горных породах смешиваются, образуя *смешанные* по происхождению *подземные воды*.

Подземные воды (главным образом – инфильтрационные) являются важным компонентом материкового звена круговорота воды на земном шаре и играют заметную роль в балансе и режиме природных вод и растворенных в них веществ.

### *2.1.2. Классификация подземных вод. условия их залегания*

По условиям залегания выделяют три типа подземных вод: верховодку, грунтовые и напорные, или артезианские.

**Верховодкой** называются подземные воды, залегающие вблизи поверхности земли и отличающиеся непостоянством распространения и дебита. Обычно верховодка приурочена к линзам водоупорных или слабо проницаемых горных пород, перекрываемых водопроницаемыми толщами. Верховодка занимает ограниченные территории, это явление – временное, и происходит оно в период достаточного увлажнения; в засушливое время гола верховодка исчезает. Верховодка приурочена к первому от поверхности земли водоупорному пласту. В тех случаях, когда водоупорный пласт залегает вблизи

поверхности или выходит на поверхность, в дождливые сезоны развивается заболачивание. К верховодке нередко относят почвенные воды, или воды почвенного слоя. Почвенные воды представлены почти связанной водой. Капельно-жидкая вода в почвах присутствует только в период избыточного увлажнения.

**Грунтовые воды** – это воды, залегающие на первом водоупорном горизонте ниже верховодки. Обычно они приурочены к выдержанному водонепроницаемому пласту и характеризуются более или менее постоянным дебитом. Уровень грунтовых вод представляет собой неровную поверхность, повторяющую, как правило, неровности рельефа в сглаженной форме: на возвышенностях он ниже, в пониженных местах – выше. Грунтовые воды перемещаются в сторону понижения рельефа.

Уровень грунтовых вод подвержен постоянным колебаниям. Как отмечалось выше, на него влияют различные факторы: количество и качество выпадающих осадков, климат, рельеф, наличие растительного покрова, хозяйственная деятельность человека и многое другое.

Грунтовые воды, накапливающиеся в аллювиальных отложениях – один из источников водоснабжения. Они используются как питьевая вода, для полива. Выходы подземных вод на поверхность называются родниками, или ключами.

**Напорные, или артезианские воды.** Напорными называют такие воды, которые находятся в водоносном слое, заключенном между водоупорными слоями, и испытывают гидростатическое давление, обусловленное разностью уровней в месте питания и выхода воды на поверхность. Область питания у артезианских вод обычно лежит выше области стока воды и выше выхода напорных вод на поверхность Земли. Если в центре такой чаши, или мульды, заложить артезианскую скважину, то вода из нее будет вытекать в виде фонтана по закону сообщающихся сосудов.

Размеры артезианских бассейнов бывают весьма значительными – до сотен и даже тысячи километров. Области питания таких бассейнов зачастую значительно удалены от мест извлечения воды. Так, воду, выпавшую в виде осадков на

территории Германии и Польши, получают в артезианских скважинах, пробуренных в Москве; в некоторых оазисах Сахары получают воду, выпавшую в виде осадков над Европой. Артезианские воды характеризуются постоянством дебита и хорошим качеством, что немаловажно для ее практического использования.

Подземные воды классифицируют по происхождению, физическому состоянию, а также по характеру вмещающих их грунтов, гидравлическим условиям, температуре, минерализации и химическому составу, характеру залегания.

По **характеру вмещающих воду грунтов** подземные воды подразделяют на *поровые*, залегающие в рыхлых пористых грунтах; *пластовые*, залегающие в пластах осадочных горных пород; *трещинные*, бегающие в плотных, но трещиноватых осадочных, магматических и метаморфических горных породах; *трещинно-жильные*, залегающие в отдельных тектонических трещинах.

По **гидравлическим условиям** подземные воды подразделяют на *напорные* (артезианские и глубинные) и *безнапорные* (грунтовые).

По **температуре** подземные воды делятся на исключительно *холодные* (ниже 0°C), *весьма холодные* (4-20°C), *теплые* (20-37°C), *горячие* (37-42°C), *весьма горячие* (42-100°C), *исключительно горячие* (более 100°C). К так называемым термальным водам относятся воды с температурой более 20°C. Если такие воды имеют лечебное значение (обычно это воды и специфического химического состава), их называют термами. Они встречаются, например, на Кавказе, Прибайкалье и на Камчатке.

По **минерализации** подземные воды, как и все природные воды, делят на *пресные* (до 1 ‰), *солончатые* (1-25 ‰), *соленые* (25-50 ‰) и *рассолы* (более 50 ‰). Состав пресных подземных вод часто близок к составу связанных с ними поверхностных вод (преобладают ионы  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ; или  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ; реже  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ). Солончатые подземные воды могут относиться к любому классу. В них преобладают катионы  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ . Соленые подземные воды и рассолы

могут быть связаны с современными или древними морскими бассейнами, а также образоваться при выщелачивании легкорастворимых солей  $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$  и др. Преобладают ионы  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$ .

Подземные воды, оказывающие бальнеологическое воздействие на организм человека, называют *минеральными*. Они подразделяются на углекислые (например, северокавказские минеральные воды – боржоми, нарзан); сульфидные или сероводородные (например, воды Мацесты); железистые и мышьяковистые (минеральные воды Кавказа, Закарпатья, Урала и др.), а также бромистые и йодистые воды, воды с большим содержанием органических веществ (воды в районе Трускавца); родоновые воды (Пятигорск, Цхалтубо) и др.

Наиболее важна в научном и практическом отношении классификация подземных вод по характеру залегания, использующая и некоторые другие классификации.

Классификации **по характеру залегания** подземных вод (их иногда называют «общими») разрабатывали такие известные гидрогеологи, как Ф.П. Саваренский, А.М. Овчинников, Е.В. Пинеккер и др. Ниже приведена классификация, в основном базирующаяся на предложениях А.М. Овчинникова и Е.В. Пинеккера.

Подземные воды на Земле, находящиеся в жидком состоянии, могут быть, прежде всего, подразделены на две большие группы: *подземные воды суши и подземные воды под океанами и морями*. До настоящего времени гидрогеология занималась по существу лишь подземными водами суши. Подземные воды под океанами и морями изучены еще очень слабо.

Подземные воды суши можно подразделить на *подземные воды зоны аэрации и зоны насыщения*. Зона аэрации охватывает верхние, не насыщенные водой слои грунтов, включая почву от дневной поверхности до уровня грунтовых вод. Через эту зону осуществляется связь подземных вод с атмосферой. Зона насыщения характеризуется тем, что поры и пустоты в ее пределах полностью заполнены (насыщены) жидкой водой. Сверху эта зона ограничена зоной аэрации или зоной многолетнемерзлых грунтов, снизу – глубиной критических

температур, при которых существование жидкой воды невозможно. В зоне насыщения на континентах находятся подземные воды трех типов – *безнапорные грунтовые, напорные артезианские и глубинные*.

Под океанами и морями зона аэрации отсутствует, а в зоне насыщения присутствуют *напорные воды*, гидравлически как связанные с подземными водами континентов, так и не связанные с ними.

Воды зоны аэрации и грунтовые воды имеют свободную связь с атмосферой и формируются под непосредственным влиянием физико-географических условий. Грунтовые воды, кроме того, связаны с поверхностными водами (реками, озерами и др.) и играют важную роль в питании этих водных объектов. Подземные воды участвуют в круговороте воды на земном шаре в основном согласно двум схемам: грунтовые воды ↔ зона аэрации ↔ атмосфера и грунтовые воды ↔ поверхностные воды.

На поверхности Земли минеральные воды проявляются в виде источников, а также выводятся из недр буровыми скважинами (глубины могут достигать нескольких километров). Минеральные воды представляют собой сложные многокомпонентные растворы, содержащие ионы и недиссоциированные молекулы элементов или их соединений, газы и органические вещества. Они возникают как в результате взаимодействия воды с вмещающими горными породами, так и вследствие поступления отдельных составных частей из глубинных зон земли.

Оценка минеральных вод проводится по разным классификационным показателям:

- 1) степени минерализации;
- 2) солевому и ионному составу (составу макро- и микрокомпонентов);
- 3) содержанию органических веществ;
- 4) кислотности – щелочности и окислительно-восстановительному потенциалу (pH и Eh);
- 5) радиоактивности;
- 6) газовому составу;

- 7) температуре;
- 8) дебиту;
- 9) микробиологии;
- 10) природным изотопам.

### *2.1.3. Щелочные термальные источники*

В геологии принято считать воды термальными, если их температура превышает 20°C. С точки зрения микробиологии важной температурной границей является температура 45°C. Эта температура позволяет разделить местообитания с доминированием мезофильных (с оптимумом около 30°C и максимумом до 45°C) и термофильных (с оптимумом около 50°C) микроорганизмов.

Значение рН, отделяющее щелочные воды от нейтральных, принимается за 8.0-8.5. Эта граница позволяет исключить из рассмотрения широко распространенный тип углекислых термальных вод со значениями рН от 4.5 до 8.5, в водах которых присутствует карбонат кальция. При рН выше 8.5 воды становятся натриевыми, щелочность таких вод обуславливается присутствием соды, либо присутствием силикатов или боратов. С точки зрения микробиологии значение рН 8.5 позволяет отделить местообитания с доминированием нейтрофильных микроорганизмов от местообитаний с доминированием алкалофильных микроорганизмов (оптимум рН выше 8.5) (Заварзин, Колотилова, 2001).

Щелочные гидротермы широко распространены в природе, но, в отличие от кислых гидротерм, гораздо менее изучены. Существует несколько геохимических типов щелочных термальных вод, среди них наиболее известными и геохимически значимыми являются азотные термальные воды, термальные воды областей серпентинизации и сульфидные воды.

Азотные термальные воды. К щелочным азотным термальным водам относятся азотные термальные воды массивов гранитоидных и вообще кристаллических пород. Азотные термальные воды широко распространены в мире. Большие

области Центральной Азии, Индии, Восточной Сибири, Восточной Африки, Южной Африки, Южной Америки, запада США, Европы, западные и восточные районы Исландии (кроме центральных) относятся к провинции щелочных азотных термальных вод. Геохимический облик этих вод определяется процессами гидролитического разложения силикатов и потерей кислорода на окислительные процессы, вследствие чего в их газовом составе начинает преобладать азот и происходит частичное восстановление сульфатов с образованием гидросульфидных ионов.

Типичным примером азотных термальных вод могут служить воды гидротерм Байкальской рифтовой зоны (Б.р.з.). Температура воды на выходах достигает 81-83°C, минерализация не превышает 1 г/дм<sup>3</sup>, pH до 10, состав HCO<sub>3</sub>-Na, SO<sub>4</sub>-Na с довольно высоким содержанием силикатов (до 100 мг/дм<sup>3</sup>). Гидрохимические данные свидетельствуют об инфильтрационном происхождении гидротерм Б.р.з. Гидротермы формируются в восстановительной обстановке вне зависимости от влияния магматических процессов, что отличает гидротермы региона от гидротерм областей активного вулканизма. Другим характерным представителем азотных термальных вод являются гидротермы зон рифтогенеза, характеризующихся современным и позднечетвертичным магматизмом. Так, в зоне рифта Восточной Африки формируются CO<sub>3</sub>(HCO<sub>3</sub>)-Na, Cl-HCO<sub>3</sub>(CO<sub>3</sub>)-Na термальные (до 97°C), щелочные (pH 8-11), минерализованные (до 50-60 г/дм<sup>3</sup>) воды, содержащие до 300 мг/л и более фтора. Газовый состав этих вод характеризуется высокой гелиеиностью (до 15-20 об. %). Химический состав этих вод обусловлен взаимодействием с резкощелочными вулканическими породами, содержащими карбонаты (в виде Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>) и соединения фтора. Примером могут служить термальные источники в районе озера Богория (Кения) с pH 9, соленостью 3.5 мг/дм<sup>3</sup> и температурой от 35 до 100°C.

На западном побережье Северной Америки широко распространены щелочные хлоридные азотные термальные воды. Здесь известны источники хлоридного кальциево-натриевого состава с минерализацией до 15-20 г/дм<sup>3</sup>,

вытекающие по зонам разломов из разнообразных кристаллических (или сильнометаморфизированных вулканогенных и осадочных) пород. Температура достигает 70-80°C. К особенностям данного типа вод относятся преобладание среди анионов хлора и высокие содержания кальция, что приводит к образованию характерных построек из карбоната кальция при смешении с поверхностными водами, в частности на озере Моно Лейк.

Субаквальные гидротермы данного типа изучены слабее наземных. Недавно у северного побережья Исландии во фьорде Эйджафьордур на глубине 65-100 м было обнаружено подводное гидротермальное поле. Изливающиеся воды имели pH 10, температуру 71°C, минерализацию 291 мг/дм<sup>3</sup> и содержали 0.32 мг/дм<sup>3</sup> сульфида. В составе доминирует кремний (93.7 мг/дм<sup>3</sup>) и хлор (44.7 мг/дм<sup>3</sup>), среди катионов натрий (79.2 мг/дм<sup>3</sup>). Гидротермальные постройки сложены из силикатов, металлические сульфиды, характерные для черных курильщиков, не были обнаружены. Определение состава растворенных газов не было проведено, но учитывая сходство химического состава с расположенными вблизи наземными азотными гидротермами можно предположить, что содержание азота составляет около 98%. Весьма вероятно также наличие термальных вод в крупных океанических поднятиях, сложенных мощными вулканогенными толщами. В них могут быть встречены щелочные соленые воды хлоридного состава. Газовый состав, возможно, азотный. Данная провинция субаквальных термальных вод выделяется в порядке прогноза.

Термальные воды областей серпентинизации. Процесс серпентинизации ультраосновных пород заключается в гидратации безводных силикатов магния и железа (оливина, ортопироксена) и образования вместо них минералов группы серпентина (Петрографический..., 1981). В ходе этого процесса происходит формирование низкоминерализованных щелочных вод с выделением тепла.



оливин + вода + углерод = серпентин + брусит + магнетит + водород + метан + углеводороды (Voetius, 2005)

Сульфидные воды артезианских бассейнов. Среди сульфидных вод щелочными (с pH до 9.5) являются только воды артезианских бассейнов предгорных прогибов и межгорных впадин, имеющие минерализацию 5-50 г/л,  $\text{HCO}_3\text{-Cl-Na}$  или  $\text{Cl-HCO}_3\text{-Na}$  состав и высокие концентрации  $\text{HS}^-$ . Типичным примером могут служить сульфидные воды Терско-Каспийского и Апшеронского бассейнов Кавказа. Все эти воды формируются в молодых (чаще третичных) песчано-сланцевых и карбонатных породах. Глубина формирования этих вод достигает 1-2.5 км, температура может доходить до 70°C и выше, хотя в отдельных структурах, например, Молдавском артезианском бассейне, эти воды могут быть холодными. Процесс сульфатредукции активизируется в присутствии в породах органических веществ и источников сульфатов, которыми достаточно часто являются гипсы вмещающих пород. При высокой гипсоносности пород воды приобретают  $\text{HCO}_3\text{-SO}_4(\text{Cl})\text{-Na}$  и  $\text{SO}_4\text{-HCO}_3(\text{Cl})\text{-Na}$  состав. В местах с повышенной интенсивностью сульфатредукции концентрация сульфидной серы могут достигать сотен  $\text{мг/дм}^3$  (максимально до 1  $\text{г/дм}^3$ ).

### *Свойства щелочных термальных вод*

Состав. В катионном составе азотных термальных вод доминирует натрий, более активно чем кальций переходящий в воду при гидролитическом разложении силикатов при повышенной температуре. В анионном составе, как правило, доминирует сульфат. В составе термальных вод также обнаружено высокое содержание гидрокарбонатных ионов, что объясняется реакцией нейтрализации углекислым газом гидроксидной группы, образующейся при гидролизе силикатов.

При pH выше 9 и повышении температуры растворимость и диссоциация на ионы ортокремниевой кислоты ( $\text{H}_4\text{SiO}_4$ ) резко возрастает. Поэтому щелочные термальные воды содержат высокие содержания кремния (до 180  $\text{мг/дм}^3$   $\text{SiO}_2$ ). Накоплению в гидротермах кремния способствует также высокие давления,

при которых уменьшается устойчивость силикатов, и повышенное содержание в растворах солей натрия, способствующее повышению растворимости кремнезема. Судя по максимальной растворимости аморфного кремнезема в щелочных условиях (300-1000 мг/дм<sup>3</sup>), исследованные гидротермы Б.р.з. недонасыщены кремнием. Об этом же свидетельствует и отсутствие в районе выхода гидротерм значительных отложений кремнезема.

В щелочных термальных водах обнаруживаются также относительно высокие концентрации фтора, селена, вольфрама, молибдена, германия, бора. Возрастание их концентраций обусловлено общими свойствами анионогенных элементов. Степень диссоциации их кислот возрастает с ростом щелочности среды по общей схеме  $\text{H}_2\text{A} \rightarrow \text{H}^+ + \text{HA}^- \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{A}^{2-}$ . Натриевые соли образующихся при этом анионов хорошо растворимы и могут накапливаться в значительных концентрациях.

Щелочность. Щелочные термальные воды содержат сильные катионогенные элементы ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) и анионы слабых кислот ( $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HS}^-$ ,  $\text{H}_2\text{BO}_3^-$ ,  $\text{H}_3\text{SiO}_4^-$  и др.). Гидролиз этих анионов сопровождается разложением воды и образованием ионов  $\text{OH}^-$ . При химическом анализе вод обычно предполагается, что щелочность обуславливается ионами карбонатной системы ( $\text{CO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{OH}^-$ ,  $\text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{OH}^-$ ), но это не совсем верно для щелочных термальных вод. В азотных термальных водах щелочность в основном связана с силикатными ионами, в сульфидных термальных водах щелочность обуславливается присутствием боратов и карбонатов.

Влияние щелочных условий на миграцию элементов. В щелочных водах более активно мигрируют анионогенные элементы (S, Ge, Sn, Sb, As, V, Mo, Se, U, F, B, Si и т.д.), тогда как катионогенные элементы (Ba, Cu, Zn,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$  и др.) в щелочных условиях часто образуют слабо растворимые соединения. Тем не менее, щелочные воды нельзя считать запретными для миграции катионогенных элементов, так как они могут мигрировать в виде комплексов с анионами этих вод (хлоридные, сульфатные, гидрокарбонатные и др. комплексы).

Также миграция элементов может происходить в виде гидросульфидных комплексных соединений в сероводородсодержащих водах или в виде комплексных соединений с органическим веществом.

Влияние щелочных условий на переменновалентные элементы. Термальнeе воды содержат большое число элементов с переменной валентностью, которые могут служить донорами или акцепторами электронов для микроорганизмов. Из уравнения Нернста следует, что увеличение pH среды приводит к уменьшению окислительно-восстановительного потенциала (ОВП), при котором происходит окисление соединений какого-либо элемента. Поэтому в щелочных водах окисление происходит легче и энергичнее, чем в кислых. Например, двухвалентное железо очень легко окисляется в трехвалентную форму в щелочных водах ( $E^0 < -100$  мВ), но очень трудно в кислых ( $E^0 +771$  мВ). То же верно и для многих других элементов (Крайнов, Швец, 1980). Прогнозирование поведения элементов при различном pH может быть сделано на основании Eh-pH диаграмм, разработанных Гаррелсом и Крайстом (Garrels, Christ, 1965). Соответствие термодинамическим данным является необходимым условием любой гипотезы, относящейся к круговоротам элементов с переменной валентностью (Заварзин, 1972). Хотя необходимо учитывать, что Eh-pH диаграммы характеризуют равновесные условия и указывают, в каком направлении пойдет реакция, если она начнется. Термодинамические данные не позволяют судить о скорости реакции и не утверждают, что возможная реакция обязательно произойдет в действительности (Перельман, 1966; Сташук, 1968).

Серные соединения в щелочных условиях. Среди переменновалентных элементов сера играет важнейшую роль, как в определении геохимического облика термальных вод, так и в функционировании микробного сообщества гидротерм.

Щелочные условия оказывают большое влияние на восстановленные соединения серы. При pH выше 7.7-8.5 доминирует гидросульфид-ион ( $HS^-$ ), а не сероводород. Гидросульфид более устойчив к окислению, чем

недиссоциированный сероводород. Кроме того, гидросульфид менее токсичен для клетки, так как анион сульфида с трудом проникает сквозь клеточную мембрану. Молекулярная сера слабо устойчива при pH выше 8. В присутствии гидросульфид-иона элементарная сера образует полисульфид (Roy, Trudinger, 1970; Schauder, Kroger, 1993; Schauder, Muller, 1993). Тиосульфат устойчив при pH выше 4-5, при более низких значениях тиосульфат быстро разрушается до серы и бисульфита, либо диоксида серы, элементарной серы и политионатов ( $\text{O}_3\text{S-Sn-SO}_3^-$ ). В щелочных условиях политионаты разрушаются с образованием тиосульфата, либо сульфита, сульфата и элементарной серы (Roy, Trudinger, 1970).

Повышение температуры оказывает влияние на полиморфные превращения элементарной серы. При температуре  $95^\circ\text{C}$  сера переходит из более устойчивой орторомбической формы в моноклиральную. При температуре  $119^\circ\text{C}$  происходит плавление (Roy, Trudinger, 1970). При температурах выше  $80^\circ\text{C}$  сера диспропорционирует на гидросульфид и тиосульфат согласно реакции  $\text{S}_8 + 8\text{OH}^- \rightarrow 2\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + 4\text{HS}^- + 2\text{H}_2\text{O}$  (Roy, Trudinger, 1970; Belkin et al., 1985). Добавление дрожжевого экстракта (до  $1 \text{ г/дм}^3$ ) стимулирует абиогенное восстановление, дальнейшее увеличение содержания дрожжевого экстракта не оказывает влияния на восстановление серы. Абиогенная сероредукция сильно зависит от pH среды. Повышение pH на 1 единицу приводит к 10-60-кратному увеличению продукции сульфида (опыт проводился в диапазоне pH 5.5-8.0 при температуре  $98^\circ\text{C}$ ) (Belkin et al., 1985).

Щелочные термальные источники представляют собой уникальные водные экосистемы, характеризующиеся высокими значениями температуры и pH. Щелочность подземных вод определяется общим действием различных анионов слабых неорганических и органических кислот (карбонатная, силикатная, сульфидная, боратная щелочность и др.). В минеральных водах величина pH зависит главным образом от присутствия в них  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$  и  $\text{CO}_3^{2-}$ . Содержание гидрокарбонатных и карбонатных ионов определяется поступлением  $\text{CO}_2$  из зон метаморфизации и растворения

карбонатных пород или поступлением из атмосферы, почвенного слоя. В некоторых водах с высоким значением pH нередко присутствуют карбонат-ион в количестве до 60.0 мг/дм<sup>3</sup>. Но в большинстве случаев термы имеют смешанный гидрокарбонатно-сульфатный или сульфатно-гидрокарбонатный состав и характеризуются широкими пределами колебаний абсолютного и процентного содержания сульфатов и гидрокарбонатов (Соломин, Крайнов, 1998). Высокощелочные воды формируются силикатными ионами. Редкие исключения, когда pH понижается до 6,0-6,8, объясняются смешиванием термальных вод с грунтовыми или поверхностными водами.

Повышенные концентрации кремния, фтора, селена, вольфрама, молибдена, германия, бора в щелочных термальных водах обусловлено общими свойствами анионогенных элементов. Степень диссоциации их кислот возрастает с ростом щелочности среды по общей схеме  $\text{H}_2\text{O} > \text{H}^+ + \text{HO}^- \rightarrow 2\text{H}^+ + \text{O}^{2-}$ . Натриевые соли образующихся при этом анионов хорошо растворимы и могут накапливаться в значительных концентрациях (Крайнов, Швец, 1980).

Щелочные термальные воды содержат сильные катионогенные элементы ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) и анионы слабых кислот ( $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HS}^-$ ,  $\text{H}_2\text{BO}_3^-$ ,  $\text{H}_3\text{SiO}_4^-$  и др.). Гидролиз этих анионов сопровождается разложением воды и образованием ионов  $\text{OH}^-$ . При химическом анализе вод обычно предполагается, что щелочность обуславливается ионами карбонатной системы ( $\text{CO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} > \text{HCO}_3^- + \text{OH}^-$ ,  $\text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{O} > \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{OH}^-$ ), но это не совсем верно для щелочных термальных вод. В азотных термальных водах щелочность в основном связана с силикатными ионами, в сульфидных термальных водах щелочность обуславливается присутствием боратов и карбонатов (Крайнов, Швец, 1980; Соломин, Крайнов, 1998). В щелочных водах более активно мигрируют анионогенные элементы (S, Ge, Sn, Sb, As, V, Mo, Se, U, F, B, Si и т.д.), тогда как катионогенные элементы (Ba, Cu, Zn,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$  и др.) в щелочных условиях часто образуют слабо растворимые соединения (Перельман, 1972).

Существует несколько геохимических типов щелочных термальных вод. Наиболее известные и геохимически значимые – азотные термальные воды и сульфидные воды (Соломин, Крайнов, 1998). Они обладают рядом характерных признаков и свойств и, прежде всего, небольшой общей минерализацией ( $0.2 - 2.0 \text{ г/дм}^3$ ), что позволило еще в прошлом столетии их выделить в отдельный тип – акратотерм или «простых термальных вод»

### ***Физико-химическая характеристика щелочных гидротерм***

Естественными местообитаниями термофильных микроорганизмов в условиях современной биосферы являются гидротермальные наземные, подводные и подземные системы. В формировании гидротерм важное значение имеет циркуляция воды, поступающей с поверхности, внутри гидротермальной системы под действием глубинного источника тепла. Длительный контакт циркулирующих термальных вод приводит к выщелачиванию вмещающих пород и насыщению их сопутствующими газами и веществами (Заварзин, 1984). Затем по разломам и трещинам в породах глубинные воды поступают в вышележащие горизонты, где в той или иной степени смешиваются с грунтовыми водами, а затем выносятся на поверхность компоненты. Окончательно состав и температура термальных вод определяются при их смешивании с грунтовыми водами.

Большинство наземных щелочных гидротерм относится к азотному типу гидротерм. Большие области Центральной Азии, Индии, Восточной Сибири, Восточной Африки, Южной Африки, Южной Америки, запада США, Европы, западные и восточные районы Исландии (кроме центральных) относятся к провинции щелочных азотных термальных вод (Басков, Суриков, 1989; Крайнов, Швец, 1980; Соломин, Крайнов, 1998). Геохимический облик этих вод определяется процессами гидролитического разложения силикатов и потерей кислорода на окислительные процессы, вследствие чего в их газовом составе начинает преобладать азот и происходит частичное восстановление

сульфатов с образованием гидросульфидных ионов (Крайча, 1980).

Типичным примером азотных термальных вод могут служить воды гидротерм Байкальского региона, ставших объектами нашего исследования. Байкальская область термальных вод включает систему молодых рифтовых впадин и обрамляющие их древние горные сооружения. Основную роль в формировании здесь минеральных вод играют зоны глубинных разломов, контролируемые выходы термальных источников. В пределах области зафиксированы высокие значения геотермального градиента ( $60^{\circ}/100$  м – Куликов и др., 1991). Поэтому минеральные воды часто имеют высокую температуру – до  $90^{\circ}\text{C}$ , минерализация не превышает  $1$  г/дм<sup>3</sup>, рН до 10.6. Гидрохимические данные свидетельствуют об инфильтрационном происхождении гидротерм Байкальского региона (Барабанов и др., 1968; Борисенко и др., 1978; Крайнов, Швец, 1980). Гидротермы формируются в восстановительной обстановке вне зависимости от влияния магматических процессов, что отличает гидротермы региона от гидротерм областей активного вулканизма (Голубев, 1982). Даже по данным тех авторов, которые допускают существование в гидротермах Байкальского региона магматогенных вод, доля последних не превышает нескольких процентов (Ломоносов, 1974).

Другим характерным представителем азотных термальных вод являются гидротермы зон рифтогенеза, характеризующихся современным и позднечетвертичным магматизмом (Крайнов, Швец, 1980). Так, в зоне рифта Восточной Африки формируются термальные (до  $97^{\circ}\text{C}$ ), щелочные (рН 8-11), минерализованные (до  $50-60$  г/дм<sup>3</sup>) воды, содержащие до  $300$  мг/дм<sup>3</sup> и более фтора. Газовый состав этих вод характеризуется высокой гелиеносностью. Химический состав этих вод обусловлен взаимодействием с резкощелочными вулканическими породами, содержащими карбонаты и соединения фтора. Примером могут служить термальные источники в районе озера Богория (Кения) с рН 9, соленостью  $3.5$  мг/дм<sup>3</sup> и температурой от  $35$  до  $100^{\circ}\text{C}$  (Krienitz et al., 2003).

Субаквальные гидротермы данного типа изучены слабее наземных. Недавно у северного побережья Исландии во фьорде Эйджафьордур на глубине 65-100 м было обнаружено подводное гидротермальное поле. Изливающиеся азотные воды имели рН 10, температуру 71°С, минерализацию 291 мг/дм<sup>3</sup> и содержали 0.32 мг/дм<sup>3</sup> сульфида. В составе доминирует кремний (93.7 мг/дм<sup>3</sup>) и хлор (44.7 мг/дм<sup>3</sup>), среди катионов натрий (79.2 мг/дм<sup>3</sup>) (Marteinsson et al., 2001). Весьма вероятно также наличие термальных вод в крупных океанических поднятиях, сложенных мощными вулканогенными толщами (Басков, Суриков, 1989). В них могут быть встречены щелочные соленые воды хлоридного состава, возможно азотного газового состава.

#### *2.1.4. Углекислые термальные источники и их физико-химическая характеристика*

Многочисленные выходы холодных и термальных минеральных вод в горной системе Восточных Саян располагаются по линиям тектонических разломов. Их общей характерной чертой являются: преобладание в газовом составе СО<sub>2</sub>, температура термальной воды, не превышающая 38.5°С, нейтральные значения рН и низкая минерализация. По сравнению с другими газовыми водами углекислые воды обладают наибольшей газонасыщенностью. Высота их над уровнем моря составляет не менее 1500 м.

Для отнесения вод к лечебным углекислым минеральным принята норма содержания углекислого газа в воде – 0.5 г/дм<sup>3</sup>. При содержании СО<sub>2</sub> 0.5-1.4 г/дм<sup>3</sup> воды относятся к слабо углекислым, 1.4-2.5 г/дм<sup>3</sup> – к углекислым средней концентрации и свыше 2.5 г/дм<sup>3</sup> – к сильно углекислым. Для питья принимается предел 0.5 г/дм<sup>3</sup> СО<sub>2</sub>. При использовании минеральных вод для углекислых ванн содержание в ней углекислоты должно быть не менее 1.4 г/дм<sup>3</sup>. При наличии в углекислых водах других газов – азота, метана, сероводорода, в зависимости от количественных соотношений могут создаваться воды азотно-углекислые, сероводородно-

углекислые, метаново-углекислые или более сложного газового состава.

При растворении углекислоты в воде появляются гидрокарбонатные ионы, в связи с чем может измениться химический тип воды. Так, первоначально хлоридная вода сульфатная – в гидрокарбонатно-сульфатную. Углекислые воды характеризуются исключительно разнообразным ионным составом. Наиболее широко они представлены гидрокарбонатными сульфатно-гидрокарбонатными, гидрокарбонатно-сульфатно-хлоридными, гидрокарбонатно-хлоридными, хлоридно-гидрокарбонатными и реже другими видами по анионному составу. Среди катионов в этих водах обычно преобладают кальций или натрий в различных соотношениях, реже преобладает магний. Гидрокарбонаты присутствуют почти во всех углекислых водах, за исключением сильнокислых. Минерализация углекислых вод изменяется в широких пределах: от редко встречающихся особо пресных (0.1-0.3 г/дм<sup>3</sup>), к каким относится источник Карповка в Забайкалье, до рассолов ереванского типа (92 г/дм<sup>3</sup> и более). Однако углекислые рассолы встречаются редко.

По сравнению с другими газовыми водами углекислые воды обладают наибольшей газонасыщенностью. Обладая высокой растворяющей способностью, углекислые воды играют особую роль в преобразовании вмещающих пород и переносе элементов и, следовательно, в гидротермальных процессах. На участках разгрузки нередко отлагаются залежи травертинов или железистых охр, в которых иногда содержатся промышленные концентрации ценных металлов. Мощные отложения травертинов встречаются на склонах горы Машук на Кавказе, у выходов нарзанов на Военно-Грузинской дороге, у углекислых теплых и горячих источниках Пальмира, на террасах реки Кынгырги у южной подошвы Тункинских Альп на Аршане, на многих минеральных источниках в горах Восточного Саяна.

Самыми распространенными углекислыми термами в данном районе являются минеральные источники Жойгон, Хойто-Гол, Шумак и Халун Усан. Эти источники характеризуются

наибольшим дебетом воды по сравнению с другими источниками.

Минеральные источники **Жойгон** расположены в долине реки Арак-Хем на территории республики Тыва в 2 км западнее границы Бурятии и Тывы. На этой небольшой территории длиной около 200 м и шириной 100 м расположены более 20 выходов минеральных вод с самыми разными физико-химическими и температурными показателями. Термальные воды Жойгона относятся к углекислому, гидрокарбонатно-кальциево-натриевому типу. Наибольшая температура в термах достигала 38.5°C.

Минеральные источники **Хойто-Гол** находятся в отрогах Большого Восточного Саяна на конусе выхода р. Аршан в 10 км от потухшего вулкана Кропоткина по линии крупного разлома. Из-за близости угасшего вулкана в воде минеральных источников Хойто-Гол содержится значительное количество сероводорода, что является важным лечебным признаком. Минеральные источники Хойто-Гол – это группа из пяти выходов термальных вод, температура которых варьирует от 30.5°C до 34.4°C. Источники расположены по одной линии, вниз по течению одноименной реки и удалены друг от друга на 50-100 м. Все выходы данных источников образуют термальные ручьи разной протяженности. Первый верхний выход с максимальным дебитом (8 л/сек) расположен у самого берега реки.

Минеральные источники **Халуун Усан** выходят на левом берегу реки Сенцы из кристаллических известняков и сланцев протерозоя. Температура воды равна 27°C, расход 23 л/сек. Источник характеризуется гидрокарбонатным магниево-кальциевым составом вод с минерализацией 0.38 г/дм<sup>3</sup>. Содержание углекислоты не превышает 50-100 мг/дм<sup>3</sup>, радона 15 эман. В районе источника на площади около 10 тыс. м<sup>2</sup> развиты травертиновые отложения мощностью 1.5-2 м.

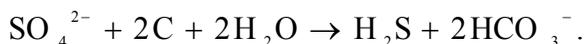
**Шумакские** минеральные источники расположены в Восточных Саянах на северном склоне Тункинских гольцов на высоте 1550 м над уровнем моря в горно-таежной долине реки Шумак (правый приток реки Китой). Минеральные термальные и холодные воды относятся к углекислым гидрокарбонатным.

Воды Шумацких источников относятся к довольно редко встречающемуся в природе шумацкому типу. В Прибайкалье к настоящему времени выделяют всего лишь три проявления такого типа вод – источники Шумака, Саган-Сайра и скважина, пробуренная на территории курорта Аршан. Выходы минеральных вод Шумака расположены так, что образуют три так называемые «линии», которые отличаются друг от друга как химическим составом, температурой, так и содержанием радона и уголекислоты. Две линии расположены по левому берегу реки, третья линия – на правом берегу. Хотя источники располагаются в непосредственной близости друг от друга, их физико-химический состав, содержание газов может быть различным.

### *2.1.5. Сероводородные термальные источники*

Сероводородные (сульфидные) природные воды различной минерализации и ионного состава с содержанием общего сероводорода более 10 мг/дм<sup>3</sup>. Происхождение сероводорода связано с биогенным или химическим восстановлением сульфатных минералов, а также с магматической деятельностью. В подземной гидросфере наиболее распространено микробиологическое окисление органических веществ за счет восстановления сульфатов.

Среди растворенных газов во многих термах присутствует сероводород (источники Змеиный, Алла, Кучигер, Умхей, Котельниковский) концентрация которого достигает 31.0 мг/дм<sup>3</sup> (Умхейский источник). Сероводород образуется в результате биохимического восстановления сульфатов при наличии органического вещества по схеме (Современная микробиология, 2005):



Эта реакция объясняет, почему в сульфидных водах гидрокарбонат-ион является преобладающим.

По мнению Е.П. Пиннекер (1968), азотные сульфатные термы разгружаются во впадины. В результате сульфатредукции ионный состав приобретает гидрокарбонатный натриевый состав и при этом газовый состав обогащается сероводородом.

Сероводородные воды тяготеют к площадям распространения метаморфических пород, слагающих различные по размеру ксенолиты среди магматических образований и содержащих прослойки обогащенных органикой известняков.

Кучигерские гидротермы выходят у северо-западного борта Баргузинской впадины, в 11 км от с. Улюнхан. Они представлены группой родников, в расположении которых намечается две линии: одна тяготеет к подошве надпойменной террасы речки Индихона, вторая тянется вдоль русла ручья по центру заболоченной местности.

Родники первой линии окаймляют неглубокий (0.2-0.3 м) водоем, дно которого сложено зеленовато-серым илом, покрытым по поверхности микробными матами. Температура воды в термах колеблется от 21 до 55°C. Во второй линии насчитывается около 10 выходов. Еще один зафиксирован в 0.7 км к юго-западу от основных выходов. Общий расход источников ориентировочно оценивается в 10-11 л/сек. Основная разгрузка термальных вод происходит в современных отложениях на площади примерно 500 x 200 м<sup>2</sup>.

Воды Кучигерских терм имеют сульфатно-гидрокарбонатный натриевый состав. Содержание сероводорода достигает 29 мг/дм<sup>3</sup>.

### *2.1.6. Сероводородные холодные источники*

Холодных сероводородных источников на территории Бурятии выявлено немного. Установленная концентрация сероводорода достигает 30 мг/дм<sup>3</sup>.

Усть-Котерские источники расположены вдоль левого берега р. Котеры и Верхней Ангары. Всего отмечено 5 источников, легко обнаруживаемому по запаху сероводорода, а также по наличию подводных грифонов с выделением спонтанных газов.

Источник Пинесярикта находится в долине р. Улюгны – правого притока р. Баргузина, в 30 км от устья.

Источник Солонцовый расположен на левом берегу одноименного ручья, впадающего в р. Усой, в 0.9 км от его устья. Содержание сероводорода не превышает 30.1 мг/дм<sup>3</sup>.

Халагунский источник, находится в бассейне р. Иркут, долине р. Халагуна на удалении 16 км к юго-западу от с. Туран. Минеральная вода разгружается на надпойменной террасе у подножья правого борта с дебитом 0.35 л/сек. В коренном выходе источник приурочен к разлому северо-восточного простирания, секущему карбонатно-силикатные породы архейского возраста.

Минерализация составляет 0.47 г/дм<sup>3</sup>, температура – 6.4, Содержание сероводорода равно 12 мг/дм<sup>3</sup>. побережье составу относится к гидрокарбонатно-сульфатным натриевым водам.

В долине Иркуты известны Мондинский, Коймарский, Хутунский и другие источники с содержанием сероводорода до 7 мг/дм<sup>3</sup>.

Выходы сероводородных вод известны также в бассейне р. Джиды, где в 2 км от оз. Верхнее Белое из илистых озерных отложений, обогащенной органикой, разгружаются гидрокарбонатные натриевые воды Боргойского источника с минерализацией 0.8 г/дм<sup>3</sup>, температурой 3°C и содержанием сероводорода более 10 мг/дм<sup>3</sup>.

В долине реки Худана (Кижингинский район) скважинами вскрыты холодные сероводородны воды Бахлайта (2 скважины), имеющие температуру воды 3-5°C, минерализацию 0.2-0.6 г/дм<sup>3</sup> и активность среды рН 8-9. По ионному составу минеральные воды являются гидрокарбонатно-сульфатными и сульфатно-гидрокарбонатными смешанного катионного состава с содержанием сероводорода 20-27 мг/дм<sup>3</sup>.

Изученные сероводородные воды имеют гидрокарбонатный или сульфатно-гидрокарбонатный состав, катионы в них представлены натрием или совместно щелочными и щелочно-земельными металлами. Минерализация вод находится в пределах 0.2-1.2 г/дм<sup>3</sup>. Реакция среды, в основном, слабощелочная.

Изученные сероводородные источники Бурятии приурочены, в основном, к метаморфическим породам. Обогащение вод сероводородом происходит в результате биохимического восстановления сульфатов в приповерхностных условиях или на относительно больших глубинах при взаимодействии сульфат-

содержащих вод с органическим веществом (Боргойский источник). В источниках северной части территории – Усть-Котерском, Пинесярикта и других – в качестве источника углерода используется углерод карбонатных пород (графит). Воды обогащаются сероводородом на большой глубине (до 300-500 м), в результате чего они имеют повышенную температуру, которая достигает до 10.2°C.

Таким образом, геохимические особенности и условия формирования отдельных типов минеральных вод Бурятии обусловлены, главным образом, геоструктурными и геоморфологическими условиями территории, составом водовмещающих пород. Разновидность минеральных вод также определяется сложными физико-химическими и биохимическими процессами, протекающими как в глубинных слоях земной коры, так и на ее поверхности. Повсеместно прослеживается генетическая связь между пресными и минеральными водами.

## **2.2. Содовые и соленые озера**

Озеро – естественный водоем суши с замедленным водообменом. Как правило, озера обладают выработанными под воздействием ветрового волнения берегами. Озера не имеют прямой связи с океаном. Для образования озера необходимы два неперенных условия – наличие естественной котловины, т. е. замкнутого понижения земной поверхности, и находящегося в этой котловине определенного объема воды.

### *2.2.1. Озера и их распространение на земном шаре*

Озера распространены на поверхности суши повсеместно. Наибольшая озерность (отношение площади озер к общей площади суши) характерна для увлажненных районов древнего оледенения (север Европы, Канада, север США). Много озер в районах многолетней мерзлоты, в некоторых засушливых районах внутреннего стока (юг Западной Сибири, Северный Казахстан), на поймах и в дельтах рек.

Озерность Финляндии составляет 9.4%, Швеции – 8.6%. В России озер больше всего на Кольском полуострове (6.3 % территории), в Карелии и на Северо-Западе Европейской части (5.4%), в Западно-Сибирской низменности (4.3%). Озерность всей России около 2.1%.

Наибольшее число крупных озер с площадью более 100 км<sup>2</sup> находится в Африке, Азии и Северной Америке. В 1945 самых крупных озерах земного шара сосредоточено 168 тыс. км<sup>3</sup> воды, т. е. около 95% объема всех озер на Земле.

Самое большое по площади на Земле озеро – это солонатовое Каспийское море. Из пресных озер самое большое – Верхнее. Наибольший объем воды сосредоточен в Каспийском море, а среди пресных озер – в Байкале. Байкал также наиболее глубокое озеро в мире.

По данным РосНИИВХа, в России более 2 млн. озер с суммарной площадью более 3.5 тыс. км<sup>2</sup>. Из них 90% – это мелководные водоемы площадью от 0.01 до 1 км<sup>2</sup> и глубинами менее 1.5 м.

В пресных озерах России сосредоточено 26 500 км<sup>3</sup> воды; причем только в восьми крупнейших пресных озерах (Байкал, Ладожское, Онежское, Чудское с Псковским, Таймыр, Ханка, Белое) находится 24250 км<sup>3</sup> воды (91.5%). На долю Байкала приходится 86,8% запасов пресных вод в озерах России и более 25% запасов вод во всех пресных озерах мира. Байкалу по запасу пресной воды уступают все озера Земли, в том числе Танганьика – 21% и Верхнее – 13% объема воды в пресных озерах планеты.

### *Типы озер*

Озера подразделяют по размеру, степени постоянства, географическому положению, происхождению котловины, характеру водообмена, структуре водного баланса, термическому режиму, минерализации вод, условиям питания водных организмов и др.

По **размеру** озера подразделяют на очень большие площадью свыше 1000 км<sup>2</sup>, большие – площадью от 101 до 1000 км<sup>2</sup>, средние – площадью от 10 до 100 км<sup>2</sup> и малые – площадью менее 10 км<sup>2</sup>.

По **степени постоянства** озера делят на постоянные и временные (эффемерные). К последним относятся водоемы, которые заполняются водой лишь во влажные периоды года, а в остальное время пересыхают, а также некоторые термокарстовые озера, теряющие воду в летний период.

По **географическому положению** озера подразделяют на интразональные, которые находятся в той же географической (ландшафтной) зоне, что и водосбор озера, и полизональные, водосбор которых расположен в нескольких географических зонах. Малые озера на равнинах, как правило, интразональны, крупные озера обычно полизональны. Полизональны также и горные озера, водосбор которых расположен в нескольких высотных ландшафтных зонах.

По **происхождению озерные котловины** могут быть тектонические, вулканические, метеоритные, ледниковые, карстовые, термокарстовые, суффозионные, речные, морские, эоловые, органогенные. Такое же название дают и озерам, находящимся в этих котловинах.

Котловина озера обычно образована *подводной террасой*, которая характеризуется постепенным слабым понижением суши, далее следует *свал*, имеющий более крутой угол понижения и переходящий в котел, который занимает большую часть озерного дна. Соответственно перечисленным участкам в озерной бентали принято выделять *литораль* – прибрежное мелководье, *сублитораль*, которая простирается до нижней границы распространения донной растительности, и *профундаль*, охватывающую остальную площадь озерного дна (имеется только в очень глубоких озерах). Пелагиаль озера делится на прибрежную, лежащую над подводной террасой, и собственно пелагиаль, расположенную над свалом и котлом. По вертикали водная масса озер разделяется на верхний слой – *эпилимнион*, в котором температура испытывает резкие сезонные и суточные колебания, нижний, или *гиполимнион*, где температура на протяжении года меняется слабо, и промежуточный, или *металимнион*, – слой температурного скачка (перепада температур между различно нагретыми водами эпи- и гиполимниона) (Константинов, 1979).

*Тектонические котловины* располагаются в крупных тектонических прогибах на равнинах (озера Ладожское, Онежское, Ильмень, Верхнее и др.), в крупных тектонических предгорных впадинах (оз. Балхаш), в местах крупных тектонических трещин – рифтов, сбросов, грабенов (озера Байкал, Танганьика, Ньяса и др.). Сложную, тектоническую природу имеет впадина, где расположено Каспийское море. В формировании котловины Аральского моря помимо тектонического фактора, как полагают, важную роль играло выдувание, т. е. ветровая эрозия. Большинство крупных озер земного шара имеют котловины тектонического происхождения.

*Вулканические котловины* расположены либо в кратерах потухших вулканов (некоторые озера в Италии, на о. Ява, в Японии и т.д.), либо образовались вследствие подпруживания рек продуктами вулканизма – лавой, обломками породы, пеплом (оз. Кроноцкое на Камчатке или оз. Киву в Африке).

*Метеоритные котловины* возникли в результате падения метеоритов (оз. Каали в Эстонии).

*Ледниковые котловины* образовались в результате деятельности современных или древних ледников. Ледниковые озерные котловины подразделяют на троговые, связанные с «выпахивающей» работой ледников (оз. Женевское, многие озера в Скандинавии, в Карелии, на Кольском полуострове); каровые, расположенные в карах (горные озера в Альпах, на Кавказе); моренные, сформировавшиеся среди моренных отложений. Троговые и каровые котловины созданы эрозионной, моренные – аккумулятивной деятельностью ледников. К ледниковым озерам относятся также специфические озера (часто временные), образовавшиеся в результате подпруживания рек ледником или возникающие на теле самого ледника. Ледниковые озера, возникшие в результате моренно-аккумулятивной деятельности ледника или в результате подпруживания рек самим ледником, можно назвать приледниковыми, а возникшие на теле ледника – надледниковыми.

Особую категорию ледниковых озер составляют еще мало изученные озера, расположенные в районах покровного оледенения, например в Антарктиде. В Антарктиде в последние

десятилетия открыто и обследовано огромное количество больших и малых озер, имеющих разную площадь, температуру и минерализацию воды, ледовый режим (есть озера, вскрывающиеся в летний период или всегда находящиеся подо льдом). Примером такого подледникового озера служит оз. Восток, открытое недавно вблизи российской станции «Восток» в Антарктиде. Зеркало этого озера находится ниже поверхности ледникового щита приблизительно на 3800 м. Озеро Восток – одно из крупнейших в мире: оно имеет площадь более 10 000 км<sup>2</sup>, длину 250 км, ширину 50 км, глубину 750 м. Вода в озере находится в жидком состоянии благодаря потоку геотермической теплоты из недр Земли. Не исключено, что исследование этого озера приведет к открытию архаичных форм жизни, имеющих возраст несколько миллионов лет. Высказываются предположения о том, что под мощным ледяным покровом на спутнике Юпитера Европе также находится слой жидкой воды, как и в оз. Восток.

*Карстовые котловины* образуются в районах залегания известняков, доломитов и гипсов в результате химического растворения этих пород поверхностными и в особенности подземными водами. Образующиеся в районах карстовых просадок или в карстовых пустотах и пещерах озера могут быть, таким образом, как поверхностными, так и подземными. Таких озер много на Урале, Кавказе, в Крыму.

*Термокарстовые котловины* образуются в районах распространения многолетнемерзлых грунтов в результате их протаивания и сопутствующей просадки грунта (небольшие озера в тундре и тайге).

*Суффозионные котловины* возникают в результате просадок, вызванных вымыванием подземными водами из грунта мелких частиц и цементирующих веществ (такие небольшого размера озера характерны для степных и лесостепных районов, например на юге Западной Сибири).

*Котловины речного происхождения* связаны с эрозионной и аккумулятивной деятельностью рек. Это разнообразные по генезису пойменные водоемы (старицы, промоины, небольшие

озера), дельтовые и придельтовые водоемы, плесы пересыхающих рек и др.

На реках возникают и так называемые долинные котловины, образующиеся либо в результате горных обвалов (завальные; котловины озер Сарезского на р. Мургаб, Гекгель на р. Аксу в Азербайджане и др.), либо в результате подпруживания рек конусами выноса боковых притоков (часто в результате селевых паводков).

*Котловины морского происхождения* связаны либо с подпорным влиянием моря (лиманы, образовавшиеся в результате затопления речных долин после повышения уровня моря), либо с отчленением от берега аккумулятивными косами и барами небольших морских акваторий (лагуны). Обычно, однако, эти водоемы не относят к озерам, а рассматривают либо как части устьевых областей рек, либо как части морских акваторий.

*Эоловые котловины* образуются в понижениях между песчаными дюнами и превращаются в озера в результате затопления их речными или морскими водами. Эоловые озера встречаются вблизи морских берегов, в дельтах рек (например, Волги, Или, Дуная).

*Органогенные котловины* формируются в болотах, а возникающие при этом водоемы называют болотными озерами и озерками.

По **характеру водообмена** озера подразделяют на *сточные* и *бессточные*. Первые из них сбрасывают по крайней мере часть поступающего в них речного стока вниз по течению (примером могут служить такие озера, как Байкал, Онежское, Ладожское и многие другие). Частным случаем сточных озер являются *проточные озера*, через которые осуществляется транзитный сток реки; к таким водоемам относятся озера Чудское с Псковским (р. Великая), Сарезское (р. Мургаб), Боденское (р. Рейн), Женевское (р. Рона). Бессточными считают озера, которые, получая сток извне, расходуют его лишь на испарение, инфильтрацию или искусственный водозабор, не отдавая ничего в естественный или искусственный водоток. Иначе говоря, из таких водоемов поверхностный сток отсутствует (примерами могут служить

Каспийское и Аральское моря, озера Иссык-Куль, Балхаш, Чад и др.). Каспийское и Аральское моря согласно определению с научной точки зрения должны считаться именно бессточными озерами (связи с океаном в современную геологическую эпоху они не имеют). Однако благодаря их большим размерам и режиму, сходному с морским, эти водоемы условно называют морями (Михайлов и др., 2005)

### *2.2.2. Гидрохимические характеристики озер классификация озер по минерализации*

В соответствии с общей классификацией природных вод по минерализации озера могут быть подразделены на *пресные* (или пресноводные) с соленостью менее 1‰, *солончатые* с соленостью от 1 до 25‰, *солёные* с соленостью 25-50‰ (озера с морской соленостью). Озера последней группы иногда называют *соляными*. Воду в озерах с соленостью более 50‰ называют рассолом. Озера с соленостью воды выше, чем в океане (35‰), иногда называют минеральными.

Наименьшую минерализацию имеют озера зоны избыточного и достаточного увлажнения. Минерализация вод в озерах Байкал, Онежское, Ладожское менее 100 мг/дм<sup>3</sup>. В зоне недостаточного увлажнения минерализация озерной воды выше. В Севане соленость воды около 0.7, Балхаше 1.2-4.6, Иссык-Куле 5-8, в Каспийском море 11-13‰. Наибольшую минерализацию озера имеют в условиях засушливого климата. Так, соленость воды в озерах Эльтон и Баскунчак составляет 200-300‰. По данным А.М. Никанорова, в Мертвом море в поверхностном слое соленость воды 262, в придонном – 287‰, в Большом Соленом озере в США соленость воды 266‰, в зал. Кара-Богаз-Гол Каспийского моря – 291‰.

### *2.2.3. Солевой баланс озер*

Применительно к озерам уравнение солевого баланса можно записать следующим образом:

$$R_{\text{реч}}^+ + R_{\text{подз}}^+ + R_x = R_{\text{реч}}^- + R_{\text{подз}}^- + R_{\text{ветр}} + R_{\text{ос}} \pm \Delta R, (1)$$

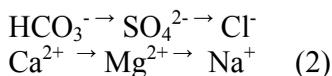
где  $R_{\text{реч}}^+$  и  $R_{\text{реч}}^-$  – приход и расход солей с поверхностным (речным) стоком;  $R_{\text{подз}}^+$  и  $R_{\text{подз}}^-$  – то же, с подземным стоком;  $R_x$  – поступление солей с атмосферными осадками;  $R_{\text{ветр}}$  – вынос солей с поверхности озера ветром;  $R_{\text{ос}}$  – количество солей, осаждающихся на дно;  $\pm \Delta R$  – изменение количества солей в воде озера за интервал времени  $\Delta t$ , причем  $\Delta R = R_{\text{кон}} - R_{\text{нач}}$ , где  $R_{\text{кон}}$  и  $R_{\text{нач}}$  – конечное и начальное количество солей в озере за интервал  $\Delta t$ . Члены уравнения (1) выражаются в единицах массы (кг).

Любой член уравнения (1) может быть представлен как произведение объема поступающей (уходящей) воды на соответствующую минерализацию:  $R = 0.001 \cdot MV$ , где объем воды может быть выражен через расход воды  $V = Q\Delta t$  минерализация  $M$  выражается в мг/л или г/м<sup>3</sup>,  $V$  – в м<sup>3</sup>; множитель 0.001 необходим для перевода граммов в килограммы. Заметим также, что приход и расход самой воды, выраженные в единицах объема (м<sup>3</sup>) или слоя (мм), должны подчиняться уравнению водного баланса озера.

Для сточных озер основной вклад в уравнение (1) дает поступление и унос солей с речным стоком. Так, для Ладожского озера  $R_{\text{реч}}^+$  составляет 96 % приходной части уравнения баланса солей,  $R_{\text{реч}}^-$  – почти 100% расходной его части. Для сильно минерализованных бессточных озер засушливой зоны в приходной части уравнения возрастает роль притока солей с подземным стоком, в расходной части существенная роль начинает принадлежать осаждению солей и выносу их ветром.

#### 2.2.4. Химический состав озерных вод

От менее засушливых районов к более засушливым увеличивается минерализация воды озер; в этом же направлении происходит трансформация основного химического состава вод (содержания анионов и катионов): воды из гидрокарбонатного класса переходят в сульфатный и хлоридный и из кальциевой группы в магниевую и натриевую по следующей схеме:



В воде озер тундры преобладают ионы  $\text{HCO}_3^-$ , в озерах лесной зоны  $\text{HCO}_3^-$  – и  $\text{Ca}^{2+}$ , в озерах степной зоны –  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ , в озерах пустыни –  $\text{Cl}^-$  и  $\text{Na}^+$  (вода таких озер приближается по своему составу к океанической).

В некоторых соляных озерах вода представляет собой *рассол*, или *рану*, содержащую соли в состоянии, близком к насыщению. Если такое насыщение достигнуто, то начинается осаждение солей, и озеро превращается в *самосадочное*. Самосадочные озера подразделяются на карбонатные, сульфатные, хлоридные. В карбонатных озерах осаждаются карбонаты, например сода  $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$  (примером могут служить содовые озера в Кулундинской степи). В сульфатных озерах осаждаются сульфаты, например мирабилит  $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$  и эпсомит  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (залив Кара-Богаз-Гол Каспийского моря). В хлоридных озерах осаждаются хлориды, например галит (поваренная соль)  $\text{NaCl}$  (оз. Баскунчак).

Помимо растворенных солей вода озер содержит биогенные вещества (соединения азота N, фосфора P, кремния Si, железа Fe и др.); растворенные газы (кислород  $\text{O}_2$ , азот  $\text{N}_2$ , диоксид углерода  $\text{CO}_2$ , сероводород  $\text{H}_2\text{S}$  и др.); органические вещества.

Биогенные вещества в озерной воде необходимы для жизнедеятельности водных организмов, однако их избыток приводит к ухудшению качества воды в озерах.

Кислород поступает в озера в основном из атмосферы, а также продуцируется в процессе фотосинтеза. При избытке кислород уходит из воды в атмосферу. Он также расходуется при дыхании водных организмов, при разложении и окислении органического вещества, находящегося в озере. Содержание кислорода в водной толще озера – неперемное условие жизни и развития большинства водных организмов. В процессе их жизнедеятельности кислород потребляется, а диоксид углерода выделяется. Поэтому к концу летнего периода в глубоких местах озера может возникнуть недостаток кислорода и избыток диоксида углерода. Плотностная (температурная) стратификация препятствует в это время вертикальному перемешиванию и

обновлению вод. Аналогичная ситуация обычно складывается к концу зимы, когда недостаток кислорода в придонных слоях может даже привести к замору рыбы.

Обогащение толщи воды кислородом происходит во время интенсивного вертикального конвективного и динамического перемешивания (обычно в периоды весенней и осенней гомотермии).

Сероводород может образоваться в придонных слоях некоторых озер при разложении органических веществ в условиях отсутствия кислорода.

Интенсивность и направленность газообмена водоема с атмосферой (главный вид поступления и расходования газов в водоемах) определяются степенью насыщенности воды газами, в свою очередь зависящей от растворимости газа при определенных значениях температуры и давления. Если вода поверхностного слоя недонасыщена, например кислородом, то происходит его поглощение из атмосферы; если вода перенасыщена кислородом, часть его удаляется в атмосферу (Михайлов и др., 2005).

### 2.2.5. Химия донных отложений

Донные отложения по происхождению слагающих их частиц подразделяются на *терригенные* (в основном минеральные частицы, поступающие с водосбора и берегов озера), *биогенные* и *хемогенные* (являющиеся в основном результатом гидробиологических и гидрохимических процессов в водной толще озера).

По составу донные отложения подразделяют на *минеральные* (песок, минеральный ил, соли), сапропели (биогенные илы) и *торфянистые*. Сапропели образуются в основном в малых и средних евтрофных озерах лесной зоны.

В распределении донных отложений по пространству озера отмечается зональность. На литорали, особенно подверженной воздействию волнения, отлагаются наиболее крупные частицы, в основном минеральные. По направлению к наиболее глубоким частям озера крупность частиц донных отложений уменьшается,

а в их составе все большую долю приобретают органические илы. Доля биогенных частиц в отложениях обычно увеличивается с уменьшением размеров озер.

Донные осадки озер представляют собой специфическую среду обитания микроорганизмов. С одной стороны, по своей физической структуре осадки приближаются к почвам, поскольку основным их компонентом является твердая органоминеральная фаза. С другой стороны, донные осадки находятся в неразрывной связи с водной толщей озера.

Четкой классификации осадков до сих пор не существует. Получившая наибольшее распространение система Лундквиста в многочисленных модификациях носит описательный характер (Lundqvist, 1927; Кузнецов, 1970). В ее основу положены размер минеральных частиц, содержание ОВ и визуальные особенности ила. Важным критерием этой системы является разделение осадков на сильно минерализованные и слабо минерализованные. В зависимости от преобладающего состава осадков выделяют глинистые, песчаные, торфянистые, диатомовые и другие илы.

Иловые отложения озер пустынно-степной зоны на основе закона горизонтальной зональности В.В. Алабышев делит на 2 группы: 1) соленые озера с мощными отложениями органических черных и серо-черных лечебных грязей, богатых сернистым железом и 2) соленые озера, где отложения минеральных солей могут превалировать и даже подавлять отложения органических соединений (самосадочные озера). Мощность донных отложений может достигать нескольких метров (Алабышев, 1932; Кузнецов, 1970). Зачастую, как в озерах Кулундинской степи, среди черных горизонтов минеральных грязей встречаются прослойки из кристаллов мирабилита.

Основными источниками органического вещества (ОВ) в этих водоемах являются фитопланктон и прибрежная растительность (Заварзин, 1999). В водной толще и на поверхности осадков развиваются водные и бентосные водоросли и цианобактерии. Неразложившееся ОВ в водной толще оседает на дно водоемов и подвергается дальнейшей деструкции бентосными

микроорганизмами и бактериями осадков. В основном сюда поступает трудногидролизуемое ОВ. Анализ иловых отложений по схеме Ваксмана показал, что в озерах различного типа достаточно стабильный компонентный состав (Кузнецов, 1970). В пересчете на ОВ сахара и гемицеллюлоза составляют около 10-14%, клетчатка – около 7-7.5%, воск и битум –6-8%, общий азот 3.7-4.5%, экстрактивные вещества –5.9-22.6%, а остальное ОВ состоит из трудно разрушаемого микроорганизмами лигниногумусового комплекса.

Существуют различия в структуре ОВ между осадками центральной и прибрежной части озера. В центральной части ОВ в основном имеет автохтонное происхождение. В прибрежные осадки, наряду с автохтонной органикой (ОВ фитопланктона), поступает аллохтонное ОВ (ОВ прибрежной растительности и водорастворимых фракций почвенного гумуса) с наземным стоком. Наличие аллохтонного ОВ увеличивает поступление в осадки полимеров. Так, содержание целлюлозы в наземных растениях составляет 11-84%, в то время как для фитопланктона этот показатель не превышает 11% (Манская, Дроздова, 1964).

ОВ в осадках содово-соленых озер Забайкалья распределено неравномерно. Его содержание варьирует от 0.02 до 4.50% сухого остатка (Кулырова, 1999; Банзаракцаева, 2002). Компоненты ОВ, такие как углеводы и целлюлоза, составляли 0.01-0.8% и 0.002-0.28% на сухое вещество соответственно (Кулырова, 1999). Максимальные значения ОВ выявлены в лагунах и прибрежных районах водоемов, где оседает наибольшее количество органической массы.

От доступности доноров и акцепторов электронов растворенных биогенных элементов зависит активность микроорганизмов. Важнейшим биологическим акцептором является  $O_2$ . Аэробное окисление ОВ в осадках происходит во время циркуляции воды и при ее ветровом перемешивании. Прибрежные осадки подвергаются более интенсивному и продолжительному воздействию кислородсодержащих вод, чем в центральных частях водоемов.

Активные деструкционные процессы в мелководных водоемах в теплую безветренную погоду обуславливают

образование анаэробных условий в 2-3 мм от поверхности осадка (Заварзин, Жилина, 2000). При интенсивном потреблении  $O_2$  в первую очередь начинаются процессы восстановления нитрата, а затем практически одновременно происходят редукция  $SO_4^{2-}$ ,  $Mn^{4+}$  и  $Fe^{3+}$  (Swerts et al, 1991; Peters, Conrad, 1996). Соответственно, возрастает содержание таких восстановленных продуктов как аммоний,  $S^{2-}$ ,  $Mn^{3+}$  и  $Fe^{2+}$ .

В мелководных содово-соленых озерах важная роль принадлежит источнику поступления фосфатов. Фосфор связан с развитием жизни в водоемах, и от его подвижности и способности перехода из иловых отложений в воду в значительной мере зависит и биологическая продуктивность самого водоема. В содовых озерах Африки отмечалось высокое содержание фосфатов – десятки миллиграмм в литре (Заварзин, Жилина, 2000). В осадках содово-соленых озер Забайкалья содержание фосфора колебалось от 0.0001 до 0.14 г/г. Максимальное количество этого элемента отмечалось в осадках озер Сульфатное, Нижнее Белое и Горбунка (Горленко и др., 1999).

Кремний, осаждаясь из водной толщи в осадки, аккумулируется в виде кварца, вторичных минералов и глины. Содержание его в озерах Забайкалья изменялось от 0.2 до 0.4 г/г.

Концентрация других элементов в осадках содово-соленых озер Забайкалья варьировали в следующих пределах: Mg – 0.001-0.02 г/г, Na – 0.01-0.04 г/г, свободной серы – 0.0001-0.005 г/г, K – 0.01-0.04 г/г (Кулырова, 1999).

### *2.2.6. Органическое вещество*

Органическое вещество (ОВ) синтезируется в природе главным образом благодаря фотосинтетической активности растений, в первую очередь высших растений, а также водорослей и цианобактерий. Растительный материал служи пищей для животных. Отмершие растения, трупы и экскременты животных и выделения растений служат питательными субстратами для гетеротрофных микроорганизмов, главным образом для бактерий и грибов, которые окисляют их до  $CO_2$ ,

воды и неорганических солей, используемых в свою очередь фотосинтезирующими организмами.

Наиболее распространенные субстраты, подвергающиеся микробному разложению, – это биополимеры. Растительный материал состоит примерно на 50% из целлюлозы; кроме того, в его состав входят лигнин (10-25%), гемицеллюлозы и пектин (10-20%), белки (5-10%), липиды 2-5% и нуклеиновые кислоты (до 2%; все в расчете на сухое вещество клеток). Животные ткани, в отличие от этого, богаты белками (50-80%), в том числе структурными (образующими хрящи, связки, шерсть, когти и т.д.): содержание в животном материале составляет 10-15%, полисахаридов – 5-10% и нуклеиновых кислот – 5%. Растворенные мономеры в биомассе присутствуют в количестве не более 5%. Мономерные субстраты легко разлагаются многими организмами, тогда как полимерные соединения способны разлагать лишь специализированные микроорганизмы.

В зависимости от состава и строения биополимеров разложение может происходить быстро, как в случае крахмала или глобулярных белков, либо очень медленно, если это устойчивые к биодegradации полимеры, такие как лигнин, кератин или целлюлоза, способные сохраняться в определенных условиях.

Биодegradации препятствует также то, что многие растительные полимеры химически связаны с другими соединениями в составе комплексных структур, а компоненты животных тканей адсорбированы на поверхности минералов. Так целлюлоза, довольно легко разлагаемый субстрат в виде чистого полимера, более устойчива в виде комплекса с лигнином в составе древесины. Адсорбция белков или нуклеиновых кислот на кремнеземных или глинистых поверхностях делает их почти недоступными для деполимеризующих ферментов и увеличивает период полужизни на несколько порядков величин.

Микробное разложение ОВ не всегда заканчивается его полной минерализацией. В присутствии кислорода специфические или неспецифические оксигеназы превращают ароматические и алифатические субстраты в фенольные или спиртовые производные, которые имеют тенденцию

образовывать радикалы и полимеризоваться с образованием крупных агрегатов. В частности, в почве с этим связано превращение древесины в гумус; в полимерные вещества, составляющие гумус, могут дополнительно включаться такие компоненты, как аминокислоты, сахара и разнообразные олигомеры, вследствие чего скорость разложения гумуса существенно снижается. Как правило, почвенный гумус содержит помимо ароматических соединений, производных сахаров и белков. В воде озер эквивалент этого почвенного вещества – водные гуминовые кислоты; их мол. Масса составляет от 1.5 до примерно 150 кДа. Они беднее по ароматическим составляющим по сравнению с почвенными гуминовыми кислотами, и их состав зависит от поступления извне лигнинсодержащих остатков. Гумусовые вещества медленно преобразуются под действием микробов, химических и фотохимических факторов, в процессе чего химические свойства их компонентов постепенно меняются.

Таким образом, полимерные субстраты могут присутствовать в природной среде в изобилии, составляя, например, до 70% сухого вещества в поверхностном слое лесной почвы.

Концентрация свободных сахаров, по данным различных местообитаний, варьирует от нескольких микромолей в относительно богатых средах обитания, например в ризосфере, до пикомолей в океанской воде. Свободные аминокислоты в водной среде и почве обычно присутствуют в наномолярной концентрации.

Основными источниками органического вещества (ОВ) в озерах является фитопланктон и прибрежная растительность (Заварзин, 1999). В водной толще и на поверхности осадков развиваются водные и бентосные водоросли и цианобактерии. Неразложившееся ОВ в водной толще оседает на дно водоемов и подвергается дальнейшей деструкции бентосными микроорганизмами и бактериями осадков. В основном сюда поступает трудно гидролизуемое ОВ. Анализ иловых отложений по схеме Ваксмана показал, что в озерах различного типа достаточно стабильный компонентный состав (Кузнецов, 1970). В пересчете на ОВ сахара и гемицеллюлоза составляют около 10-

14%, клетчатка – около 7-7.5%, воск и битум – 6-8%, общий азот 3.7-4.5%, экстрактивные вещества – 5.9-22.6%, а остальное ОВ состоит из трудно разрушаемого микроорганизмами лигниногумусового комплекса.

Существуют различия в структуре ОВ между осадками центральной и прибрежной части озера. В центральной части ОВ в основном имеет автохтонное происхождение. В прибрежные осадки, наряду с автохтонной органикой (ОВ фитопланктона), поступает аллохтонное ОВ (ОВ прибрежной растительности и водорастворимых фракций почвенного гумуса) с наземным стоком. Наличие аллохтонного ОВ увеличивает поступление в осадки полимеров. Так, содержание целлюлозы в наземных растениях составляет 11-84%, в то время как для фитопланктона этот показатель не превышает 11% (Манская, Дроздова, 1964).

ОВ в осадках содово-соленых озер распределено неравномерно. Максимальные значения ОВ выявлены в лагунах и прибрежных районах водоемов, где оседает наибольшее количество органической массы.

### Глава III

## БИОЛОГИЯ ВОДНОЙ ТОЛЩИ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ. ПЛАНКТОН. БЕНТОС

Водные объекты служат местом обитания многих организмов – гидробионтов. По месту обитания и характеру перемещения гидробионты подразделяются на *планктон* (организмы, находящиеся в водной толще во взвешенном состоянии, не способные самостоятельно перемещаться на большие расстояния и переносимые в основном течениями), *нектон* (животные, обитающие в водной толще, приспособленные к активному плаванию и способные самостоятельно перемещаться в пространстве на большие расстояния), *бентос* (организмы, обитающие на дне), *нейстон* (организмы, прикрепляющиеся к поверхностной пленке воды и передвигающиеся по ней сверху – *эпинейстон* или снизу – *гипонейстон*).

Планктон подразделяют на фитопланктон (различные водоросли), зоопланктон (простейшие, кишечнополостные, ракообразные и др.) и бактериопланктон (бактерии). Нектон представлен в водной среде высшими животными (киты, тюлени и др.), рыбами и некоторыми моллюсками.

Бентос подразделяют на фитобентос (высшие водные растения) и зообентос (живущие на дне черви, моллюски, иглокожие и др.). К нейстону относятся простейшие, одноклеточные водоросли, клопы-водомерки, жуки-вертячки, личинки насекомых и др.

В толще донных отложений функционируют аэробные и анаэробные органотрофные и хемолитотрофные прокариоты.

Растения, живущие в воде, подразделяют на гидрофиты (растения, погруженные в воду только своей нижней частью) и гидратофиты (растения, погруженные в воду полностью или большей своей частью).

Решающее влияние на жизнь гидробионтов оказывают условия их питания. Часть гидробионтов относится к автотрофным организмам, развивающимся путем поглощения из

воды растворенных веществ или синтеза органического вещества в присутствии света (например, фитопланктон). Автотрофные организмы (в основном зеленые растения) также называют продуцентами. Организмы, питающиеся готовым органическим веществом, т. е. другими растительными или животными организмами, называются гетеротрофными (рыбы, ракообразные, водные млекопитающие и др.). К гетеротрофам относятся также бактерии, грибы, питающиеся органическим детритом. Гетеротрофные организмы иногда называют консументами: это макроконсументы (в основном животные) и микроконсументы, или деструкторы (в основном бактерии) (Шинк, 2005).

### **3.1. Жизненные формы населения гидросферы**

Организмы, населяющие водоемы, обитают в водной толще, на грунте и других твердых субстратах, в зоне контакта бентали и пелагиали, в поверхностном слое, контактирующем с атмосферой. В каждом из этих основных биотопов гидросферы, характеризующихся разными условиями, население приобретает ряд специфических адаптивных черт, образуя те или иные жизненные формы. Под ними понимаются совокупности организмов разного систематического положения, обладающие принципиально сходными приспособлениями для нахождения и удержания себя в определенных биотопах. В пелагиали жизненные формы представлены планктоном и нектоном, на твердых субстратах – бентосом и перифитоном, в зоне контакта бентали и пелагиали – пелагобентосом, в поверхностном слое воды – нейстоном и плейстоном.

### **3.2. Планктон и нектон**

Обитатели пелагиали образуют наиболее характерные жизненные формы (планктон и нектон).

Планктон по размерному признаку подразделяется на *макро-, мезо-, микро-, нанно- и ультрапланктон*, к которым соответственно относятся организмы длиной 1-100 см, 1-10 мм,

0.05-1 мм и мельче 0.05 мм. По степени привязанности организмов к водной толще различают голопланктон и меропланктон. К первому принадлежат организмы, вся активная жизнь которых проходит в толще воды, и только покоящиеся стадии (почки, яйца и др.) могут находиться на дне. К меропланктону относятся формы, обитающие в толще воды только на каком-то отрезке своего активного существования, а остальную часть жизни ведущие иной образ жизни (пелагические личинки донных животных, икра и личинки рыб, личинки плейстонта-физалии).

Своеобразной жизненной формой является *криопланктон* – население талой воды, образующейся под лучами солнца в трещинах льда и пустотах снега. Днем организмы криопланктона, например, жгутиконосец *Chlamydomonas nivalis*, окрашивающий снег в красный цвет, или придающая ему зеленую окраску *Ancylonema nogdenskjoldii*, ведут активный образ жизни, а ночью вмерзают в лед.

Приспособления планктонов и нектонов к пелагическому образу жизни сводятся: к обеспечению плавучести, в выработке приспособлений к активному передвижению, адаптации к использованию течений и других средств пассивного передвижения.

Популяциям многих представителей планктона и нектона свойственны массовые перемещения, регулярно повторяющиеся во времени и пространстве. Перемещения совершаются в вертикальном и горизонтальном направлениях, обеспечивая особям популяции нахождение в тех участках ареала, где в данное время складываются наиболее благоприятные условия.

Суточные вертикальные миграции свойственны как пресноводным, так и морским пелагическим организмам, но у последних имеют больший размах. Среди пелагических организмов различают мигрантные виды, совершающие суточные вертикальные миграции, и немигрантные, у которых они отсутствуют.

Сигналом к совершению суточных вертикальных миграций служат изменения среды, обуславливаемые ритмичкой геофизических циклов, в первую очередь колебания

освещенности. Большинство мигрантов поднимается к поверхности воды к концу дня и погружается вглубь с восходом солнца. Сдвиг во времени сумеречного освещения, обусловленный разным географическим положением водоемов или сезонными изменениями продолжительности дня, ведет к соответствующему смещению сроков суточного миграционного цикла. Сумерки распространяются в воде со скоростью около 0.5-2.5 см/с в направлении к поверхности; примерно с такой же скоростью поднимаются рыбы. Сходная картина зависимости миграционного поведения от светового фактора наблюдается у многих планктонных организмов.

*Горизонтальные миграции.* Массовые активные перемещения в горизонтальном направлении совершают главным образом представители нектона, особенно рыбы и млекопитающие. Миграции, направленные из открытого моря к его берегам и в реки, называются *анадромными*, имеющие противоположное направление – *катадромными*.

### 3.3. Бентос и перифитон

Бентосные организмы обитают на поверхности грунта и в его толще, в соответствии с чем население дна подразделяется на *эпи-* и *эндобентос*. По такому же принципу применительно к донным животным выделяют представителей *эпи-* и *инфауны*. По степени подвижности различают формы бродячие, или *вагильные* (крабы, осьминоги, морские звезды и др.), *седентарные*, которые лежат на грунте, не совершая значительных перемещений (многие моллюски, морские ежи), и прикрепленные, или *сессильные* (например, губки, мшанки, кораллы). По размерному признаку выделяют организмы *макро-, мейо-* (*мезо*)- и *микробентоса*. К мейобентосу относятся формы размером 0.1-2 мм, к макробентосу – более крупные, к микробентосу – меньшей величины.

Наиболее массовые компоненты микробентоса – бактерии, грибы, водоросли, простейшие (особенно, инфузории), мелкие нематоды, клещи, низшие ракообразные, зародыши различных гидробионтов. Мезобентос представлен в основном мелкими

олигохетами, низшими ракообразными (остракодами, герпактицидами и др.), икринками рыб, молодью моллюсков и др. Для макрозообентоса характерны личинки насекомых, крупные моллюски, олигохеты, полихеты, иглокожие, высшие ракообразные.

Различают *эвмикробентос* (организмы с предельным размером во взрослом состоянии 0.1 мм) и *псевдомикробентос* (организмы размером до 0.1 мм только на ранних стадиях развития). По такому же принципу мезобентос делится на *эвмезобентос* и *псевдомезобентос*.

Термин «*перифитон*» в настоящее время используют для обозначения животных и растений, обитающих в толще воды на живых и мертвых субстратах, приподнятых над дном вне зависимости от их происхождения и степени подвижности.

В состав перифитона входят диатомовые и другие водоросли, грибы, простейшие, губки, мшанки, черви, моллюски, усконогие раки и другие беспозвоночные. Вначале субстраты покрываются слизистой пленкой из микроорганизмов. Затем на них оседают личинки и взрослые формы беспозвоночных. Максимум обрастания наблюдается на некоторой глубине, где условия освещения и другие абиотические факторы наиболее благоприятны для развития перифитона (Константинов, 1977). Скорость заселения субстратов, в частности, микроорганизмами тесно коррелирует с их концентрацией в планктоне и температурой воды; нарастание численности и биомассы прекращается после достижения некоторых пределов в результате отмирания и отрыва части перифитонтов.

Приспособления гидробионтов к бентосному и перифитонному образу жизни сводятся, прежде всего, к развитию средств удержания на твердом субстрате, защите от захоронения оседающей взвесью, к выработке наиболее эффективных способов передвижения. Крайне характерны для организмов бентоса и перифитона приспособления к временному переходу к планктонному образу жизни. Это обеспечивает малоподвижным формам возможность значительных перемещений в интересах расселения или смены биотопов.

Для организмов бентоса и перифитона существенно сохранение своей приуроченности к тому или иному биотопу вопреки различным силам смещения (движения воды, гравитационные силы и др.). Противостояние перемещениям достигается повышением удельного веса, прикреплением к субстрату, заглублением в него и некоторыми другими способами.

По степени подвижности среди бентосных и перифитонных организмов выделяются формы бродячие, или *вагильные* (крабы, осьминоги, морские звезды и др.), *седентарные*, которые лежат на грунте, не совершая значительных перемещений (многие моллюски, морские ежи) и прикрепленные, или *сессильные* (губки, мшанки, кораллы). Движение по поверхности твердого субстрата совершается путем бегания или хождения, ползания, прыганья, лазанья. Бегание и хождение на грунте свойственно многим ракообразным, водным насекомым и их личинкам, паукообразным и позвоночным.

### 3.4. Пелагобентос, нейстон и плейстон

Значительная часть гидробионтов приспособилась к существованию на границе раздела воды с твердой и газообразной фазами. В зоне контакта водной толщи с дном обитают представители *пелагобентоса*, то плавающие, то передвигающиеся по грунту или закапывающиеся в него. Приповерхностный слой воды является биотопом *нейстона* и *плейстона*. Существенная разница между представителями этих двух жизненных форм заключается в том, что нейстонты – микроскопические или мелкие формы, обитающие на поверхности пленки (эпинейстон) или непосредственно под нею (гинонейстон), а плейстонты – организмы крупных или средних размеров, часть тела которых погружена в воду, а часть выступает над нею.

***Пелагобентос.*** В зависимости от размеров и степени подвижности представители пелагобентоса относятся к *некто-* или *планктобентосу*. Среди представителей нектобентоса наиболее обычны высшие раки и рыбы. К типичным планктобентонтам

относятся попеременно живущие в воде и грунте прозрачные личинки комара *Chaobogus*, многие жуки, веслоногие и ветвистоусые рачки, ряд коловраток, снабженных ногами, многочисленные хлорококковые, десмидиевые водоросли и сине-зеленые.

**Нейстон.** Условия существования организмов на верхней стороне пленки натяжения воды резко иные, чем в приповерхностном слое. Поэтому эпинейстонты-аэробии и гипонейстонты-гидробионты, по существу, образуют разные жизненные формы.

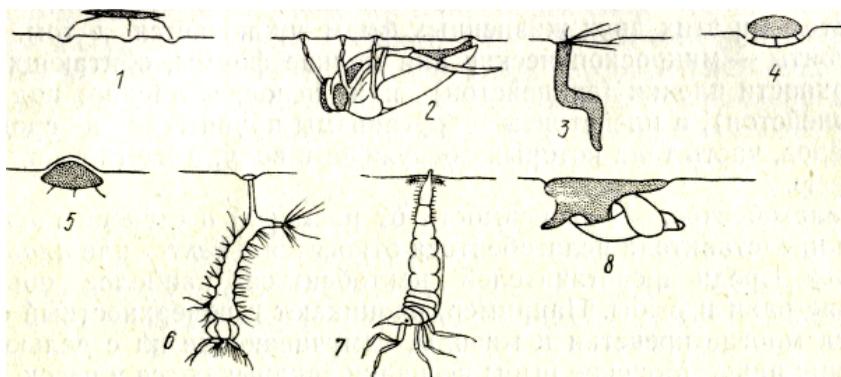


Рис. 1. Представители нейстона

1 – *Hydrometra*, 2 – *Notonecta*, 3 – личинка *Stratiomis*, 4 – *Gyrinus*, 5 – *Hydrophilidae*, 6 – личинка *Culex*, 7 – личинка *Dytiscus*, 8 – *Limnaea* (по Зернову, 1949)

**Эпинейстон** (рис. 1). По верхней стороне пленки натяжения в пресных водоемах бегают клопы-водомерки *Gerris* и *Hydrometra*, жуки-вертячки *Gyrinus*, подуры, мухи *Ephydra*; на поверхности океанов многочисленны клопы-водомерки *Halobates*. Пленка под ногами бегающих насекомых прогибается, но не рвется, чему способствует несмачиваемость их тела, позволяющая использовать вертикальную составляющую силы поверхностного натяжения воды.

Условия жизни эпинеustonтов характеризуются усиленной солнечной радиацией, высокой влажностью воздуха, подвижностью поверхности опоры. Высокая концентрация органических веществ, скапливающихся на поверхностной пленке и под нею (см. ниже), создает благоприятные условия для питания эпинеustonтов. С другой стороны, они сами весьма уязвимы для врагов, так как могут подвергаться нападению из воды и воздуха, а каких-либо убежищ лишены.

*Гипонейстон.* К гипонейстону относят совокупность организмов, населяющих верхний слой воды толщиной 5 см (Зайцев, 1970). В нем поглощается до половины всей солнечной радиации, проникающей в воду, большая часть ультрафиолетовых и инфракрасных лучей. В этом слое резко выражен перепад температуры на границе воды и атмосферы, солевой режим вследствие испарения и выпадения осадков отличается значительной лабильностью, концентрация кислорода из-за контакта с воздухом неизменно высокая. Поверхностная пленка вследствие своей упругости представляет своеобразную опору нейстонным организмам, подвешивающимся к ней или упирающимся в нее снизу. Явления смачивания и несмачивания вызывают самые различные биологические последствия в жизни гипонейстонтов, контактирующих с пленкой. Чем больше натяжение пленки, тем количественно беднее гипонейстон.

Для приповерхностного слоя воды характерна высокая концентрация органических веществ. С одной стороны, на поверхность воды оседают трупы различных аэробиев, особенно насекомых, а также содержащая органику пыль, приносимая с суши. С другой стороны, из глубин к поверхности всплывают остатки отмерших гидробионтов, образуя так называемый «антидождь трупов». Наконец, существенную роль в повышении концентрации органики у поверхности воды играют поднимающиеся газовые пузырьки и пена. Как показали исследования многих авторов, пузырьки газа, возникающие в результате волнения воды, фотосинтеза, гниения и других причин, адсорбируют органические вещества и транспортируют их в приповерхностный горизонт. Характерно, что в периоды

волнения моря концентрация бактерий в гипонейстали возрастает в 10-100 раз. Количество органического детрита, образующегося в приповерхностном слое за счет адсорбции растворенной органики на пузырьках газа, примерно в 10 раз больше того, которое продуцируется в том же слое фотосинтетиками. Пена концентрирует в себе многие химические элементы, обладает многообразной ферментативной активностью, содержит различные стимуляторы роста, выделяемые бактериями.

Высокая концентрация органического вещества в приповерхностном слое воды создает для обитателей гипонейстали, в частности бактерионейстона, крайне благоприятные условия развития. Количество беспозвоночных, икры и личинок рыб в гипонейстали в десятки и сотни раз превосходит их концентрацию в остальной толще воды.

Нейстон существует в сложных абиотических условиях, испытывая на себе действие интенсивной солнечной радиации, в том числе и ультрафиолетовой, резкие перепады температуры, солености (осолонение в результате испарения, опреснение при выпадении осадков). Нейстонные организмы подвергаются «двойному прессу» хищников – аэробиев (птицы, летучие мыши и др.) и гидробиентов. Специфические особенности абиотических и биотических условий существования гипонейстона обуславливают выработку у его представителей своеобразных адаптаций. К ним, в частности, относятся смачиваемость внешних покровов, развитие пигментации, защищающей организмы от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей, положительный фототропизм, криптическая окраска или прозрачность, ряд приспособлений к питанию органическими частицами, падающими на поверхность воды из воздуха.

Наличие пигментации характерно для подавляющего большинства бактерий гипонейстона, в первую очередь у форм, резистентных к УФ-излучению. В экспериментальных условиях наибольшую устойчивость к ультрафиолетовым лучам обнаруживали микроорганизмы с желтым пигментом; именно в такой цвет окрашены многие колонии нейстонных бактерий (Цыбань,

1970). Тем не менее, в часы максимальной солнечной радиации численность бактерий в гипонейстоне заметно снижается. Бактерицидный эффект УФ-облучения, смягчаемый защитной пигментацией, компенсируется быстрым темпом размножения клеток в условиях высокой экологической обеспеченности других факторов – трофического, температурного и кислородного.

Для гипонейстона характерно преобладание в нем гетеротрофных организмов – потребителей готового органического вещества, а также большая изменчивость во времени, поскольку многие гидробионты ведут нейстонный образ жизни периодически, в те или иные часы суток, в те или иные сезоны.

В состав гипонейстона входят бактерии, простейшие, ракообразные, моллюски, насекомые, молодь рыб и представители многих других групп (рис. 1). Крайне характерно присутствие в гипонейстоне яиц и молоди многих гидробионтов, в частности рыб, для которых теплый и хорошо аэрирующийся поверхностный слой воды играет роль своеобразного «инкубатора» (Зайцев, 1967).

Некоторые организмы гипонейстона в качестве опоры используют нижнюю поверхность пленки. В пресных водах по ней передвигаются моллюски *Limnaea*, *Physa*, рачки *Scapholeberis*, жуки-водолюбы, клопы *Notonecta*.

Различают формы *эв-*, *меро-* и *гипонейстонные*. Первые связаны с поверхностным слоем воды в течение всей жизни, вторые – лишь на отдельных стадиях развития. Многие животные присутствуют в гипонейстоне только в ночное время, днем перемещаясь вглубь. Среди типичных представителей морского эвгипонейстона можно назвать веслоногих рачков *Pontellidae*, изопод *Idothea*, сагитт. Для мерогипонейстона характерны личинки моллюсков, яйца полихет, наушшальные и копеподитные стадии многих веслоногих, икра кефали, ставриды, хамсы, личинки многих рыб. Ночью в верхнем 5-см слое держатся рачки *Gammarus*, *Dexamine* и *Aphenusa*, креветки *Palaemon*, мизиды *Gastrosaccus* и ряд других организмов.

**Плейстон.** Для представителей плейстона наиболее характерна двойственность адаптации, поскольку часть их тела находится в воде, а часть – в воздухе. У плейстонных растений, например, дыхание происходит как за счет поглощения кислорода из атмосферного воздуха, так и растворенного в воде. Характерно, что устьица образуются только на верхней стороне листовой пластинки, контактирующей с атмосферой, причем в очень большом количестве (в десятки раз больше, чем на листьях наземных растений). Заливание устьиц водой предупреждает соответствующая изогнутость листовой пластинки и восковой налет, обеспечивающий ее несмачиваемость. Из плейстонных животных атмосферное дыхание имеют сифонофоры-дисконанты.

## Глава IV ПРОДУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

В продукции органического вещества в водоемах участвуют высшие растения, эукариотные водоросли, цианобактерии, фототрофные эубактерии и хемолитотрофные прокариоты.

### 4.1. Водные растения

Водные растения встречаются в мелководных участках водоемов, куда проникает солнечный свет. Флору озер и минеральных источников слагают мохообразные и плаунообразные. Высшая водная растительность представлена камышами, тростниками. Хорошо развита группировка элодеидов – полностью погруженных водных растений (уруть, рдесты и др.).

Водоросли (низшие растения) представлены золотистыми, диатомовыми, зелеными, вольвоксовыми, тераспоровыми и протококковыми, улотриксowymi водорослями. По количественному развитию и по числу видов первое место принадлежит диатомовым водорослям.

### 4.2. Фототрофные эукариоты и прокариоты

**Оксигенные фототрофные прокариоты** (цианобактерии, прохлорофиты).

Раньше (а у альгологов и до сих пор) назывались сине-зеленые водоросли. Считалось, что функционально они вполне сходны с водорослями, отличаясь строением клетки и набором дополнительных пигментов. Систематика этой обширной и морфологически разнообразной группы была разработана на основе микроскопии природного материала по принципам ботанической номенклатуры в 1920-х гг. Компилятивная классификация, созданная Л. Гейтлером и А.А. Еленкиным,

сохранилась как основа до настоящего времени, потому что оказалась удобной для гидробиологов и, особенно, для микропалеонтологов. Попытка ввести правила бактериологической таксономии на основе типовых чистых культур оказалась лишь частично удачной, потому что многие представители обширной группы цианобактерий еще не поддаются культивированию, а те, которые поддаются, нередко теряют в культуре характерные признаки, часто основанные на агрегировании клеток. После исследований Р. Стейниера и др. (R. Stanier, R. Rippka, J. Waterbu, 1979) чистая культура цианобактерий является нормальным объектом лабораторной работы. По строению клетки цианобактерии относятся к типичным прокариотам с фотосинтетическими мембранами, собранными в пачки ламелл, называемые тилакоидами. В них располагается хлорофилл *a*, как у зеленых растений, но отсутствует хлорофилл *b*. В качестве дополнительных пигментов цианобактерий имеют фикобилины.

Фотосистема II ответственна за выделение  $O_2$  и за все далее идущие последствия для биоты и всей биосферы. Ассимиляция  $CO_2$  осуществляется по классическому рибулозобисфосфатному пути (циклу Кльвина).

Морфология цианобактерий достаточно разнообразна, чтобы опознавать их микроскопически, и на ней была основана их классификация. Простейшие формы либо одноклеточные, либо объединены в специфические для родов микроколонии-агрегаты с наружными слоями оболочки. Для многоклеточных характерной является трихом – нить из цилиндрических клеток. Трихом ведет себя как многоклеточный организм, размножение его осуществляется распадением на короткие, но многоклеточные гормогонии. Трихомы обладают скользящим движением. Цианобактерии – в основном пресноводные организмы, но часть их характерна для прибрежной зоны моря.

Цианобактерии разделены бактериологами на крупные порядки по морфологии, альгологи дают гораздо более детализированную систематику. Наиболее часто упоминаемые роды: *Chroococcales*, *Pleurocapsales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales*, *Stigonematales*.

Цианобактерии, будучи основными первичными продуцентами в мире прокариот, служат организмами-эдификаторами (от edifice – здание), создающими физическую структуру цианобактериального сообщества, включающего разнообразный набор взаимодействующих между собой прокариот.

Прохлорофиты образуют очень маленькую группу оксигенных прокариот – из морского симбиотического *Prochloron* и свободноживущего *Prochlorothrix*, внешне похожего на осциллаторию, за которую он и был принят сначала. Однако теперь на основании анализа гена 16S рНК они отнесены к цианобактериям.

**Аноксигенные фототрофные бактерии** четко разделяются на несколько групп по физиолого-биохимическим свойствам.

Пурпурные серные бактерии характеризуются зависимостью от  $H_2S$  как донора электронов и окисляют его на свету последовательно в серу и сульфат. Им свойственно внутриклеточное запасание серы, что наряду с окраской клеток служит диагностическим признаком группы. Относительно крупные пурпурные серобактерии, с самого начала описания их систематики С. Н. Виноградским на основе микроскопических наблюдений получили четкие морфологически обоснованные названия: *Cromatium*, *Thiocystis*, *Thiospirillum*, *Thiocapsa*, *Thiodictyon*, *Amebobacter*, *Thiopedia*. Обитатель щелочных высокоминерализованных водоемов *Ectothiorhodospira* откладывает серу вне клетки. Несерные пурпурные бактерии объединяют преимущественно фотоорганотрофные или  $H_2$ -использующие анаэробные бактерии с широкими метаболическими возможностями. Многие из них растут не только на свету, но и в темноте. Морфология разнообразна. Наиболее изучены роды *Rhodospirillum*, *Rhodopseudomonas*, *Rhodobacter*. Некоторые виды, например, *Rhodopseudomonas palustris*, осуществляют неравномерное деление или почкование с четким разделением на материнскую и дочернюю клетки. В наибольшей степени почкование выражено у гифомикробов, где почка образуется на конце длинного выроста – гифы или простеки. Типичную форму гифомикроба имеет *Rhodomicribium*.

Вместо подвижных дочерних клеток он может образовывать устойчивые к высушиванию треугольные экзоспores. Фотосинтезирующий аппарат располагается в цитоплазматической и/или внутриклеточных мембранах, различным образом упакованных у разных родов пурпурных серных и несерных бактерий что позволяет различать их на ультратонких срезах клеток.

Зеленые серные бактерии представляют совершенно отличную от пурпурных бактерий группу строго анаэробных облигатных фототрофных организмов, хотя также анаэробно окисляет сероводород на свету. Первым открытым Г. А. Надсоном представителем этой группы был *Chlorobium*. Светособирающие пигменты фотосинтетического аппарата локализованы у этих бактерий в хлоросомах – эллипсоидных телах, прилежащих к мембране. У описанных В.М. Горленко *Prosthecochloris* и *Ancalochloris* увеличение числа хлоросом достигается за счет цитоплазматических выростов (простек). Развиваясь при низкой интенсивности света, зеленые бактерии увеличивают улавливающую свет поверхность, образуя трехмерную сеть из клеток, как у *Pelodictyon*.

Среди зеленых нитчатых бактерий, представляющих филогенетически обособленную, но не однородную группу, наиболее подробно изучен термофильный фотоорганотроф *Chloroflexus* с необычными, недавно расшифрованными путями ассимиляции кислоты: 3-гидроксипропионатным и/или восстановительным циклом дикарбоновых кислот. Будучи факультативным фототрофом и факультативным анаэробом, *Chloroflexus*, подобно пурпурным несерным бактериям, обладает широкими метаболическими возможностями. Другой изученный представитель этой группы, мезофильный *Oscillochloris trichoides*, напротив, является облигатным фототрофом и ассимилирует углекислоту через цикл Кальвина. К группе скользящих трихомных фототрофных бактерий принадлежит еще ряд организмов: *Heliothrix*, *Chloronema*.

Гелиобактерии – единственные грамположительные фототрофы, способные к образованию настоящих эндоспор. Это облигатные анаэробы и гетеротрофы, содержащие в клетках уни-

кальный бактериохлорофилл g. Как и большинство аноксигенных фототрофных бактерий, гелиобактерии являются активными азотфиксаторами. Они встречаются в почвах и содовых озерах. Пока известно немного родов гелиобактерий, из них типичные – *Heliobacterium* и *Heliobacillus*. В содовых озерах Центральной Азии В.М. Горленко недавно открыл спиральную форму *Heliorestis*.

### 4.3. Хемолитотрофные прокариоты

Хемосинтезирующие прокариоты (археи и эубактерии), проявляющие способность к автотрофии, включают ряд физиологических групп микроорганизмов, для большинства из которых характерно окисление неорганических соединений азота, серы, железа, углерода или водорода.

К хемолитоавтотрофным прокариотам, растущим в аэробных условиях, относят микроорганизмы следующих групп:

- 1) нитрифицирующие бактерии;
- 2) бесцветные серные бактерии;
- 3) железобактерии;
- 4) водородокисляющие бактерии;
- 5) карбоксидобактерии.

Строгоанаэробные хемоавтотрофные бактерии представлены в четырех группах:

- 1) сульфатредуцирующие прокариоты;
- 2) серовосстанавливающие прокариоты;
- 3) гомоацетатные бактерии;
- 4) метаногены.

**Хемолитотрофы** четко разделяют на группы по используемому субстрату:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$ , соединениям азота, серы, железа,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CO}$ . Вместе с ними нередко рассматриваются окисляющие  $\text{CH}_4$  метанотрофы, а с последними – метилотрофы. Объединение метанотрофов с нитрификаторами не случайно, поскольку организмы имеют много общего в морфологии, обладая развитой системой внутрицитоплазматических мембран и сходным первым ферментом подготовительного обмена – метан (или аммоний-) монооксигеназой. Хемолитотрофы

относятся к высокоспециализированным организмам (монотрофам) и находятся вне конкуренции за донор электрона в экологических нишах. Большинство из них – строгие автотрофы, использующие  $\text{CO}_2$  как единственный источник углерода по рибулозобисфосфатному пути. Как правило, никакие другие организмы не способны к осуществлению реакций хемолитотрофов.

#### 4.4. Первичная продукция

**Первичная продукция.** Новообразование органического вещества из минеральных является основным процессом в трофической структуре водоема. С процессом первичной продукции тесно связан синтез кислорода, который имеет огромное значение для аэрации водоемов, формирования качества питьевых вод и повышения самоочистительной способности водоемов.

Обычно под первичной продукцией водоемов понимается органическое вещество, создаваемое фотосинтезирующими эукариотами и прокариотами. Вместе с тем, в продукции органического вещества в водоемах участвуют хемолитотрофные прокариоты, осуществляющие процесс хемосинтеза, и гетеротрофные микроорганизмы. Следовательно, первичная продукция, понимаемая как величина фотосинтеза, превышает биопroduкцию фотосинтетиков, которая может быть оценена альгологическим методом, т. е. учетом размножения водорослей и приращением их биомассы. Вместе с тем фотосинтетикам свойственна известная степень гетеротрофности, особенно широко проявляющаяся при недостатке или полном отсутствии света. Использование растворенных органических веществ наблюдается у многих видов водорослей. Наконец, в энергетике экосистем как бы эквивалентом первичной продукции становится та, которая образуется гетеротрофными бактериями из поступающей в водоем аллохтонной органики.

*Способы оценки и выражения.* Величина первичной продукции может выражаться и оцениваться различными способами в зависимости от целей исследования. В одних случаях она вычисляется применительно к тем или иным объемам воды и отражает «плодородие» последней, ее продукционные свойства. При этом последние в наилучшей степени характеризуются максимальными величинами продукции, когда они ограничиваются не условиями освещения, а только свойствами самой воды. Сравнивая максимальные величины продукции, отнесенные к единице объема, можно составить представление о качестве воды, ее способности обеспечивать жизнь растений. В других случаях величину первичной продукции относят не к единице объема воды, а к площади зеркала водоема, другими словами, определяют продукцию в столбе воды, который находится под единицей поверхности воды.

Различают *валовую* и *чистую* первичную продукцию. Первая – это все количество органического вещества, образующегося в процессе фотосинтеза. Чистая продукция равна валовой за вычетом той ее части, которая тратится на дыхание самих растений. Соотношение между валовой и чистой продукцией резко меняется в зависимости от интенсивности фотосинтеза и дыхания растений. В компенсационной точке, когда дыхание и фотосинтез уравнивают друг друга, чистая продукция равна 0, при световом насыщении она достигает 80-90% от валовой (Нумпгреу, 1975). В среднем для фитопланктона она приблизительно равна 40-50%.

Известное представление о соотношении чистой и валовой продукции в водоеме в те или иные сроки можно получить, определяя концентрацию желтых пигментов (каротиноидов) и хлорофилла. Указывается, что отношение оптической плотности ацетоновых экстрактов пигментов при 430 нм к таковой при 665 нм характеризует отношение желтых пигментов к зеленым и обратно пропорциональное ему отношение валового фотосинтеза к дыханию растений (Margalef, 1967). Другими словами, чем «зеленее» фитопланктон, тем относительно выше его чистая продукция.

Величину первичной продукции наиболее часто определяют на основе фотосинтеза растений в разных горизонтах водоема. Интегрируя данные о величине фотосинтеза на разных горизонтах первом приближении она равна максимальному фотосинтезу на оптимальных глубинах, умноженному на половину глубины зоны фотосинтеза (в м), простирающейся до слоев, где освещенность составляет 1% от исходной (Steemann-Nielsen, 1958).

Иногда для определения величины первичной продукции используют метод учета изменения концентрации кислорода в естественных условиях, предложенный в 1924 г. А. Пюттером и разработанный С.В. Бруевичем в 1936 г. Идея метода основана на том, что падение содержания кислорода в водоеме с момента захода солнца до его восхода компенсируется выделением газа растениями в дневное время. Следовательно, зная разность концентрации кислорода в конце дня и конце ночи, а также объем водных масс, в которых меняется содержание газа, можно установить его количество, образующееся за день в результате фотосинтеза (с поправками на газообмен с атмосферой и некоторыми другими).

Приближенно о величине первичной продукции можно судить, зная биомассу водорослей или концентрацию хлорофилла. Последняя устанавливается не только лабораторным анализом проб воды, но и дистанционно, например спектрофотометрически со спутников, что дает возможность почти одномоментно оценивать концентрацию хлорофилла на огромных акваториях. Определив ее и используя эмпирически найденные значения ассимиляционных чисел, нетрудно оценить с известным приближением уровень первичного продуцирования в экосистемах исследуемых регионов. Разрабатываются методы определения первичной продукции по величине ФАР (Vollenweider et al., 1969) или суммарной радиации с учетом освещенности на разных глубинах и ее влияния на интенсивность фотосинтеза.

Установлено, что величины годовой продукции очень тесно коррелируют с максимальными суточными значениями. Поэтому годовая продукция с известной точностью может быть оценена

по суточным величинам, когда известны их максимальные значения.

*Эффективность первичного продуцирования.* Первичная продукция водоемов, поверхность которых освещается в сходной степени, может различаться в десятки и сотни раз. Она зависит от видового состава растений в водоеме, их количества и распределения в толще воды, оптических свойств последней, концентрации биогенов, температуры.

С продвижением в глубину условия освещенности ухудшаются в разных водоемах неодинаково в соответствии с прозрачностью их воды. Растения, находящиеся ниже определяемых горизонтов, испытывают ту или иную степень *светового голодания*, под которым понимается процентное отношение величины фотосинтеза в условиях данного освещения к той, какая наблюдается при оптимальной освещенности водоема. В оптимальной освещенности. Значительная часть водорослей может выноситься даже за пределы эвфотической зоны, существуя за счет запасных веществ, пока опять не окажутся поднятыми в более освещенные слои, или отмирая, если этого не случится.

Для определения степени светового голодания фитопланктона в водоеме надо знать, как меняется с глубиной интенсивность фотосинтеза и количество растений. В случае равномерного распределения водорослей в водной толще процент фитопланктона, испытывающего световое голодание, равняется интегралу кривой, показывающей снижение интенсивности фотосинтеза с глубиной. Если это изобразить графически, то процент фитопланктона, испытывающего световое голодание, будет выражаться площадью, ограничиваемой кривой затухания фотосинтеза. В действительности полученная величина является завышенной, так как с глубиной количество фитопланктона обычно снижается. Поэтому степень его светового голодания представляет собой разницу между интегралами кривых затухания фотосинтеза и снижения количества водорослей с глубиной. Графически эта степень голодания может быть выражена площадью, заключенной между кривой снижения

интенсивности фотосинтеза, и той, которая характеризует количественное распределение фитопланктона в толще воды.

Измеряя послойно интенсивность фотосинтеза и количество водорослей, можно после нанесения полученных данных на график дать общую характеристику светового голодания фитопланктона. Пользуясь описанной методикой, Ю.И. Сорокин установил, например, что степень светового голодания фитопланктона в волжском отроге Рыбинского водохранилища равнялась в штилевую погоду 62%, во время ветра силой 3 балла – 87%, а при 5 баллах количество фитопланктона, голодающего из-за недостатка света, достигало 90%. В Мировом океане более 75% первичной продукции создается в поверхностном слое толщиной 40-50 м, где освещенность достигает не менее 400 лк; глубже 100-200 м из-за светового голодания водорослей первичная продукция фото-синтетиков практически равна нулю.

Неблагоприятно на величине первичной продукции должно отражаться сильное перемешивание и другие факторы, обуславливающие рассредоточение водорослей в значительной толще воды. Поэтому условия продуцирования ухудшаются, когда в водоеме слабо выражен скачок плотности, препятствующей погружению водорослей в слои со слабой освещенностью.

С увеличением концентрации водорослей величина первичной продукции обычно возрастает, но не линейно, а по затухающей кривой, асимптотически приближаясь к некоторому пределу. Это, прежде всего связано с самозатемнением водорослей при их высокой концентрации. Наблюдаются случаи, когда с повышением биомассы водорослей их суммарная продукция не только не повышается, но даже падает вследствие резкого снижения прозрачности воды и истончения трофогенного слоя. Такая картина, например, отмечена для ряда водоемов дельты Волги (Горбунов, 1976) и многих удобряемых прудов.

Огромное влияние на эффективность первичного продуцирования оказывает обеспеченность водорослей и бактерий биогенами. С уклонением их концентрации от оптимальной темп продуцирования начинает снижаться

аналогично тому, как это происходит при световом голодании. Поэтому первичная продукция возрастает, когда в водоемы поступает большое количество биогенов (P, N и др.) или они выносятся течениями в приповерхностные горизонты из более глубоких. С дефицитом азота и фосфора, в частности, связана олиготрофность ряда районов Мирового океана. Даже в районе наиболее интенсивного апвеллинга у берегов Перу фотосинтез лимитирован азотом (Виноградов, 1975). Первичная продукция прудов и других водоемов обычно резко возрастает после внесения солей фосфора и азота.

Поскольку с продвижением вглубь освещенность снижается, а концентрация биогенов возрастает, вертикальное распределение интенсивности первичного продуцирования может носить бимодальный характер. Один максимум создается вблизи поверхности за счет оптимума освещенности, второй – на некоторой глубине, где имеется много биогенов и необходимый минимум освещенности.

Эффективность использования солнечной энергии в процессе первичного продуцирования существенно возрастает с повышением температуры. Как уже говорилось ранее, скорость протекания темновых реакций фотосинтеза в зависимости от температуры приближенно выражается уравнением Вант-Гоффа. В значительной мере по этой причине величина первичной продукции континентальных водоемов возрастает с продвижением к экватору.

Соотношение между величиной продукции и суммарной радиацией, падающей на поверхность, в различных водоемах колеблется в очень широких пределах. В олиготрофных районах Мирового океана утилизируется в процессе первичного продуцирования около 0.02% солнечной энергии, в мезотрофных – 0.1, в эвтрофных – 0.4, в эстуариях – до 1-1.5%. В среднем для всей акватории Мирового океана коэффициент утилизации солнечной радиации составляет 0.04%. Заметно выше он в континентальных водоемах, где обычно достигает 0.1-0.2%.

#### **4.5. Вторичная продукция**

Первичная продукция редко представляет собой конечное звено продукционной цепи. Большая часть ее преобразуется во вторичную продукцию, представленную организмами разного трофического уровня. В одних случаях животные могут питаться только растениями и тогда образуют продукцию второго трофического уровня, отделенного от первого (первопищи) одной ступенью трансформации веществ и энергии. В других случаях фитофаги поедаются плотоядными животными и образуется продукция третьего трофического уровня, а если хищники поедают плотоядных животных, возникает третья ступень в каскаде трансформации веществ и энергии с образованием организмов четвертого трофического уровня. Так как очень многие животные питаются организмами разных трофических уровней (например, растениями, фитофагами и зоофагами одновременно), то разграничение последних применительно к различным компонентам вторичной продукции не всегда возможно.

***Продукция различных групп гетеротрофов.*** Поскольку гетеротрофные организмы имеют широкий спектр питания, раздельное вычисление вторичной продукции для отдельных трофических уровней практически не осуществимо. Приближенное представление о картине вторичного продуцирования основывается на вычислении продукции отдельных групп консументов, причем получаемые величины – не аддитивные. Суммирование продукции отдельных групп организмов, относящихся к разным трофическим уровням, экологического смысла не имеет.

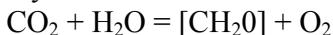
В континентальных водоемах уровень вторичного продуцирования обычно заметно выше, чем в Мировом океане. С одной стороны, это связано с их высокой первичной продуктивностью, с другой – поступлением значительных количеств аллохтонной органики, за счет которой образуется большая бактериальная биомасса, используемая организмами следующих трофических уровней. Иногда эта продукция бактерий, как бы эквивалентная первичной, весьма значительна. Суммарная продукция бактерий, развивающихся за счет

аллохтонной и автохтонной органики, обычно уступает первичной в 2-3 раза. Например, в озере Байкал она составляет от первичной 30%, в озерах Дривяты, Круглое и Кривое – соответственно 30, 60 и 45%, в Киевском водохранилище – 35%.

#### **4.6. Процессы микробной продукции**

В микробном сообществе синтез органического вещества осуществляют первичные продуценты – автотрофы, ассимилирующие  $\text{CO}_2$  и, таким образом, представляющие четко очерченную на биохимическом уровне группу. В подавляющем большинстве случаев, это кислородные фотоавтотрофы, представленные физиологически узкими группами цианобактерий и водорослей. Кислородные фототрофы определяют вход в систему биогеохимических циклов реакциями синтеза биомассы и образования кислорода. Они конкурируют между собой за свет, воду, биогены. Фототрофный путь питания обусловлен ограничением фотосинтетически активной радиацией (ФАР), спектральный состав которой различается для разных групп организмов в зависимости от дополнительного набора пигментов. В целом развитие массы фототрофов имеет своим пределом самозатенение, при котором ниже расположенные организмы не получают достаточно света для развития. Нерегулярное поступление света, зависящее от сезона, времени суток и погоды, обуславливает необходимость для фототрофов первоначального накопления ассимилянтов в запасных веществах, как полиглюкоза или жиры. Отсюда возникает возможность формирования клеток больших размеров, чем у хемотрофных прокариот. Например, цианобактерий имеют обычно размеры более 5 мкм. Поскольку жизнедеятельность фототрофов определяют в основном физические факторы, прежде всего поступление света, их разнообразие основывается на физическом приспособлении к условиям среды обитания. Малые размеры, обеспечивающие высокую интенсивность обмена с окружающей средой у бактерий, для фототрофов не представляют первостепенной необходимости. Из раствора поступают в первую очередь биогены: азот, фосфор, калий,

металлы; для важной группы диатомей лимитирующей оказывается концентрация кремния. Фототрофы обладают возможностью запасаения веществ: фосфаты накапливаются у прокариот в форме полифосфатов, а у растений – в форме органических фосфатов, как фитин; азот цианобактерий накапливают в форме цианофицина (полимера аргинина и аспаргиновой кислоты) в периоды возможности азотфиксации, но этот тип обмена связан с большими энергетическими затратами. Наличие запасов в клетках приводит к тому, что кинетика роста фототрофов более зависит от общего содержания питательных веществ в системе «клетки + среда», чем только от растворенных веществ, как у хемотрофов, поскольку фототрофы осуществляют быстрое поглощение биогенов в форме так называемого «глотка». Важную роль играет темновой обмен фототрофов в течение ночи, когда осуществляется дыхание или, в анаэробных условиях, брожение. Первичные продуценты, если отвлечься от светозависимых реакций, составляющих практически весь вход энергии в экосистему, ограничены конструктивным обменом, анаболизмом и синтезом биомассы. Вторым продуктом реакции после биомассы является кислород. Общую реакцию первичных продуцентов можно записать как стехиометрическое равенство:



осуществляющееся с точностью до 20%, в зависимости от синтезируемого запасного вещества, где  $[\text{CH}_2\text{O}]$  – эквивалент биомассы или органического углерода ( $\text{C}_{\text{орг}}$ ) вообще. С учетом других элементов для состава биомассы принимается отношение Редфильда, установленное для морского фитопланктона  $\text{C}_{106}\text{N}_{16}\text{P}_1$ . Выделение  $\text{O}_2$  определяет формирование окислительной зоны для аэробов.

Разнообразие фототрофов определяется вариациями в окружающей среде и благодаря этому их сообщества могут служить хорошими индикаторами ее состояния. Как правило, фототрофы образуют сообщества из различных видов, причем доминирующий вид получает иногда название эдификатора, строителя здания, поскольку от него зависит все сообщество в целом. Альгологи и геоботаники имеют разработанную систему номенклатуры сообществ, основанную на термине, производном

от доминирующего организма-эдификатора, например, «пикета» от *Pinus*, «сфагнета» от мха *Sphagnum* и т. д. Изучение деятельности фототрофов составляет предмет экофизиологии растений и водорослей. В этом отношении следует особо отметить переход к функциональной системе, основанной на «жизненных формах», физиологических типах вне зависимости от происхождения, к анализу консорциумов и сообществ и далее к растительному покрову ландшафта и региона или фитопланктону водоема.

Первичную продукцию определяют либо по накопленной биомассе, либо по ассимиляции  $^{14}\text{CO}_2$  в краткосрочных опытах. Другим путем служило определение выделяющегося  $\text{O}_2$ , Первичная продукция составляет первую часть углеродного цикла.

#### **4.7. Микробные маты как морфологически оформленное автономное сообщество**

Слово «мат» стало широко применяться в английской литературе для разнообразных бентосных микробных сообществ и биопленок, в том числе и рыхлых. Общим для матов считается плотная упаковка биомассы в продолжающиеся слои с четким и вместе с тем флуктуирующим вертикальным градиентом химических и физических факторов. Биопленка представляет более общее понятие, касающееся протяженного развития любого микробного сообщества на поверхности. В наиболее «чистом» виде биопленка на поверхности воды называется гидробиологами нейстоном.

В русской литературе Б.Л. Исаченко (1927 г.) четко различал два типа строения бентосных фотосинтезирующих сообществ. Он использовал предложенный Палласом (1773 г.) термин «кожа» для бентосных сообществ *Microcoleus chthonoplastes* в виде плотной эластичной массы и термин «войлок» для переплетенной массы нитчатых зеленых водорослей *Vaucheria* или иных. Оба термина хорошо соответствуют разным условиям развития сообществ: в альго-бактериальном «войлоке» остается свободное пространство с водой, доступной даже для

беспозвоночных, в то время как циано-бактериальная «кожа» представляет плотный гель, напоминающий 1-2% агар.

Циано-бактериальные маты составили особый предмет в развитии представлений о микробном сообществе. Есть ряд причин к этому.

1) Циано-бактериальные маты представляют автономное сообщество, где присутствуют и продукционная ветвь углеродного цикла, осуществляемая цианобактериями, и деструкционная ветвь, осуществляемая разными бактериями. Чтобы обозначить гетерогенность этого сообщества, его было предложено писать через дефис циано-бактериальное, в отличие от сообщества цианобактерий, составленного одной группой организмов.

2) Циано-бактериальные маты – в высокой степени консервативные сообщества, архитектура которых похожа в разных местах обитания; прежде всего это относится к матам морских лагун, сходным по всему земному шару.

3) Циано-бактериальные маты представляют строго морфологически оформленные сообщества разнородных организмов. Эдификатором, или формообразующим компонентом, этих сообществ послужили образующие гликокаликс цианобактерий.

4) Циано-бактериальные маты заведомо представляют древнейшее сообщество на Земле, имеющее четкую геологическую летопись в качестве строматолитов – литифицированных слоистых матов. Ведутся дискуссии о наибольшей древности первых строматолитов, которые одни авторы относят к первым проявлениям жизни на Земле, другие – датируют несколько позже, но все равно очень давно, около 3.5 млрд. лет назад.

5) Циано-бактериальные маты стали излюбленным объектом изучения взаимодействия разных трофических групп микроорганизмов. Благодаря применению микроэлектродной техники доказано существование в них резких окислительно-восстано-вительных градиентов в диапазоне менее 100 мкм.

6) Тесное взаимодействие и контакт трофических групп микроорганизмов в циано-бактериальном сообществе

предполагает происхождение из этого сообщества ветвей наиболее массовых видов бактерий, прежде всего протеобактерий. Здесь особенно высока вероятность латерального генетического обмена.

Сходство в морфологии разных матов очень велико, несмотря на их широкое климатическое и географическое распространение. Сходство распространяется на морские, лагунные (гиперсоленые), внутриконтинентальные маты высокоминерализованных озер и в меньшей степени – на маты термальных источников, которые следует разобрать отдельно. Маты эфемерных пресных водоемов на грунте (в лужах) не имеют развитой деструкционной ветви. Маты встречаются в разных природных условиях, но общим для всех их местообитаний является отсутствие беспозвоночных с «пастбищным» питанием. Отрицательная корреляция матов с беспозвоночными является четко установленным фактом, хотя причины отсутствия хищников могут быть различны: высокие соленость, температура, концентрация сероводорода. Поэтому сейчас маты, за исключением эфемерных на грунте, обычны лишь в экстремальных условиях. Экстремальные условия, собственно говоря, и определяются по отсутствию высшей растительности и сопутствующих ей животных. Очевидно, что этого ограничения для матов не было в докембрии пока на Земле не появились зоотрофные животные.

В настоящее время наиболее подробно изучены: 1) маты гиперсоленых морских лагун, 2) маты континентальных водоемов, 3) маты термальных источников. Все эти места обитания резко отличаются друг от друга и очевидно, что организмы одного места обитания совершенно не приспособлены для развития в другом. Их видовой состав крайне различен. Тем большее значение имеет сходство морфологической и трофической структуры, которое выступает как закономерность, лежащая над филогенетической таксономией и определяющая функциональное положение и функциональные характеристики каждого организма.

Маты имеют строго последовательное слоистое строение. Поскольку слои мата ярко окрашены, они получили, например, для

песчаных побережий Балтики, немецкое название Farbstreifensand-watt – «полосато-окрашенные песчаные болота».

#### **4.8. Макроструктура циано-бактериальных матов**

Циано-бактериальный мат представляет прокариотное бентосное сообщество, объединенное в физическую структуру слизи (гликокаликсом) как формирующим средством, превращающим сообщество в морфологически единое образование – донную кожу.

В циано-бактериальном мате взаимодействуют представители разных трофических групп, осуществляя полный цикл биогенных элементов. Макроструктура мата отражает последовательность трофических взаимодействий между группами организмов. По терминологии экологов мат представляет собой консорциум с синузием цианобактерий и аноксигенных фототрофов и гильдиями деструкторов. Трофические взаимодействия в мате определяются двумя доминирующими циклами: углерода и серы. Структура мата вне зависимости от его топического положения – прибрежного морского, лагунного гиперсоленого, озерного аталассофильного, термального вулканического – определяется последовательностью трофических взаимодействий и транспортными процессами. Энергетика циано-бактериального мата определяется светом и его проникновением в мат. Смена дня и ночи определяет два его состояния: на свету и в темноте. На свету доминируют продукционные процессы, в темноте – деструкционные. В связи с тем, что время смены дня и ночи меньше времени размножения бактерий, они должны приспособлять свой обмен к существованию в переменном режиме. Это приспособление осуществляется как за счет внутриклеточных запасных веществ, так и за счет пулов внеклеточного вещества в сообществе.

Следующим определяющим фактором является диффузия кислорода и его обмен с атмосферой. Днем существует избыток кислорода, пересыщение им, поскольку пузырьки кислорода улавливаются структурой мата. Ночью кислород полностью

потребляется, и его пополнение диффузией из атмосферы оказывается совершенно недостаточным для поддержания аэробных условий под слоем окисленных фототрофов. Поэтому организмы в верхних слоях мата вынуждены переходить от аэробноз, включая условия гипероксии, к анаэробнозу.

Под слоем окисленных фототрофов располагается слой бесцветных нитчатых серобактерий, работающих в режиме тиобиоса на границе сероводородной и окисленной зон. Здесь же обильны нитчатые скользящие флексибактерии, морфологически сходные с витреосциллами. Этим организмам приписывают способность к хищничеству путем лизиса жертвы, но на самом деле она не утверждена выделением чистых культур. На границе проникновения света располагаются пурпурные бактерии, особенно с поглощением в нижней инфракрасной области, поскольку длинноволновые лучи менее рассеиваются. Спектральные характеристики анокисленных фототрофных бактерий хорошо согласуются с законами хроматической адаптации: максимумы их поглощения располагаются в окнах пропускания хлорофилла цианобактерий. Они определяют анаэробное окисление сероводорода в сульфат на свету, а ночью подвижные формы мигрируют к поверхности и существуют за счет окисления соединений серы. Под ними располагается слой анаэробных органо-трофных бактерий, которые осуществляют разложение мортмассы продуцентов. Слой этот не характеризуется морфологически и обычно находится под воздействием поднимающегося снизу сероводорода.

Глубже располагается зона сульфатредукции, в которой завершается разложение органических веществ и начинается цикл серы. Черные сульфиды железа окрашивают эту зону и служат ее надежным индикатором.

## Глава V ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

### 5.1. Органотрофные прокариоты

К органотрофным прокариотам относятся аэробные и анаэробные археи и эубактерии, использующие для роста и развития органические вещества. Они ответственны за основную массу минерализуемого отмершего органического вещества (например, детрита и листового опада). Они перерабатывают также белки, жиры, полисахариды, нуклеиновые кислоты и другие мономеры и полимеры мортмассы.

### 5.2. Метаногены и метанотрофы

Метанобразующие бактерии (метаногены) – большая и разнообразная группа микроорганизмов, объединяемая тремя общими для всех ее представителей признаками: способностью образовывать метан как основной продукт энергетического метаболизма, облигатным анаэробизмом и принадлежностью к домену архебактерий. Метанобразующие бактерии объединены в единое семейство *Methanobacteriaceae*. Таксономия метаногенов основана на сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК. Всего описано 19 родов и более 70 видов метаногенных бактерий (Определитель..., 1997; Prokaryotes, 2001). Анаэробные зоны водоемов, в которых содержание более термодинамически выгодных акцепторов электронов (нитраты, сульфаты,  $Fe^{3+}$ ) ограничено, являются благоприятным местообитанием для них

Облигатные метанооксиляющие бактерии (метанотрофы) составляют физиологически и таксономически обособленную группу микроорганизмов, способных использовать метан и метанол в качестве источника углерода и энергии и неспособных использовать для поддержания роста другие одно- и

полиуглеродные соединения. В природе метанотрофы формируют метаноокисляющие сообщества, в которых их сопровождают спутники, использующие продукты неполного окисления метана, так называемый бактериальный фильтр (Намсараев, Заварзин, 1972). Функционирование «бактериального фильтра» – ключевой биохимический процесс, регулирующий эмиссию в атмосферу метана – второго по значимости после углекислоты парникового газа (метан ответственен за 20% парникового эффекта) (Oremland, Ciceron, 1988). Метанотрофы широко распространены в иле пресных водоемов и прибрежных морских зон, донных отложениях и воде морей, бактериальных матах, болотах, почвах, рисовых полях, сточных водах, рубце крупного рогатого скота, угольных шахтах, почвах нефтегазоносных районов и т.д.

### **5.3. Процессы микробной деструкции**

Деструкция ОВ является важнейшим процессом, определяющим существование биологического круговорота элементов в природе и обеспечивающим устойчивость биоценозов.

Биологическое сообщество водоемов получает ОВ в виде растворенных веществ и взвешенных частиц, которые составляют основную массу остатков. В аэробной зоне, прежде всего, используются легкодоступные ОВ: мономеры углеводов, аминокислоты, пептиды. Основными конечными продуктами процесса являются углекислота, вода и бактериальная биомасса.

Большую часть ОВ биота водоемов получают в виде твердофазной мортмассы фотоавтотрофов, находящихся в виде биополимеров (белки, липиды, полисахариды, нуклеиновые кислоты и др. соединения). Эти крупные, имеющие сложное строение молекулы не могут быть утилизированы микроорганизмами, поскольку они не способны проникать через клеточную мембрану. Поэтому первой фазой разложения ОВ является деструкция биополимеров до более простых фрагментов.

Первый этап процесса деструкции в аэробных и анаэробных условиях осуществляют специализированные группы микроорганизмов, получивших название гидролитических. Стратегией гидролитиков является заселение поверхности субстрата и перевод веществ твердой фазы в раствор, гидролизую их вне клетки под действием соответствующих экзоферментов – гидролаз: протеаз, липаз, целлюлаз. В поверхностном слое ила биополимеры минерализуются разными видами микроорганизмов *Caulobacter*, *Spirillum*, *Flexibacter* и т.д. (Кузнецов и др., 1985). В результате процесса «твердофазной ферментации» вместо индивидуальных полимеров появляются унифицированные мономеры (аминокислоты, жирные кислоты, углеводы и др.), поступающие в общий резервуар растворенных веществ. Полученные таким образом мономеры усваиваются как самими гидролитами, так и другими группами микроорганизмов (Fogarty, Kelly, 1979; Пристл, 1987).

Концентрация образующихся олиго- и мономеров в большинстве случаев контролируется синтезом экзоферментов бактерий. При низких концентрациях они являются индукторами синтеза соответствующих экзоферментов, а при высоких – репрессорами. Поэтому, более эффективное разложение полимеров осуществляется микробными консорциями, которые состоят из гидролитических и диссипотрофных микроорганизмов. Диссипотрофы обладают сходной с гидролитами физиологией и метаболизмом, но не способны к гидролизу полимеров. В микробном сообществе диссипотрофы используют образовавшиеся мономеры и снижают их концентрацию ниже порогового уровня, останавливающего синтез гидролаз (Заварзин, Колотилова, 2001).

Также в разложении ОВ в аэробной зоне участвуют алкалофильные стрептомицеты, коринебактерии, микрококки, псевдомонады. Выделенные органотрофные копиотрофы используют все природные субстраты, среди них пептон, глюкоза, дрожжевой экстракт, казеин, оливковое масло, целлюлоза, крахмал (Заварзин и др., 1999).

#### **5.4. Деструкция органического вещества в анаэробных условиях**

## *Основные этапы кислотогенной фазы*

В мелководных содово-соленых озерах аэробы полностью поглощают кислород в 2-3 мм от поверхности осадка, обеспечивая анаэробные условия (Заварзин, Жилина, 2000). Поэтому в этих водоемах анаэробная деструкция играет первостепенную роль в разложении мортмассы цианобактерий. Облигатные анаэробы условно можно разделить на 2 группы: первичные анаэробы, которые не нуждаются во внешнем стоке электронов, и вторичные анаэробы, которые могут использовать внешние акцепторы электронов.

Группа первичных анаэробов – анаэробные гидролитики и диссипотрофы осуществляют кислотогенную (водородную) фазу в процессе брожения за счет веществ, получаемых исключительно из субстрата. Поэтому большинство из них способно к выбросу молекулярного водорода, катализируемому выделяющей гидрогеназой. Особенности брожения связаны с вариациями в использовании разных внутренних акцепторов водорода, имеющих термодинамическую обусловленность.

В аэробных условиях полное окисление ОВ до  $\text{CO}_2$  и воды может осуществляться самими гидролитиками и диссипотрофами. В анаэробных условиях полное разложение ОВ одной группой микроорганизмов термодинамически невозможно, т.к. в отсутствии такого эффективного акцептора электронов как  $\text{O}_2$  возникает проблема регенерации НАД(Ф)Н. Окисление НАД(Ф)Н происходит только при низких концентрациях водорода в среде (Thauer et al, 1977). У анаэробных микроорганизмов этот процесс реализуется разными способами.

У некоторых групп бактерий (молочнокислых, пропионовокислых) процесс брожения ОВ идет без образования  $\text{H}_2$ . Центральным метаболитом биохимических процессов является пируват, трансформация которого приводит к образованию низкомолекулярных продуктов, преимущественно органических кислот. Такие бактерии обладают стабильным метаболизмом, не зависящим от концентрации  $\text{H}_2$  в среде.

Однако, при условиях для развития первичных анаэробов благоприятных (обилие доступных веществ) может происходить накопление органических кислот, что приводит к резкому снижению рН среды, являющемуся консервирующим фактором для анаэробов.

Другой способ анаэробного окисления субстратов с удалением  $H_2$  из сферы реакции и регенерацией НАД(Ф)Н осуществляется синтрофными бактериями. Из несбраживаемых соединений они образуют ацетат и водород. Эти микроорганизмы не способны использовать какие-либо другие акцепторы электронов кроме  $H^+$ . Соответственно, их метаболизм полностью зависит от концентрации этого продукта в среде. Синтрофы развиваются совместно только с  $H_2$  – использующими анаэробными бактериями, которые способны потреблять  $H_2$  и тем самым поддерживать его концентрацию в среде на низком уровне. Для разных групп бактерий существуют свои пороговые значения, до которых они могут снижать содержание  $H_2$  (Заварзин, Колотилова, 2001). Среди них важны две группы бактерий: литотрофные метаногены и сульфидогены. Развитие синтрофов обусловлено выигрышем свободной энергии за счет уменьшения концентрации продукта. Синтрофные отношения наиболее часто встречаются при разложении малодоступных веществ анаэробными бактериями.

Большинство известных анаэробных гидролитиков и диссипотрофов способны использовать оба пути регенерации НАД(Ф)Н. Они обладают значительно большей стабильностью роста, чем синтрофные микроорганизмы, так как имеют возможность переключаться с одного пути метаболизма на другой. В отсутствии внешних стоков водорода они образуют органические кислоты, спирты и др., что обуславливает незначительную продукцию водорода или их отсутствие в среде. Наличие  $H_2$ -использующих партнеров изменяет пути сбраживания ОВ в сторону снижения продукции наиболее восстановленных органических экзометаболитов и одновременного увеличения продукции водорода,  $CO_2$  и ацетата.

Существуют также микроорганизмы, для которых  $H_2$  является нормальным продуктом метаболизма. Они не снижают

активности процессов даже при 20% концентрации  $H_2$  в воздушной фазе. Тем не менее, эти бактерии также образуют трофические связи с  $H_2$ -использующими микроорганизмами (Weimer P.J., Zeikus J.G., 1977).

Первичные гидролитические анаэробы в щелочных водоемах представлены алкалофильными сахаролитическими бактериями: в высокоминерализованных озерах – *Bac. panthotenicus* и облигатная анаэробная бактерия из порядка *Haloanaerobiales*, в слабоминерализованных – *Clostridium lituseburense* и *C. purinolyticum*. Всего выделено 13 штаммов, составляющих 5 генотипических групп. Все они принадлежат к грамположительным бактериям с низким содержанием Г+Ц (Турова и др., 1999).

Диссипотрофы, питающиеся водорастворимыми полисахаридами, представлены алкалофильными видами рода *Spirochaeta*: галоалкалофилами – *S.alcalica*, *S.africana*, алкалофилом – *S.asiatica*. Помимо утилизации моно- и дисахаридов, все штаммы использовали крахмал, но не аминокислоты. Главными продуктами обмена спирохет были ацетат, водород (кроме *S.asiatica*), этанол (за исключением *S.alcalica*), а лактат образовывал только *S.asiatica*. В отличие от ЦРБ они оказались весьма устойчивыми к сероводороду.

Разложение азотистых соединений в щелочных высокоминерализованных озерах проводят пептолитические анаэробные бактерии. Некоторые из них растут на «гаприне» – высушенной массе метанооксиляющих бактерий (Заварзин и др., 1999). Однако, гидролиз массы бактерий идет трудно. Гораздо быстрее развиваются бактерии-диссипотрофы, сбрасывающие аминокислоты. Неспоровые грамположительные бактерии *Tindallia magadiensis*, подвижная палочка *Natronincola histidinovorans* принадлежат к кластеру XI с *Clostridium felsineum*, *C.formicoaceticum*, *C.halophilum*. Основными продуктами обмена щелочных аммонификаторов являются ацетат и аммоний.

Другую группу органотрофных ацетогенов в анаэробной деструкции ОВ в щелочных высокоминерализованных водоемах составляет облигатная галоалкалофильная бактерия – *Natroniella*

*acetigena*, в галофильном сообществе – гомоацетатная бактерия *Acetohalobium arabaticum*, составляющие семейство *Haloanaerobiales*.

*Acetohalobium arabaticum* – уникальная по способности к разным типам обмена: хемолитотрофному на  $H_2+CO_2$ , метилотрофному – на триметиламин и органотрофному – на небольшом числе субстратов, в том числе бетаине и глутамате – осмолитах различных галофильных зубактерий. Продуктами разложения бетаина были ацетат и триметиламин.

*Natroniella acetigena* – отличается очень узким спектром используемых веществ – лактат, пируват, глутамат, *n*-пропанол и этанол. Водород не использует. Единственным продуктом был ацетат, и только на *n*-пропанол дополнительно образовывал пропионат.

## 5.5. Терминальный этап разложения органического вещества

Для сообщества важно получение энергии каждой отдельной группой или видом организмов в процессе окислительно-восстановительных реакций, что дает энергетический выигрыш в целом при функционировании всего сообщества. Продукты первичных анаэробов не могут быть разложены далее с выигрышем энергии, без удаления  $H_2$  из системы. Эту задачу выполняют вторичные литотрофные анаэробы – метаногены, ацетогены, сульфатредукторы и железовосстанавливающие бактерии – участвующие на терминальных этапах разложения ОВ.

Заключительные этапы деструкции ОВ в анаэробных условиях определяются возможностью использования микроорганизмами тех или иных конечных акцепторов электронов. Предпочтение в использовании акцепторов электронов определяется термодинамическими причинами с использованием в первую очередь реакций, дающих наибольший энергетический выигрыш. Последовательность их использования имеет следующий порядок: 1) восстановление  $Fe^{3+}$ , 2) восстановление  $NO_3^-$ , 3) соединение серы в  $H_2S$ , 4) восстановление углекислоты в  $CH_4$  (Заварзин, Колотилова, 2001).

Восстановление ионов  $\text{Fe}^{3+}$  до  $\text{Fe}^{2+}$  в анаэробных условиях осуществляется смешанной популяцией бактерий (Шлегель, 1987).

Процесс денитрификации осуществляют факультативные аэробы рода *Bacillus*, *Paracoccus*, *Pseudomonas* и *Thiobacillus*. Конечными продуктами реакции являются молекулярный  $\text{N}_2$  и  $\text{CO}_2$ .

При наличии сульфатов и ряда окисленных соединений серы ( $\text{SO}_3^{2-}$ ,  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ,  $\text{S}^0$ ) в качестве акцепторов электронов распад ОВ идет в основном при участии сульфатредуцирующих бактерий (СРБ) до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{S}$ . СРБ конкурируют с метаногенами и гомоацетогенами за  $\text{H}_2$ .

Субстратами для СРБ служат некоторые органические кислоты, спирты, аминокислоты, сахара,  $\text{C}^{12}$  –  $\text{C}^{18}$  жирные кислоты, ароматические соединения и  $\text{CO}_2$  и  $\text{N}_2$  (Вайнштейн, 1986). Широкий спектр субстратов, используемых СРБ, позволяет им осуществлять в микробных сообществах те же процессы, какие протекают с участием синтрофных микроорганизмов (Laube, Martin, 1981). Синтез  $\text{H}_2\text{S}$  становится возможным уже при парциальном давлении водорода  $10^{-7}$  атм (Kristjansson, Schonheit, 1983). В отсутствие  $\text{SO}_4^{2-}$  они способны переходить на ферментативный путь метаболизма, сбраживая различные соединения до ацетата,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$  и некоторых др. веществ. Такой биохимический процесс для СРБ становится термодинамически возможным только при наличии  $\text{H}_2$ -использующих партнеров.

В отсутствие других акцепторов, кроме  $\text{CO}_2$ , разложение ОВ идет по пути образования  $\text{CH}_4$ . В этом случае утилизация  $\text{H}_2$  происходит либо через прямое восстановление  $\text{CO}_2$  литотрофными метанобразующими бактериями, либо через дополнительный синтез ацетата из  $\text{CO}_2$  гомоацетогенными микроорганизмами с последующим его разложением ацетокластическими метаногенами.  $\text{H}_2$ -использующие метаногены обладают высоким сродством к  $\text{H}_2$ . Использование этого субстрата данными бактериями становится возможным при парциальном давлении  $\text{H}_2$  выше  $5 \times 10^{-6}$  атм (Ножевникова, 1991). В качестве субстрата используется узкий спектр

низкомолекулярных органических соединений (метилованные амины, метанол, этанол, пропанол, формиат, ацетат и диметилсульфид) (Заварзин, 1987; Кондратьева, 1996). Концентрация указанных соединений в природных местообитаниях очень низка. Развитие метанобразующих бактерий зависит от образования этих веществ микроорганизмами более высокого трофического уровня, с которыми метаногены вступают в тесные трофические ассоциации (Кузнецов и др., 1985).

За водород и некоторые другие  $C_1$ -соединения с  $H_2$ -использующими метаногенами конкурируют гомоацетогенные бактерии. Однако, их сродство к  $H_2$  на порядок ниже, поэтому в хорошо сбалансированных метаногенных сообществах вклад ацетогенов в потреблении  $H_2$  незначителен (Thauer et al, 1977). Вместе с тем при сбраживании ОВ гомоацетогенные бактерии могут выступать в качестве продуцентов водорода. В синтрофных ассоциациях они сбраживают различные соединения до ацетата,  $CO_2$  и  $H_2$ , которые затем используются на образование  $CH_4$ . В отсутствии внешних стоков  $H_2$  они используют водород для синтеза дополнительных молекул ацетата и некоторых других веществ (Winter, Wolf, 1979; Thlozan et al, 1990).

Повышение концентрации  $H_2$  является первым сигналом разбалансированности в работе сообщества вследствие какого-либо стресса (Заварзин, Колотилова, 2001).

В экстремальных условиях происходит рассогласование работы вторичных анаэробов, осуществляющих удаление  $H_2$  из системы. В галофильных условиях работает неконкурентный путь метаногенеза из триметиламина (ТМА) с участием метилотрофных метаногенов и гомоацетатных бактерий, в то время как основной сток  $H_2$  осуществляют сульфидогены (King, 1988; Жилина, Заварзин, 1991; Ollivier et al, 1994). В психрофильных сообществах активны  $H_2$ -использующие гомоацетатные бактерии, а водородные метаногены отсутствуют или подавлены и сток  $H_2$ , помимо гомоацетатных, осуществляют сульфидогены даже в бедных сульфатом местообитаниях

(Жилина, Заварзин, 1991). В гипертермофильных условиях активны водородные метаногены (Заварзин и др., 1989).

Для алкалофильного сообщества, как и для галофильного, характерна водородная сульфатредукция. Хотя этот процесс как ведущий в содовых водоемах еще в 30-х годах описал Б.Л. Исаченко, выделить в культуру главного возбудителя долго не удавалось. Им оказался вибрион- *Desulfonatrovibrio hydrogenovorans*, использующий в качестве субстрата  $H_2$  или формиат и восстанавливающий сульфат в сульфид (Заварзин и др., 1999). Выделенный из озера Магади данный организм впоследствии был обнаружен и в центрально-азиатских озерах с меньшей минерализацией и совсем другим климатом. Тем не менее, штаммы имели практически полную гомологию ДНК с африканскими. Различие в составе вод исходных водоемов указывает не только на селективность содовой среды с  $H_2$  как субстратом для выделения *D. hydrogenovorans* (Zhilina, Zavarzin, 1994), но и на возможную универсальную роль как стока  $H_2$  в сульфидогенном анаэробном алкалофильном сообществе (Заварзин, 1999).

Другой алкалофильный сульфатредуктор, выделенный из слабоминерализованного щелочного озера Хадын (Тыва) – *Desulfonatronum lacustre*, был крупнее по размерам, чем вышеуказанный штамм. Клетки этого типа отчетливо наблюдаются в сообществе с ЦРБ на ранних стадиях процесса; позднее их сменяют споровые палочки, использующие ацетат. Выделенные штаммы были близки по экофизиологическим характеристикам (Заварзин и др., 1996). Органические субстраты, в том числе лактат, они не потребляли, т.е. являлись строгими литотрофами: *D. hydrogenovorans* – использовал  $H_2$ , формиат, *D. lacustre* –  $H_2$ , формиат, этанол. Совместное их развитие с  $H_2$ -образующими первичными анаэробами наблюдалось при их культивировании с сахаролитическими алкалофильными спирохетами на глюкозе. *Shirochaeta alcalica* при росте на глюкозе образует ацетат,  $H_2$  и небольшое количество этанола. В совместной культуре шел не только сульфидогенез, но и в продуктах обмена спирохет наблюдался «ацетогенный сдвиг», характерный для удаления  $H_2$ . Глюкозы

потреблялось на 50% больше. Новые штаммы были отнесены вместе с типичными сульфатредукторами в дельта-подкласс *Proteobacteria*, но составляли отдельные кластеры (Заварзин и др., 1999).

Развитие СРБ в щелочных условиях обусловлено наличием на поверхности мембраны фермента – периплазматической гидрогеназы, который обеспечивает работу протонной помпы. При этом ион водорода выбрасывается наружу, а внутри клетки среда становится щелочной до  $pH \leq 9$  (Шлегель, 1987).

В алкалофильном сообществе существуют и другие стоки водорода: гидрогенотрофная сероредукция, водородный ацетогенез, нитратредукция. Гидрогенотрофная сероредукция характеризуется образованием ярко-желтого раствора полисульфида, образующегося при взаимодействии молекулярной серы в щелочной среде с сульфид-ионом.

Водородный ацетогенез становится заметным при отсутствии сульфата в среде.

Сульфатредукторы на конечных этапах анаэробной деструкции в щелочных водоемах Бурятии и северных районов Монголии используют до  $430.8 \text{ мг С/м}^2 \text{ сут.}$  (Намсараев, 2003).

Метан является одним из конечных продуктов разложения ОВ в анаэробной зоне водоемов и образуется узкоспециализированной группой строгих анаэробов – метанобразующих архей. Образование  $\text{CH}_4$  может осуществляться разными путями в зависимости от гидрохимии водоемов и соответствующих им микробных сообществ. В морских водоемах радиоизотопный метод указывает на преимущество водородного пути метаногенеза (Беляев и др., 1981; Намсараев, 1993), в очистных сооружениях при избытке ОВ доминирует ацетокластический путь (Калюжный, 1991).

В континентальных щелочных и соленых морских водоемах, где ограничивающим фактором для метаногенеза служит высокая минерализация, доминирует неконкурентный  $\text{C}_1$ - путь метаногенеза из метиламина (Намсараев и др., 1999; Заварзин, Жилина, 2000). При избытке сульфата в этих водоемах метаногены неспособны конкурировать с сульфатвосстанавливающими бактериями (СВБ) за ацетат или  $\text{H}_2$

– основные субстраты метаногенеза в пресных водоемах. Вместе с тем пока неизвестны СВБ, использующие метиламины. Поэтому метаногены, специализированные на этих субстратах, оказываются вне конкуренции (Жилина, 1992). В галофильном сообществе за образование  $\text{CH}_4$  отвечает группа облигатно-метилотрофных строго галофильных метаногенов – *Metanohalophilus* и *Methanohalobium* (Жилина, 1992). Выполняя аналогичную функциональную роль в сообществе, часть алкалофильных метаногенов оказалась филогенетически отличной от галофильных на уровне рода. Метилотрофный путь метаногенеза в содовых озерах осуществляют *Metanosalsus zhilinaeae*, *Metanolobus oregonense* (Mathrani et al, 1988; Boone et al, 1990), *Methanolobus taylorii* (Oremland, Boone, 1994). Для образования  $\text{CH}_4$  эти микроорганизмы используют метанол, метилированные амины, диметилсульфид (ДМС). Источником метанола традиционно считается разложение пектина. Важным предшественником ДМС в умеренно соленых и щелочных водоемах является диметилсульфопропионат (Diaz, Taylor, 1996). Роль триметиламина как субстрата метилотрофного метаногенеза в гиперсоленых водоемах обусловлена анаэробным разложением осморегуляторных веществ (бетаина, глицина и др.) галофильными гомоацетогенами (Жилина, 1992). В алкалофильном сообществе предшественники этих соединений неизвестны, но ими могут быть также осмопротекторы подобного типа (Заварзин, Жилина, 2000).

Радиоизотопные исследования в щелочных озерах Забайкалья показали высокую активность и водородного метаногенеза, но не ацетатного (Намсараев и др., 1999), тогда как в гиперсоленых озерах доминирует метилотрофный метаногенез (Жилина, 1992). В озерах Южного Забайкалья и северных районов Монголии на образование  $\text{CH}_4$  бактериальным сообществом используется до  $14.0 \text{ мг C/m}^2 \text{ сут}$  (Намсараев, 2003).

Мелководные соленые водоемы, несмотря на отсутствие стабильной окислительно-восстановительной обстановки вследствие ветрового перемешивания водной массы, характеризуются высокой интенсивностью процессов круговорота серы. Сульфатредукция в них является

доминирующим анаэробным терминальным процессом в разрушении ОВ. Как правило, процесс протекает в иловых отложениях, и лишь на участках, находящихся в ветровой тени, там, где возникают анаэробные условия, кроме того, наблюдается и в водной толще. За счет восстановления сульфатов минерализуется от 0.3 до 35.0 мг  $C_{орг}/дм^3$  ила в сутки (Кузнецов и др., 1985).

## Глава VI

### МИНЕРАЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ И ИХ НАСЕЛЕНИЕ

#### 6.1. Микроорганизмы – продуценты органического вещества минеральных источников

Продукция органического вещества минеральных источников обусловлена деятельностью аэробных и анаэробных фото- и хемоавтотрофных организмов. Основной вклад в бактериальную первичную продукцию вносят *цианобактерии*, которые превращают углекислый газ в биомассу и продуцируют эквивалентное количество кислорода. Сероводород также может использоваться цианобактериями в качестве восстановителя. Распространение того или иного вида цианобактерий обусловлено экологическими условиями. Видовой состав цианобактерий определяется главным образом физико-химическими факторами среды и взаимоотношениями различных компонентов в ценозе. Среди цианобактерий встречаются мезофильные и термофильные организмы. Последние успешно развивались в термальных источниках, температура которых не зависит от окружающей среды. Максимальная температура, при которой отмечался рост термофильных цианобактерий, была равна 70-74°C. Все цианобактерии растут в аэробных, а также в микроаэрофильных условиях. Некоторые из этих микроорганизмов проявляют высокую резистентность к сульфиду и растут при его концентрации 0.05-0.07% (2-3 мМ). Большинство этих микроорганизмов растут при значении pH среды 7.0-9.0, а отдельные виды при pH почти равном 11, т.е. в нейтральных и щелочных условиях. Лишь некоторые растут при pH 4.5-5.0. В данных экологических условиях встречаются следующие виды цианобактерий: *Mastigogladus laminosus*, *Fischera thermalis*, *Calothrix thermalis*, *Phormidium laminosum*, *Schizothrix calcicola*, *Synechococcus aeruginosa*, *Oscillatoria angustissima*, *Spirulina*

substilissima, *Naralosiphon major* (Еленкин, 1949; Голлербах и др., 1953; Горленко и др., 1987).

Аноксигенные фототрофные бактерии могут располагаться под цианобактериями. Их геохимическая функция сводится к окислению в анаэробных условиях восстановленных соединений серы, которые трофически связаны с завершающими цепь деструкции вторичными анаэробами. К ним относятся несерные пурпурные бактерии *Rhodospirillaceae* (*Rh. capsulatus*, *Rh. palustris*), серные пурпурные бактерии *Chromatiaceae*, зеленые бактерии *Chlorobiaceae*, зеленые бактерии семейства *Chloroflexaceae* (*Chloroflexus aurantiacus*).

Кроме ряда фототрофных бактерий окислять сероводород и другие восстановленные соединения серы, а также молекулярную серу может значительное число хемотрофных микроорганизмов – факультативно автотрофные одноклеточные и многоклеточные формы серобактерий, откладывающих серу внутри клетки и тионовые бактерии, которые серу в клетках не накапливают. Термофильная серобактерия *Thermotrix thiopara* почти монополюсно развивалась в источнике Термофильном при температурах 60-73°C, являясь первичным продуцентом (Горленко и др., 1987). Бесцветная серобактерия *Thiothrix* sp. обнаружена в сероводородных источниках Котельниковский и Большереченский, *Thioploca* – в подводных термальных полях бухты Фролиха (оз. Байкал) (Компанцева, Горленко, 1988; Юрков и др., 1991; Намсараев и др., 1995).

Тионовые бактерии обнаружены во многих сероводородных минеральных источниках (Заварзин, 1972; Слободкин и др., 1999). В цианобактериальных пятнах источника Старой Мацесты их количество достигало 40-70 кл/г сырой пробы. Высокая численность тионовых бактерий (до 1000000 клеток) обнаружена в воде ручья ниже сероводородного источника, который питает лечебные грязи курорта Шкло (Рязанская область). В воде при выходе количество этих бактерий различных видов было незначительно и варьировало от 0 до 1000 клеток/мл. Эти минеральные воды характеризуются слабокислыми значениями рН 6,3-6,7 и низкими значениями Eh (-20 – -65 мВ) (Кузнецов, 1973). В холодных углекислых водах и азотных термах

Монголии также отмечено присутствие тионовых бактерий (Геохимия подземных минеральных вод МНР, 1976). Тионовые бактерии способны преобразовывать вещества горных пород, такие как пирит, и образовывать вторичные биогенные материалы в донных отложениях источников. При этом скорость бактериального окисления в несколько раз выше, чем при химическом окислении (Куликов и др., 1991; Emerson, Revsbech, 1994; Pentecost, 1995).

Таким образом, в минеральных источниках широко распространены фото- и хемосинтезирующие микроорганизмы, участвующие в синтезе автохтонного органического вещества. Видовое разнообразие и активность этих бактерий зависят от экологических условий, в первую очередь от температуры, значений рН, а также от химического состава минеральных вод.

При более низких температурах +40 и ниже развиваются эукариоты. Здесь встречаются животные, питающиеся биомассой микробных матов. Среди них встречаются нематоды, личинки разных насекомых, пауки, клопы-водомерки и т.д. В гидротермах Прибайкалья встречаются теплолюбивые стрекоза Ортетрум белохвостый, прудовики хакусский и термобайкальский, водяной клещ Термакарус термобиус (Тахтеев, 2001).

## **6.2. Микроорганизмы – деструкторы органического вещества минеральных источников**

В деструкции органического вещества минеральных источников участвуют аэробные и анаэробные микроорганизмы разных физиологических групп. Синтезированное в источниках автохтонное и поступающее с прибрежной зоны аллохтонное органическое вещество служит субстратом для гетеротрофных микроорганизмов. На первых этапах деструкции основная роль принадлежит бактериям-гидролитикам, которые делятся на две группы: организмы, разлагающие легко гидролизуемые соединения (сапрофиты, протеолитики, амилолитики и др.), и организмы, разлагающие устойчивые полимеры клеточной стенки (целлюлозоразлагающие бактерии). Среди гидролитиков

встречаются и аэробы, и анаэробы. В присутствии кислорода аэробные микроорганизмы окисляют органическое вещество до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , синтезируя при этом клеточную биомассу. Мономеры, рассеиваемые из места гидролиза, могут использоваться диссипотрофными организмами (Васильева и др., 1995). Продуктами гидролиза являются низкомолекулярные вещества – сахара, пептиды, аминокислоты, нуклеотиды, жирные кислоты. Они служат субстратами для анаэробных бродильных микроорганизмов, которые их преобразуют в летучие жирные кислоты, спирты и кетоны, а также  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$ . На конечных этапах анаэробного разложения находятся сульфатредуцирующие и метанобразующие микроорганизмы (Горленко и др., 1977; Глобальный биогеохимический цикл серы ..., 1983; Мелькановицкая, 1978; Заварзин, 1979, 1984; Вайнштейн, 1996; Carpenberg, 1974; Widdel, 1988) (рис. 2.1).

Таким образом, весь поток органического вещества в анаэробных зонах используется или для восстановления сульфатов до сероводорода, или для синтеза метана (Winfreg, Ward, 1983; Заварзин, 1993).

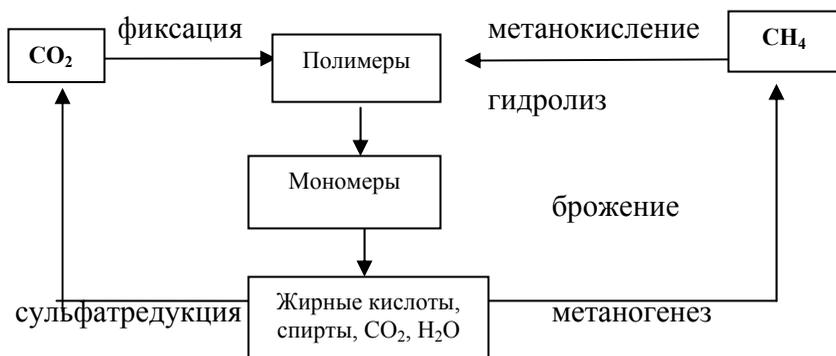


Рис. 2.1. Схема деструкции органического вещества в минеральных источниках

Микробиологические исследования минеральных вод холодных и горячих источников различных регионов выявили большое разнообразие аэробных и анаэробных бактерий-деструкторов органического вещества различных

физиологических групп: сапрофитов, целлюлолитиков, нитрифицирующих, денитрифицирующих, фенолоксиляющих, углеводородоксиляющих, сульфатредукторов, метаногенных, метанооксиляющих и других. Их распространение и активность зависят от физико-химических условий минерального источника и для каждого типа источника характерны особенности в составе физиологических групп бактерий (Маринов, Пасека, 1978; Терентьева, Фриденберг, 1970; Терентьева и др., 1980; Самаркин и др., 1989; Куликов и др., 1991).

В слабосульфидных термальных водах минеральных источников Западной Сибири наиболее активными были группы бактерий, участвующие в круговороте серы и углерода. Численность сульфатредуцирующих бактерий составляла 1000000 кл/мл воды, денитрифицирующих – 1000 кл/мл, углеводородоксиляющие и фенолоксиляющие бактерии достигали 10-150 кл/мл. Их присутствие влияет на содержание сероводорода, сульфатов и органических веществ в воде. В минеральных хлоридно-гидрокарбонатных водах курорта «Карачи» важную роль играют группы бактерий, способствующие накоплению гидрокарбонатов, что повышает щелочность воды. Здесь обнаружены аммонифицирующие, денитрифицирующие, углеводородоксиляющие и целлюлозоразлагающие бактерии. Их численность варьировала от 100 до 100000 кл/мл воды. Гидрокарбонатная минеральная вода «Бакчар» содержала в основном углеводородоксиляющие, сульфатредуцирующие бактерии до 14000 клеток/мл и метанообразующие бактерии в количестве 240 клеток/мл. Их деятельность оказывала влияние на газовый состав минеральных вод (Тронова, 1974).

Широкое распространение бактерий-деструкторов и высокая численность микроорганизмов отдельных физиологических групп отмечена в минеральных источниках с высоким содержанием органического вещества. В трускавецких минеральных водах «Нафтуся» выявлено большое количество сапрофитов, гуминразрушающих, фенолразрушающих и битумразрушающих бактерий, достигающих 1000000 кл/мл. В этих минеральных водах были обнаружены в меньшем

количестве углеводородоокисляющие, метанобразующие, маслянокислые, аммонифицирующие, нитрифицирующие, денитрифицирующие, сульфатредуцирующие группы бактерий. Во всех пробах преобладали маслянокислые бактерии. Однако, углеводородоокисляющие, метанобразующие и сульфатредуцирующие бактерии в значительно большем количестве содержались в минеральной воде с более высокой физиологической активностью, что указывает на большую роль микроорганизмов в биохимическом преобразовании и формировании состава вод минеральных источников (Крашениникова, 1962).

В анаэробных зонах минеральных источников широко распространены сульфатовосстанавливающие бактерии. Они образуют большую часть сероводорода, восстанавливая сульфаты. В результате их деятельности снижается содержание сульфатов, а вода обогащается сероводородом и углекислым газом (Глобальный биогеохимический цикл..., 1983; Вайнштейн и др., 1987). Отсутствие биогенного сероводорода в зоне гипергенеза в большинстве случаев может быть связано с широким распространением тионовых бактерий, развивающихся при рН около 7 и окисляющих сероводород, серу и другие серосодержащие соединения до серной кислоты (Завьялов, 1916; Волкова, 1936). Эти бактерии были выявлены в Краинских сероводородных минеральных водах и воде минерального источника в Красноусольске (Башкирия) (Губин, Цехомская, 1931). В мацестинских и агурских источниках обнаружено значительное количество сульфатредуцирующих бактерий. Их численность зависела от степени минерализации воды. Слабоминерализованная вода содержала больше сульфатредукторов, чем сильноминерализованная вода (Кузнецов, 1938; Плотникова, 1981). Предполагают, что сероводород в мацестинских источниках образовался на больших глубинах из сульфатов под действием сульфатредукторов. Наличие этих бактерий отмечено в термальных источниках Тбилиси с температурой воды 43°C (Афанасьева-Кестер, 1934).

## Термофильный мат

Термофильные маты развиваются в термальных источниках с нейтральным pH и CO<sub>2</sub> как доминирующим газом. Повсеместно, от Йеллоустона в Америке до Узона на Камчатке и от Исландии до Новой Зеландии, они имеют характерный внешний вид, который для водотоков был назван «V-типом». Он обусловлен распределением температуры: на стрежне потока она выше, чем у берегов, и это определяет верхнюю границу роста цианобактерий фототрофов. Она лежит несколько выше 60°. После работ Т. Брока в 1960-х годах на источнике Октопус-Спринг в Йеллоустоне его сообщество стало моделью для изучения термофилов (Brock, 1986).

У выхода термального источника – грифона – при температуре 70° развивается тионовая бактерия *Thermothrix thiopara* и сопутствующие ей серовосстанавливающие бактерии. Организм окисляет сероводород в серу при очень низком содержании кислорода у выхода, в самой горячей зоне, нити термотрикса розоватые от гема, затем они покрыты белым слоем серы. Рост термотрикса прекращается ниже 55-57°C. Ярко белые космы его достигают десятков сантиметров в длину и располагаются по стрежню потока. Это типичный кренофил. Цепи слегка изогнутых длинных клеток термотрикса переплетаются между собой и поэтому удерживаются в потоке в виде цепи. Организм отличается очень большой скоростью роста.

Вслед за термотриksom идет рыжеватый слой фотоорганотрофной бактерии *Chloroflexus*. Это длинная, нитевидная бактерия с чехлом опять-таки образует космы в горячей зоне около 70°C. Надо сказать, что хлорофлексусов, по-видимому, довольно много, но в культуру выделены лишь отдельные представители. *Chloroflexus* развивается вместе с одноклеточной цианобактерией *Synechococcus lividus* и составляет фронт сообщества, обращенный к выходу горячей воды. Почему фотоорганотрофный организм оказался перед сообществом, а не сзади? Причина заключается в конвекционном потоке: горячая вода экстрагирует органические вещества из

фронта циано-бактерий и охлаждаясь опускается вниз, образуя придонный противоток, который очень просто наблюдать в стеклянных проточных камерах с точечным вводом горячей воды.

Фронт густо-зеленого развития циано-бактериального сообщества располагается на изотерме около 60°, которую следует считать нормой для верхнего предела развития термофильных цианобактерий. Фронт составляет ветвящаяся цианобактерия *Mastigodadus laminosus* (*Fischerella laminosa*). Организм этот имеет очень изменчивую морфологию. Он служит эдификатором для термофильного циано-бактериального сообщества. За ним следуют разные виды *Phormidium*, прежде всего *P. laminosum*. Виды формидиум образуют микроколонии на поверхности мата, которая представляется своего рода мозаикой из сплетений нитей разного диаметра. Видовое название «*laminosum*» отчетливо указывает на способность организма образовывать слои. Действительно, термофильное циано-бактериальное сообщество отличается очень четким слоистым строением. При высокой скорости роста термофильных фототрофов на образовании слоев сказывается суточный цикл: в источнике на Узоне с выносом коллоидной серы образовывались отчетливые слои серы ночью, а цианобактерий днем, образуя слоеный мат толщиной в сантиметр. В плотном термофильном мате образование слизи имеет меньшее значение, чем в галофильном. Быстрый ток горячей воды заставляет организмы опускаться вниз, образуя плотную ткань из ветвящихся трихомов *Mastigodadus* или переплетающихся трихомов *Phormidium*. При этом организмы образуют отчетливые мозаичные группировки. В горячей воде, даже обдаваемые кипящей водой из гейзеров, как в Долине Гейзеров, Камчатка, циано-бактериальные плотно связаны с субстратом. Определяющим здесь служит кренофильный образ жизни сообщества. Термофильный циано-бакриальный мат отличается очень высокой скоростью роста. Максимальная плотность хлорофилла достигается очень быстро. Структура мата позволяет удерживаться одноклеточным *Synechosoccus*, которые подробно изучены в Октопус-Спринг в Йеллоустоуне. В России аналогичной моделью послужили маты кальдеры Узон, Камчатка (Кальдерные микроорганизмы, 1989).

Аноксигенные фототрофы не характерны для термофильного мата, и в этом его отличие от мезофильных матов минерализованных водоемов. Они появляются при температуре около 50°C. К ним относятся *Chlorobium tepidum*.

Термофильный мат содержит полный набор термофильных деструкторов, развивающихся при 70-80°C. Они очень разнообразны и интересны как перспективные объекты биотехнологии. Наибольшую известность приобрел аэробный органотроф *Thermus* – продуцент широко применяемой термофильной ДНК-полимеразы. Анаэробные процессы осуществляются крайне разнообразными организмами, способными до температуры в 80°C использовать очень широкий круг веществ; выше этой температуры происходит резкое снижение разнообразия. Аллохтонная целлюлоза разлагается подробно изученным *Caldocellulosoruptor* (= *Anaerocellum*) и многочисленными и разнообразными термофильными кластридиями. Интересен *Dictyoglomus*, образующий крупные шары из объединенной поверхностной мембраны, внутри которых в виде распирающей шар спирали располагаются упругие нити организма. Известны и термофильные спирохеты: морская *Spirochaeta thermophila* и континентальная *S. caldaria*. Гомоацетатные бактерии представлены *Clostridium thermoauto-trophicum* – умеренным термофилом, способным использовать водород и широкий набор углеводов.

Вторичные анаэробы представлены и метаногенной, и сульфидогенной ветвями. К серной ветви относится термофильный сульфатредуктор *Thermodesulfobacterium commune*, описанный Г. Зейкусом, с более или менее обычным для сульфатредукторов набором доноров электрона, но представляющий самостоятельную филогенетическую линию высокого ранга. Восстановление молекулярной серы, столь характерной для термальных мест обитания, осуществляет ацетат-использующая *Desulfurella*, открытая Е.А. Бонч-Осмоловской и представляющая самостоятельный подкласс среди протеобактерий. Термофильный метаногенез осуществляется водород-использующей *Methanobacterium thermoautotrophicum*, открытой Г. Зейкусом и очень подробно

исследованной как модель водных метановых археобактерий. Ацетокластический путь представлен *Methanotherix thermoacetophila*, открытой Т.Г. Ягодиной и А.Н. Ножевниковой в термах Узона. В то же время следует заметить, что кокковидные термофильные метаногены пока не найдены, и метаносарцины для этих условий не характерны.

Для термального сообщества четко установлено существование термофильных железо-восстанавливающих бактерий, которые образуют магнетит. Организмы способны развиваться синтрофно и восстанавливать железо за счет ацетата совместно с другими факультативно анаэробными бактериями.

Что очень важно, – это отсутствие метанооксиляющих бактерий, и, следовательно, незамкнутость цикла Зенгена в термофильном сообществе. Термофильный мат отличается способностью перерабатывать восстановленные газы вулканических эксгаляций.

## Г л а в а VII СОДОВЫЕ И СОЛЕННЫЕ ОЗЕРА И ИХ НАСЕЛЕНИЕ

Как и другие водные объекты, озера населены водными организмами (гидробионтами). По условиям питания водных организмов (трофическим условиям) озера подразделяются на *олиготрофные* (глубокие озера Байкал, Иссык-Куль, Телецкое и др. с малым количеством питательных веществ и малой продукцией органического вещества); *евтрофные* (озера с большим поступлением питательных веществ, большим содержанием органического вещества, продуцирование которого ведет к пересыщению кислородом в поверхностном слое воды, а разложение – к недостатку кислорода в гипolimнионе); *дистрофные* (озера, содержащие в воде настолько избыточное количество органического вещества, что продукты его неполного окисления становятся вредными для жизнедеятельности организмов, как, например, в некоторых заболоченных районах); *мезотрофные* (озера со средними трофическими условиями).

Олиготрофные озера характеризуются слабым поступлением биогенов, поэтому фитопланктона в них мало и соответственно количественно бедны бактерио- и зоопланктон, зообентос и рыбы. Обычно они расположены на кристаллических породах, глубокие (свыше 30 м), гипolimнион по объему превосходит эпилимнион, богат кислородом. Поглощение последнего идет слабо, и даже к концу летней стагнации насыщенность воды кислородом достигает 60-70%. Прозрачность воды высокая, гуминовых веществ очень мало, литораль развита слабо, донные отложения бедны органикой.

К евтрофным (высококормным) относятся неглубокие (до 10-15 м) равнинные озера с обильным поступлением биогенов. Летом в них в массовом количестве развивается фитопланктон (в частности, сине-зеленые) и соответственно, обильны бактерио- и зоопланктон, зообентос и рыбы. Грунты илистые, прозрачность воды низкая, ее цвет – от зеленого до бурозеленого. Литораль хорошо выражена, сильно зарастает макрофитами. Водная масса гипolimниона по сравнению с эпилимнионом мала, бедна кислородом, а в начале летней и зимней стагнации вовсе лишается его. Водная толща прогревается до дна.

К мезотрофным относятся озера, занимающие промежуточное положение между олиго- и евтрофными озерами. Дистрофные (недостаточно кормные) озера представляют собой неглубокие водоемы с сильно гумифицированной водой, часто заболоченные с торфянистыми отложениями на дне. Последние исключают контакт воды с грунтом, поэтому она слабо минерализована и, в частности, бедна биогенами. Планктон и бентос дистрофных озер очень бедны.

Естественная эволюция небольших по размеру озер в условиях холодного и умеренного климата идет по следующей схеме: олиготрофные → мезотрофные → евтрофные → дистрофные озера → болота.

Существенное влияние на евтрофирование озер оказывает хозяйственная деятельность – сброс загрязненных вод, богатых соединениями фосфора и азота (коммунальные, сельскохозяйственные и промышленные стоки, возвратные воды орошения и т.д.).

Наиболее подвержены антропогенному евтрофированию малые озера, расположенные в густонаселенных районах.

Наиболее богаты жизнью прибрежные районы озера (за исключением берегов, подверженных сильному воздействию волнения). Видовой состав бентоса – высших водных растений (макрофитов), моллюсков и др. – изменяется с увеличением глубины вдоль подводного склона.

Для озер в условиях умеренного климата довольно типично, например, следующее «тяготение» некоторых видов водной растительности к глубинам: осока растет на берегу и на глубинах, не превышающих 10-20 см, тростник растет до глубины около 1 м, камыш – 2, кувшинки – 2,5, рдест – около 3 м (рис. 2). По мере накопления донных отложений и повышения дна озера в этом же направлении вдоль склона идет и зарастание озера. Количество планктона к центральной части озера обычно уменьшается.

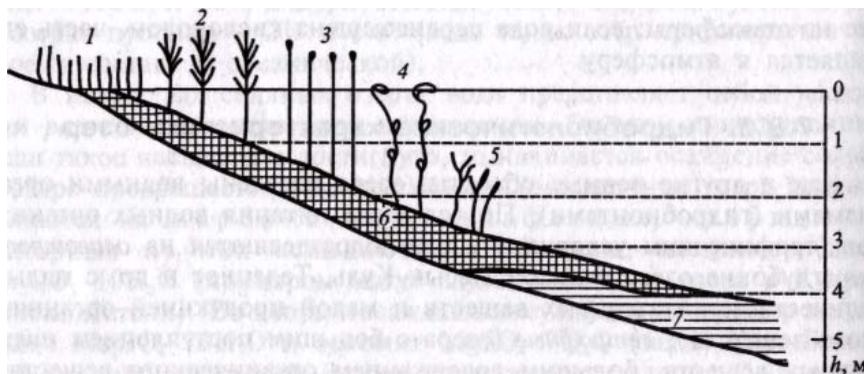


Рис. 2. Схема размещения растительности в прибрежной части озера и зарастания озера:

- 1 – осока; 2 – тростник; 3 – камыш; 4 – кувшинки; 5 – рдест; 6 – торф; 7 – сапропель

Для озер в условиях умеренного климата характерны такие внутригодовые изменения гидробиологических процессов. Повышение температуры воздуха и воды в весенний период приводит к началу вегетации макрофитов, а в водной толще – к

развитию фитопланктона (первому «цветению» воды). Во второй половине лета при максимальной температуре воды наступает новый период бурного развития фитопланктона и второе «цветение» воды. Вслед за развитием фитопланктона происходит и увеличение количества зоопланктона. В летнее время активно развивается и бентос. С понижением температуры воздуха и воды осенью начинают отмирать макрофиты, сокращается биомасса озера. Испытывают сезонный цикл жизнедеятельности и рыбы, у которых нерест происходит обычно весной и летом; зимой многие рыбы впадают в так называемое холодное оцепенение (Михайлов и др., 2005).

Организмы, обитающие в озерах, называются *лимнобионтами*. По видовому составу и обилию население озер сильно варьирует в зависимости от их географического положения, происхождения, особенностей строения котловины и гидрологического режима. В частности, с изменением солености воды связан тот факт, что в России с продвижением с севера на юг до зоны степей и черноземной полосы население озер количественно обогащается, более благоприятные условия для существования озерного населения создаются при содержании солей от 0.1 до 1 г/дм<sup>3</sup>. Жизнь северных водоемов угнетается из-за недостаточной, а в южной – из-за избыточной солености воды.

Планктон состоит почти исключительно из автохтонных элементов. Численность бактерий обычно достигает 1-3 млн. экз. в 1 мл воды. В значительно меньшем количестве – до нескольких десятков клеток в 1 мл – встречаются актиномицеты. Из грибов наиболее многочисленны дрожжевые, по видовому разнообразию преобладают фикомицеты (Paterson, 1974). Среди водорослей наиболее обычны диатомовые, зеленые и сине-зеленые, причем в холодных озерах преобладают диатомовые, а в хорошо прогреваемых – зеленые и сине-зеленые (реже диатомовые и перидиниевые).

Зимой наблюдается минимум фитопланктона, стратификация в его распределении не прослеживается. Весной начинается массовое размножение диатомовых, затем на смену им приходят зеленые. В начале лета в массе появляются сине-зеленые, отмирающие осенью, и в это время обычно наблюдается вторая

вспышка в размножении диатомовых. Последние зимуют в вегетативной стадии на дне и весной всплывают, обуславливая цветение водоема. На первом месте по времени появления и массовости стоят сохраняющиеся лучше других *Melosira*, *Fragilaria* и *Synedra*, на последнем – зимующие хуже других *Asterionella*. Зеленые и сине-зеленые водоросли зимуют в виде цист и спор, для превращения которых в вегетативные формы требуется некоторое время. Поэтому они появляются в планктоне позже, чем диатомовые.

Важный момент, определяющий периодичность массового появления водорослей, – присутствие в воде различных биогенов. Например, диатомовые весьма требовательны к железу, недостаток которого часто ограничивает их численность. Весной железа в воде озер относительно много, летом оно исчезает, а к осени снова появляется, в соответствии с чем изменяется численность диатомовых. Массовое появление зеленых водорослей наблюдается летом, когда железа становится мало, а солей азота в результате распада отмирающих организмов много. Еще позже появляются сине-зеленые, менее требовательные к солям азота, чем зеленые. Запоздалое их появление обусловлено с одной стороны зимовкой в стадии спор, а с другой – большой чувствительностью к токсичному для них марганцу, который концентрируется в грунте и во время весенней циркуляции в заметных количествах появляется в толще воды. Размножение сине-зеленых возможно только после установления прочной летней стагнации, когда вынос марганца в воду со дна водоемов прекращается.

Зоопланктон озер в основном состоит из бесцветных жгутиковых, инфузорий, коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков. В холодных озерах преобладают коловратки и веслоногие рачки, в то время как ветвистоусые немногочисленны либо вовсе отсутствуют, как это, например, наблюдается в оз. Иссык-Куль. Почти нет ветвистоусых и в оз. Байкал, за исключением *Bosmina* и *Chydorus*, встречающихся в некоторых заливах; зоопланктон этого огромного водоема в основном состоит из веслоногих рачков, среди которых первое место занимает *Epischura baicalensis*. Из отдельных форм зоопланктона в озерах России

наиболее характерны инфузории *Tintinnus*, *Tintinnopsis*, коловратки *Asplanchna*, *Polyarthra* и *Brachionus*, ветвистоусые рачки *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus* и *Diaphanosoma*, веслоногие *Diaptomus*, *Heterocope*, *Cyclops* и *Mesocyclops*. Численность инфузорий в различных озерах обычно достигает 20-30 тыс. экз./л, реже поднимается до 100 тыс. и более. Значительно выше – в 10-100 раз – численность бесцветных жгутиковых.

Наибольшего богатства зоопланктон достигает в середине лета, когда в массе появляются водоросли, а затем, начиная с середины лета, его биомасса и численность обычно снижаются. Коловратки, как правило, появляются в значительных количествах раньше, чем ракообразные, и раньше перестают играть ведущую роль в зоопланктоне. Наибольшая численность и биомасса планктонтов наблюдается в поверхностных слоях, причем в разные сезоны года характер вертикального распределения несколько меняется. В наибольшей степени вертикальная стратификация зоопланктона выражена в теплое время года, в наименьшей – зимой.

Нейстон и плейстон в озерах представлены богаче, чем в других континентальных водоемах. На поверхностной пленке бегают клопы-водомерки *Gerris*, *Hydrometra*, *Velia*, жуки-вертячки *Gyrinus*, подуры, мухи *Ephydra*. По нижней поверхности пленки натяжения бегают жуки *Hydrophilidae* и клопы *Notonecta*, скользят моллюски *Litnaea*, *Cyclas* и рачки *Scapholeberis*, подвешиваются личинки комаров *Culex* и *Anopheles*, а также личинки многих других насекомых и рыб. На поверхности воды плавают погруженные в нее нижней частью листовой пластинки и корнями ряска, многокоренник, валлиснерия.

Бентос озер наибольшего качественного и количественного богатства достигает в литорали озер, меньше его в сублиторали и особенно в профундали. Это объясняется тем, что донные зеленые растения произрастают в озерах только на мелководье, и потому глубинные зоны беднее пищей, нужной для существования гетеротрофных бентонтов.

Фитобентос в озерах средней России развивается обычно в литорали и исчезает на глубине 4-5 м. В озерах с прозрачной

водой, таких, как Севан, Байкал, Телецкое, донные растения встречаются на глубинах до 25-30 м, а в отдельных случаях даже глубже 45-50 м. Скалистая и каменистая литораль озер, равно как и открытые песчаные берега, обычно лишены зарослей макрофитов, которые появляются на более мягких грунтах, не подверженных действию сильного прибойя. У самого берега до 1-2 м глубины произрастают надводные растения – тростник, камыш, стрелолист, частуха, ежеголовник, рогоз и некоторые другие. Далее следует пояс растений с плавающими листьями, представленный кувшинками, кубышками, рдестами, гречихой земноводной и другими; растут они на глубинах до 2-2.5 м. Еще глубже продвигаются растения погруженные, среди которых наиболее характерны для наших озер многие рдесты, перистолистник и водяной лютик, находящиеся под водой целиком и лишь во время цветения выставляющие над ней свои соцветия. Наконец, на глубинах до 40-50 м встречаются водоросли и мхи, в частности *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Spirogyra*, *Chara*, *Fontinalis* и др.

Бактериобентос наиболее обилен на заиленных грунтах, в 1 г которых может присутствовать несколько миллиардов бактерий, меньше их на песчаных и каменистых грунтах. Из грибов в бентосе наиболее часты *Nematosporangium*, *Apodia*, *Fisarium*; особенно много их в загрязненных участках озер. Численность актиномицетов, в частности *Micromonospora*, *Streptomyces* и *Nocardia*, достигает на илах 0.1-0.2 млн/мл грунта, причем коррелирует со степенью трофности озер.

Зообентос озер, подобно фитобентосу, наиболее богат в литорали и наименее – в профундали. В озерах России на камнях прибойного побережья, покрытых водорослями, встречаются многие виды личинок насекомых, в частности хирономид *Cricotopus*, *Psectrocladius* и *Trichocladius*, ручейников *Apatelia*, *Apatania* и *Leptocerus*, поденок *Heptagenia* и веснянок *Perlodes*, а также моллюски *Radix ovata*, многие веслоногие рачки, водяные клещи, губки *Spongilla*, гидры *Pelmatohydra*, пиявки *Glossosiphonia* и *Piscicola*. Прибойная песчаная литораль заселена менее обильно и более однообразно, поскольку условия жизни здесь мало благоприятны из-за отсутствия растений и

подвижности грунта. Наиболее характерны для этого биотопа олигохеты *Propappus volki*, личинки комаров *Bezzia* и *Culicoides*, круглые черви. В местах с более слабым прибоем к перечисленным животным добавляются личинки комара *Stictochironotnus*, стрекозы *Onychogotnphus*, ручейников *Molanna* и *Anabolina*, а также моллюски *Anodonta*. Там, где прибой нет или почти нет, грунт стабилизируется, происходит его заиление, и зообентос становится гораздо обильнее. В большом количестве здесь встречаются олигохеты *Tubifex* и *Peloscoclex*, личинки комаров *Chironomus*, *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*, поденок *Ephemera*, моллюски *Pisidium*. В сублиторали и профундали озер все большее место в донных осадках занимают илы, и соответственно возрастающему однообразию грунтов качественно обедняется донная фауна. Наиболее обычны здесь личинки комаров *Chironomus*, олигохеты *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Llyodrillus*, *Peloscoclex* и *Lumbriculus*, моллюски *Pisidium*. Обильны в грунте инфузории и другие представители микрозообентоса (веслоногие и ракушковые рачки, нематоды и др.). Биомасса и численность бентоса в сублиторали и профундали сравнительно невелики.

Перифитон озер в значительных количествах встречается на макрофитах, особенно в местах со слабым движением воды. На стеблях и листьях высших растений образуется налет водорослей, поселяется большое количество животных, особенно личинок комаров *Cricotopus* и других хириноид.

Нектон представлен почти исключительно рыбами; в больших озерах, таких, как Байкал или Ладожское, встречается несколько видов тюленей. Ихтиофауна озер в основном представлена жилыми, озерно-речными и проходными рыбами. В зависимости от преобладания тех или иных рыб озера России, по классификации М. П. Сомова, делятся на палийные, сиговые, лещевые, судаковые, окунево-плотвичные и карасевые, причем эта градация в известной мере отражает переход от озер олиготрофных к эвтрофным. Северные и высокогорные озера нашей страны богаты лососевыми рыбами, в южных районах наиболее обычны карповые. По видовому разнообразию наиболее богато рыбное население олиготрофных озер, хотя в

количественном отношении оно беднее, чем в озерах эвтрофных. В прибрежье озер ихтиофауна богаче и численность рыб выше, чем в открытой части водоемов, где хуже условия питания, а также меньше мест, пригодных для укрытия от хищников.

### 7.1. Население вод разной солености

Население морских, пересоленных, солоноватых и пресных вод имеет свои резко выраженные особенности. Генетически исходным являются морские и пресноводные формы, за счет которых позже возникло население пересоленных и солоноватых вод. Среди последнего нет эндемичных семейств и отрядов, в то время как среди населения полносоленых и пресных вод имеются даже эндемичные классы и типы. Население пересоленных вод состоит из эвригаллиных морских видов, обитающих при солености до 75-80‰, и форм пресноводного происхождения, обычно встречающихся при > 80‰ (рачки *Artemia salina*, личинки комара *Chironotus salinarius* и др.). В солоноватых водах главным образом встречаются морские эвригаллиные и пресноводные виды, а также небольшое число специфических солоноватоводных форм. Общих форм для морей и пресных вод практически нет, если не считать тех, которые попеременно ведут морской или пресноводный образ жизни (проходные формы). Как подчеркивает В.В. Хлебович (1974), за миллионы лет некоторые классы и типы не сумели сформировать ни одного вида, который стал бы широко эвригаллиным, проник из моря в пресную воду. Это говорит о колоссальном значении соленостного барьера, оказавшегося практически непреодолимым при расселении гидробионтов несмотря на их огромные адаптивные потенции.

Для морских и пресноводных форм крайняя граница распространения лежит в пределах 7-8‰. Соленость 7-8‰ оказывается предельной для морских пресноводных форм, и вследствие этого население вод с соленостью 7-8‰ оказывается обедненным.

Например, в Северном море (35‰) насчитывается кишечнополостных червей, моллюсков, членистоногих, иглокожих и позвоночных 1500 видов, в Бельте (20‰) – 436, в

Финском и Ботническом заливах (соленость до 6‰) остается всего 52 вида. Флора макро-фитов по сравнению с фауной по мере опреснения вод обедняется не так сильно. Так, число видов животных в Белом море снижено на 50%, а макрофитов – на 24%; в Черном – соответственно на 75 и 50%, в Балтийском – на 95 и 80% (Зенкевич, 1956). Большая устойчивость макрофитов к понижению солености связана с наличием у них прочных клеточных оболочек, оказывающих механическое сопротивление осмотическому поступлению воды в организм.

Интересно отметить, что некоторые пресноводные формы обнаруживают наиболее сильное количественное развитие при солености 3-5‰. Такая картина, в частности, наблюдается у обитающих в Балтийском море пресноводных *Tintinnidium fluviatile*, *Asplanchna priodonta*, *Triarthra longisetata*, *Tibranchiata* и у ряда других форм (Зенкевич, 1963). В тех случаях когда морские формы переходят к существованию в опресненной воде, наблюдается их мельчание. Например, морские ежи близ устья Роны имеют 1/3 нормальной величины, корюшка *Osmertis eperlanus* достигает в Северном море (S = 35‰) 30 см, в Финском заливе (S = 2-6‰) – 15, а живущая в пресных озерах – 6 см. В Кильской бухте (15°/м) мидии достигают длины ПО мм, в Финском заливе – 27, сердцевидки – соответственно 44 и 22 мм. В качестве примера мельчания пресноводных форм при осолонении воды можно привести балтийских моллюсков *Theodoxus fluviatilis* и *Bithynia tentaculata*. Солоноватоводные формы мельчают с продвижением в пресную воду, но с переходом в соленую их размеры не меняются (например, моллюск *Hydrobia ulvae*, рыбы *Crastoteochens atuleatus*, *Pleuronectes flesus*).

В крайних условиях солености часто снижается не только конечный размер гидробионтов, но также и темп их роста. С ухудшением условий существования при переходе в пресную воду связано, очевидно, и снижение плодовитости гидробионтов. Например, солоноватоводный гидроид *Cordylophora lacustris* в пресной воде несет в гонофорах по 3-6 яиц, а в соленой – по 6-12. Креветка *Palaemonetes varians*, живущая в окрестностях Неаполя, в пресной воде дает 20-25 яиц, а в море близ берегов

Франции и Англии – 100-450 яиц. Наряду с уменьшением плодовитости с переходом морских форм в пресную воду часто наблюдается увеличение размеров яиц. Например, у креветок *Palaemonetes varians* в морской воде диаметр яиц равен 0.7-0.8 мм, а в пресной – 1.3-1.4 мм.

## 7.2. Алкалофильные прокариоты и эукариоты

Микробные процессы в природной обстановке обусловлены их непосредственной связью с первичными процессами в геосфере. Содовые озера, образующиеся в результате испарения продуктов углекислотного выщелачивания во внутриконтинентальных бессточных областях, в принципе могут быть противопоставлены морским талассофильным местообитаниям. При высокой минерализации такие водоемы оказываются неподходящими местами для высших организмов, включая эукариот. Вместе с тем известно, что они служат местами необычайно пышного развития микробной жизни. Эта пышность поражала всех естествоиспытателей, начиная с Б.Л. Исаченко, который был пионером исследования микробиологии содовых озер Кулундинской степи, а также исследователей африканских озер.

Содовые озера представляют собой лишь маленькие модели, что-то вроде природного мезокосма. В зависимости от условий они очень разнообразны по гидрохимии. Их малые размеры обуславливают большую нестабильность в зависимости от колебаний климата. В геологическом масштабе времени это явно эфемерные образования. Будучи экстремальными местами обитания, они, очевидно своеобразны и населены сообществом экстремальных алкалофилов. Такое сообщество должно быть приспособлено к жизни в высокоминерализованной среде с избытком  $\text{Na}^+$  и очень низким содержанием  $\text{H}^+$ , что должно влиять на энергетику.

При  $\text{pH} > 9$  в осадок уходит большинство металлов, оставляя доминирующим катионом  $\text{Na}$  и до некоторой степени  $\text{Mg}$ , растворимость которого контролируется образованием магнезита и доломитов. Отсутствие  $\text{Ca}$  и  $\text{Fe}$  в растворе приводит к тому,

что удаляются основные катионы, связывающие фосфат в нерастворимые минералы, и в щелочной среде он перестает быть лимитирующим элементом, если достигает водоема. В роли лимитирующего элемента мог бы выступать азот, но для цианобактерии и анаэробов его отсутствие не служит препятствием, поскольку эти организмы обладают способностью к азотфиксации. В мелких водоемах с постоянным поступлением эолового материала в виде пыли вряд ли могут быть лимитирующими другие элементы, хотя в сообществе для обеспечения их доступности должны быть развиты способы комплексообразования и транспорта. Моделью для изучения химии и биологии содовых водоемов служат Великие Африканские озера и экстремально минерализованные водоемы Восточно-Африканского рифта, прежде всего экваториальное озеро Магади, находящееся в условиях недавней вулканической деятельности, цепь водоемов Вади-эль-Натрун к западу от Александрии и озера Центральной Азии (Заварзин, 1993; Заварзин и др., 1999). Переходную форму составляют так называемые степные озера с обильным развитием высшей растительности по берегам.

Для выявления трофической структуры сообщества прежде всего необходимо выявить источник органического вещества. В содовых водоемах, особенно Африки, первичными продуцентами служат цианобактерии. Причина заключается в высоком содержании фосфатов, достигающем десятков миллиграмм в литре. В результате развития цианобактерии водоемы евтрофицируются, подобно тому как это происходило в равнинных водохранилищах за счет смыва удобрений с полей. Алкалофильные цианобактерии очень разнообразны и включают различных синехококков, афанокапсу, рабдодерму, формидии. Поскольку их систематика основана на морфологии, флористические описания были составлены гидробиологами на основании микроскопии природного материала. Выделение культур цианобактерии на искусственных средах позволило определить их поля развития в координатах минерализация-рН и соленость-щелочность. Области развития цианобактерии указывают, что цианобактерии вообще приспособлены к

щелочным условиям наземных углекислых вод, где их разнообразие очень велико. Не служит ограничивающим фактором рН и потому, что при развитии фотосинтеза в плотных массах водорослей показатель поднимается до рН 11. Можно без преувеличения утверждать, что для цианобактерии содовые водоемы служат наиболее характерным местообитанием, из которого их не вытеснили эукариоты, в противоположность морю, где разнообразие цианобактерии не так велико. Доминирующей планктонной формой цианобактерии в африканских озерах служат виды спирулины, являющейся основным продуцентом и эдификатором в этих водоемах. Развитие планктонных цианобактерий характерно для африканских содовых озер, и малая прозрачность воды вытесняет бентосные формы на отмели.

Циано-бактериальные маты в содовых водоемах были описаны для внутренних областей Пиренейского п-ва. В общем они аналогичны галофильным матам по строению. При этом ведущее значение имеет минерализация. Структура алкалофильного циано-бактериального мата была подробно изучена для бессточного содового озера Хилганта в Бурятии. Здесь также доминировал *Microroleus*. Архитектура алкалофильного мата оказалась очень сходной с архитектурой галофильного. Таким образом, общие закономерности, обусловленные проникновением света и последовательностью химических реакций, оказываются определяющими строение – или парагистологию, по терминологии В. Крумбайна, – бентосного циано-бактериального сообщества. Эти закономерности универсальны.

В высокоминерализованных водоемах характерны такие вторичные вселенцы, как зеленая одноклеточная водоросль *Dunaliella*, для содовых водоемов – *D. viridis*, выделенная нами из оз. Магади в рассоле с 260 г/дм<sup>3</sup> соды. Но для происхождения наземной биоты более важны почвенные водоросли. В пробах из разных содовых озер постоянно обнаруживался в виде небольшой примеси очень мелкий зеленый кокк с хлорофиллами *a* и *b*, далеко уступающий по размерам присутствующим здесь цианобактериям. Он был выделен в культуру и оказался

представителем рода почвенных водорослей *Chlorella* – *C. minutissima* – вид, который ранее в таких условиях не регистрировался. Это можно считать указанием на связь микрофлоры содовых озер с микрофлорой окружающей почвы. При понижении минерализации разнообразие эукариот возрастает, и происходит переход к «нормальному» сообществу с участием протистов, беспозвоночных и развитием водорослей.

Даже в экстремальных условиях оз. Магади при насыщении воды треной ( $\text{NaHCO}_3 \cdot \text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) над 30-метровым слоем содовых отложений при минерализации  $260 \text{ г/дм}^3$  разнообразие микробной жизни очень велико. Под микроскопом видны самые разнообразные формы бактериопланктона, и можно утверждать, что морфологическое разнообразие в алкалофильном сообществе покрывает все известное разнообразие прокариот: здесь есть и многочисленные спирохеты, и простекобактерии с выростами, множество изогнутых микроциклов, спирилл, палочек, кокков, угловатые плоские клетки. Менее разнообразны сообщества озер Центральной Азии.

Типовым процессом сульфидогенеза в алкалофильном сообществе оказалась водородная сульфатредукция. Хотя сульфатредукция как ведущий процесс в содовых водоемах была описана еще в 1930-х годах Б.Л. Исаченко, возбудитель процесса в культуру выделить не удавалось до 1995 г., когда это было сделано у нас в лаборатории. Возбудителем процесса оказались вибрионы, использующие в качестве единственного субстрата  $\text{H}_2$  или формиат. Они восстанавливают сульфат в сульфид. Сначала был выделен *Desulfonatronovibrio hydrogenovorans*, оказавшийся свойственным как центрально-африканскому озеру Магади, так и центрально-азиатским озерам с меньшей минерализацией и совсем другим климатом. Тем не менее штаммы имели практически полную гомологию ДНК. Образование ацетата в среде осуществляет широкий спектр ацетогенных бактерий, использующих разнообразные субстраты. Ацетогены имеют специальный метаболический путь, характеризующийся ферментом СО-дегидрогеназой. Из экстремально алкалофильных гомоацетогенов биохимически изучена *Natroniella acetogena*, выделенная из содовых рассолов оз. Магади. Она стала объектом

биохимических исследований относительно новой группы гомоацетогенов, экологическая роль которых в трофической структуре микробных сообществ была неясна, но вырисовывается как все более и более значительная. *Natroniella* принадлежит новой филогенетической ветви галоанаэробов, недавно выделенных в новый порядок *Halanaerobiales*. Галоанаэробы приурочены к морским гиперсоленым условиям. *Natroniella* развивается при высокой концентрации NaCl и предельно высокой щелочности. Устойчивость клетки к этим условиям зависит от необходимости поддерживать энергизацию мембран, при остановке обмена она быстро лизируется.

Следующую группу ацетогенов составляют организмы, сбрасывающие аминокислоты, в том числе аргинин, входящий в такой характерный запасной продукт цианобактерий, как цианофицин. К ним относятся описанные нами в 1998 г. *Tindallia* и *Natronincola*-Основными продуктами их обмена являются ацетат и аммиак. Они используют крайне ограниченное число соединений как субстрат брожения, но в их числе есть и орнитин, являющийся продуктом темнового обмена цианобактерий при разложении цианофицина. Наконец, среди первичных анаэробов особое место занимают спирохеты. Их регулярное появление в содовых озерах легко регистрируется микроскопически, но выделение в чистую культуру традиционно считается трудным. Из содовых озер были выделены три вида спирохет: *Spirochaeta alkalic*, *S.africana*, *S.asiatica*. Эти организмы сбрасывают моно- и дисахариды и относятся к группе диссипотрофов – организмов, использующих рассеиваемые низкомолекулярные вещества, например из мест гидролиза полисахаридов. Продуктами обмена брожения оказываются ацетат, водород и некоторые другие соединения, как этанол. В совместной культуре с сульфатредукторами на сахарах образуется сероводород, но ни водород ни ацетат не появляются. Интересно, что спирохеты оказались очень устойчивыми по отношению к сероводороду, в то время как целлюлозоразрушающие бактерии – чувствительными.

В высокоминерализованных местообитаниях доминирует C-1 путь метаногенеза. Из C-1 соединений *Methanosalsum zhilinae*

использует для образования метана метанол или метиламины аналогично тому, как это имеет место для галофильных сообществ лагун Сиваша.

Образование восстановленных соединений донными анаэробами, в то время как первичные продуценты цианобактерии образуют кислород, пузырьками поднимающийся к поверхности, позволяет сформироваться в сообществе окислительному аэробному фильтру. Его исследовал на тех же образцах Д.Ю. Сорокин. Он обнаружил экстремально алкалофильные тионовые бактерии, которые окисляют сероводород в сульфат. Далее были найдены алкалофильные водородные бактерии. Алкалофильные нитрификаторы, вообще говоря, были известны, но озадачивающей находкой явилось открытие алкалофильного организма, способного окислять и метан в углекислоту, и аммиак в нитрит. Нитрификаторы и метанотрофы очень похожи по цитологии – их клетки набиты слоями мембран, но аммиак служит сильным ингибитором окисления метана у всех других метанотрофов. Это первый случай такого совмещения функций. Другую группу алкалофильных метано- и метилотрофов выделили из центрально-азиатских озер Ю.А. Троценко и его сотрудники.

Из щелочных озер Африки британские исследователи выделили разнообразных аэробных органотрофов. Все эти организмы относятся к протеобактериям. Под слоем троны на поверхности рассола развиваются вишнево-красные архебактерии *Natronobacter* и *Natronococcus*, открытые В.Д. Грантом и Б. Тиндаллом – пионерами исследования оз. Магади. Эти организмы используют эвапоритовую тягу для концентрации органических веществ, подобно галобактериям. Наличие бактериородопсина позволяет им иметь дополнительный источник энергии – свет.

Особое значение в содовых водоемах приобретает серный цикл и участвующие в нем аноксигенные пурпурные бактерии. Нередко вода содовых озер приобретает красную окраску. Пурпурные бактерии представляют анаэробный окислительный фильтр, работающий на свету в отсутствие  $O_2$ . Типичным обитателем содовых водоемов служат пурпурные бактерии рода

*Ectothiorhodospira*, способные окислять сероводород, откладывая капли серы вне клеток, до сульфата. Они могут также использовать водород и ацетат. Это массовые обитатели содовых водоемов. Однако в последние годы В.М. Горленко открыл еще целый ряд представителей аноксигенных алкалофильных бактерий. В их числе оказались очень изящные тонкие пружинки *Heliorestis* – представителя гелиобактерий, образующих совершенно иную филогенетическую ветвь. Массовое развитие пурпурных бактерий делает их наиболее значительными во вторичной продукции. В аэробных условиях в цилиндрах Виноградского развитие пурпурных было жестко связано с развитием сульфатредуцирующих бактерий и было очень мощным. Приходится признать, что пары пурпурные фототрофы и сульфатредукторы представляют звенья одного цикла. Интересно, что и разложение целлюлозы резко ускорялось на свету при участии пурпурных бактерий, при этом не появлялись промежуточные продукты.

Итак, можно резюмировать, что трофическая сеть в алкалофильном сообществе полна, и большую роль в нем в высокоминерализованных озерах играет серный цикл. Вопрос о функциональной полноте алкалофильного сообщества получает положительный ответ. Второй вопрос касается филогенетического положения. Если суммировать полученные результаты и показать на филогенетическом дереве положение выделенных и описанных видов, то оказывается, что фактически все главные ветви имеют своих представителей среди алкалофилов. В особенности это характерно для протеобактерий, цианобактерии, галоанаэробов, грамположительных «кlostридий» и «бацилл», спирохет, архей *Euryarchaeota*. Ограничений здесь нет даже для высокоминерализованных водоемов. Вместе с тем алкалофилы оказываются филогенетически отличными от аналогичных нейтрофилов на уровне рода-вида, но не представляют самостоятельной филогенетической ветви, которая исключила бы возможность рассматривать это сообщество при выявлении источника разнообразия наземной биоты.

### 7.3. Галофильные прокариоты и эукариоты

Жизнедеятельность клетки в соленой среде может обуславливаться двумя различными механизмами: 1) устойчивостью всех ферментов и компонентов клетки к высокому содержанию солей, «высаливающих» белки; 2) удалению солей из клетки и замене их на органические осморегуляторные вещества. Известно, что оба механизма действуют. Первый механизм действует у экстремально галофильных аэробных архей *Halobacteriaceae* и анаэробных бактерий *Halanaerobiales*. При этом доминирующий во внешней среде ион натрия внутри клетки уравнивается ионом калия. Второй механизм включает большое количество органических веществ, которые должны удовлетворять нескольким требованиям: быть низкомолекулярными, не вымываться из клетки через мембрану, противостоять обычному метаболизму клетки, их концентрация должна поддаваться регулируемому механизму в соответствии с меняющейся соленостью среды, они должны быть совместимы с обменом клетки.

К осморегуляторным веществам относятся следующие классы соединений: 1) сахара и сахароспирты, прежде всего сахароза и трегалоза, и полиолы глицерин и арабит, а также гетерозиды (гликозилглицерол); 2) глицинбетаин; 3) тетрагидропиримидины (эктоин); 4) альфа-аминокислоты (пролин, глутамин); 5) *N*-ацетилированные диаминокислоты (*N*-дельта-ацетилорнитин) и карбоксамиды глутамина; 6) метилированные серные соединения, как диметилсульфониопропионат. Концентрация осмолитов в клетке превышает  $0,5 \text{ M}^5$ . Цианобактерии в качестве осмопротекторов чаще всего имеют трегалозу или гетерозиды. Концентрация Сахаров редко превосходит 500 мМ, но у *Microcoleus* при предельной концентрации солей может достигать 30% от веса клетки.

Аэробные галофильные бактерии относятся преимущественно к альфа- и гаммапротеобактериям. У них основными осмопротекторными веществами служат глицинбетаин и эктоин (*Deleya*, *Halomonas*, *Vibrio alginolyticus*, а также *Ectothiorhodospira*, *Rhodospirillum*). Глицинбетаин служит

"обобществленным" осморе-гулятором сообщества, и большинство организмов охотно транспортируют его извне внутрь клетки, приобретая таким способом устойчивость к осмотическому стрессу. Эктоин был открыт сравнительно недавно, но оказался доминирующим у эубактерий.

Разложение осморегуляторных веществ в галофильном сообществе осуществляет характерная группа галоанаэробов. Среди них *Halanaerobium*, *Halobacteroides* специализированы на сбраживании дисахаридов и гликозилглицерола, а *Acetohalobium* сбраживает глицинбетаин. Образующийся при этом триметиламин используется характерной группой метилотрофных галофильных метаногенов *Methanohalobium*. В результате в сообществах высокоминерализованных водоемов создаются условия для специфического метаболического пути, обусловленного разложением органических осмопротекторных веществ, которые по мере увеличения минерализации отвлекают на себя все большую часть продукции.

### ***Алкалофильный мат***

Циано-бактериальные маты в содовых водоемах были описаны для внутренних областей Пиренейского п-ва. В общем они аналогичны галофильным матам по строению. При этом ведущее значение имеет минерализация. Структура алкалофильного циано-бактериального мата была подробно изучена для бессточного содового озера Хилганта в Бурятии. Здесь также доминировал *Microroleus*. Архитектура алкалофильного мата оказалась очень сходной с архитектурой галофильного. Таким образом, общие закономерности, обусловленные проникновением света и последовательностью химических реакций, оказываются определяющими строение – или парагистологию, по терминологии В. Крумбайна, – бентосного циано-бактериального сообщества. Эти закономерности универсальны

### ***Галофильный мат***

Галофильные маты образуются в условиях, когда испарение преобладает над поступлением влаги, дождевой или же при промывке течениями. Такие условия преобладают в семиаридной зоне и тропиках. В результате движения осадка вдоль побережья образуются сначала песчаные косы, составляя цепь островов, например Фризские острова на побережье Северного моря, затем они замыкаются, образуя замкнутые или полузамкнутые лагуны, как Сиваш на берегу Азовского моря. Моделью образования солеродного или эвапоритового бассейна считается Кара-Богаз-Гол на Каспии. В лагунах происходит испарение морской воды, приводящее к засолению. При концентрации морской воды последовательно выпадают соли, сначала карбонаты, затем гипс, затем при примерно 25% солености выедает галит – поваренная соль. Этот процесс используется в солеварнях, которые служат крупномасштабными моделями естественных процессов образования эвапоритов – осадочных минералов и пород хемогенного происхождения.

Физические условия существования галофильного сообщества, помимо обусловленных высокой соленостью, характеризуются малой гидродинамической подвижностью среды в мелководных лагунах и эвапоритовой тягой за счет испарения, направленной снизу вверх. Повышение солености предотвращает развитие животных и водорослей, за исключением рачка *Artemia (Decapoda)*, живущего в условиях солености примерно до 10%, и галофильной зеленой водоросли *Dunaliella salina*, образующей глицерин в качестве осмопротектора и при высокой солености придающей красный цвет осадку за счет каротиноидов. Таким образом, в соленых лагунах развивается прокариотное сообщество практически без вмешательства эукариотных организмов. Здесь нет даже протистов. Это галофильное сообщество составляет целостную систему, которая может служить аналогом тех систем, которые существовали на Земле до появления эукариот. Большинство результатов по циано-бактериальным матам получено именно на основе галофильных матов.

Биологические особенности организмов, входящих в галофильное циано-бактериальное сообщество, обуславливаются

их способностью переносить высокую концентрацию солей вне клетки. Способность противостоять осмотическому стрессу предполагает повышение осмотического давления внутри клетки.

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Наука. 1989. – 152 с.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных систем. – СПб. : Наука. 2000. – 147 с.
3. Андруз Д., Бримблекумб, Джикелз Т., Лисс П. Введение в химию окружающей среды. – М.: Мир. 1999. – 271 с.
4. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2003.- 348 с.
5. Константинов А.С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
6. Михайлов В.Н., Добровольский А.Д., Добролюбов С.А. Гидрология. – М.: Высшая школа, 2005. – 464 с.
7. Никаноров А.М. Гидрохимия. – Л. : Гидрометеиздат, 1989. – 347 с.
8. Самарина В.С. Гидрогеохимия. – Л. : Гидрометеиздат, 1977. – 359 с.
9. Скурлатов Ю.И., Дука Г.Г., Мизити А. Введение в экологическую химию. – М. : Высш. шк., 1994. – 400 с.

### Дополнительная

1. Атлас Забайкалья. Бурятская АССР и Читинская область / под ред. В.Б. Сочавы – М. – Иркутск: ГУКГ, 1967. – 176 с.
2. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. – Минск : Высш. шк. 1960. -329 с.
3. Горленко В.М., Дубинина Г.А. Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. – М.:Наука, 1977. -288 с.
4. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию: учеб. пособие. – М.: Книжный дом «Университет», 2001. – 256с.

5. Крайнов С.Р. Швец В.М. Основы геохимии подземных вод – М.: Недра. 1980.285 с.
6. Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 440 с.
7. Ломоносов И.С. Геохимия и формирование современных гидротерм Байкальской рифтовой зоны. – Новосибирск : Наука, 1974.
8. Минеральные воды южной части Восточной Сибири. Т.2. – М.:Изд-во АН СССР, 1962. – 200 с.
9. Намсараев З.Б., Горленко В.М., Намсараев Б.Б., Бархутова Д.Д. Микробные сообщества щелочных гидротерм. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006.
10. Небел Б. Наука об окружающей среде. Т.1-2. – М.: Мир, 1993.– 420 с.
11. Перельман А.И. Геохимия элементов в зоне гипергенеза / А.И. Перельман. – М.: Недра, 1972. – С.288.
12. Пиннекер Е.В., Писарский Б.И., Ломоносов И.С. и др. Гидрогеология Прибайкалья. – М.: Наука, 1968. – 172 с.
13. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины – М.: Просвещение, 1988. – 319 с.
14. Современная микробиология: Прокариоты / под ред. Й.Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. – М.: Мир, 2005. – Т. 2. – 449 с.
15. Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / Локоть Л.И., Стрижова Т.А., Горлачева Е.П. и др. – Новосибирск : Наука, 1991. – 216 с.
16. Тахтеев В.В. Море загадок. Рассказы об озере Байкал. – Иркутск.: Изд-во Ирк.т. ун-та, 2001. – 160 с.
17. Экология микроорганизмов / под ред. А.И. Нетрусова. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 272 с.

*Приложение 1*

**Составление плана полевых работ** План работы включает цель и задачи исследования, выбор объектов, необходимые показатели физико-химических, гидрологических, биологических и микробиологических исследования, перечень и методы работ, сроки выполнения, маршрут экспедиции, список ответственных сотрудников за определенные этапы подготовки к экспедиции и работ на местности.

Таблица 1

*Гидрологическая, геологическая и биологическая характеристика водных систем*

Водоем	Показатели
Озеро, болото	Координаты места отбора проб, глубина (максимальная, на месте отбора), площадь, тип осадков, видовой состав водной и прибрежной растительности, водных и околководных животных
Источники	Координаты места отбора проб, глубина и площадь разлива, длина и ширина ручья, дебит, тип грунтов, видовой состав водной и прибрежной растительности, водных и околководных животных
Река	Координаты места отбора проб, глубина (максимальная, на месте отбора), ширина, скорость течения, тип осадков, видовой состав водной и прибрежной растительности, водных и околководных животных

Таблица 2

*Физико-химическая характеристика водных систем*

Водоем	Показатели
Озеро, источник, болото, река	Температура, рН, минерализация, окислительно-восстановительный потенциал (Eh), прозрачность, общая жесткость, освещенность, радиоактивность воды и пород. Содержание кислорода, карбонатов, сульфатов, сероводорода, сульфидов, хлоридов, органического углерода (Сорг), белка, углеводов, липидов, ацетата, аммония, нитратов, фосфатов и др. Изотопный состав органического и неорганического углерода, кислорода и серы воды, осадков и микробных матов.

Таблица 3

*Микробиологическая характеристика водных систем*

Водоем	Показатели
Озеро, источник, болото, река	Общая численность бактерий, численность сапрофитов, протеолитиков, денитрификаторов, целлюлозолитиков, липолитиков, бродильщиков, сульфатредукторов, метаногенов, метанотрофов, тио- и серобактерий, азотфиксаторов и других физиологических групп микроорганизмов. Видовой состав и численность водорослей и микромицетов, эпифитных бактерий. Скорость микробных процессов: окислительного и анакислительного фотосинтеза, темновой фиксации углекислоты, хемосинтеза, разложения белка и целлюлозы, потребления глюкозы, сульфатредукции, ацетогенеза, метаногенеза, окисления метана, денитрификации, нитрификации, азотфиксации. Скорость продукции и деструкции органического вещества. Доминирующие виды микробных матов, активность специфических ферментов, анализ ДНК и РНК, белков и липидов бактерий.

Для изучения структуры и выяснения механизмов функционирования микробного сообщества необходимо определение физико-химических, гидрологических, геологических, биологических и микробиологических показателей водоемов. Перечень основных показателей приведен в табл. 1, 2 и 3.

## *Приложение 2*

### **Описание места отбора проб**

При помощи прибора определения местоположения (GPS) определяют географические координаты места отбора проб, высоту над уровнем моря. При определении глубины, длины и ширины водоема используют в зависимости от природных показателей градуированную линейку, шест, веревку, трос или эхолот. Дебит источника определяют по скорости заполнения калиброванной посуды.

В маркировке проб должны быть отражены: название водоема, дата отбора, место и горизонт отбора. Для маркировки проб желателен единый подход: первые две-три буквы обозначают название водоема – затем указывается год (две последние цифры) – номер станции – горизонт. Например:

Га-03-1-0, Гарга – 2003 – станция 1 -горизонт 0.

Заполняют полевой дневник с описанием водоема и маркировку проб.

## *Приложение 3*

### **Описание воды, осадков, микробных матов, минеральных отложений, льда и почвы**

Цвет воды определяется визуально. При описании донных осадков отмечают тип, цвет, консистенцию, толщину слоя, наличие включений и длину зерна, отмечая особенности осадков (табл. 6). При описании микробных матов отмечают цвет, консистенцию, наличие включений, толщину и площадь. При описании почвенных образцов отмечают тип, цвет,

консистенцию, толщину слоя, наличие включений и длину керна.

#### Приложение 4

### Описание водоема

Распространение и активность микроорганизмов зависит от геологических и физико-химических параметров окружающей среды. Поэтому при описании водоема необходимо дать геоморфологические особенности местности, водосборной территории, водотоков, коренных пород, почвы, донных отложений.

Качественные фотоснимки местности, водоема, места отбора проб, микробных матов, осадков, солей, почв, растений, животных и процесса отбора проб необходимы для описания, анализа и оформления публикаций.

Для полноты описания водоема желателен сбор у местных жителей информационного материала. К ним относятся легенды, песни, рассказы, статьи, примеры использования источников и озер для лечения и отдыха, получения органических и минеральных веществ.

Таблица 4

### Описание проб

Проба	Цвет	Включения	Тип
Вода	Голубой, белый, зеленый, коричневый и др.	Макрофиты, животные, газы	Минеральная, речная, озерная, болотная
Почва	Серый, зеленый, коричневый, черный	Минералы, газы, остатки растений, животные	Глинистые, суглинистые, супесчаные, песчаные, каменистые
Минеральные отложения	Белый, желтый, черный, бурый и др.	Минералы, соли	Охра, травертины, соли (пласт, новосадка, друзы)
Донные осадки	Серый, зеленый, белый, черный, коричневый	Минералы, газы, остатки растений,	Пелит или глина (зерна меньше 0.01 мм) алеврит или ил (зерна

		макрофиты, животные	0.01-0.1 мм) песок (зерна 0.1 – 1 мм) гравий (зерна 1 – 10 мм) галька (зерна 10 – 100 мм) валуны (зерна свыше 100 мм)
Микробный мат	Зеленый, белый, черный, коричневый, пурпурный и др.	Минералы, газы, остатки растений, животные	Циано-бактериальный, серный, диатомовый, пурпурный, зеленый
Лед	Белый, темно-серый	Минералы, газы, остатки растений, животные	Озерный, речной, болотный

## *Приложение 5*

### **Определение физико-химических показателей**

При проведении гидрохимических работ рекомендуется придерживаться определенной последовательности. При взятии проб с поверхности:

- 1) определяют прозрачность и цвет воды;
- 2) определяют температуру воды;
- 3) отбирают пробу воды объемом примерно 5 л, используя батометр или калиброванную посуду, предварительно ополоснув несколько раз водой с глубину 0,2-0,5 м;
- 4) определяют рН, содержание  $\text{CO}_2$ , гидрокарбонатных и карбонатных ионов ( $\text{HCO}_3^-$  и  $\text{CO}_3^{2-}$ ), фиксируют кислород;
- 5) наполняют водой емкости в соответствии с программой наблюдений. Пробы для определения нефтепродуктов, пестицидов и других ингредиентов отбирают в отдельные склянки;
- 6) отобранные пробы консервируют для определения главных ионов и биогенных элементов, делают отметку, чем законсервирована проба;

7) определяют вкус и запах воды;

8) все результаты определений записывают в полевой дневник.

Необходимо помнить, что структура и функционирование микробного сообщества водоемов во многом зависит от физико-химических условий среды. Определение физико-химических показателей среды является важнейшей частью микробиологических исследований.

### **Определение прозрачности и освещенности водоема**

Прозрачность водоема определяется при помощи диска Секки или белого круга из фарфора, пластмассы (Ш 15-20 см). На веревке опускают диск в воду и отмечают момент исчезновения диска. По длине веревки определяют глубину проникновения солнечного света. Значение освещенности определяют при помощи люксметра.

### **Определение температуры**

Температуру определяют при помощи ртутного или спиртового стеклянного термометра или электронного сенсорного термометра. Калибровку прибора проводят по температуре воды со льдом (0°C) и кипящей воды (100°C, 1 атм). Определение температуры в поверхностных слоях водоема проводят непосредственно на месте, в пробах из толщи воды – сразу после отбора.

### **Определение рН**

При определении используют полевой прецизионный рН – метр или индикаторную бумагу. В некоторых случаях определение рН проводят при помощи колориметрического метода с использованием готовых кислотно-основных индикаторов, меняющих цвет при определенных значениях рН (приложение 6). Для калибровки рН – метра и индикаторов используют готовые буферные растворы со значениями рН 4, 7, 9. После определения обязательно промывают электроды дистиллированной водой.

### **Определение минерализации**

Используют полевой прецизионный кондуктометр. Калибровку проводят с использованием раствора NaCl различной концентрации. При высокой минерализации воду разбавляют дистиллированной водой и определяют значение минерализации. Затем по графику зависимости показаний прибора и концентрации NaCl записывают значение минерализации с учетом разбавления. После определения обязательно промывают электроды дистиллированной водой.

### **Определение окислительно-восстановительного потенциала (ОВП)**

ОВП (или Eh) определяют при помощи полевого прецизионного определителя редокс-потенциала. Определение ОВП проводится в пробах воды, осадков и матов сразу после отбора или *in situ*. К показанию прибора прибавляется +200 мВ (потенциал электрода сравнения относительно водородного) и результат записывается как значение ОВП (Eh) в мВ. После определения обязательно промывают электроды дистиллированной водой.

Для калибровки электродов готовят раствор Зобелла: 0,003М  $K_3Fe(CN)_6$  и 0,003 М  $K_4Fe(CN)_6$  в 0,1М KCl. Этот стандартный раствор при 25°C показывает значение ОВП (Eh) = 430 мВ.

### **Определение щелочности**

Под щелочностью подразумевают способность воды реагировать с кислотами. Метод определения основан на титровании раствором соляной кислоты в присутствии индикатора метилового оранжевого.

*Реактивы:*

- 0,1 N раствор HCl;
- 0,02-0,05%-ный раствор метилового оранжевого.

*Ход анализа:*

К 100 мл пробы прибавляют 2-3 капли метилоранжа и титруют 0,1 N раствором HCl до слабо-оранжевого цвета. Общую щелочность определяют по формуле:

$$M = v \cdot N \cdot 1000/V,$$

где  $M$  – щелочность воды, мг-экв/л;  $v$  – объем кислоты, израсходованный на титрование, мл;  $N$  – нормальность  $HCl$ ;  $V$  – объем пробы, мл.

### **Определение свободной окиси углерода (углекислоты)**

Объемный метод определения свободной углекислоты основан на том, что прибавляемая к воде щелочь количественно связывает свободную углекислоту.

*Реактивы:*

- 0,02 N раствор  $NaOH$  или  $Na_2CO_3$ ;
- 0,5%-ный раствор фенолфталеина. 0,5 г фенолфталеина растворяют в 50 мл этанола и разбавляют 50 мл дистиллированной воды;
- 50%-ный раствор сегнетовой соли  $KNaC_4H_4O_6$ .

*Ход анализа:*

Пипеткой с сифоном набрать 100 мл воды. прибавить 0,2 мл (4 капли) фенолфталеина. Закрыть пробкой и перемешать. Если проба сразу окрасится в розовый цвет –  $CO_2$  нет. Если розового окрашивания нет, то титруют 0,002 N  $NaOH$  или  $Na_2CO_3$  до установления розовой окраски, устойчивой в течение 5 мин. Если при титровании образуется муть, значит большая жесткость или значительное содержание железа, то нужно предварительно добавить в колбу 1 мл 50%-ной сегнетовой соли ( $KNaC_4H_4O_6$ ).

Количество свободной углекислоты определяют по формуле:

$$C = v \cdot N \cdot E \cdot 1000 / V,$$

где  $C$  – количество свободной углекислоты, мг/л;  $v$  – объем раствора щелочи, израсходованного на титрование, мл;  $N$  – нормальность раствора  $NaOH$  или  $Na_2CO_3$ ;  $E$  – эквивалент свободной углекислоты, 44;  $V$  – объем пробы, мл.

### **Определение в воде количества карбонатов и гидрокарбонатов**

Определение количества углерода карбонатов ( $C_{карб.}$ ) и гидрокарбонатов ( $C_{гидрокарб.}$ ) прямым титрованием.

*Реактивы:*

- 0,1 N раствор  $HCl$ ;
- 0,5%-ный раствор фенолфталеина. 0,5 г фенолфталеина

растворяют в 50 мл этанола и разбавляют 50 мл дистиллированной воды;

- метиловый оранжевый, 0,05% – ный водный раствор.

*Ход анализа:*

Пробу воды (100 мл) наливают в коническую колбу, добавляют 2-3 капли фенолфталеина. При появлении розовой окраски титруют 0,1N HCl до слабо-розовой, почти бесцветной окраски. Объем израсходованной кислоты  $v_1$ . Затем к той же пробе добавляют 2-3 капли метилового оранжевого и титруют до слабо-оранжевого цвета. Объем израсходованной кислоты  $v_2$ . Если карбонаты отсутствуют, то определяют сразу гидрокарбонаты, для чего исследуемую воду титруют в присутствии метилового оранжевого.

Таким образом, количество карбонатов и гидрокарбонатов в 1 л воды можно рассчитать по следующим формулам (мг/л):

$$C_{\text{карб}} = 2 \cdot v_1 \cdot N \cdot E_1 \cdot 1000/V,$$

$$C_{\text{гидрокарб}} = (v_2 - v_1) \cdot N \cdot E_2 \cdot 1000/V,$$

где  $C_{\text{карб}}$  – количество карбонатов, мг/л;  $C_{\text{гидрокарб}}$  – количество гидрокарбонатов, мг/л;  $v_1$  – объем раствора HCl, израсходованного при титровании в присутствии фенолфталеина, мл;  $v_2$  – объем раствора HCl, израсходованного при титровании в присутствии метилового оранжевого, мл;  $N$  – нормальность HCl;  $E_1$  – эквивалент карбоната, равный 30;  $E_2$  – эквивалент гидрокарбоната, равный 61;  $V$  – объем пробы, мл.

### **Определение общей жесткости воды**

Общая жесткость воды определяется содержанием двухвалентных катионов, главным образом кальция и магния. Карбонатная жесткость обусловлена наличием бикарбонатов и карбонатов кальция и магния. Вода с общей жесткостью до 3,5 мг-экв/л относится к мягкой, от 3,5 до 7 мг-экв/л – к воде средней жесткости, от 7 до 10 мг-экв/л – к жесткой. Определению общей жесткости мешают ионы железа, марганца, меди, цинка.

*Реактивы:*

- аммиачный буферный раствор ( $\text{NH}_4\text{OH}+\text{NH}_4\text{Cl}$ ). 10 г  $\text{NH}_4\text{Cl}$  растворяют в дистиллированной воде, добавляют 50 мл 25% раствора аммиака и доводят до 500 мл дистиллированной водой.

- индикатор эриохром черный Т сухой. 0,25 г смешивают с 50 г  $\text{NaCl}$ .

- трилон Б (этилендиаминтетраацетат натрия) 0,1 N или 0,05 N. Готовят из фиксаля.

*Ход анализа:*

100 мл пробы набирают в коническую колбу, добавляют аммиачный буферный раствор и индикатор, титруют раствором трилона Б до изменения окраски. При жесткости воды выше 20 мг-экв/л титрование следует проводить 0,1 N раствором трилона Б; при жесткости ниже 20 мг-экв/л – 0,05 N раствором. Объем исследуемой воды берут с таким расчетом, чтобы содержание в нем ионов кальция и магния не превышало 0,5 мг-экв/л в 100 мл.

Вычисление общей жесткости производят по формуле (мг-экв/л):

$$H = A \cdot N \cdot 1000 / V,$$

где H – общая жесткость, мг-экв/л; A – количество трилона Б, израсходованного на титрование, мл; N – нормальность трилона Б; V – объем пробы, мл.

## **Определение растворенного в воде кислорода по методу Винклера**

Сущность метода заключается в том, что гидрат закиси марганца в щелочном растворе окисляется за счет растворенного кислорода с образованием гидрата окиси марганца.

*Реактивы:*

- раствор хлористого или сернокислого марганца. 42,5 г  $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$  или 48 г  $\text{MnSO}_4 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$  растворить в 100 мл дистиллированной воды.

- щелочной раствор йодистого калия. 75 г KOH или 50 г NaOH и 15 г KI растворить в 100 мл дистиллированной воды. Щелочи не должны содержать примеси нитратов, выделяющих йод из йодистого калия при подкислении.

- 0,02 N раствор тиосульфата натрия. Готовят разбавлением 0,2 N раствора  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ ;
- кислота соляная концентрированная или кислота серная (1:1);
- 0,5%-ный раствор крахмала. 0,5 г растворимого крахмала размешать в небольшом количестве холодной воды, влить приготовленный раствор в 100 мл кипящей воды, кипятить в течение 1-2 мин, охладить.

### *Ход анализа*

1. Водой из водоема наполняют кислородные склянки, при этом сливную трубку или сифон опускают до дна склянки. Воду переливают через горлышко склянки, чтобы через воду не проскакивали пузырьки воздуха. Склянки для анализа берут одного объема – 65 или 150 мл.

2. После заполнения склянки водой в нее сразу же вносят 0,5 мл раствора сернистого марганца и 0,5 мл раствора йодистого калия из расчета на 100 мл воды. Склянку закрывают притертой пробкой так, чтобы не осталось пузырьков воздуха, и содержимое склянки тщательно взбалтывают. Дают осадку осесть примерно в течение 30 мин.

3. Затем добавляют 0,5 мл кислоты, закрывают склянку пробкой и тщательно взбалтывают так, чтобы осадок полностью растворился. Из склянки отбирают 50 мл жидкости, вносят в коническую колбу и титруют тиосульфатом до бледно-желтого цвета, после чего вносят несколько капель крахмала и титруют до обесцвечивания.

4. Расчет количества растворенного в воде кислорода определяют по формуле:

$$C_{\text{кисл}} = M \cdot 8 \cdot 1000 / V,$$

где  $C_{\text{кисл}}$  – количество растворенного кислорода, мг/л;  $M$  – количество тиосульфата, пошедшего на титрование 50 мл пробы, мл; 8 – эквивалент кислорода;  $N$  – нормальность тиосульфата (около 0,02); 1000 – коэффициент для пересчета результатов на 1 л;  $V$  – количество раствора, взятого для титрования, мл.

## **Определение биологического потребления кислорода (БПК)**

Пробу воды набирают в три кислородные склянки с притертой пробкой. В одной сразу определяют содержание растворенного кислорода по методу Винклера. Две склянки инкубируют в месте отбора или в термостате в лаборатории. Через 5 суток в них определяют концентрацию растворенного кислорода по методу Винклера. Разность между начальной и конечной концентрацией кислорода дает величину биохимического потребления кислорода.

## **Определение хлоридов**

Аргентометрический метод основан на титриметрическом осаждении хлоридов азотнокислым серебром в присутствии хромата калия  $K_2CrO_4$  в качестве индикатора. После осаждения хлорид-ионов хромат калия зеленовато-желтого цвета образует с избытком  $AgNO_3$  осадок  $Ag_2CrO_4$  красно-бурого цвета. Определение хлоридов должно проводиться при pH 6,5 -10.

*Реактивы:*

- 5%-ный раствор хромата калия. 50 г  $K_2CrO_4$  растворяют в небольшом количестве дистиллированной воды, прибавляют раствор нитрата серебра до появления красного осадка, через день фильтруют через бумажный фильтр и разводят водой до 1 л.

- 0,1 N раствор хлорида натрия, готовят из фиксанала;

- 0,05 N раствор нитрата серебра. 8,5 г  $AgNO_3$  растворяют в 1 л дистиллированной воды. Растворы  $AgNO_3$  должны храниться в темной склянке. Для определения поправочного коэффициента к раствору  $AgNO_3$  в конической колбе к 10 мл 0,1 N раствора NaCl прибавляют 90 мл дистиллированной воды, прибавляют 1 мл раствора  $K_2CrO_4$  и титруют приготовленным раствором  $AgNO_3$  до перехода лимонно-желтой окраски в оранжево-красную. Поправочный коэффициент K вычисляют по формуле:

$$K = a/n,$$

где a – количество 0,1 N раствора NaCl, применявшееся для определения нормальности раствора  $AgNO_3$ , мл;

n – количество 0,05 N раствора  $\text{AgNO}_3$ , затраченное на титрование, мл.

*Ход анализа:*

При содержании хлоридов менее 250 мг/л для анализа берут 100 мл воды, при большей концентрации – 10-50 мл. Пробу наливают в две конические колбы, доводят до 100 мл дистиллированной водой, прибавляют 5 капель раствора  $\text{K}_2\text{CrO}_4$ . Раствор в одной колбе титруют  $\text{AgNO}_3$  до появления слабо-оранжевого цвета, вторая колба служит контролем.

Концентрацию хлоридов определяют по формуле:

$$X = A \cdot K \cdot N \cdot E \cdot 1000 / V,$$

где X – концентрация хлоридов, мг/л; A – количество  $\text{AgNO}_3$ , использованного на титрование, мл; K – поправочный коэффициент; N – нормальность раствора  $\text{AgNO}_3$ ; E – эквивалент хлора, равный 35,5; V – объем исследуемой пробы, мл.

### **Определение сульфатов**

Турбидиметрический метод основан на определении сульфата бария в кислой среде с помощью гликолевого реагента.

*Реактивы:*

- гликолевый реагент. Реактив А. Для приготовления смешивают один объем 5% водного раствора хлорида бария с тремя объемами этиленгликоля и тремя объемами 96% этанола. рН устанавливают соляной кислотой (1:1) в пределах 2,5-2,8 и оставляют раствор на 2 суток. Раствор устойчив в течение 3-6 месяцев. Реактив Б. Готовится так же, как и реактив А, но вместо раствора хлорида бария добавляют дистиллированную воду;

- 5% раствор хлорида бария. 5,8 г  $\text{BaCl}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$  растворяют в дистиллированной воде и доводят до 100 мл. Фильтруют через беззольный фильтр «синяя лента»;

- соляная кислота, раствор (1:1);

- сульфат калия. Основной стандартный раствор. 0,907 г безводного  $\text{K}_2\text{SO}_4$  растворяют в дистиллированной воде и доводят до 1 л. 1 мл раствора содержит 0,5 мг сульфатов.

*Ход анализа:*

К 5 мл исследуемой воды (оптимальная концентрация 2-25 мг/л сульфатов) прибавляют 1-2 капли раствора соляной кислоты

и 5 мл гликолевого реагента (реагент А), перемешивают. Через 30 мин фотометрируют в кюветах с толщиной оптического слоя 2 см при длине волны 364 нм по отношению к исследуемой воде с добавлением гликолевого реагента без хлорида бария (реагент Б). Содержание сульфатов определяют по калибровочному графику или визуально по сравнению интенсивности помутнения пробы со шкалой стандартных растворов. Пробирки просматривают сверху на черном матовом фоне.

### **Определение сероводорода и сульфидов**

Фотометрический метод основан на реакции сероводорода и сульфид-ионов с N,N'-диметил-*пара*-фенилендиамином (ДМП) в кислой среде. Определение проводят в отдельной пробе, которую фиксируют на месте отбора, наливая в раствор ацетат цинка или кадмия. Без разбавления можно определить сероводород и сульфиды в концентрациях от 0,005 до 1,0 мг/л.

#### *Реактивы:*

- ДМП (дифенил-*пара*-фенилендиамин), 0,2%-ный раствор в 20% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>;
- FeNH<sub>4</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> (квасцы), 10% раствор в 2% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>;
- ацетат кадмия или цинка, 2%-ный раствор. Если раствор получится мутным, прибавляют несколько капель 1 N раствора уксусной кислоты;
- стандартный раствор сульфида натрия. Основной раствор. Обмытый водой кристаллик сульфида натрия (около 150 мг Na<sub>2</sub>S·9H<sub>2</sub>O, что соответствует примерно 20 мг H<sub>2</sub>S) растворяют в 500 мл прокипяченной дистиллированной воды. Раствор малоустойчив.

#### *Ход анализа:*

К 1 мл пробы добавляют 4 мл раствора ацетата Cd, отбирают для определения 100 мкл полученного раствора. Доводят дистиллированной водой до 5 мл. В раствор вносят 1 мл ДМП и 50 мкл квасцов, перемешивают. Через 10 мин доводят общий объем до 10 мл дистиллированной водой. Измеряют на фотоколориметре оптическую плотность при длине волны 670 нм в кюветах с толщиной 1 см по отношению к дистиллированной воде с добавлением реактивов. Содержание сульфидов определяют по калибровочному графику.

### **Определение фосфатов**

Определение фосфатов основано на образовании фосфорно-молибденовой кислоты H<sub>7</sub>[P(Mo<sub>2</sub>O<sub>7</sub>)<sub>6</sub>]·28H<sub>2</sub>O, которая восстанавливается аскорбиновой кислотой до фосфорно-молибденового комплекса, окрашенного в голубой цвет.

*Реактивы:*

- $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ , 2,5%-ный раствор в 1 N  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ;
- 1%-ный раствор аскорбиновой кислоты;
- 2 N соляная кислота.

*Ход анализа:*

К 0,5 мл пробы добавляют 0,5 мл бидистиллированной воды. Затем добавляют 1 мл 2 N HCl, 0,4 мл раствора  $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ , 0,1 мл аскорбиновой кислоты. Перемешивают и выдерживают в течение 5 мин при 37°C. Охлаждают в воде с льдом и фотоколориметрируют при длине волны 750 нм. Содержание фосфатов определяют по калибровочному графику.

**Определение аммиака и ионов аммония**

Фотоколориметрический метод основан на способности аммиака образовывать с щелочным раствором йодида ртути (I) (реактив Несслера) окрашенные в желтый цвет соединения йодида меркураммония.

*Реактивы:*

- безаммиачная вода. Приготавливается для приготовления реактивов и разбавления пробы. Устраняют следы аммиака фильтрованием дистиллированной воды через катионит в  $\text{H}^+$  форме или активированный уголь;
- реактив Несслера;
- калия-натрия тартрат (сегнетова соль), 50% раствор. Растворяют 50 г  $\text{KNaC}_4\text{H}_4\text{O}_6 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  в 100 мл безаммиачной воды при нагревании и фильтруют. Прибавляют 6 мл реактива Несслера;
- гидроксид алюминия;
- фосфатный буфер с  $\text{pH}=7,4$ ;
- стандартный раствор хлорида аммония. Основной раствор – 3,818 г  $\text{NH}_4\text{Cl}$  растворяют в 1 л безаммиачной воды. В 1 мл раствора содержится 1 мг N.

*Ход анализа:*

К 100 мл пробы (концентрация до 0,07 мг N) приливают 2 мл раствора К-Na тартрата, 2 мл реактива Несслера, перемешивают. Через 10 мин фотоколориметрируют в кюветах с толщиной

оптического слоя 2 или 5 см с фиолетовым светофильтром при длине волны 425 нм. Контроль – безаммиачная вода с добавлением соответствующих реактивов.

### **Определение нитратов**

Фотометрический метод основан на реакции нитрат-ионов с салицилатом натрия в среде концентрированной серной кислоты с образованием. В результате реакции образуется смесь 3-нитросалициловой и 5-нитросалициловой кислот, соли которых в щелочной среде имеют желтую окраску. Можно определить  $\text{NO}_3^-$  в концентрациях от 0,1 до 20,0 мг/л.

#### *Реактивы:*

- салицилат натрия, 0,5%-ный раствор (всегда свежеприготовленный). Растворяют 0,5 г соли в 100 мл дистиллированной воды;

- серная кислота. Плотность 1,84 г/см<sup>3</sup>, не должна содержать нитратов;

- раствор едкого натра и сегнетовой соли. Растворяют 400 г едкого натра и 60 г сегнетовой соли в дистиллированной воде и после охлаждения разбавляют до 1 л.

- стандартный раствор нитрата калия. Основной раствор = растворяют 0,1631 г  $\text{KNO}_3$  в дистиллированной воде, прибавляют 1 мл хлороформа и разбавляют водой до 1 л; в 1 мл этого раствора содержится 100 мкг  $\text{NO}_3^-$ ;

- гидроксид алюминия, суспензия. Растворяют 125 г алюмокалиевых или алюмоаммониевых квасцов в 1 л, нагревают раствор до 60°C и медленно при непрерывном перемешивании прибавляют 55 мл концентрированного раствора аммиака. Через 1 ч смесь переносят в большую бутылку (8 л) и промывают осадок гидроксида алюминия многократной декантацией дистиллированной водой до удаления хлоридов, нитритов, нитратов и аммиака.

#### *Ход анализа:*

К 20 мл пробы (если проба окрашена органическими веществами отбирают 150 мл пробы, прибавляют 3 мл суспензии гидроксида алюминия, фильтруют и отбирают 20 мл фильтрата, отбрасывая первые порции) прибавляют 2 мл раствора

салицилата натрия и выпаривают в фарфоровой чашке досуха. Сухой остаток смачивают 2 мл серной кислоты и через 10 мин смесь разбавляют 15 мл дистиллированной воды, приливают 15 мл едкого натра и сегнетовой соли, количественно переносят в мерную колбу на 50 мл, доводят дистиллированной водой до метки. Полученный окрашенный раствор фотометрируют при длине волны 410 нм в кюветах с толщиной слоя 5 см (в течение 10 мин окраска устойчивая). В качестве контроля используется дистиллированная вода, подвергнутая такой же обработке. Содержание нитратов определяют по калибровочному графику.

### **Определение нитритов**

Метод основан на способности первичных ароматических аминов в присутствии азотистой кислоты давать интенсивно окрашенные в розовый цвет азосоединения. Определение содержания  $\text{NO}_2^-$  проводить не позже чем через 2-3 суток после взятия пробы воды.

#### *Реактивы:*

- реактив Грисса: из готового реактива Грисса готовят 10%-ный раствор.

Или готовят следующим образом:

- 0,2 г альфа-нафтиламина растворяют в 150 мл 12%-ной уксусной кислоты;

- 0,5 г сульфаниловой кислоты растворяют в 150 мл 12%-ной уксусной кислоты. Хранят растворы в темных склянках и смешивают оба раствора в равных объемах;

- уксусная кислота, 12%-ная: 25 мл ледяной уксусной кислоты разбавляют дистиллированной водой до 200 мл.

#### *Ход анализа:*

К 100 мл пробы приливают 5 мл раствора Грисса и перемешивают. Через 40 мин растворы фотометрируют в кювете на 5 см с зеленым светофильтром при длине волны 530 нм. Содержание нитрит-ионов находят по калибровочной кривой.

### **Определение железа**

Метод основан на взаимодействии сульфосалициловой кислоты с ионами железа в щелочной среде ( $\text{pH} = 8-11,5$ ) с

образованием окрашенного в желтый цвет комплексного соединения.

*Реактивы:*

- 10%-ный раствор сульфосалициловой кислоты;
- 10%-ный раствор аммиака. 40 мл 25%-ного раствора  $\text{NH}_4\text{OH}$  разбавляют водой до 100 мл;
- серная кислота, плотность  $1,84 \text{ г/см}^3$ ;
- стандартный раствор  $\text{Fe}^{3+}$ . Основной раствор:  $0,8634 \text{ г}$  железоаммонийных квасцов  $\text{FeNH}_4(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$  растворяют в дистиллированной воде, прибавляют  $10 \text{ мл H}_2\text{SO}_4$  и доводят объем раствора до  $1 \text{ л}$ .  $1 \text{ мл}$  такого раствора содержит  $0,1 \text{ мг Fe}^{3+}$ .

*Ход анализа:*

К  $10 \text{ мл}$  пробы прибавляют  $5 \text{ мл}$  раствора сульфосалициловой кислоты и  $5 \text{ мл}$  раствора  $\text{NH}_4\text{OH}$ . Перемешивают и через  $10 \text{ мин}$  измеряют оптическую плотность на фотоколориметре при длине волны  $420 \text{ нм}$  в кюветах толщиной  $2\text{-}5 \text{ см}$  по отношению к дистиллированной воде, в которую добавлены реактивы. Содержание общего железа определяют по калибровочному графику.

### **Определение кремнекислоты**

Метод основан на способности соединений кремния образовывать с молибдатами в присутствии минеральной кислоты окрашенные в желтый цвет комплексное соединение  $\text{H}_8\text{Si}_2(\text{Mo}_2\text{O}_7)_6$ .

*Реактивы:*

- соляная кислота, раствор.  $42 \text{ мл}$  концентрированной  $\text{HCl}$  разбавляют дистиллированной водой до  $100 \text{ мл}$ ;
- молибдат аммония, раствор.  $8,3 \text{ г}$  химически чистого  $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  растворяют в дистиллированной воде и доводят до  $100 \text{ мл}$ . Хранят в течение  $10 \text{ суток}$ .

*Ход анализа:*

$50 \text{ мл}$  пробы помещают в колбу на  $100 \text{ мл}$ , приливают  $2 \text{ мл}$  раствора  $\text{HCl}$  и  $3 \text{ мл}$  раствора молибдата и выдерживают  $15 \text{ мин}$ . Затем фотометрируют с синим светофильтром в кювете с толщиной оптического слоя  $5 \text{ см}$  в течение  $40 \text{ мин}$  относительно

дистиллированной воды. Содержание кремния определяют по калибровочному графику.

## Отбор проб для лабораторных микробиологических и физико-химических исследований

При изучении деятельности водных микроорганизмов необходимо проведение лабораторных экспериментов (табл. 11).

### Консервация проб

Проба, отобранная в поле, должна быть законсервирована, чтобы не произошли химические и микробиологические изменения компонентного состава до проведения анализа в лаборатории. В основном для консервации воды используют замораживание, добавление хлороформа, формалина, удаление макро- и микроорганизмов фильтрованием. Для консервации донных отложений, почвы, растительных остатков и микробных матов используют замораживание, добавление формалина, этанола, высушивание.

Таблица 5

### *Подготовка проб для лабораторного исследования*

Анализ	Проба	Подготовка пробы для анализа
Молекулярно-биологический	Вода, осадки, мат	Фильтрация, высушивание. Отбор в полиэтиленовые пакеты, стеклянную посуду, хранение при низкой температуре
Определение влажности	Осадки	Отбор проб в герметичную посуду
Гидрохимический	Вода	Отбор в полиэтиленовую бутылку
Определение органического вещества	Вода, осадки, мат	Фильтрация, высушивание. Отбор в полиэтиленовые пакеты, стеклянную посуду, хранение при низкой температуре или высушивание.
Определение сероводорода и	Вода, осадки, мат	Фиксация 10% раствором ацетата Cd или Zn

сульфидов		
Определение хлорофилла	Вода, осадки, мат	Фильтрация, фиксация 50% глицерином Фиксация 50% глицерином
Определение газов	Вода, осадки, мат	Отбор в стеклянную посуду. Для фиксации добавить сухую щелочь.
Определение общего железа	Вода	К отфильтрованной воде добавить ацетатный буфер (на 1 л пробы 25 мл ацетата Na и 25 мл раствора уксусной кислоты).
Определение стабильных изотопов	Осадки, мат	Отбор в полиэтиленовые пакеты, стеклянную посуду, хранение при низкой температуре или высушивание
Определение тяжелых металлов	Вода, осадки, мат	Для консервации добавить 5 мл азотной кислоты на 1 л пробы.
Видового состава и биомассы растений	Растения	Определение проективного покрытия, сбор растений
Определение радиоактивности	Вода Осадки, мат	Отбор проб в герметичную посуду. Отбор проб в полиэтиленовый пакет

### **Отбор проб для молекулярно-биологических исследований**

При изучении разнообразия микроорганизмов и их видового состава используют молекулярно-биологические методы исследования. При помощи этих методов изучают структуру микробных ДНК и РНК, состав белков и липидов. Пробы воды, осадков и матов используют для выделения ДНК, проведения ПЦР, клонирования генов, FISH метода, получения ДНК зондов, определения состава белков и липидов.

Для проведения молекулярно-биологических исследований воду фильтруют через газовую сетку, фильтры диаметром пор 0,4 мк и 0,2 мк для раздельной концентрации водорослей, цианобактерий, зубактерий и архебактерий. Фильтры с пробами высушить.

Донные осадки и микробные маты до лаборатории хранить при температуре ниже 5°C в стеклянной посуде или полиэтиленовом пакете.

Почву просеивают через сито с диаметром ячеек 3 мм, освобождают от корней и растительных остатков. Хранение при 4-6°С в полиэтиленовом пакете.

### **Отбор проб и определение влажности**

Пробу ила и почвы поместить в герметично закрывающийся стеклянный флакон. Сушить пробы при 100-105°С в течение 5-10 ч до постоянного веса. Для расчета влажности используют формулу (%):

$$Q_{H_2O} = (B - B_1) \cdot 100 / B_1,$$

где B – вес сырой пробы; B<sub>1</sub> – вес сухой пробы.

### **Отбор проб для определения и анализа органического вещества (C<sub>орг</sub>)**

Для определения C<sub>орг</sub>, углеводов, полисахаридов, целлюлозы, глюкозы, белка, аминокислот, летучих и нелетучих жирных кислот осадки и мат сразу помещают в морозильник и транспортируют в замороженном виде. Осадки и мат можно высушить в чашке Петри, на алюминиевой фольге или эмалированном подносе на ветру, оберегая от прямого солнечного света. Возможно, при этом теряется часть летучих жирных кислот.

### **Отбор проб воды для определения ионного состава**

Воду для определения сульфатов, хлоридов, фосфатов (P<sub>2</sub>O<sub>3</sub>), ионов K, Na, Ca, Mg и отбирают в чистые полиэтиленовые и стеклянные бутылки. До лаборатории пробы хранить в темном месте при низкой температуре.

### **Отбор проб для определения сероводорода и сульфидов**

Пробы воды, осадков и матов фиксируют ацетатом Cd или ацетатом Zn. На 10-50 мл воды добавляют фиксатор на кончике ножа или скальпеля. Осадки и мат фиксируют 10%-ным раствором этих реактивов.

### **Отбор проб и определение хлорофилла**

Воду (100-1000 мл) фильтруют при помощи шприца или фильтровальной установки через бумажный фильтр с диаметром пор 0,6 мкм и заливают 96% этиловым спиртом. Мат и поверхностные слои осадков (площадью 1 см<sup>2</sup> или объемом 1 мл) сразу же помещают в 96% этиловый спирт. В лаборатории хлорофилл «а» определяют спектрофотометрически при длине волны 665 нм. Для расчета содержания хлорофилла «а» используют формулы:

$$C_{\text{хл «а»}} = 11,9 \text{ ОП}_{665} (v/ l)/ S, \text{ мкг/см}^2 \text{ или}$$

$$C_{\text{хл «а»}} = 11,9 \text{ ОП}_{665} (v/ l)/ V, \text{ мкг/мл},$$

где ОП<sub>665</sub> – оптическая плотность при длине волны 665 нм; v – объем экстракта в мл; l – длина кюветы; S – площадь образца, см<sup>2</sup>; V- объем образца, мл.

### **Отбор проб и определение концентрации газов**

Пробы воды отбирают в чистые стеклянные флаконы объемом 50 – 200 мл до верху. Шприцом без наконечника выдавить определенный объем воды и закрыть плотно крышкой с резиновой прокладкой и отверстием для отбора проб.

Пробы осадков и матов объемом 2-10 мл отбирают шприцом без наконечника. В стеклянный флакон объемом 50-200 мл наливают охлажденную кипяченую дистиллированную воду до верху и туда опускают пробу осадков или матов. Затем выталкивают шприцом без наконечника определенный объем воды и закрывают плотно крышкой с резиновой прокладкой и отверстием для отбора проб.

Для расчета записать объем флакона, осадка или мата, воды и воздуха во флаконе. В лаборатории содержание газов определяют на газовом хроматографе.

### **Отбор проб растений для химического анализа, определения видового состава и биомассы**

При отборе проб определить проективное покрытие растительности на площади 0.5x0.5 (1x1 м). Провести сбор растений для составления гербарий. Собрать и высушить растения (более 1-2 кг) для микробиологии и химии, определения биомассы.

### **Отбор проб иловой воды для химического анализа**

В полевых условиях используют специальный поршневой шприц (Вайнштейн, Лауринавичус, 1988).

В шприц набирают ил и при помощи поршня выдавливают иловую воду в пенициллиновый флакон.

При наличии электричества иловую воду можно получать при помощи центрифуги. Для этого в центрифужный стакан набирают ил и центрифугируют при скорости 3000 оборотов в секунду 15-20 мин. После остановки из стакана осторожно набирают иловую воду.

В теплое время года в иловую воду добавляют антисептик или хранят пробу в холодильнике, в холодное время – можно заморозить.

## **Обработка и анализ результатов**

Важным этапом исследования водоемов является обработка и анализ полученных результатов. При проведении исследований необходимо вести протокол, куда записывают время и условия отбора проб, проведение экспериментов, результаты гидрологических, физико-химических и гидробиологических измерений. Примерный план протокола дан в приложении. Протокол обычно ведется в полевом дневнике или специальной тетради. В банк данных вносятся первичные данные. Если сделаны исправления, то записать причину.

Отчет по экспедиции включает описание водоема и микробного сообщества, гидрологические, физические и химические данные, координаты места отбора, количество проб, сроки инкубации, время фиксации, количество реагентов и изотопов, список участников и ответственных за определенные этапы работы. К отчету прилагаются фотоснимки.

Статистическая обработка данных с использованием дисперсионного и корреляционного анализов, метода главных компонентов позволит выявить зависимость между абиотическими и биотическими факторами, связь между экофизиологическими группами бактерий (Плохинский, 1969).

## ЧАСТО ЗАДАВАЕМЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое экстремальные системы? В чем их уникальность?
2. Распространение экстремальных водных систем на земном шаре.
3. Перечислите экстремальные водные системы Прибайкалья и Забайкалья.
4. Какие бывают типы водных систем?
5. Каковы физико-химические условия существования водного населения?
6. Что такое гидросфера?
7. Что такое бентос и перифитон?
8. Что такое пелагобентос, нейстон и плейстон?
9. Что такое подземные воды? Каково их население?
10. Чем отличаются содовые и соленые озера от пресных озер?
11. Каково население содовых и соленых озер?
12. Перечислите основные физико-химические показатели вод содовых озер.
13. Перечислите основные физико-химические показатели вод соленых озер.
14. Перечислите основные физико-химические показатели термальных вод.
15. Перечислите основные физико-химические показатели холодных минеральных источников.
16. Каков химический состав донных отложений содовых и соленых озер?
17. Объясните, что такое щелочность.
18. От каких факторов зависит рН водоемов?
19. Какие процессы влияют на общую минерализацию воды?
20. Перечислите хомогенные химические реакции, происходящие в содовых озерах.
21. Перечислите типы воды содовых озер.
22. Каким образом осуществляется питание гидробионтов?

23. Каким образом осуществляется дыхание гидробионтов?
24. Структура и функционирование микробных сообществ содово-соленых озер.
25. Структура и функционирование микробных сообществ в термальных источниках.
26. Каково происхождение подземных вод? Перечислите типы подземных вод.
27. Озера и их распространение. Какие бывают типы озер?
28. Какие классификации озер известны в настоящее время?
29. Каков химический состав солоноватых и соляных озер?
30. Каково население вод разной солености и выживание гидробионтов в условиях различной солености.
31. Каковы особенности химического состава подземных вод?
32. Каков химический состав термальных вод?
33. Каковы жизненные формы населения гидросферы?
34. Гидробионты: определение, характеристика.
35. В чем отличие гидрофитов и гидратофитов?
36. Что представляют собой организмы фито-, зоопланктона, бентоса, перифитона?
37. Какая водная растительность присутствует в содово-соленых озерах?
38. Какие группы микроорганизмов встречаются в экстремальных водных системах?
39. В каких водных системах распространены алкалофильные прокариоты?
40. В каких водоемах встречаются галофильные прокариоты?
41. При каких температурах существуют термофильные прокариоты?
42. Что такое микробный мат? Дайте описание структуры микробного мата.
43. Напишите химические реакции, проводимые хемолитотрофными прокариотами.
44. Перечислите основные этапы микробных процессов анаэробной деструкции органического вещества?
45. Какие организмы участвуют в процессе продукции органического вещества в водоемах?

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
<b>Г л а в а I. Водные экосистемы .....</b>	<b>7</b>
<b>Г л а в а II. Экстремальные водные экосистемы .....</b>	<b>8</b>
2.1. Минеральные источники .....	9
2.1.1. Происхождение подземных вод и их распространение на земном шаре .....	9
2.1.2. Классификация подземных вод, условия их залегания .....	14
2.1.3. Щелочные термальные источники .....	18
2.1.4. Углекислые термальные источники и их физико-химическая характеристика .....	28
2.1.5. Сероводородные термальные источники .....	31
2.1.6. Сероводородные холодные источники .....	32
2.2. Содовые и соленые озера .....	34
2.2.1. Озера и их распространение на земном шаре .....	34
2.2.2. Гидрохимические характеристики озер классификация озер по минерализации .....	40
2.2.3. Солевой баланс озер .....	40
2.2.4. Химический состав озерных вод .....	41
2.2.5. Химия донных отложений .....	43
2.2.6. Органическое вещество .....	46
<b>Г л а в а III. Биология водной толщи и донных отложений. Планктон. Бентос .....</b>	<b>49</b>
3.1. Жизненные формы населения гидросферы .....	50
3.2. Планктон и нектон .....	50

3.3. Бентос и перифитон . . . . .	52
3.4. Пелагобентос, нейстон и плейстон . . . . .	54
	59
<b>Г л а в а IV. Продукция органического вещества . . . . .</b>	
4.1. Водные растения . . . . .	59
4.2. Фототрофные эукариоты и прокариоты . . . . .	59
4.3. Хемолитотрофные прокариоты . . . . .	63
4.4. Первичная продукция . . . . .	64
4.5. Вторичная продукция . . . . .	69
4.6. Процессы микробной продукции . . . . .	70
4.7. Микробные маты как морфологически оформленное автономное сообщество . . . . .	72
.....	
4.8. Макроструктура циано-бактериальных матов . . . . .	75
<b>Г л а в а V. Деструкция органического вещества . . . . .</b>	77
5.1. Органотрофные прокариоты . . . . .	77
5.2. Метаногены и метанотрофы . . . . .	77
5.3. Процессы микробной деструкции . . . . .	78
5.4. Деструкция органического вещества в анаэробных условиях . . . . .	79
5.5. Терминальный этап разложения органического вещества . . . . .	83
<b>Г л а в а VI. Минеральные источники и их население . . . . .</b>	89
6.1. Микроорганизмы – продуценты органического вещества минеральных источников . . . . .	89
6.2. Микроорганизмы – деструкторы органического вещества минеральных источников . . . . .	91
<b>Г л а в а VII. Содовые и соленые озера и их население . . . . .</b>	98
7.1. Население вод разной солености . . . . .	105
7.2. Алкалофильные прокариоты и эукариоты . . . . .	107
7.3. Галофильные прокариоты и эукариоты . . . . .	114
<b>ЛИТЕРАТУРА . . . . .</b>	118
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ . . . . .</b>	120



Учебное издание

*Вячеслав Викторович Хахинов  
Баир Бадмабазарович Намсараев  
Елена Юрьевна Абидуева  
Эржена Викторовна Данилова*

ГИДРОХИМИЯ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ВОДНЫХ СИСТЕМ  
С ОСНОВАМИ ГИДРОБИОЛОГИИ

Учебное пособие

Св-во РПУ-У №1020300970106 от 08.10.02.

Подписано в печать 30.11.07. Формат 60 x 84 1/16.  
Усл. печ. л. 8,6. Уч.-изд. л. 7,9. Тираж 100. Заказ 2264.

Издательство Бурятского госуниверситета  
670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а