

**Ф.В. Сапожников, С.А. Алымкулов, П.О. Завьялов,
К.М. Жумалиев, О.Ю. Калинина, Л.Е. Рейхард**

**Экологическая организация
микромира горных скал и мелководий
озер Кыргызстана**

2025 г.

УДК: 556.332.5 (282.255.6)(575.2)

ББК 26.221

Э 40

Рецензенты:

Урусова Т.Э. - доктор физико-математических наук, профессор.

Бримкулов У.Н. - Член-корреспондент НАН КР, доктор технических наук профессор.

Кременецкий В.В. - Заместитель директора Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, кандидат физико-математических наук.

Рекомендовано к изданию:

Ученым советом Физического направления Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, ученым советом Кыргызского Государственного Технического университета им. И. Раззакова, ученым советом Международного Медицинского Университета, ученым советом Института сейсмологии НАН Кыргызской Республики.

Ф.В. Сапожников, С.А. Алымкулов, П.О. Завьялов, К.М. Жумалиев, О.Ю. Калинина, Л.Е. Рейхард

Э 40 Экологическая организация микромира горных скал и мелководий озер Кыргызстана / Ф.В. Сапожников, С.А. Алымкулов и др. / -Б.: 2025.-216 с. ISBN 978-9967-490-39-0

В монографии изложены результаты комплексных научных экспедиционных исследований экологической организации микромира горных скал и мелководий озера Иссык-Куль, также высокогорных озер Сон-Куль и Чатыр-Куль, выполненных специалистами Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук в сотрудничестве с учеными Кыргызского Государственного технического университета им. И. Раззакова, Международного медицинского университета и Института сейсмологии НАН КР в 2014-2024 гг.

Приведены результаты микробиологических, гидробиологических, гидрооптических и экологических исследований.

Монография рассчитана на широкий круг научных и инженерно-технических работников, занимающихся проблемами лимнологии, океанологии, экологии, оптической обработки информации, информатики. Она может быть полезна для студентов соответствующих ВУЗов, аспирантов и научных работников.

УДК: 556,332.5 (282.255.6) (575.2)

ББК 26.221

© Авторский коллектив, 2025

ISBN 978-9967-490-39-0

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1.	
Материалы и методы исследований.....	6
ГЛАВА 2.	
Чёрные плёнки на скалах.....	10
ГЛАВА 3.	
Бессмертная донная экосистема озера Чатыр-Куль.....	40
ГЛАВА 4.	
Озеро Сон-Куль – обитель подводных «мозгов».....	59
ГЛАВА 5.	
Особенности микромира мелководий озера Иссык-Куль.....	74
ГЛАВА 6.	
Золотистый мех в полосе наката.....	103
ГЛАВА 7.	
Кораллоподобные структуры озера Иссык-Куля.....	121
ГЛАВА 8.	
Живые корки на острых скалах - активная защита мелководий.....	140
ГЛАВА 9.	
Харовый лес на дне озера Иссык-Куль.....	171
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	210
ЛИТЕРАТУРА.....	212

ВВЕДЕНИЕ

Биоплёнки - это тонкий слой жизни, существующей там, где жить, в принципе, сложно. Там, где солнечные лучи слишком сильно заливают поверхность скалы или камня в полосе наката. Где слишком жарко днём и слишком холодно ночью. Где накат волн особенно ощутим: то набегают волна, перекатываясь через камни и бурля по ним или ударяясь в них с разгону, то отходит, открывая эти камни и скалы воздуху, солнцу и ветру. Или там, где течение очень быстрое, а слой воды, струящейся по твёрдому дну, тонок. Биоплёнки способны формироваться там, где от солнца приходит солидная доля ультрафиолета: на дне мелководных горных водоёмов. А ещё там, где условия таковы, что крупным водорослям что-то мешает развиваться. Например, высокая концентрация в воде сульфатов или иных специфических ионов. Средой обитания биоплёнок являются и поверхности почв пустынь в аридных зонах, где эти плёнки большую часть времени проводят в анабиозе и просыпаются к жизни лишь после сильных дождей. И ещё они способны жить на тех водорослях, которые обычно хорошо защищаются от поселения на них других форм с помощью особых выделений. Наконец, биоплёнки с успехом развиваются и выживают там, где водная толща зимой промерзает до самого дна – а весной возрождение жизни на этом оттаявшем дне начинается именно с них.

Кто же строит биоплёнки? Их создают микроскопически малые существа – фактически, микробы, ибо их размеры находятся в пределах от четверти микрона и примерно до 200 микрон. Один микрон – это очень мало, в каждом миллиметре их целая тысяча. Поэтому разглядеть тех существ, что строят биоплёнки, можно лишь с помощью микроскопа.

Какие приспособления используют эти существа, чтобы нормально развиваться и длительно жить в экстремальных условиях? Для каждой функциональной группы биологических видов эти приспособления специфичны, однако, общей чертой для большинства из них является способность окружать свои клетки – их группы, поселения или же целые колонии – полимерными оболочками. Часто многослойными, иногда окрашенными, но всегда пропускающими свет (в отфильтрованной форме), воду, кислород и углекислый газ, а также именно те вещества, которые необходимы для жизни клеткам. Противотоком сквозь эти полимерные покрывала, капсулы, стебельки или просто прозрачную вязкую массу происходит отток от клеток продуктов их жизнедеятельности. Идёт очистка их ближайшего жизненного пространства, наиболее важной области среды их обитания. Таким образом, снаружи, в области прямого воздействия негативных факторов - к примеру, яркого света, волн и брызг, гигантских перепадов температуры и влажности, царят экстремальные условия, а под многослойными оболочками, выделенными клетками и организованными ими для удобства жизни, условия вполне комфортные. И даже если эти покрывала сильно теряют воду, клетки под ними, как правило, успевают наработать достаточное количество маслоподобных веществ, дающих им возможность пережить засуху – хотя бы в состоянии физиологического

сна. Эти полимеры – ткань из полисахаридов, разных по составу и функциям для различных групп микробов.

А ещё между капсулами, покрывалами и желеобразными субстанциями, надёжно охраняющими жизнь клеток, часто отлагаются микрокристаллы. Обычно это кальциты в разных формах или же гипс. Срастаясь между собой, они образуют прочную скелетную основу для биоплёнки, её минеральный каркас.

В предлагаемой вниманию читателя научно-популярной книге речь пойдёт о биоплёнках разных местообитаний Кыргызстана - горной страны, где условия для жизни биологических сообществ в горных озёрах, на прибрежных мелководьях, скалах, орошаемых прибоем, и просто на скалах по склонам гор, существенно отличаются от более комфортных условий на равнине. Сюда поступает больше ультрафиолета от Солнца, здесь особый химический состав озёрных вод, специфическая структура прибрежных течений на мелководьях, а обширные области некоторых озёр каждую зиму промерзают до самого дна. Из этой книги вы узнаете, сколь сложными по структуре и красивыми по архитектуре бывают биоплёнки, составленные множеством видов самых разных микробов, у каждого из которых своё место в общей системе.

Все разделы книги подготовлены по результатам научных экспедиций, организованных в последние 10 лет при участии учёных разных стран, в содружестве и взаимопонимании изучавших природу Кыргызской Республики. Эти совместные исследования начинались с озера Иссык-Куль, имеющего мировое значение, но вскоре были распространены и на другие природные объекты Кыргызстана, вместе образующие единый экосистемный комплекс. Авторы книги надеются, что международное сотрудничество ученых по изучению этого уникального природного комплекса будут продолжаться и расширяться.

ГЛАВА 1.

Материалы и методы исследований

Главы этой книги написаны на основе результатов достаточно длительных исследований. В период с 2014 по 2024 годы – на протяжении десятилетия – на территории Кыргызстана были осуществлены несколько научных экспедиций. На этапе судовых экспедиций по озеру Иссык-Куль, в 2014-2019 годах, организаторами выступали Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Кыргызский Государственный технический университет им. И. Раззакова, Международный Медицинский Университет, Российский Научный Фонд, Российский Фонд Фундаментальных исследований, Русское Географическое Общество, Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Stechlin, Germany, Институт физико-технических проблем и материаловедения НАН КР. Эти экспедиции были посвящены комплексному изучению озера Иссык-Куль.

В 2023-2024 годах были получены новые интересные данные об экосистемах озера Иссык-Куль и горных озёр Сон-Куль и Чатыр-Куль, расположенных в восточной части Кыргызстана (рис. 1.1), а также о чёрных плёнках (биокрастах), покрывающих скальные участки горных склонов во многих районах южного, северного и восточного Кыргызстана.

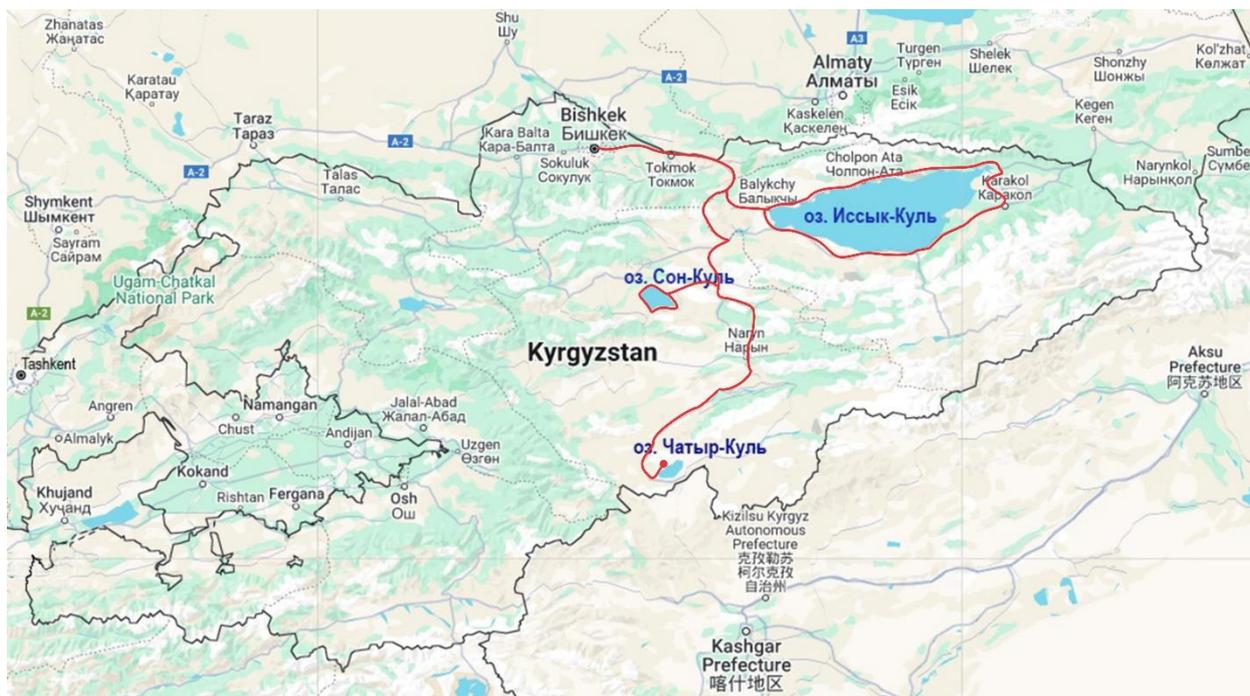


Рис. 1.1. Маршрут и расположение озёр Иссык-Куль, Сон-Куль и Чатыр-Куль на территории Кыргызстана.

Настоящая работа посвящена биоплёнкам. Речь идёт о сообществах микроорганизмов, формирующих живой слой на поверхности самых разных субстратов, в том числе живых. Отдельные микроорганизмы очень малы, их можно

увидеть только при солидных увеличениях микроскопа. Однако, те структуры, которые они образуют, хорошо различимы невооружённым глазом. Зачастую они занимают солидные по площади поверхности, и выглядят как чёрные плёнки на скалах, бежево-бурый налёт на илистом дне мелководий и листьях водных трав, «мозговидные» образования на дне, кораллоподобные структуры на биоминеральной основе, сероватый или даже золотистый «мех» на камнях мелководий, хрящеватые ячеистые или пузыристые корочки на подводных скалах, или же как тонкий налёт на побегах водорослей, в изобилии покрывающих песчаное дно.

Чёрные биоплёнки (биокрасты), покрывающие скальные участки горных склонов. Биоплёнки на каменных поверхностях, хорошо различимые как чёрные натёки на скалах вдоль дорог по всему северному и восточному Кыргызстану, наблюдали в ходе автомобильных маршрутов при перемещениях в горной местности, в экспедиции летом 2023 года. Тогда же были взяты образцы для микроскопирования. Такие образования подробно изучены для скал в разных районах мира, по большей части для Европы [1], однако для Кыргызстана их исследования были проведены впервые. Плёнки на горных склонах фотографировали с помощью цифровых камер, чтобы запечатлеть их в разных масштабах занимаемых ими пространств: от сотен и десятков метров и до метров и десятков сантиметров. Затем фрагменты этих плёнок в сухом виде отделяли с помощью молотка и зубила, а также отщепляли ножом вместе с кусочками верхних слоёв скальной породы и паковали в прозрачные ПЭТ-банки до начала обработки в Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ Института океанологии Российской академии наук (ИО РАН). Здесь в эти банки добавляли немного пара дистиллированной воды, создавая влажную среду с экспонированием при постоянном освещении фитолампы на протяжении 3-4 суток. После этого делали срезы биоплёнок с помощью бритвы и просматривали их под микроскопом, отмечая и фотодокументируя детали их видовой и пространственной организации.

В этих и других микроскопических исследованиях биоплёнок Кыргызстана использовали для наблюдений и визуального анализа при больших увеличениях световые микроскопы Leica DMLS, Leica DM2500, Carl Zeiss Primo Star и Микромед-1. Особенности видового состава и пространственной организации этих сложно организованных сообществ изучали при увеличениях $\times 400$ - $\times 1000$, а детали их архитектуры – при $\times 100$ - $\times 200$. Для контрастирования определённых микроструктур в составе колоний и колониальных поселений различных видов микроорганизмов применяли синий, сиреневый и зелёный светофильтры. Фотодокументирование материала проводили с помощью цифровых камер Leica, Canon, BlackView и Nikon различных моделей, как встроенных в микроскопы, так и внешних. Также наблюдения и фотодокументирование материала проводили с помощью сканирующих электронных микроскопов JEOL, JSM-6380LA (Центр коллективного пользования «Электронная микроскопия в науках о жизни»

МГУ им. М.В. Ломоносова, УНУ «Трёхмерная электронная микроскопия и спектроскопия») и Tescan Vega-3 (ИО РАН) с EDS-анализатором (EDS - энергодисперсионная рентгеновская спектроскопия, микроанализ для быстрого определения качественного и количественного состава вещества), который использовали для определения элементного состава биоминеральных структур методами точечного микрозондирования их поверхностей.

Биоплёнки со дна озера Чатыр-Куль. Отбор материала для изучения биоплёнок со дна озера Чатыр-Куль проводили в июле 2023 года. Плёнки отбирали с поверхности илистого дна мелководной зоны озера ручным методом, применяя легководолазное снаряжение. Донные ландшафты фотографировали с помощью цифровой камеры Nikon, чтобы запечатлеть их характерные детали и особенности в масштабах метров и десятков сантиметров. Затем брали фрагменты плёнок с поверхности дна и водных растений. В первом случае использовали горлышко прозрачной ПЭТ-банки и вырезали с его помощью дорожки длиной ~5 см и шириной ~1 см, оставляя их в той же банке. Во втором случае срезали наиболее хорошо обросшие части листьев и стеблей водных трав и паковали их в прозрачные ПЭТ-банки. Здесь и далее, пробы отбирали в двух повторностях: одну из них фиксировали раствором этанола, а другую доставляли живьём в лабораторию Института океанологии РАН, где хранили при постоянном освещении фитолампы и температуре +8°C в холодильнике. Обе повторности образцов, взятых из одного микробиотопа (участка поверхности дна, листа или стебля растения, поверхности скалы или камня и т.д.) изучали в равной степени подробности и расценивали результаты наблюдений как взаимодополняющие.

Мозговидные структуры со дна озера Сон-Куль. В озере Сон-Куль материал мозговидных структур, представляющих собой сообщества на основе микробиальных биоплёнок и покрывающих дно на разных глубинах, отбирали в августе 2023 года с применением легководолазных методов и подводной разномасштабной фотосъемки. Фрагменты макроструктур розового цвета вырезали с помощью ножа и паковали в прозрачные ПЭТ-банки прямо под водой, не нарушая характера их поверхности и слоистости.

Биопленки озера Иссык-Куль. В озере Иссык-Куль материал отбирали в 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019 годах в ходе экспедиционных рейсов на научно-исследовательском судне «Мольтур», а также в 2023-2024 годах, в периоды начала августа, в ходе прибрежно-береговых автомобильных экспедиций. Были изучены донные биотопы южного (в районах озера Туз-Куль, в береговой лагуне Иссык-Куля, и с. Тосор), восточного (в районе с. Кутурга) и северного прибрежий озера (в районе г. Чолпон-Ата). Водолазные наблюдения с отбором материала, а также фотодокументированием донных биотопов и непосредственно биоплёнок в естественных локациях проводили в 2018, 2023 и 2024 годах. В остальные годы пробы отбирали с мелководий ручным методом, заходя в воду с берега на глубину до полуметра.

Фрагменты коралловидных структур, покрывающих каменистое дно на глубинах от 0,5 до 12-15 м, отбирали на южном побережье и в районе г. Чолпон-Ата, отламывая их с помощью ножа. Плёнки, напоминающие «мех» на камнях северного побережья озера, а также корки на подводных песчаниковых скалах также снимали с минерального субстрата с помощью водолазных ножей.

Идентификацию видовой принадлежности макрофитов, образующих биоплёнки (цианобактерий, микроводорослей и фитопротистов) проводили на сырых и постоянных, заключённых в светопреломляющие смолы препаратах, изготовленных по стандартным методикам [2]. При этом использовали современные литературные источники, в т.ч. интерактивные [3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15]. Для подтверждения таксономического статуса видов пользовались интерактивными порталами AlgaeBase и WorMS [16,17].

ГЛАВА 2.

Чёрные плёнки на скалах

Если ездить по просторам Кыргызстана далеко, долго и часто, легко убедиться в том, что большая часть этой дивной и разнообразной по природе страны – это горы. Здесь они очень разные: от гряд пологих холмов доисторической глины, чьи склоны испещрены ветвистыми проточинами от дождей и тающих снегов – и до островерхих пиков, вздымающихся сквозь облака среди перевалов, сотканных древнейшими породами планеты.

Двигаясь по извилистым дорогам в окружении гор в разные времена года, отчётливо видишь, что с весны и до осени склоны гор – те самые, ближние к шоссе – оживают самым заметным образом: зеленеют и разрастаются подушки мхов, отрастают и колосятся густые травы альпийских лугов, буйствуют разнотравьем луговины и опушки лесов, сами леса обретают более густые, насыщенные и живые оттенки зелени, ибо распускаются листья и отрастают свежие ветки на хвойных деревьях.

Даже в полупустынях и пустынях склоны гор в эту пору одеваются в зелень, покуда она не выгорит до мягких оттенков охры в разгар летней жары. Вся эта зелень, укутывающая горы до высоты, как минимум, в три километра, активно поглощает углекислый газ и выделяет бесценный для дыхания кислород. Складчатые горные ландшафты обладают существенно большей суммарной поверхностью, нежели пологие равнинные. Горное Солнце изобильно дарит растениям свет, необходимый для реакций фотосинтеза. В лощинах и распадках между кряжами, хребтами и перевалами надолго задерживается влага, дарующая основу для жизни. А разнородные по структуре почвы горных склонов, хоть и тонкие, но весьма богатые солями азота, создают мозаику условий, определяющую существенное разнообразие растительности. Всем хватает ресурсов для роста, цветения и плодоношения – и мхам, и травам, и кустарникам, и деревьям. Уже по этим причинам горные растительные сообщества Кыргызстана – одни из самых разнообразных и продуктивных во всей Центральной Азии.

Приходит зима, сгущаются холода, ледяные ветра оглаживают склоны, выпадают снега толстым слоем – там, где могут задержаться среди разнородных горных ландшафтов. Зимней порой уже нету ни трав, ни листьев, а мхи оживают на свободных от мха участках каменных склонов лишь при сильных оттепелях. Неужели вся та часть природы, что не обладает горячей кровью, на это время замирает в долгом ледяном сне? Конечно же нет.

Когда едешь по шоссе среди гор, тут и там видишь почерневшие спины скал – словно по ним стекала нефть, широким и тонким слоем, а после застыла на солнце (рис. 2.1). Если присмотреться выше и дальше, то становится хорошо видно: на осыпях торчат вверх слоистые останцы, тоже покрытые этим чёрным налётом (рис. 2.2), и крупные скалы, ошетилившиеся к небу гранями, облиты им почти целиком, и большие угловатые камни, застывшие в своём пути к подножиям

перевалов (рис. 2.3). Заметим, что речь идёт о твёрдых вулканических породах: серых каменных твердынях, в крепость которых можно верить безо всяких оговорок и сомнений. Конечно же, возникает вопрос: откуда же взялась вся эта нефть, обильно истёкшая по скалам и глыбам – и столь густо окрасившая склоны? А это вовсе даже и не нефть. И, на самом деле, она совсем не чёрная.



Рис. 2.1. Характерный облик скал, торчащих по склонам гор и словно облитых чёрными натёками.

Чтобы в дороге рассмотреть что-то подробнее мимолётного взгляда, нужно остановиться, выйти из машины и подойти поближе. Вот мы уже возле складчатой скалы, присматриваемся к вертикальным полосам чёрных потёков (рис. 2.4, 2.5). Если в сухую погоду, то видим их плотно вросшими в поверхность камня (рис. 2.6–2.8). Скреби ножом – не сразу отскребёшь, лишь мельчайшая крупа остаётся на лезвии – точёная сталь по ним скользит. Если только что прошёл дождь, поверхность этих потёков обретает маслянистый характер, лоснится под рассеянными лучами света. Но тоже отскребается слабо. При этом становится хорошо видно, что чёрные потёки наиболее густо окрашивают скалы там, где по ним особенно обильно стекает вода – но не по ручьям, а именно по открытым поверхностям. В тех местах, где сочащаяся плащом вода – это тончайшая плёнка. Чтобы не томить сомнениями и растущими вопросами, скажем просто: оно живое.



Рис. 2.2. Склон горы, где слоистые выходы скал покрыты чёрными натёками особенно густо.



Рис. 2.3. Скалы на склоне покрыты черными натёками.



Рис. 2.4. Складчатая скала с характерными вертикальными полосами чёрных натёков.



Рис. 2.5. Скалы у дороги, покрытые характерными чёрными натёками.



Рис. 2.6. Поверхность чёрного натёка на скале.

Эти потёки – на самом деле тонкие и прочные плёнки жизни. И сотканы они микробами. Но не теми, что приносят болезни или сбраживают пиво, а теми, что способны развиваться в условиях, где, казалось бы, жить невозможно – например, вот на таких открытых скалах, коих побаиваются даже неприхотливые лишайники. О лишайниках мы поговорим в отдельном рассказе, а здесь сосредоточимся именно на чёрных плёнках микробиальной жизни. Фокус в том, что на самом деле они многослойные – и, по большей части, вовсе не чёрные. Начнём с того, что это целые сообщества, выстраиваемые на долгие годы одними из древнейших существ на планете – цианобактериями, или синезелёными водорослями. Именно представители этой группы бактериальных микроорганизмов когда-то начали производить кислород, выделяя его в атмосферу Земли, и полностью изменили облик суши.

Согласно новейшим результатам научных исследований, масштабная метаморфоза атмосферы, ныне именуемая «кислородной революцией», произошло примерно 2,45 миллиарда лет назад. Конечно же, цианобактерии выделяли свободный кислород и раньше, но прежде весь он уходил на окисление поверхностей горных пород, растворенных в морской воде соединений металлов и атмосферных газов.

Насколько долгим оказался этот "подготовительный" период, сейчас установить непросто. Чтобы это выяснить, необходимо узнать, когда на планете появились цианобактерии – а это отнюдь не просто, ибо они не сохраняются в осадочных породах в форме окаменелостей (или, как говорят учёные, фоссилий). Согласно косвенным данным — проявлениям признаков и следов кислородного окисления в породах — произошло это около 2,7-2,8 миллиарда лет назад.



Рис. 2.7. Характер поверхности чёрного натёка на каменной поверхности – вблизи.

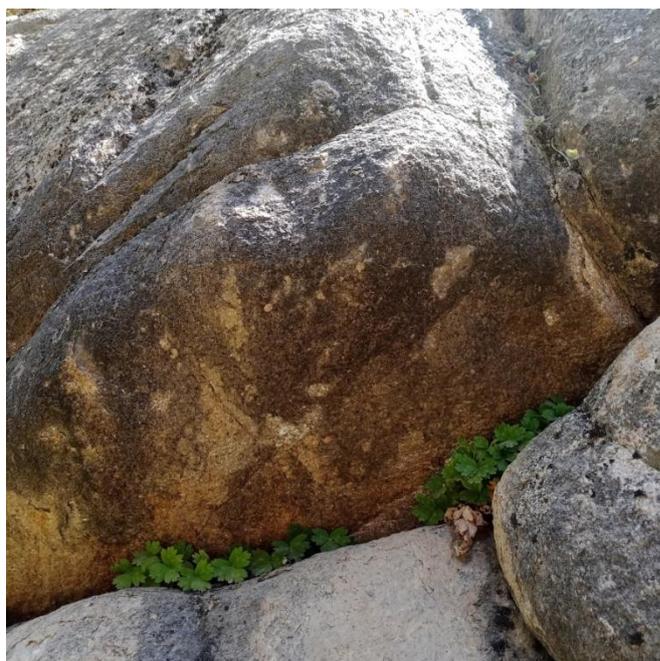


Рис. 2.8. Нависающая скала с характерными чёрными натёками.

Результаты углублённых научных исследований новейшего времени показали, что, с весьма высокой вероятностью, цианобактерии возникли намного раньше. Специальная методика анализа процессов, происходящих в геномах микробов, позволила установить, что тысячи видов цианобактерий, сегодня населяющие планету, имеют общего предка, возникшего примерно 2,9 миллиарда лет назад [18]. В свою очередь, его ближайшие ранние сородичи отделились от других бактерий около 3,4 миллиарда лет назад. Учёные утверждают, что в то время и возник процесс оксигенного фотосинтеза.

Отметим ещё одну важную деталь из доисторической эволюции планеты: первой формой жизни, вышедшей из океана на каменистую сушу, были именно плёнки, сотканые цианобактериями и сопутствующими им микробами [19]. Сначала они жили в полосе прилива-отлива, куда пришли из поверхностных слоёв морской воды. Затем, постепенно вырабатывая механизмы защиты от сурового по тем временам ультрафиолета, почти беспрепятственно приходившего от Солнца, от суточных перепадов температуры и от кислотных дождей, эти сообщества – социумы из фотосинтезирующих бактерий – стали продвигаться дальше на береговые скалы. Удивительно, но созданные ими тогда системы выживания успешно работают и до сих пор – например, на поверхностях скал по горным склонам.

Как же устроены эти плёнки жизни и кто именно их строит – здесь, в горах Кыргызстана? Все цианобактерии, организующие такие структуры, одеты в полимерные оболочки. Представим себе клетку округлой или овальной формы, выделяющую вокруг себя дополнительную прозрачную капсулу из полисахаридов. Функции капсулы – в ограничении потока ультрафиолета, фильтрации лучей видимого света определённой частоты, пропускании воды к поверхности клетки – и удержании воды от испарения, а также в том, чтобы накапливать продукты метаболизма, клеткой выделяемые – и постепенно выводить их наружу. Мы знаем, что полисахариды – это, зачастую, биополимеры, цепочки из молекул сахаров. У цианобактерий это гетерополисахариды, то есть каждая цепочка, или же ветка полимера, состоит из молекул разных сахаров. Их набор, соотношение и последовательность определяются текущей обстановкой, окружающей клетку. То есть, по сути, цианобактерия способна регулировать структуру выделяемых ею биополимеров. Когда клетка делится надвое, каждая из дочерних клеток выделяет свою собственную капсулу – однослойную или многослойную, это зависит от вида и особенностей его экологии в тех условиях, где он вознамерился жить. Затем клетки делятся снова, и образуется большая капсула, внутри которой две капсулы поменьше, и каждая из них содержит ещё по две капсулы. Так формируется колония, и её размеры – и число слоёв капсул – постепенно растут по мере деления клеток.

Отметим, что у одних видов цианобактерий, строящих плёнки, клетки в капсулах располагаются с хорошо заметной регулярностью, и ранние капсулы, постепенно отдаляясь от клеток в процессе цепочки делений, не расплываются –

например, у представителей рода глеокапса (*Gloeocapsa*). У других, таких как псевдокапса (*Pseudocapsa*) хорошо сохраняются только самая внешняя капсула и те, что окружают только что поделившиеся клетки. У третьих клетки разрастаются гроздьями, стремительно делясь, и остаются погружёнными в единый полисахаридный матрикс, слоистая структура которого уже практически не выражена, но внешняя оболочка есть – так поступает энтофизалис (*Entophysalis*) (рис. 2.9), выстраивающий хлопьевидные, натёчные структуры из многих тысяч плотно упакованных клеток, сохраняющих оформленными лишь ближайшие к ним, тонкие капсулы. У разных видов одного и того же рода цианобактерий окраска капсул может быть не одинакова – их пигментация определяется тем, в каких условиях вид предпочитает жить, и его потребностями к среде.

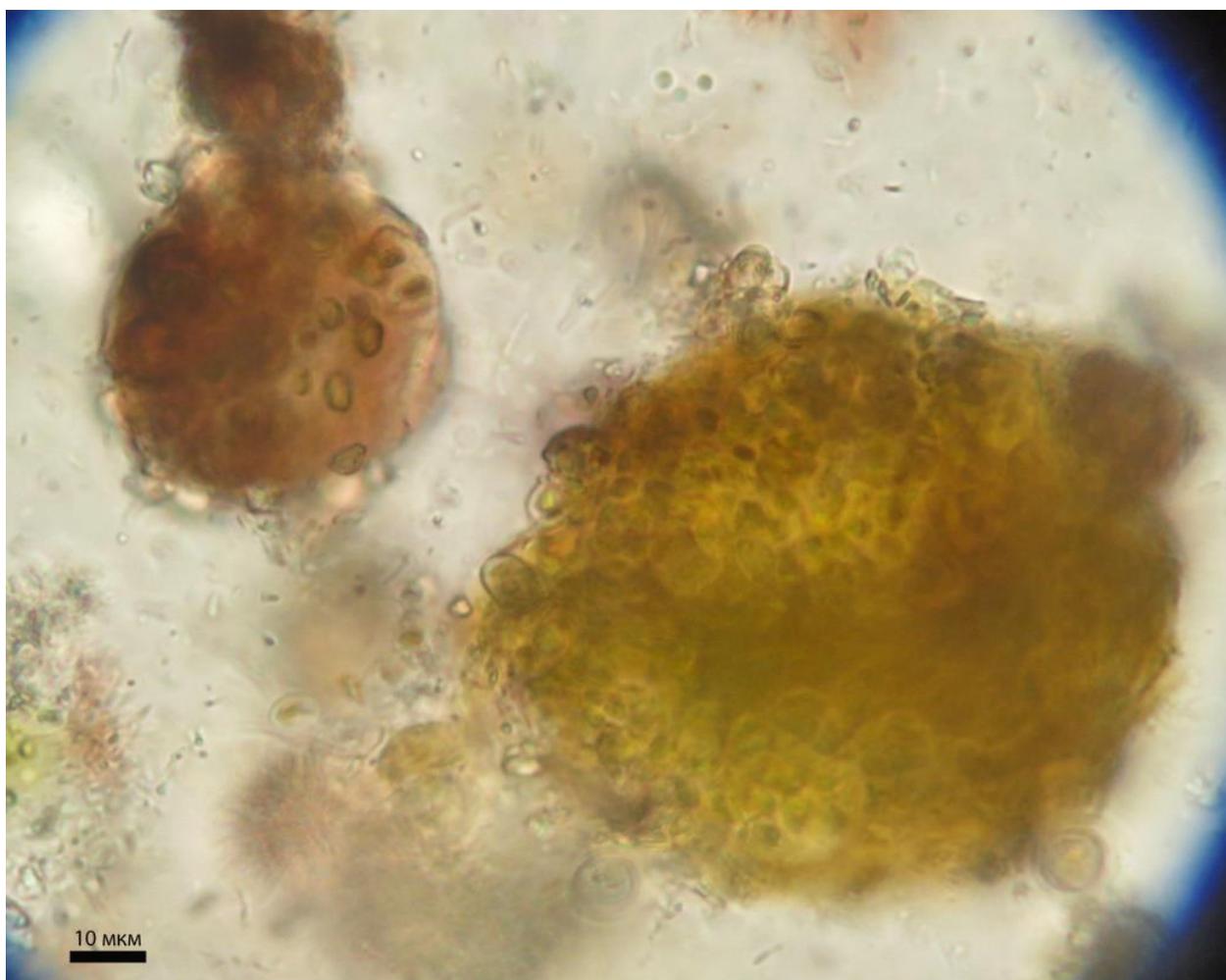


Рис. 2.9. Колонии цианобактерий *Entophysalis granulosa* (справа) и *Gloeocapsa sanguinea* (слева).

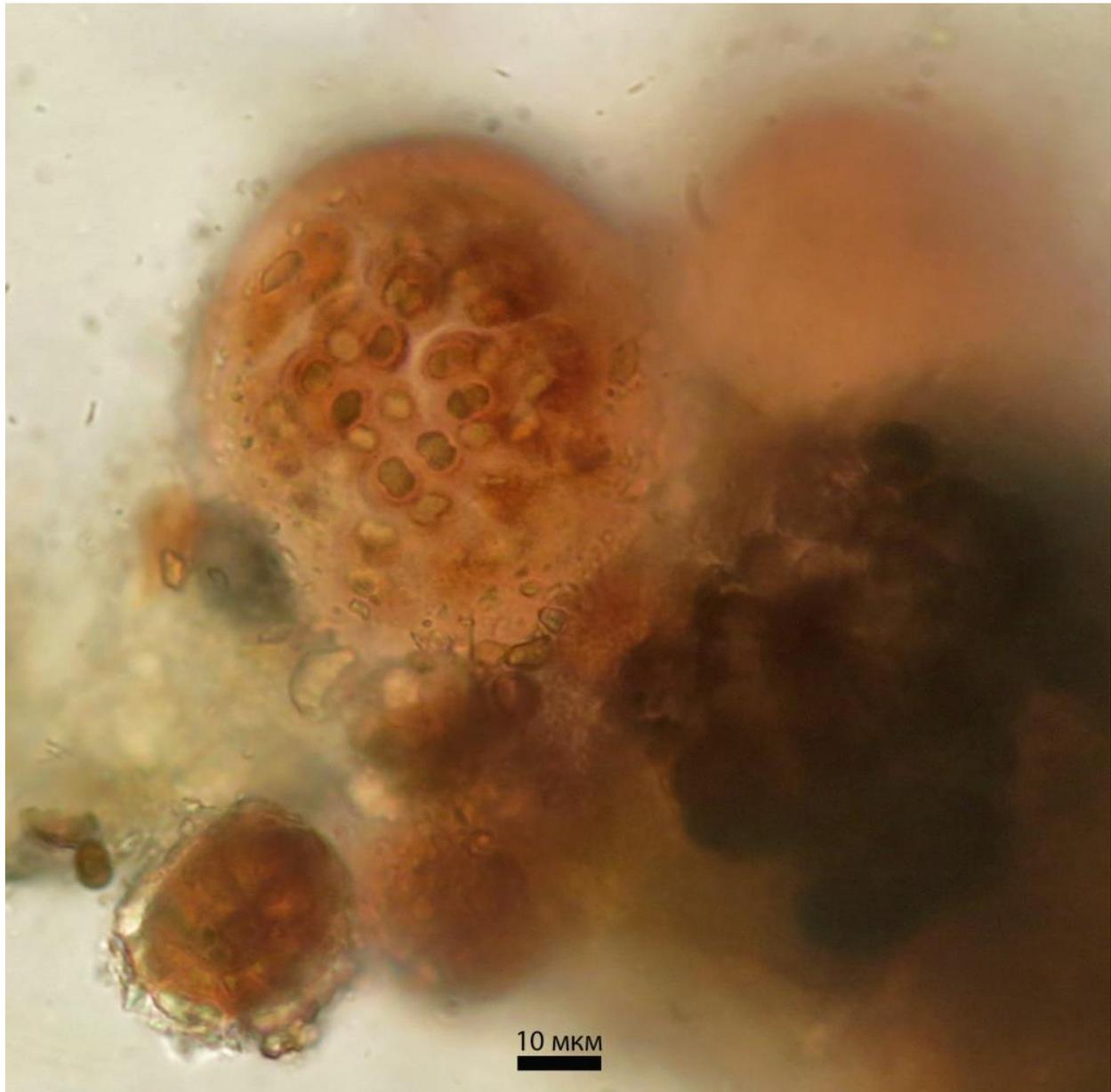


Рис. 2.10. Компактные колонии цианобактерий *Gloeocapsa sanguinea* в многослойных капсулах оранжево-алой окраски.

Обширные распростёртые колонии *Entophysalis granulosa* (рис. 2.9) разрастаются непосредственно на шероховатой поверхности скалы – они окрашены в зеленовато-красноватый цвет. Вторым, относительно более тонким слоем на них развиваются распростёртые колонии, в составе которых мелкие клетки располагаются относительно редко внутри крупных капсул, прозрачных и толстых - *Cyanostylon gelatinosus*. Здесь же часто встречаются существенно более компактные бирюзово-синие колонии *Gloeocapsa atrata* (рис. 2.14, 2.22). Третьим слоем растут относительно крупные колонии, окрашенные в особо яркие тона: красные, багряные, оранжево-розовые колонии – это *Gloeocapsa sanguinea* (рис. 2.10, 2.11, 2.16, 2.17, 2.18) и *Pseudocapsa dubia* (рис. 2.12), перемежающиеся с

мешочками колоний *Nostoc commune* (рис. 2.13). Последние отличаются совершенно особой структурой: это нити из клеток, напоминающие бусы, погружённые в очень толстый полимерный матрикс. Колонии имеют форму мешочков слабо-лиловой окраски, внутри которых извиваются нити. Пока нить растёт в длину, она образует многочисленные петли, благодаря чему компактно упаковывается внутри неторопливо разрастающегося мешочка. В этом же слое незначительно разрастаются корковые зелёные микроводоросли *Desmococcus olivaceus* (рис. 2.15), проникающие между колониями цианобактерий. Четвёртым слоем растут плотной россыпью относительно более компактные колонии, окрашенные в более тёмные или же просто густые цвета: бледно-лиловые *Gloeocapsa violascea* (рис. 2.24), слегка розоватые *Gloeocapsa nigrescens* и ярко-зелёные *Gloeocapsa rupestris*, розовато-серые *Asterocapsa* sp., интенсивно-розово-алые *Gloeocapsa rupicola* и розовые *Gloeothecae rhodochlamys* (рис. 2.23), лилово-серые *Gloeocapsa compacta* (рис. 2.26).

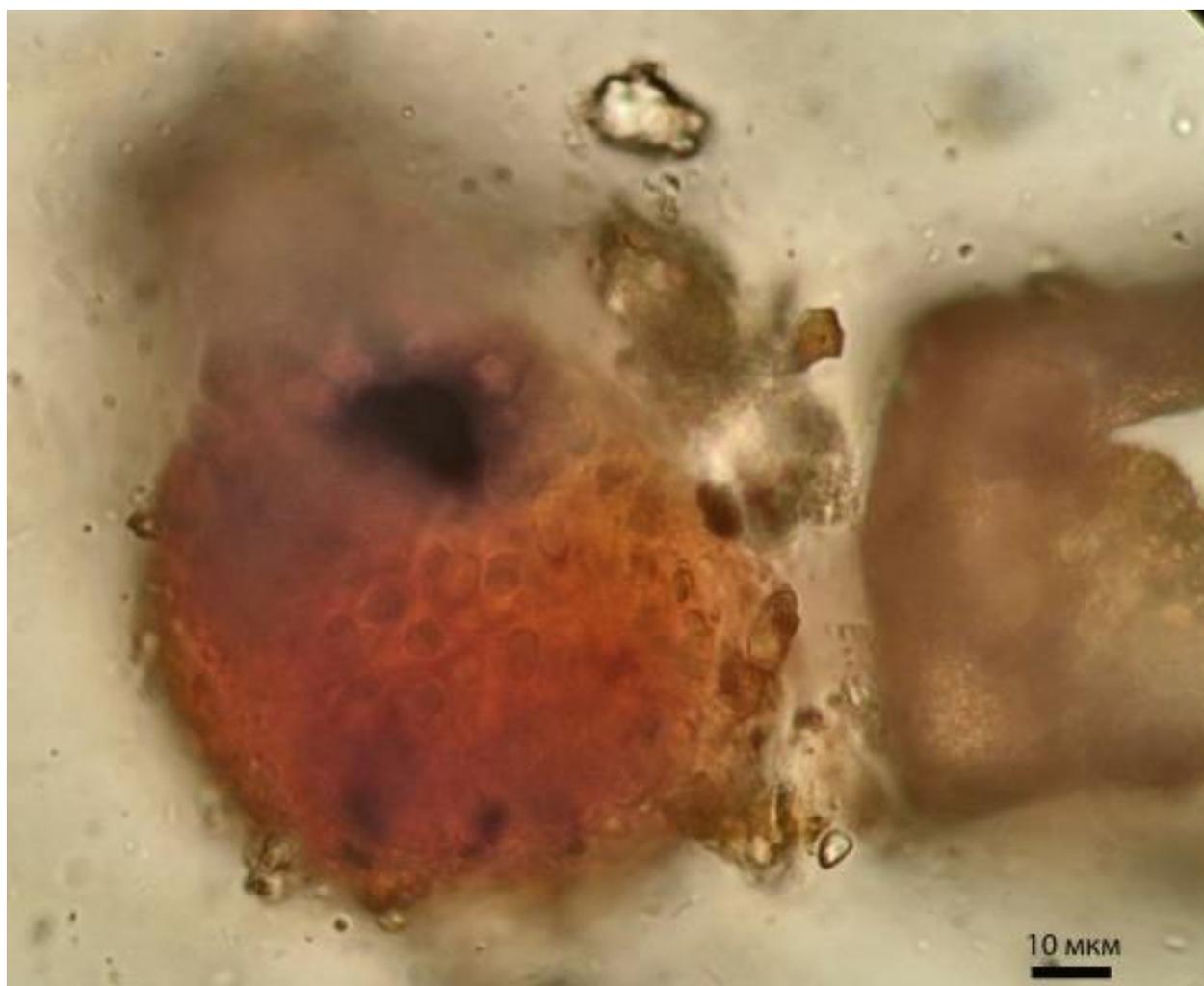


Рис. 2.11. Колония цианобактерий *Gloeocapsa sanguinea*, одетая в многослойную багряно-розовую капсулу.

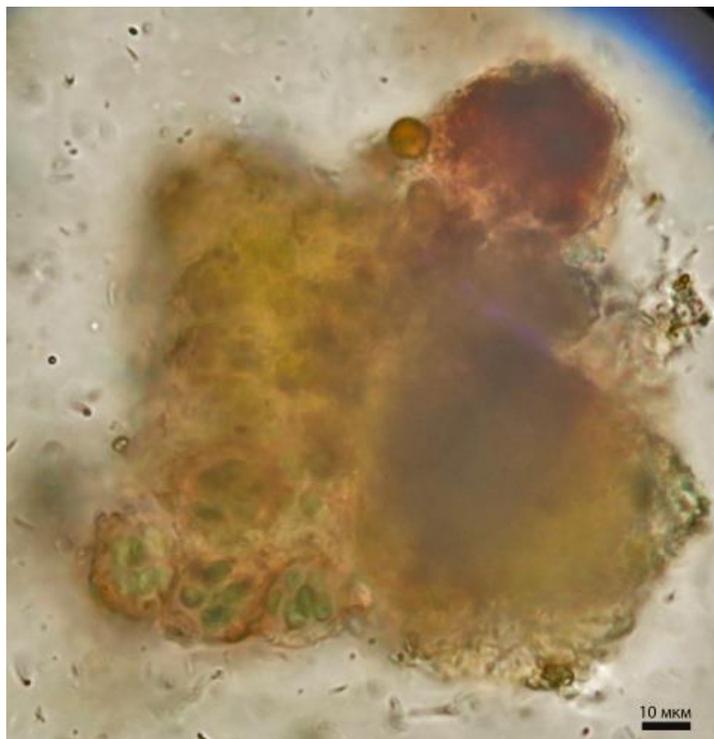


Рис. 2.12. Большая и плотная группа из компактных микроколоний *Pseudocapsa dubia*.



Рис. 2.13. Молодая колония цианобактерий *Nostoc commune*, видна нить цианобактерий, извивающаяся петлями.

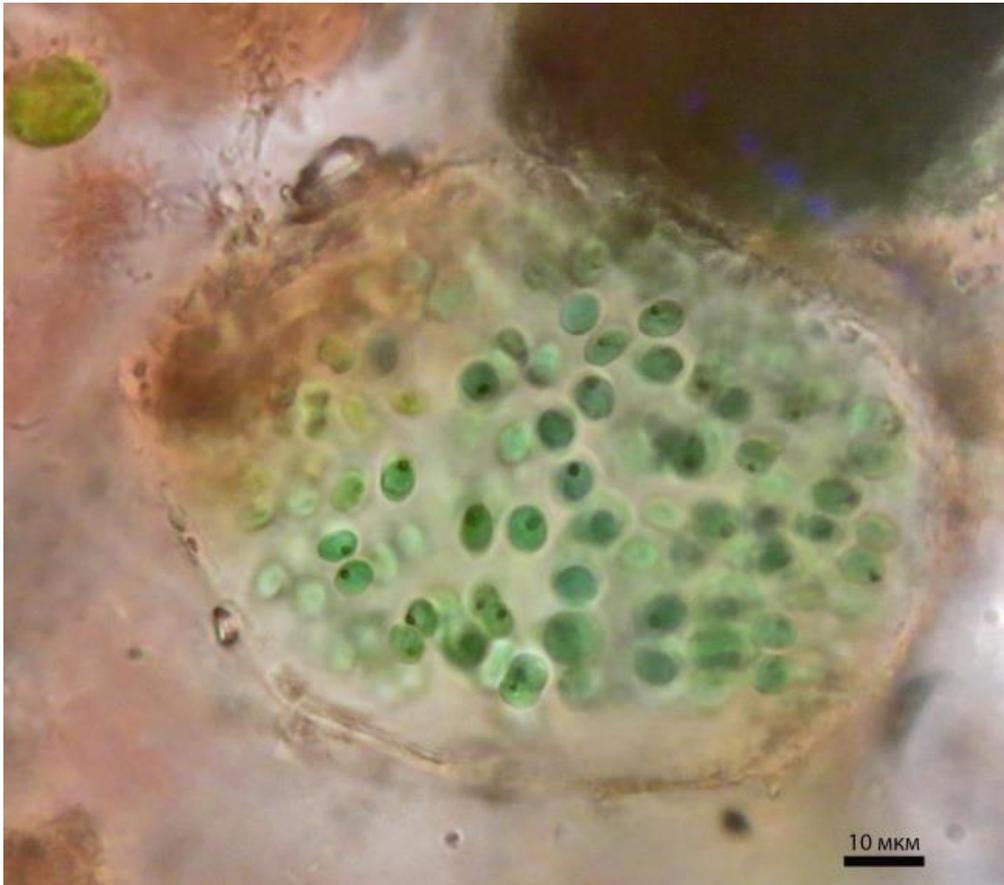


Рис. 2.14. Небольшая колония *Gloeocapsa atrata*.

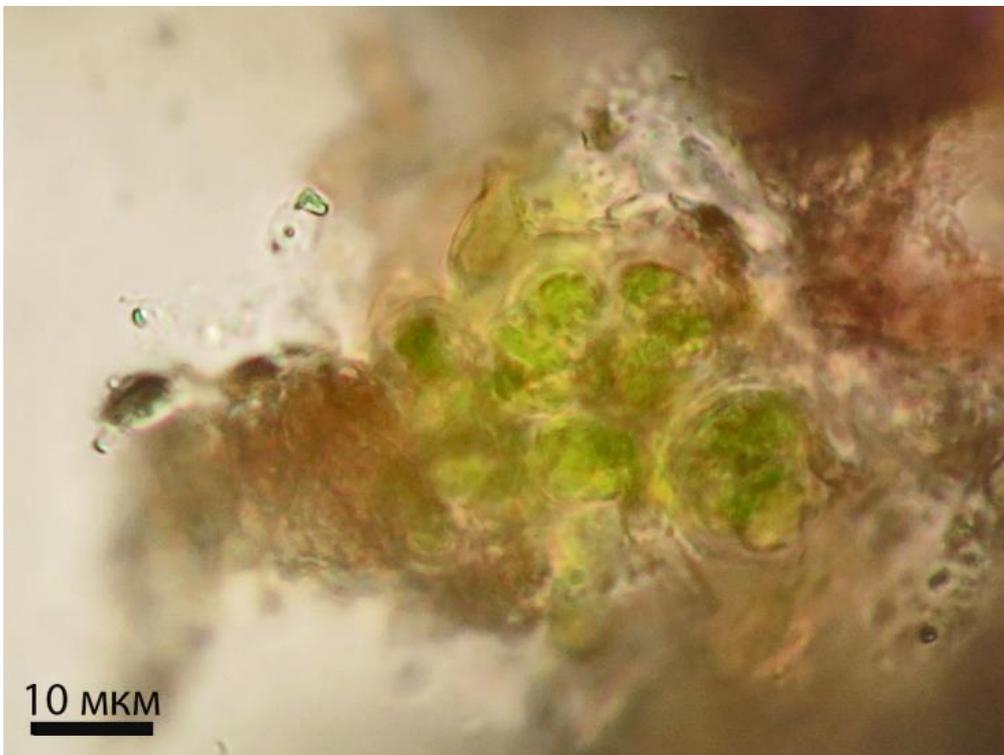


Рис. 2.15. Фрагмент небольшой ветви зелёной микроводоросли *Desmococcus olivaceus*.

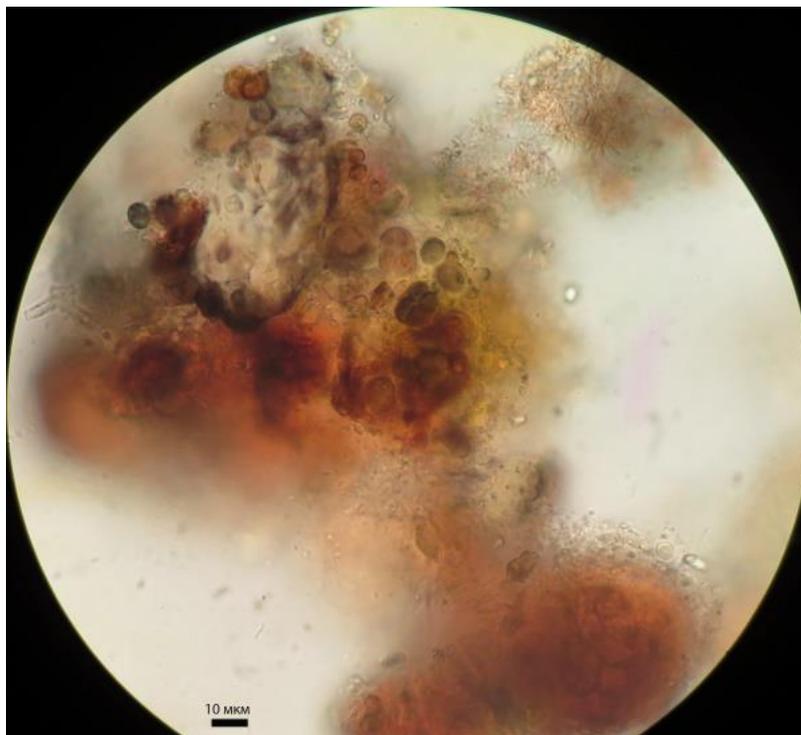


Рис. 2.16. Фрагмент биоплёнки с микроколониями разных видов цианобактерий.

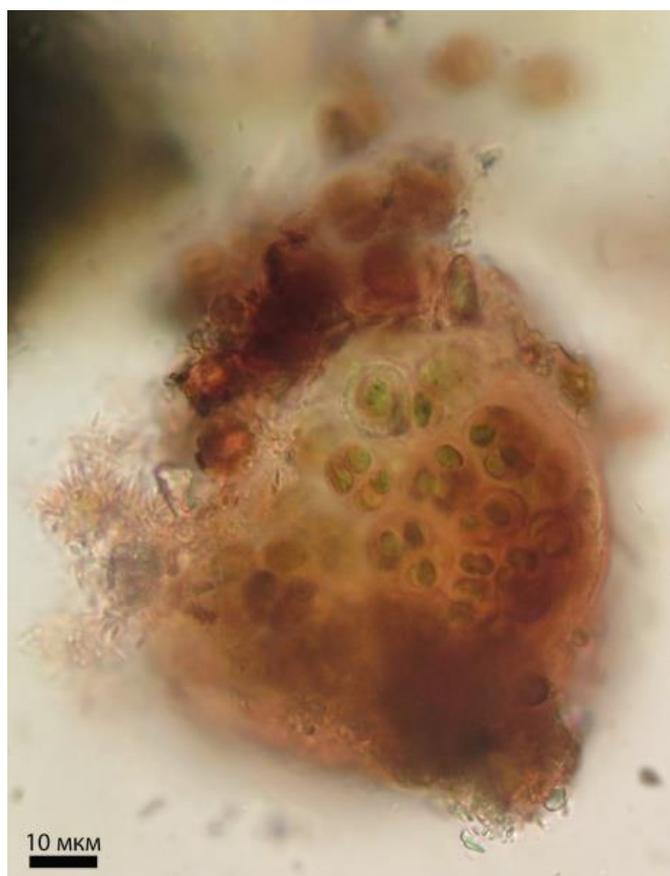


Рис. 2.17. Фрагментирующаяся зрелая колония *Gloeocapsa sanguinea*, сверху видны отделившиеся молодые колонии.

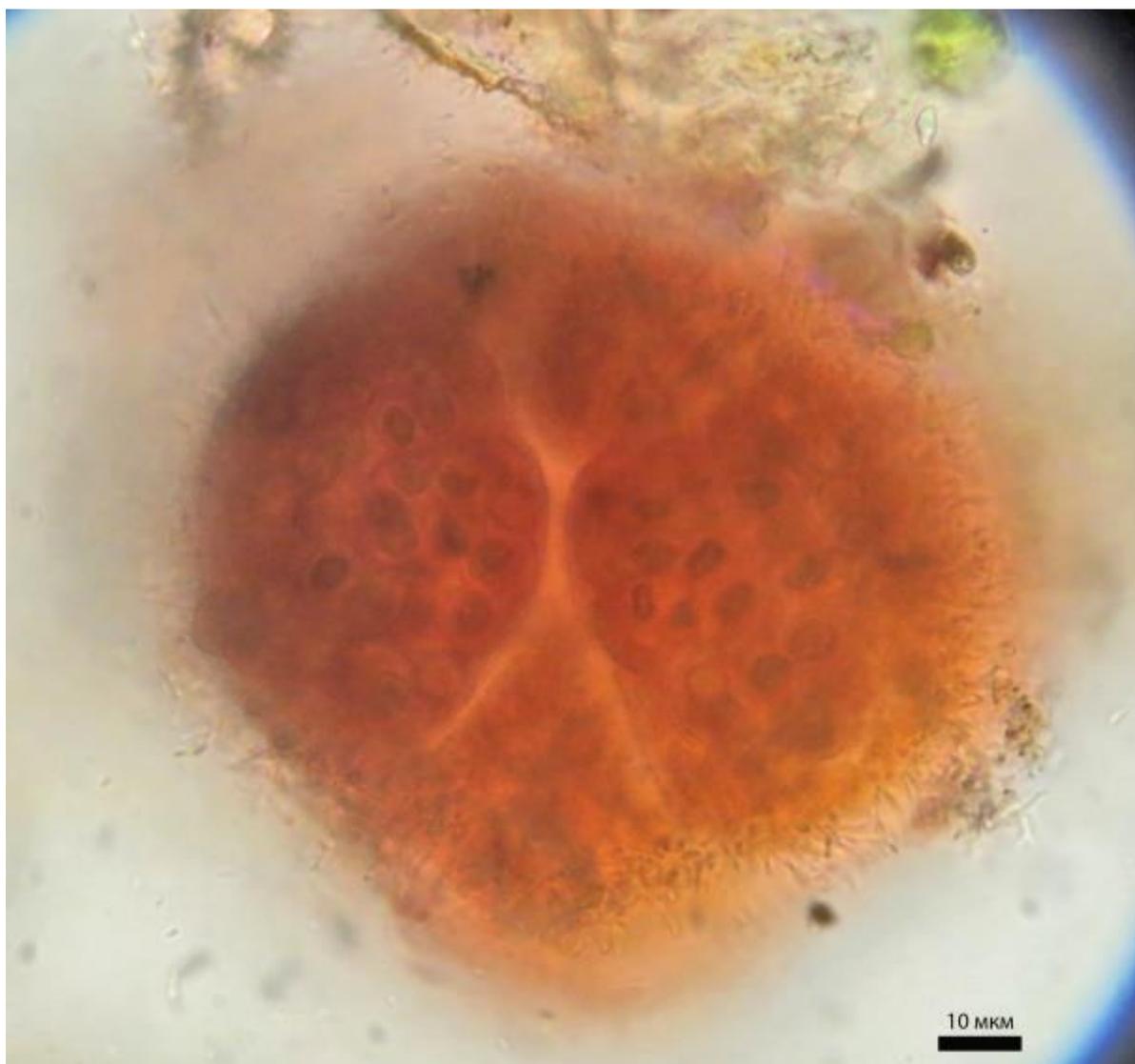


Рис. 2.18. Зрелая колония *Gloeocapsa sanguinea*.

А вот уже над ними – и, конечно же, частично среди них – располагается слой мелких колоний, окрашенных в очень тёмные тона – это *Gloeocapsa alpine* (рис. 2.19 – 2.21, 2.25, 2.26). Их капсулы, толстые и плотные, стоят надёжным барьером, одевая плёнку снаружи защитным слоем – на пути ультрафиолета, испепеляющих лучей летнего Солнца, жары, сухого ветра, зимних морозов и других агрессивных факторов среды. Пожалуй, именно эти мелкие, плотно сомкнутые в несколько слоёв колонии и придают плёнкам характерную тёмную окраску. В тех местах, где на протяжении года влага чаще конденсируется на поверхности скал, в составе плёнок обильно разрастаются и нитчатые цианобактерии *Stigonema* cf. *panniforme* – их многоклеточные ветвящиеся нити также одеты прочными полисахаридными чехлами, окрашенными в багряно-бурые тона. Разрастаясь, они пронизывают слой капсульных колоний, придавая ему дополнительную структурированность и прочность. Как же все эти колонии микробов столь прочно удерживаются вместе? Этому способствует сеть из тонких

кристаллов кальцитов, которые отлагаются наружу от их матриксов – по мере роста плёнки, кристаллы срастаются, образуя обильно ветвящийся, прочный и упругий каркас.



Рис. 2.19. Группа небольших тёмных колоний *Gloeocapsa alpina*.

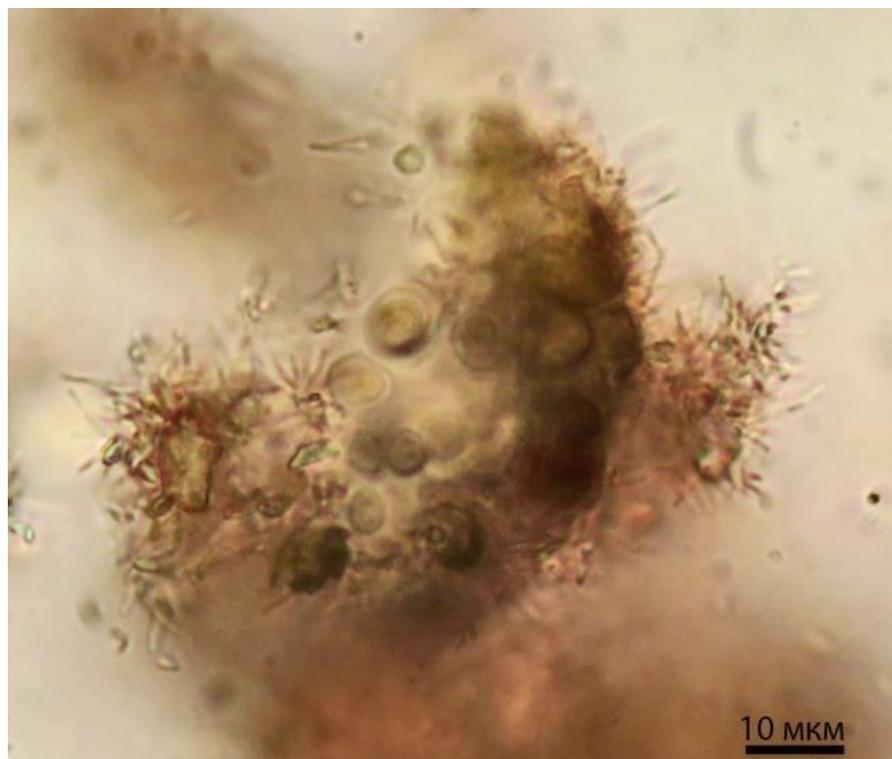


Рис. 2.20. Распавшаяся на модули (отдельные клетки в капсулах) крупная колония *Gloeocapsa alpina*. Из каждого модуля вскоре вырастет самостоятельная компактная колония.



Рис. 2.21. Небольшая компактная колония *Gloeocapsa alpina*.

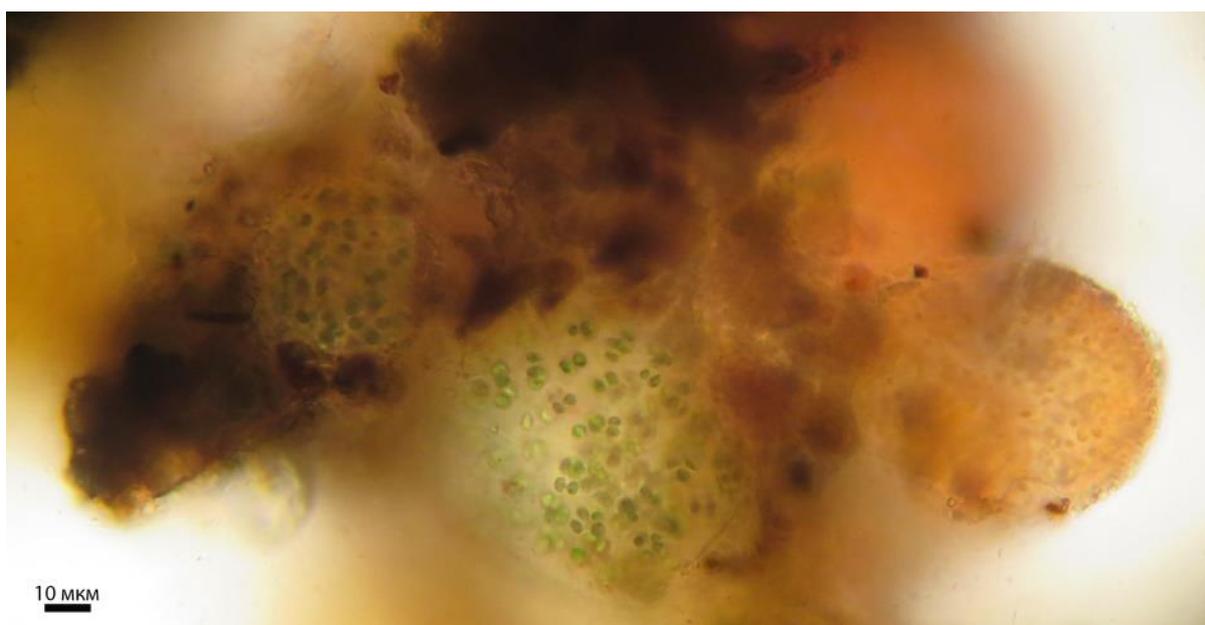


Рис. 2.22. Две зрелые колонии *Gloeocapsa atrata* (на переднем плане).

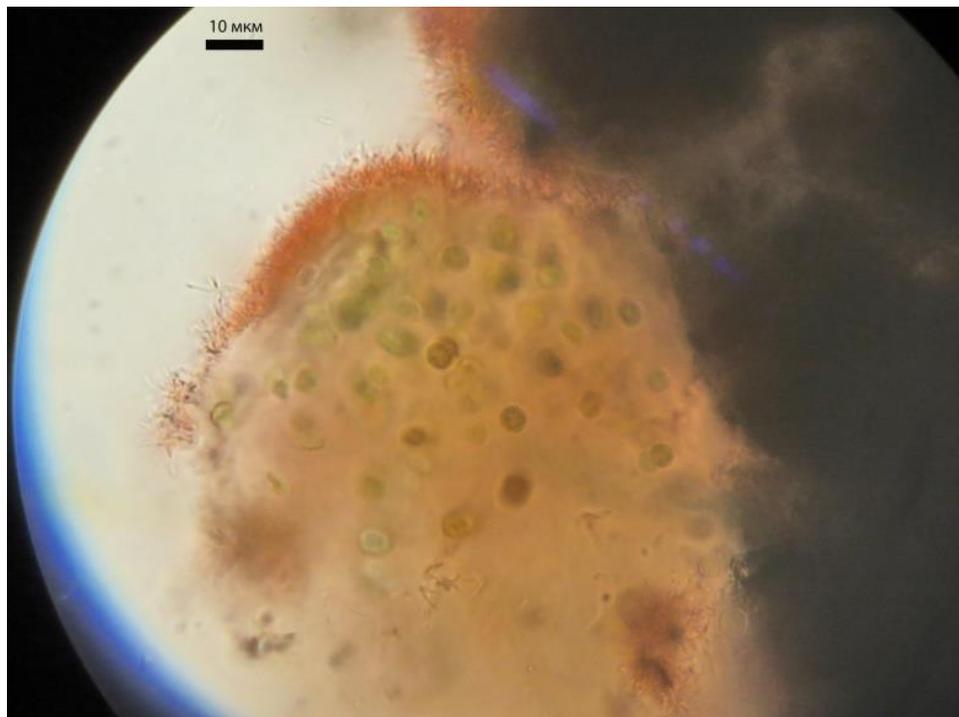


Рис. 2.23. Зрелая оконтуренная колония *Gloeothese rhodochlamys* (слева), справа видны тёмные колонии *Gloeocapsa alpina*.



Рис. 2.24. Молодая колония *Gloeocapsa violascea*.



Рис. 2.25. Зрелая компактная колония *Gloeocapsa alpina*.



Рис. 26. Небольшая компактная колония *Gloeocapsa compacta* (слева) и густая россыпь колоний *Gloeocapsa alpina*.

Конечно же, состояние колоний цианобактерий не может быть одинаковым на протяжении года и при разной погоде. В сильную продолжительную жару, невзирая на многослойность плёнок, колонии теряют до 40% объёма за счёт испарения воды. Клетки съеживаются и приобретают более тёмную окраску, окружающий их матрикс густеет. Во время дождя они очень быстро обводняются, чему способствует слоистая структура плёнок. Зимой, едва лишь Солнце нагреет поверхность скал и по ним начнёт сочиться талая вода из снежных шапок, плёнки снова оживают. Во всякий период, когда клеткам цианобактерий хватает воды и света, они фотосинтезируют, выделяя кислород. Особенно интенсивно это происходит весной, когда стремительно приходят потоки тепла и света, а воды от тающих снегов на горных склонах ещё очень много. Так что, даже когда деревья и кустарники мирно спят под зимними снегами, или ещё не проснулись весной, или уже готовятся ко сну осенью, чёрные поверхности камней и скал оказываются способны выделять кислород и поглощать CO_2 . А учитывая огромные суммарные площади таких плёнок, можно рассматривать их роль как значимую для процессов дыхания горных экосистем.

На рисунках 2.27–2.36 показан горный ландшафт. Часть отвесных скал окрашена вертикальными полосами тёмных потёков. Эти полосы представляют собой плотные по консистенции корки, очень прочно прилегающие к скале. В некоторых местах их поверхность может быть слегка чешуйчатой. В дождь и при мокром снеге они намокают и становятся хрящевато-скользкими. В сухую погоду по консистенции мало отличаются от камня. Эти полосы - живые корки, образованные многослойными сообществами колониальных цианобактерий.

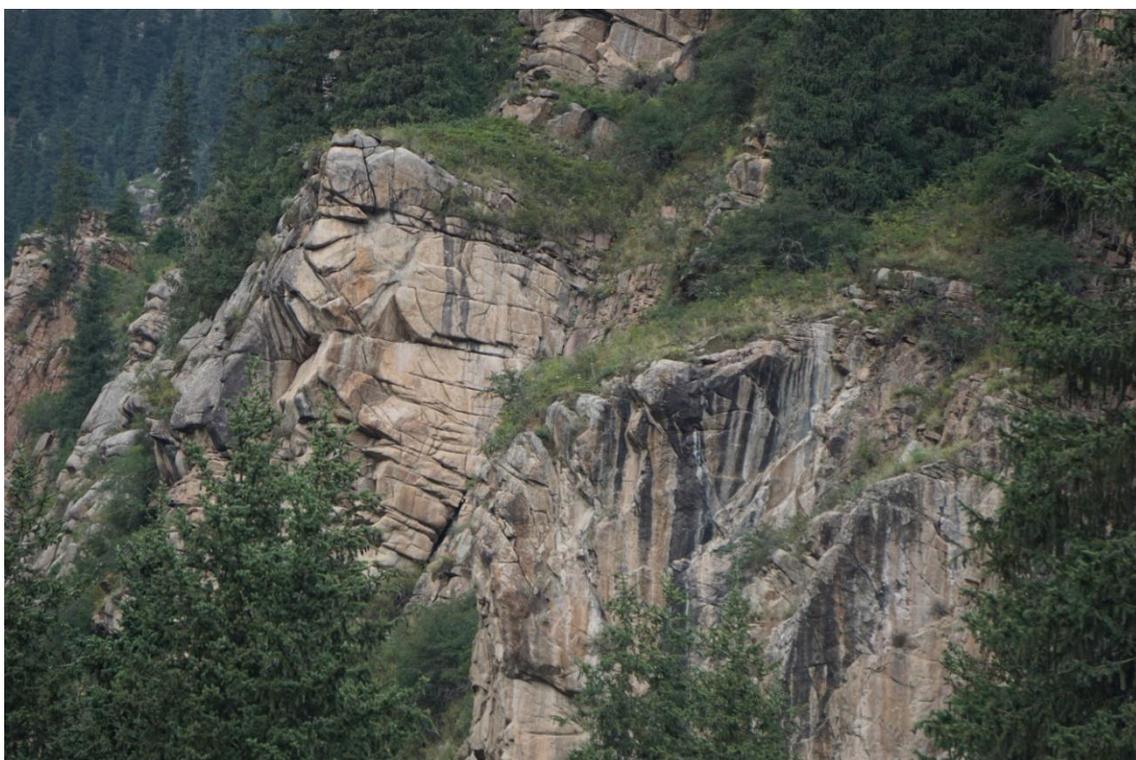


Рис. 2.27. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.



Рис. 2.28. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.



Рис. 2.29. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

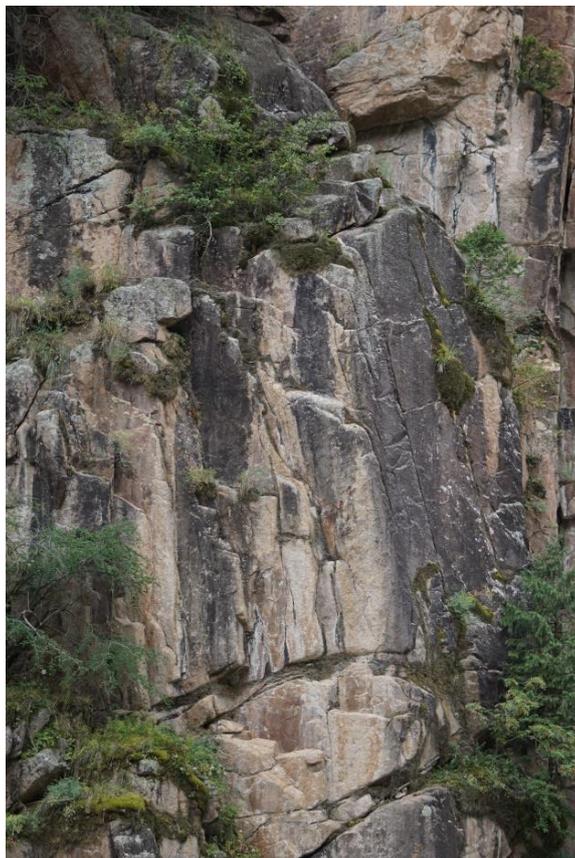


Рис. 2.30. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

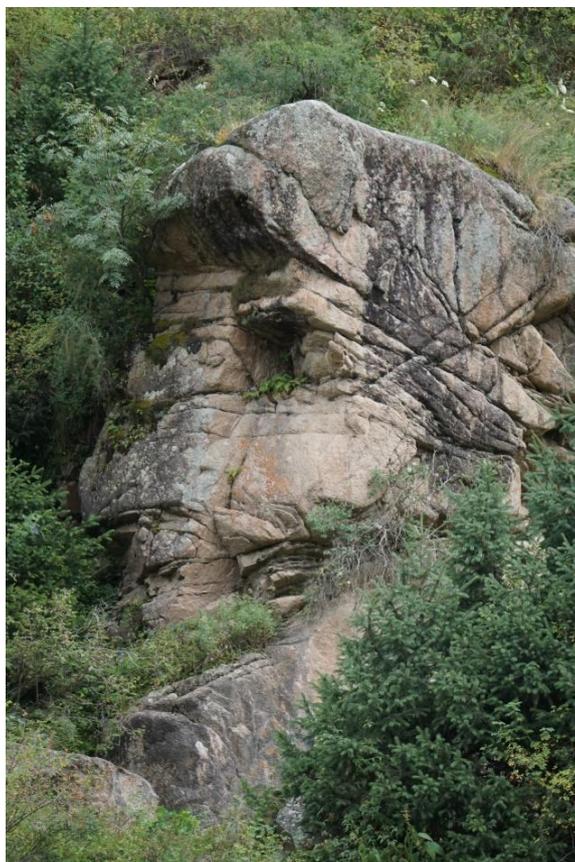


Рис. 2.31. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

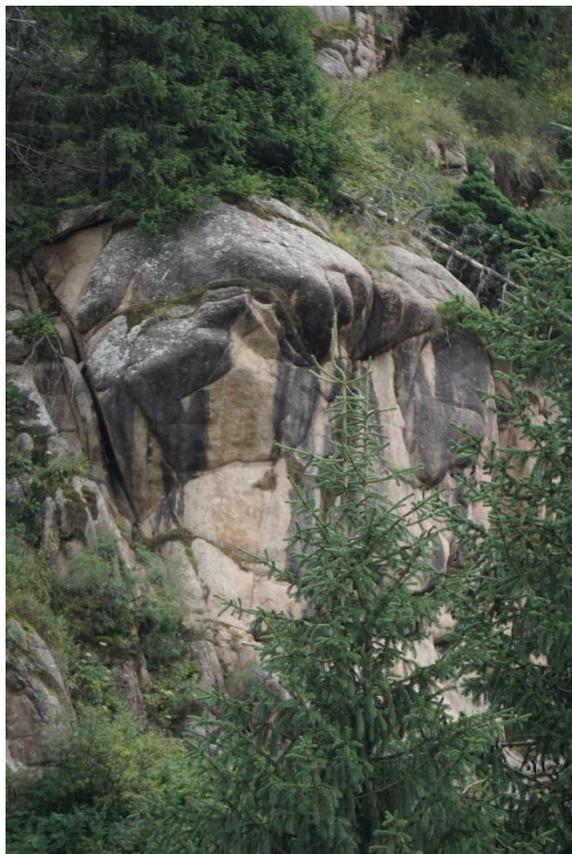


Рис. 2.32. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

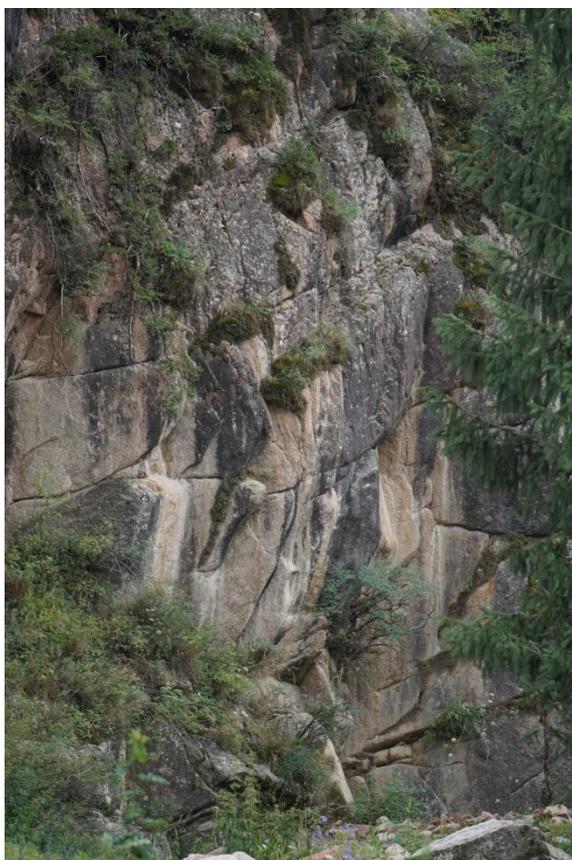


Рис. 2.33. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

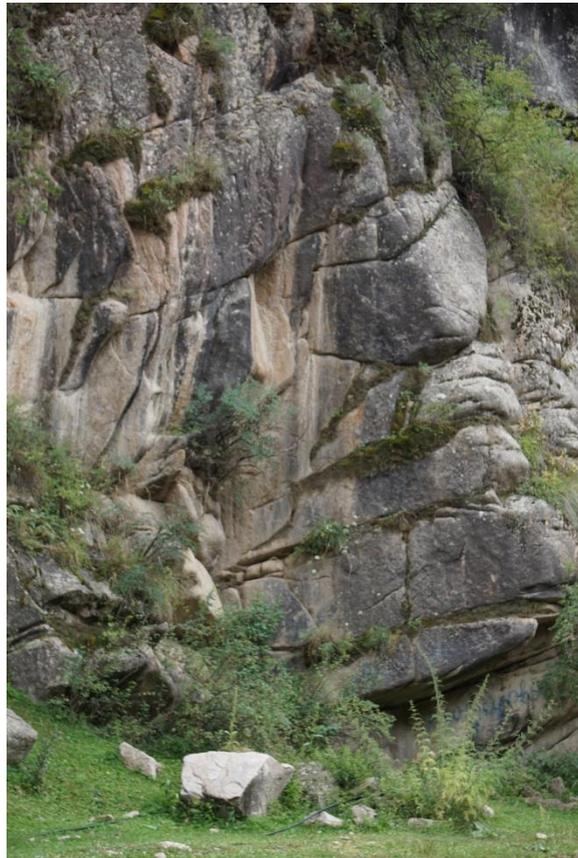


Рис. 2.34. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

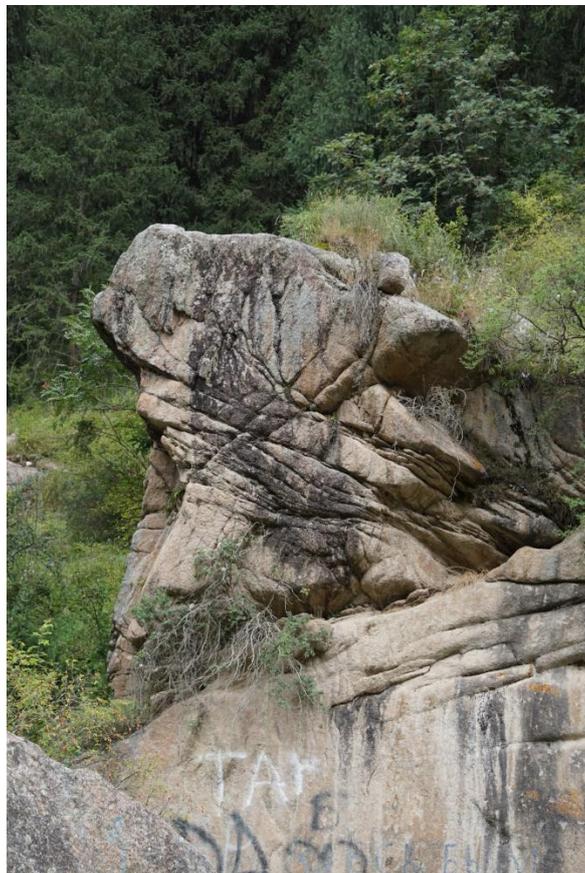


Рис. 2.35. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.



Рис. 2.36. Скалы, покрытые чёрными плёнками, построенными цианобактериями.

На рисунках 2.37–2.46 представлены цифровые снимки микромира, сделанные через мощный световой микроскоп. Фрагменты сообществ колониальных и нитчатых цианобактерий, формирующих тёмные плёнки на отвесных скалах. В природе они обладают хорошо организованной слоистой структурой. Однако, сфотографировать все слои одновременно через световой микроскоп - задача фантастическая, плёнку не просветить пучком света через конденсор микроскопа так, чтобы были контрастно видны все слои. Поэтому на снимках представлены дезинтегрированные, разрозненные участки чёрных плёнок, зато хорошо видны глобулы отдельных колоний, а также нити (трихомы) крупных ветвистых цианобактерий из рода *Stigonema*. В составе колоний разных видов, окрашенных в разные цвета согласно их экологическим адаптациям, хорошо различимы отдельные клетки цианобактерий, одетые в полимерные капсулы.

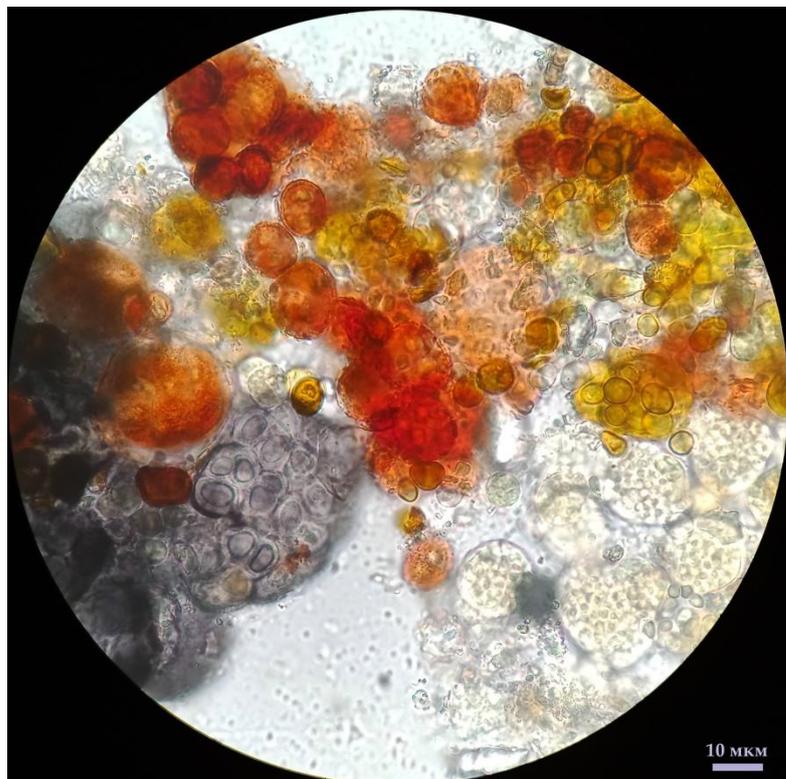


Рис. 2.37. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.



Рис. 2.38. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

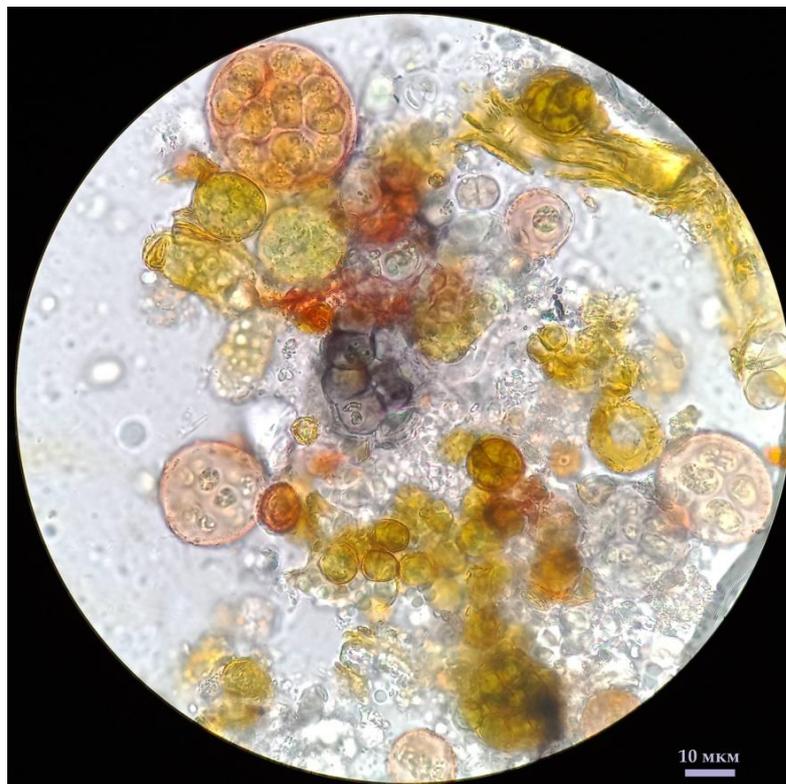


Рис. 2.39. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.



Рис. 2.40. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

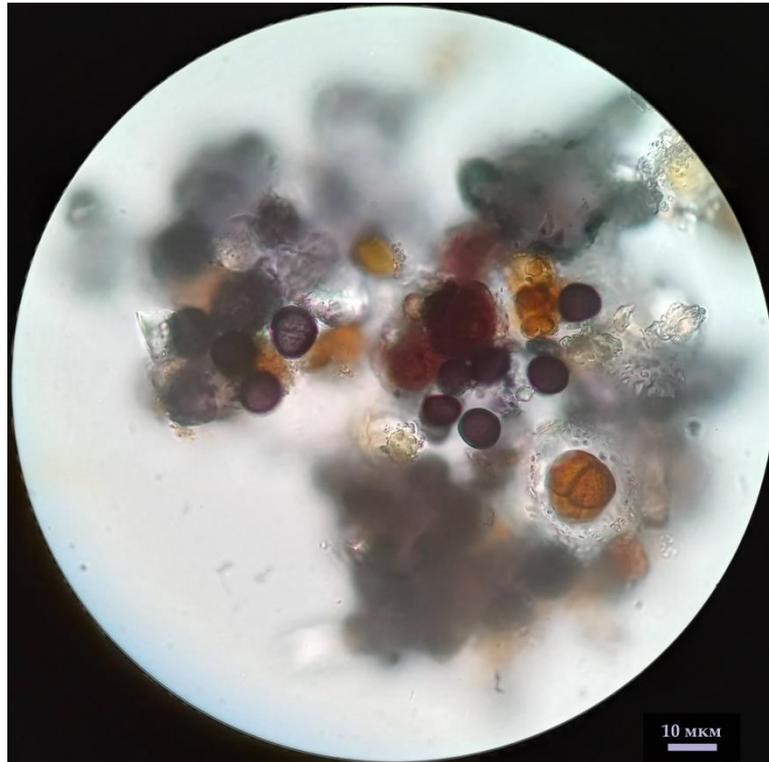


Рис. 2.41. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

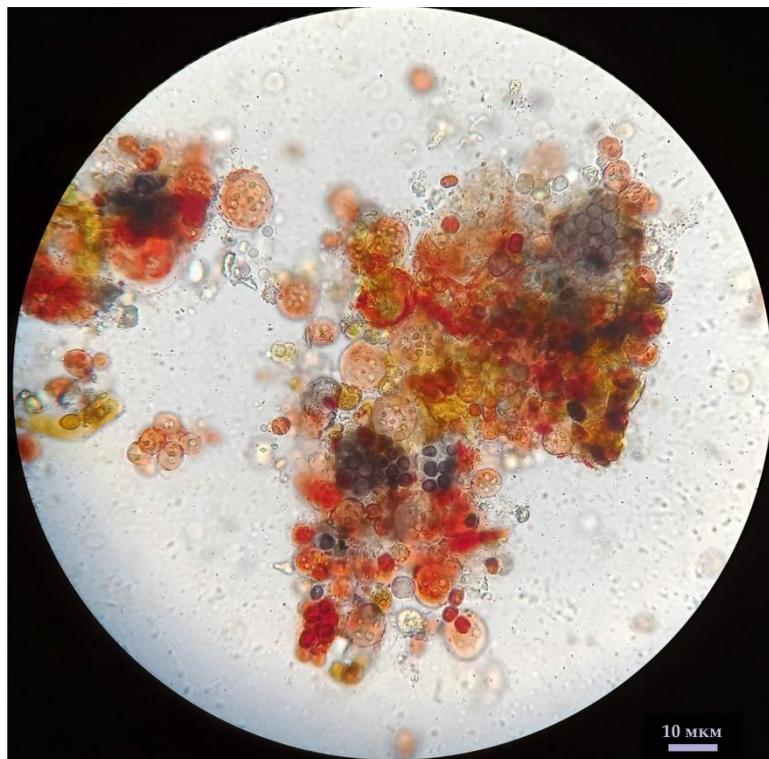


Рис. 2.42. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

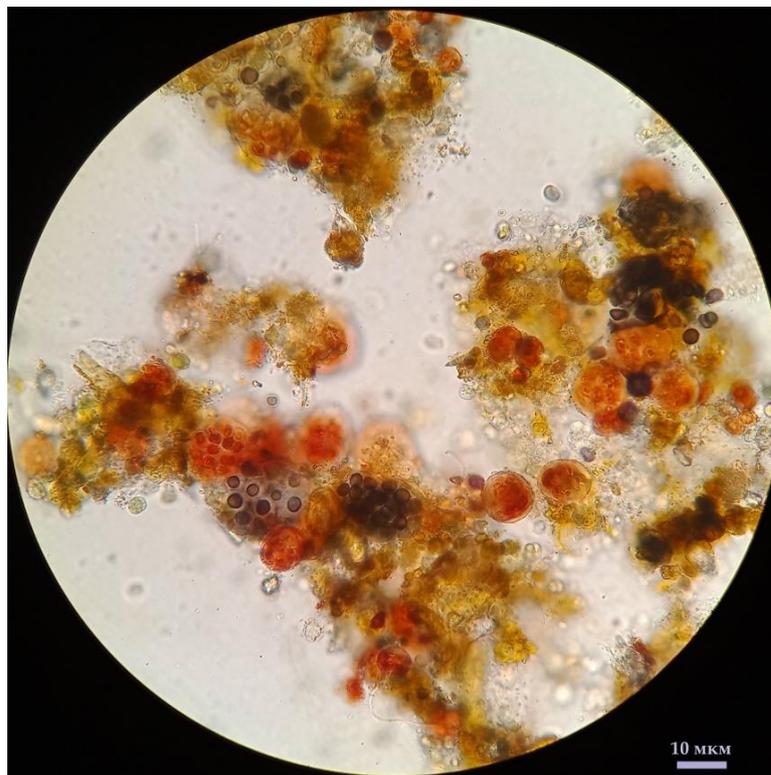


Рис. 2.43. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

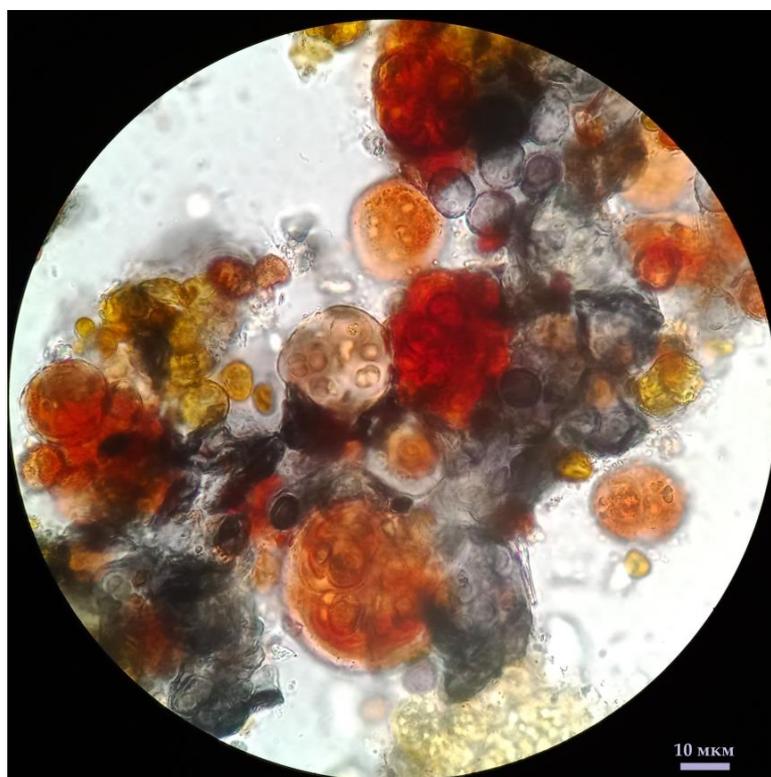


Рис. 2.44. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

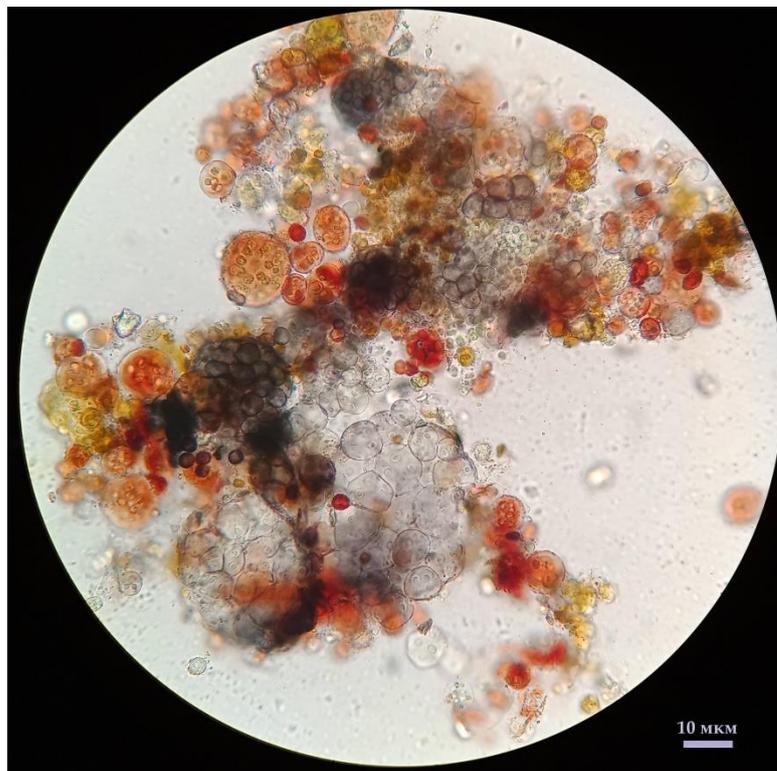


Рис. 2.45. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.



Рис. 2.46. Цифровой снимок разрозненного участка многослойной чёрной плёнки со скал, демонстрирующий разнообразие окрасок и структуры колоний и трихомов (нитей) цианобактерий.

Заключение

Чёрные плёнки жизни. В Кыргызстане они распространены повсюду. Эти тёмные полосы вертикальных натёков покрывают как складчатые скалы по лесистым склонам гор, так и просто отвесные скалы, что множеством зубчатых обнажений покрывают склоны в степях, и даже в пустынях. Эти структуры, сотканные многими видами цианобактерий, образующих колонии, необыкновенно живучи. Даже при максимальной потере влаги, превышающей 80% от её оптимального содержания, плёнки не разрушаются. А стоит прийти туману, дождевой влаге, подтаять снегу в оттепель, подняться испарениям горного ручья – как плёнки оживают снова. Вода с огромной скоростью впитывается слоями заснувшего на жаре и сухости сообщества, распространяясь по тончайшим щелям между колониями – от чёрного слоя к алому, далее растекается в золотистый, из него поступает в светло-зелёный, и глубже – в интенсивно-синезелёный, плотно покрывающий все неровности скалы, практически вырастающий в поверхность камня. Полисахаридные матрицы напитываются водой всего за десятки минут, набухают, отфильтровывая и передавая воду клеткам – и колонии стремительно оживают. Их не убивают ни ультрафиолет солнца, ни перепады температуры, ни долгое отсутствие влаги.

Это явление, с одной стороны, очень масштабное, ибо такие плёнки можно найти в горах Кыргызстана практически повсюду – они успешно растут и на голой скале, и под мозаикой из лишайников. Вернее, создают для них на этой голой скале первичный слой жизни, на котором им проще сорганизоваться для активного роста. Плёнки дышат, их цианобактерии осуществляют фотосинтез уже при минимально комфортных для этого условиях по температуре, освещению и обводнению, и выделяют кислород – газ, необходимый для дыхания мириадом других существ. В толще плёнок происходит захоронение атмосферного CO₂ и отлагаются карбонаты. Последние, в том числе, служат гибкой и прочной скелетной основой для архитектуры этих сообществ. А ещё они удерживают скалы от разрушения – конечно, по мере сил и возможностей, но сразу в миллиардах мест одновременно. Если там, где плёнок нет, по мельчайшим трещинам работают обычные механизмы выветривания, то в тех местах, где они есть, матрикс нижних колоний эффективно заклеивает эти трещины, а остальные слои стабилизируют поверхность камня, не давая новым трещинам появляться [20, 21, 22]. Полезность плёнок очевидна. Растут они при этом совершенно бесплатно.

С другой стороны, как видно из описаний в этой главе, эти плёнки организованы довольно тонко, но отнюдь не хрупко. По сути, имеет место великолепно выстраиваемая, саморазвивающаяся и сбалансированная внутри себя, крайне живучая структура на основе биополимеров. И нам, людям, есть, чему у неё поучиться.

ГЛАВА 3.

Бессмертная донная экосистема озера Чатыр-Куль

Большая часть территории Кыргызстана покрыта горами. Здесь есть скалистые перевалы и равнины между ними, раскинувшиеся на солидные по масштабам просторы. И равнины эти покрывают степи, альпийские степи, альпийские луга и, если забраться повыше, им на смену приходят корбезиевые и другие пустоши, а ещё выше их сменяют высокогорные пустыни. Чем выше поднимаешься по трассе на машине в горы, тем отчётливей злаково-разнотравная растительность альпийских лугов, пестреющих летом мириадами красок цветения, сменяется низкорослой сизоватой растительностью пояса эукриофитных подушечников и низкотравных лугов с пятнами степей [23]. Больше всего этот пояс напоминает горную тундру: здесь повсюду низкие кочки с торчащими из них тонкими злаками (рис. 3.1, 3.2). Основная форма растительности в этом поясе - низкие кустарнички с очень густым ветвлением, покрытые снаружи плотно сомкнутыми пучками кожистых листочков. Они хорошо задерживают влагу, не позволяя ей испаряться на большой высоте. На просторах этих лугов тоже есть своё цветение в летнюю пору, но смотрится оно скромнее, хотя некоторые растения и поражают своим обликом.

Взглянем на подушечные луга в Чатыр-Кульской впадине, что пролегла среди перевалов Внутреннего Тянь-Шаня, в Ат-Башинском районе Нарынской области. Эта равнина раскинулась на высотах около 3530 м, вблизи границы с Китаем. Посреди пообсохших к лету каменистых русел нешироких речек, что извилистыми петлями пересекают эту равнину, в июле расцветают высокие, не меньше



Рис. 3.1. Пейзаж, характерный для пояса эукриофитных подушечников и низкотравных лугов в районе озера Чатыр-Куль.



Рис. 3.2. Фрагмент растительного ландшафта, характерного для пояса эукриофитных подушечников и низкотравных лугов в районе озера Чатыр-Куль.

полуметра, мохнатые растения-башни, целиком покрытые длинными тонкими колючками. Это шмальгаузенция гнездистая (*Schmalhausenia nidulans*) (рис. 3.3) из семейства сложноцветных, дальний родственники репейника.



Рис. 3.3. Цветущая шмальгаузенция гнездистая (*Schmalhausenia nidulans*), выросшая в характерном для неё биотопе - высохшем каменистом русле весенней речушки.

Крупные лиловые цветы собраны в компактную округлую верхушку башни, тоже укутанную в тонкие колючки, а наиболее крупные перистые листья спускаются на камни в нижней части растения, образуя разлапистую розетку. Эти башни растут здесь группами и поодиночке - кроме них на голых россыпях серых камней, по которым весной неслись талые воды, не растёт больше никто.

Конечно, пестрота цветения летом здесь уже не та, что на просторах альпийских лугов, раскинувшихся в несколько менее высокогорных долинах, но и здесь проявляется своя обширная палитра красок. Почва здесь - бежево-розовые глины, их поверхность в июле растрескивается на солнце, подобно такыру. Основная форма растительности - небольшие кочки, плотно и густо сотканые растениями-подушками - акантолимоном Гедина (*Acantholimon hedinii*) (рис. 3.4) и невысокими злаками с тонкими колосками. Среди кочек в конце июля цветёт мытник (*Pedicularis dubia*) - тут и там, по участкам с растрескавшимся суглинком, светлеют россыпи невысоких «свечек» (рис. 3.5) этого растения из семейства норичниковых, отличающегося крупными бело-жёлтыми цветами. На них кормятся нектаром шмели и земляные пчёлы. Синий цвет проявлен рассеянными проблесками среди сизой зелени злаков и подушек - тонкими изящными цветками горечавки Карелина (*Gentiana karelinii*) (рис. 3.6), сами кочки-подушки густо покрываются в эту пору мелкими цветками - они у акантолимона сиренево-розовые. Насыщенно жёлтым сияют цветы бузульника нарынского (*Ligularia narynensis*) (рис. 3.7), приподнимающиеся на крепких стеблях над землёй меж кочками. А у самой земли распускаются компактные, прижимающиеся к отвердевшему суглинку соцветия скерды (*Crepis* sp.) (рис. 3.8) - их желтизна более светлая.



Рис. 3.4. Кочка-подушка, сформированная основной формой растительности в этом поясе - акантолимоном Гедина (*Acantholimon hedinii*). Растение цветёт.



Рис. 3.5. В конце июля по участкам с растрескавшимся суглинком цветёт мытник (*Pedicularis dubia*), у него крупные бело-жёлтые цветы.



Рис. 3.6. Синий цвет проявлен в ландшафте рассеянными проблесками среди сизой зелени злаков и подушек - тонкими изящными цветками горечавки Карелина (*Gentiana karelinii*).



Рис. 3.7. Насыщенно жёлтым сияют цветы бузульника нарынского (*Ligularia narynensis*), приподнимающиеся на крепких стеблях над землёй меж кочками.



Рис. 3.8. У самой земли распускаются компактные, прижимающиеся к отвердевшему суглинку соцветия скерды (*Crepis* sp.).

Но главным достоянием равнины является озеро Чатыр-Куль - огромный пресный водоём, собирающий в себя талые воды с горных хребтов Ат-Баши и Торугарт-Тоо - и летнюю воду с неба, приходящую порой прямо с облаками в распадок меж этими перевалами, но чаще - с короткими ливнями или же с градом. Озеро это протяжённое и довольно обширное, площадь его поверхности составляет немногим более 160 км². Это озеро - третье по величине в Кыргызстане. Максимальная глубина, зафиксированная здесь, составляет 16,5 м. С севера берега скалистые, склоны перевала уходят прямо в воду. С прочих сторон озеро окружают уже описанные нами горные луга. Летом оно немного пересыхает за счёт испарения воды на палящем свете солнца, и вдоль берегов образуется топкая ильно-глинистая полоса осушки шириной до 10 м (рис. 3.9), густо покрытая водными травами, выброшенными сюда накатными ветровыми волнами.



Рис. 3.9. Берег озера Чатыр-Куль. Видна полоса обсохшего летом топкого дна, окаймляющая озеро.

Именно эти травы и формируют основу уникальной экосистемы озера, покрывая дно его обширных мелководий (рис. 3.10). Среди них наиболее массовыми являются рдесты (рис. 3.11, 3.12): *Potamogeton pectinalis* и *Potamogeton filiformis*. Исключительно редко в озере встречается также уруть (*Ceratophyllum* sp.). Водный лютик (*Ranunculus natans*) и водный тысячелистник (*Myriophyllum spicatum*) были отмечены нами в совсем незначительных количествах и только на глубинах менее полуметра.

Климат в этом высокогорном районе суровый, и условные летние месяцы здесь - июль и август. Однако даже летом, суховатым и пасмурным, дневная температура по берегам составляет +15...+20 °С, а ночью - от +4...+6 °С и до

0...-10 °С. Летом здесь случаются ночные заморозки [24]. Зимой на равнину выпадают снега и лежат слоем до двух метров, укутывая кристаллическим холодом все высохшие к осени растения, а высыхает здесь большинство их видов, кроме подушковидных акантолимонов, да и те к осени обретают желтовато-бурую окраску и подсыхают своим наружным мелколистным слоем. Зимой дуют ледяные ветры, морозы легко доходят до -50 °С.



Рис. 3.10. Ландшафт донной растительности, сформированный рдестами на обширных мелководьях озера Чатыр-Куль.

Ещё осенью поверхность озера покрывается льдом, толщина которого за долгие зимние месяцы может достигать до полутора метров. Таким образом, обширные мелководья озера Чатыр-Куль, раскинувшиеся в его южных и юго-восточных областях, промерзают до дна. Образуется толстый ледяной щит, начинающий таять с поверхности только в июне. Ещё в первые дни календарного лета поверхность озера искрится белоснежным кристаллическим льдом. Отметим, что и летом, после стаивания ледяного панциря, вода в озере нагревается не сильно. В третью декаду июля 2023 года, в ходе наших исследовательских работ на мелководьях этого озера, температура воды составляла около 11 °С.

Итак, мы уже упомянули о том, что на илистом дне озера в массе произрастают водные травы: с поверхности их не видно, весь жизненный цикл этих растений происходит в толще воды, а их стелящиеся и укореняющиеся стебли расползаются в поверхностном слое донных отложений. Эти травы обладают длинными и узкими, уплощёнными листьями, на которых постепенно формируется обрастание из микроорганизмов. Отметим, что рост трав на мелководьях начинается летом, из семян, упавших на дно прошлой осенью.



Рис. 3.11. Рдесты, растущие на мелководьях озера Чатыр-Куль.



Рис. 3.12. Разреженная поросль рдестов на дне озера, видны живые побеги текущего года - и отмершие, посветлевшие прошлогодние побеги, покрывающие илистое дно.



Рис. 3.13. Группа живых клеток подвижной диатомеи *Navicula veneta*.

По мере развития их вертикальных стеблей и листьев, на них очень постепенно начинает развиваться сообщество из микроводорослей и цианобактерий. Разнообразие этих микроскопических существ на травах, в целом, не велико. Здесь в большом количестве развивается один вид диатомей, и это, в частности, *Navicula veneta* (рис. 3.13) - пресноводный, имеющий преадаптации к развитию в слабо солёной воде.

Из числа цианобактерий на травах были отмечены 5 видов. Из них самым массовым является *Chamaesiphon incrustans*: клетки этого вида имеют овально-цилиндрическую форму, окрашены в интенсивно-синезелёный цвет и прикрепляются к поверхности эпидермиса листьев трав с помощью коротких полисахаридных дисков (рис. 3.14). Размножается этот микроб так: верхушка клетки отшнуровывается в виде шарика, отделяется от материнской клетки и превращается в экзоцит - специализированную клеточку для расселения. Та падает на субстрат, выделяет собственный диск для прирастания к нему, и принимается расти в самостоятельный продолговатый одноклеточный таллом. Хамесифон - одноклеточная цианобактерия, но его клетки, размножаясь, выстраивают на эпидермисе листьев изогнутые линии, а те, в свою очередь, формируют замысловатый орнамент, плотность которого растёт со временем.

Среди хамесифонов развиваются - местами массово - колониальные поселения из одноклеточных зелёных микроводорослей *Chlorococcum* aff. *Costatozygotum* (рис. 3.15). Это микрофиты образуют свой сложный орнамент, часто перемежающийся с хамесифоновым (рис. 3.16, 3.17).

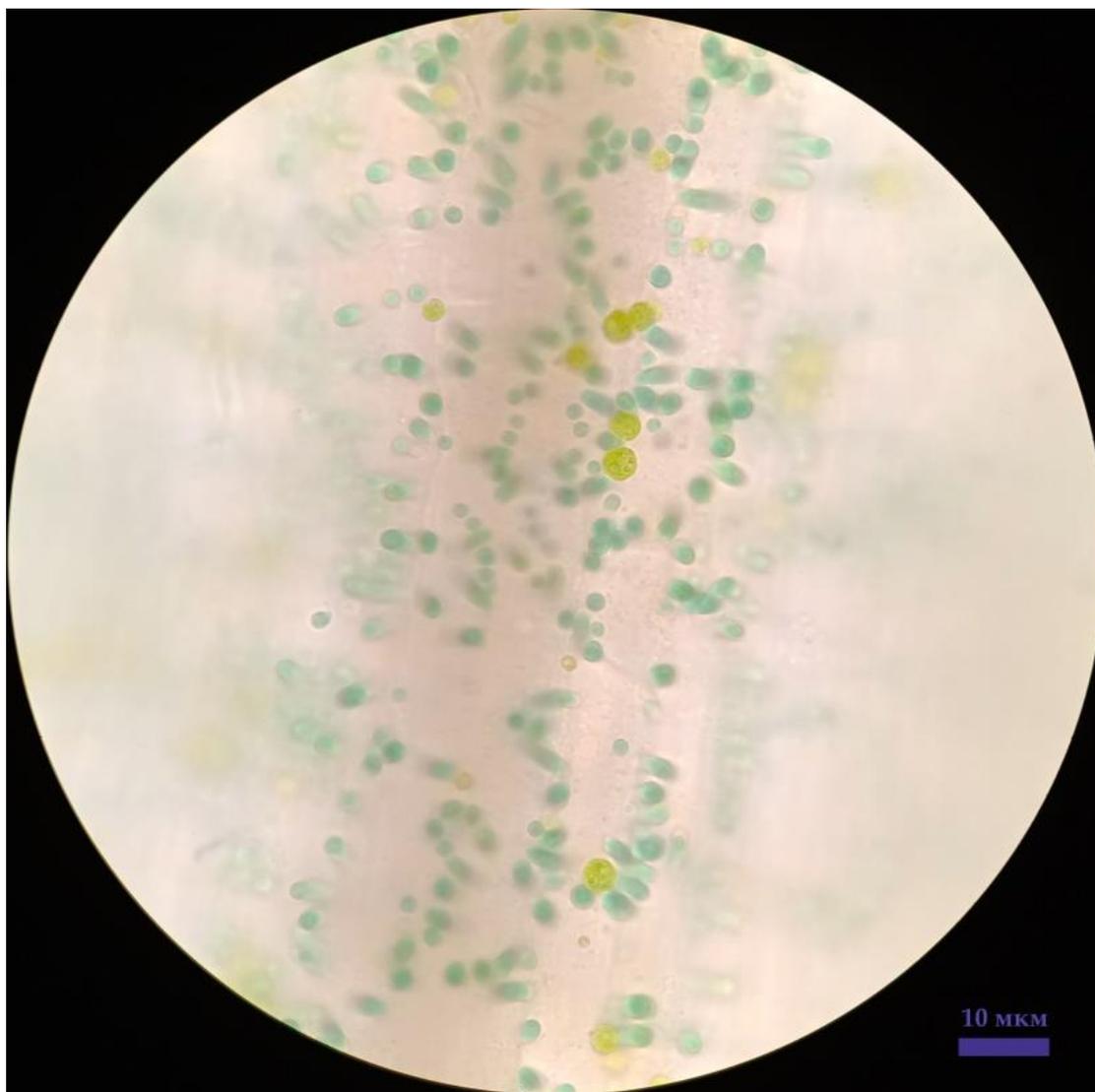


Рис. 3.14. Участок поверхности эпидермиса отмирающего листа рдеста, обильно заселённый цианобактериями *Chamaesiphon incrustans*. Они селятся и формируют орнаменты и на живых, зелёных листьях, но там их клетки видны менее контрастно.

Ещё 4 вида цианобактерий относятся к нитчатым, или трихомным формам. Среди них два обладают подвижностью и скользят по эпидермису трав, а также поднимаются над ним, продолжая скользить. Они формируют своеобразный слой подвижных, очень тонких нитей на поверхности стеблей и листьев, различимый невооружённым глазом как тонкая мутновато-белёсая оболочка мощностью до 1-2 мм. Это виды *Phormidium amoenum* (рис. 3.18) и *Ph. autumnale*. Первый из них выступает основным компонентом этого полупрозрачного слоя, который можно было бы назвать и «спутанным», или же войлочным, если бы нити (трихомы) этих цианобактерий не находились в постоянном скользящем движении. Второй вид в обрастании представлен незначительно. Добавим к этому, что клетки диатомеи *N. veneta* активно движутся не только по эпидермису, но и по трихомам этих цианобактерий, что дополнительно усложняет структурно-функциональную организацию такого микрообрастания.

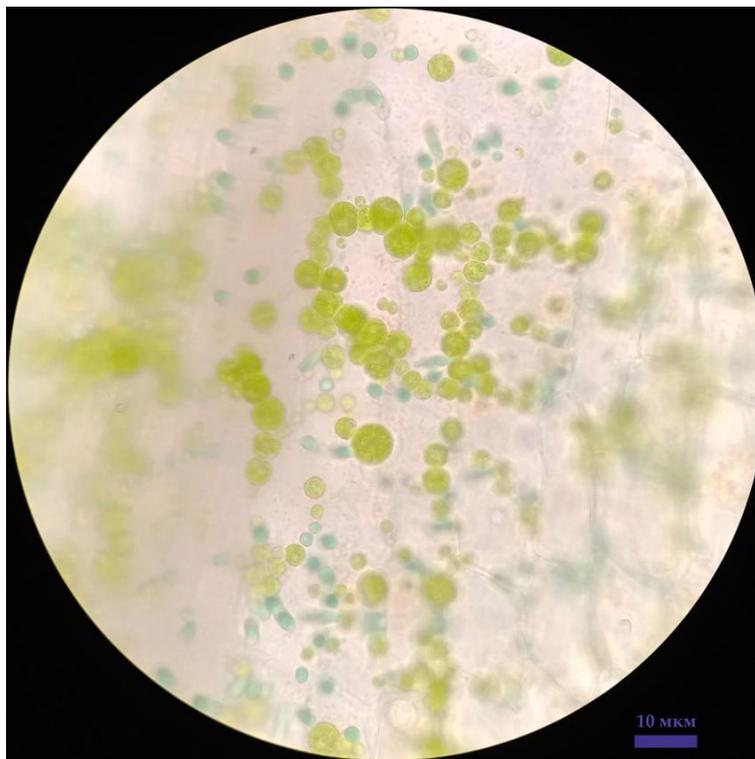


Рис. 3.15. На этом участке эпидермиса отмирающего листа водной травы совместно развиваются колониальные поселения цианобактерии *Chamaesiphon incrustans* и зелёной микроводоросли *Chlorococcum* aff. *costatozygotum*.

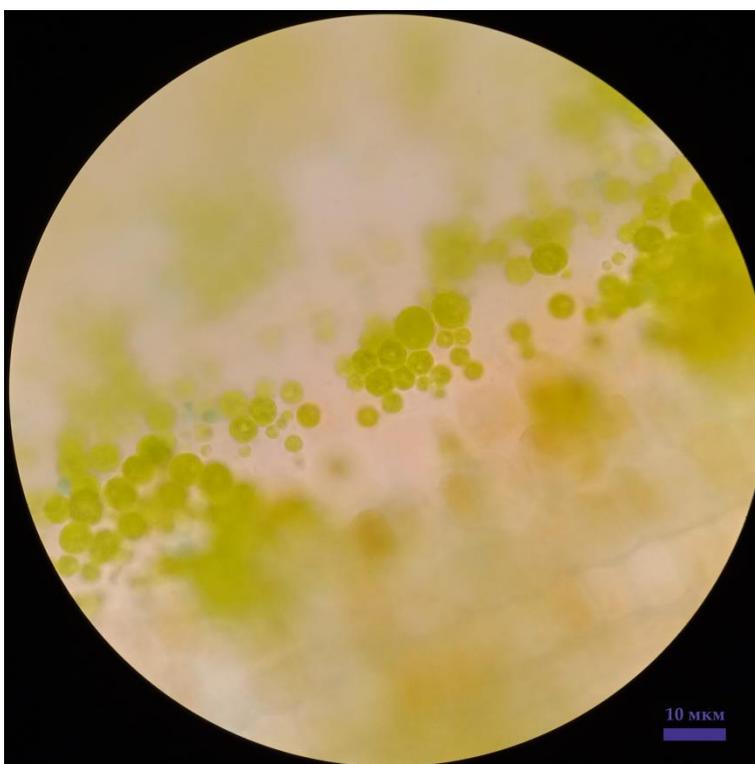


Рис. 3.16. Фрагмент колониального поселения эпифитной зелёной микроводоросли *Chlorococcum* aff. *costatozygotum* на поверхности кутикулы отмирающего листа рдеста.

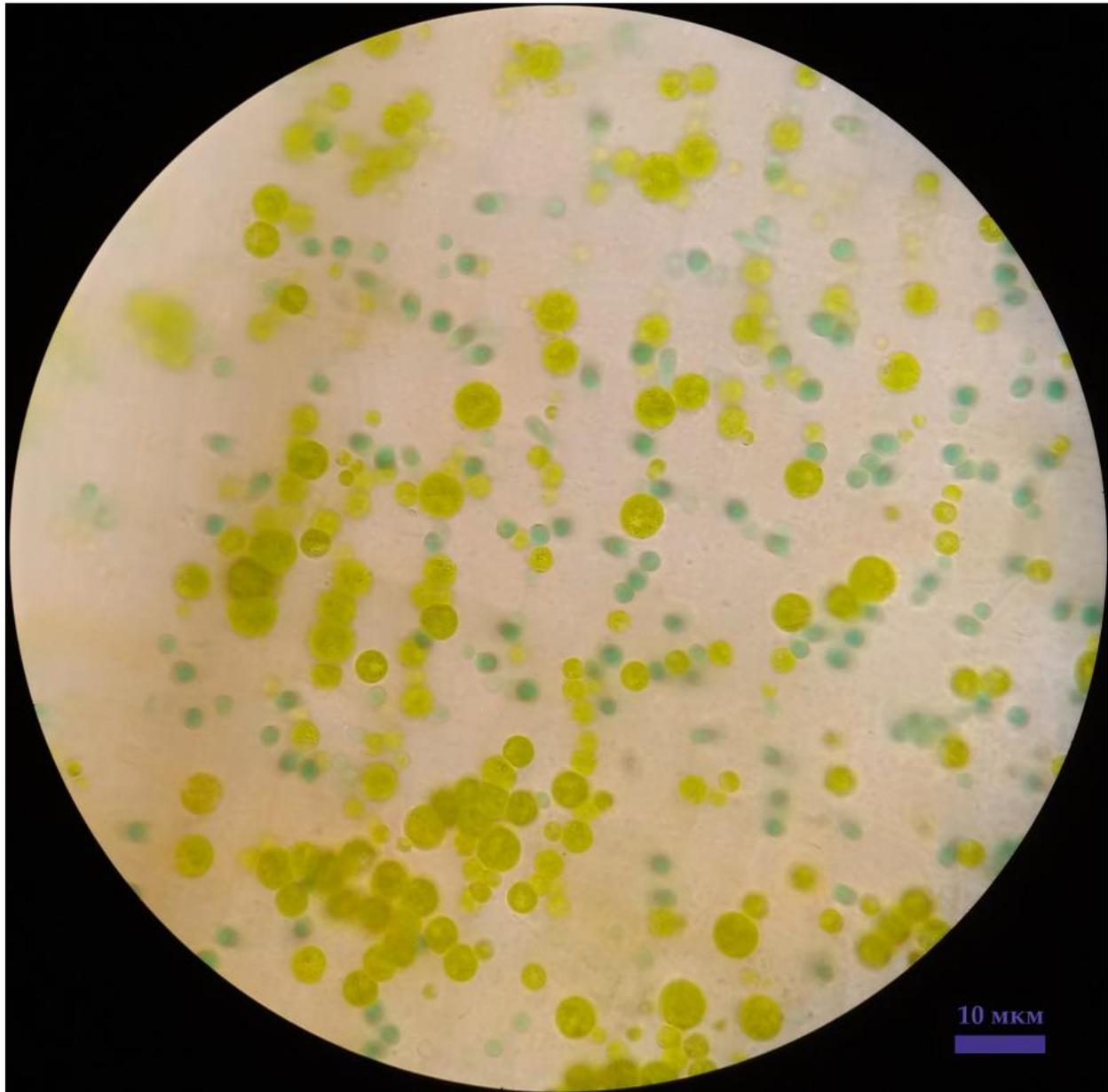


Рис. 3.17. Совмещённые колониальные поселения цианобактерии *Chamaesiphon incrustans* и зелёной микроводоросли *Chlorococcum* aff. *costatozygotum*. У каждого вида свой характер формируемого клетками орнамента.

Четвёртый вид цианобактерий ведёт неподвижный образ жизни: его тонкие трихомы начинают развитие с того, что гормогонии, на которые они распадаются при размножении, прирастают к эпидермису краевой клеткой. Гормогонии - короткие фрагменты трихомов цианобактерии, состоящие из нескольких клеток и образуемые для размножения и расселения нитей. Этот вид - *Heteroleibleinia ucrainica* (рис. 3.19) - формирует небольшие дерновинки ближе к концам листьев, на участках эпидермиса, свободных от других микрофитов.

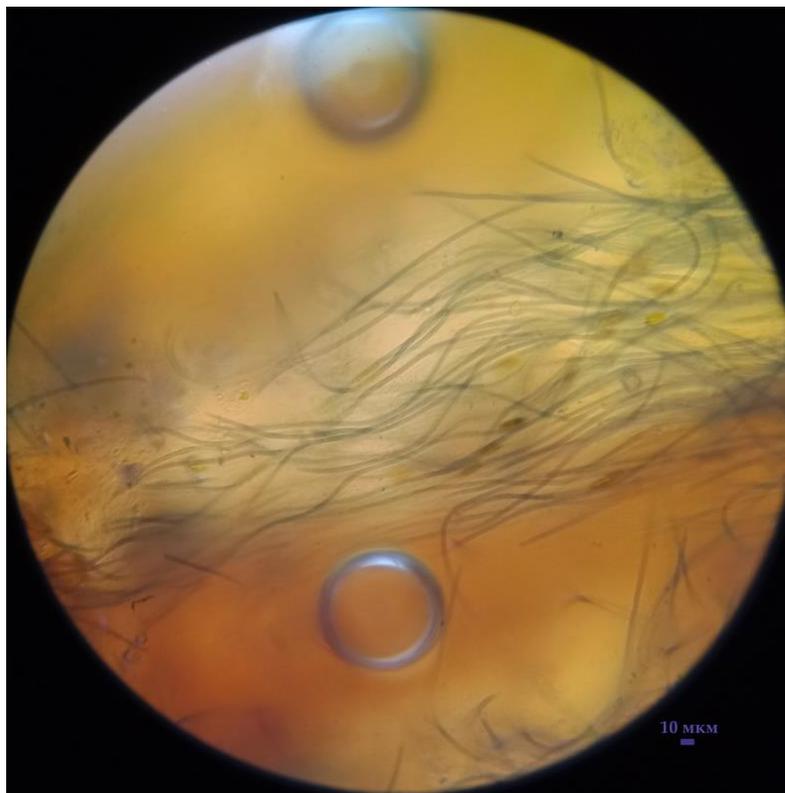


Рис. 3.18. Густое переплетение подвижных трихомов цианобактерии *Phormidium aтоенит* на поверхности живого листа рдеста.

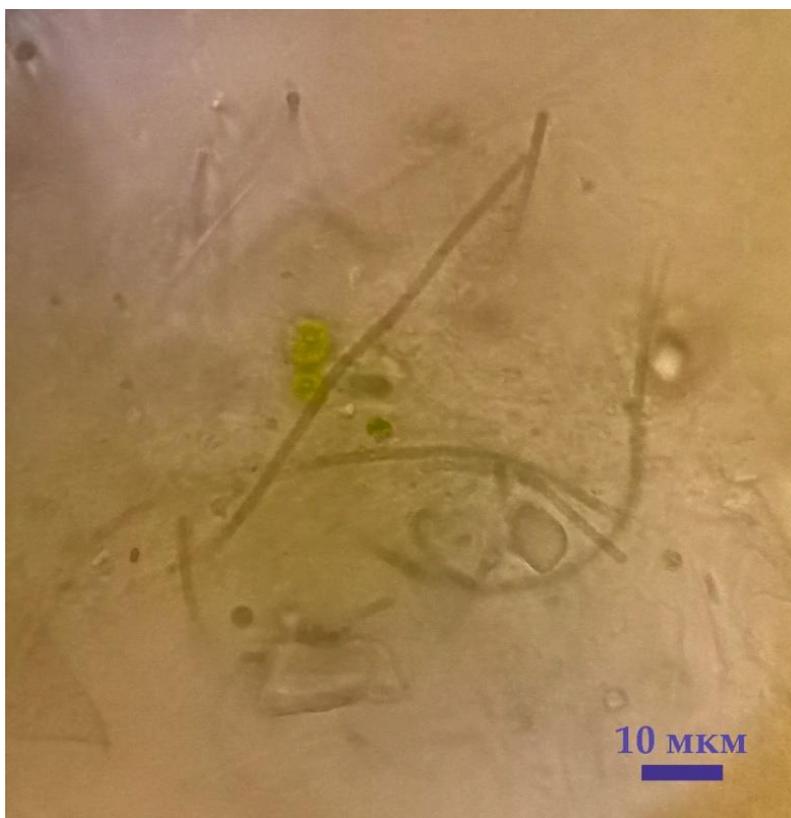


Рис. 3.19. Небольшая разреженная куртинка тонких трихомов эпифитной цианобактерии *Heteroleibleinia ucraïnica* на поверхности кутикулы листа рдеста.

Наконец, пятый вид цианобактерий - *Cylindrospermopsis raciborskii* (рис. 3.20) - размещает свои немногочисленные трихомы также на поверхности эпидермиса листьев рдеста.



Рис. 3.20. Тонкий трихом цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii* (слева, длинный, вертикально расположен на снимке).

Отвлечёмся немного от микромира и коснёмся существ, значительно более крупных по размеру. Рачки-амфиподиты, они же бокоплавы, массово населяют дно

озера. Здесь обитает один вид - *Gammarus alius*, ведущий абсолютно всеядный образ жизни. Если зайти в озеро в гидрокостюме и с камерой для подводной съёмки, то эти небольшие, до полутора сантиметров длиной, рачки немедленно примутся атаковать и ваш костюм, и оборудование и, в особенности, открытые части тела. Собственно, в массовом развитии этого рачка и кроется причина отсутствия в озере Чатыр-Куль какой-либо рыбы. При попадании икры в эти воды она оказывается моментально съедена вездесущими бокоплавами. Они же с аппетитом потребляют в пищу и измельчают самые разные органические фрагменты: панцири личинок хирономид, личинок и молодь мелких двустворчатых моллюсков, коих в озере было ранее описано целых два вида: *Odhneripsidium chatyrkulense* и *Cyclocalyx* sp. Однако, омертвевшую поздней осенью растительную массу эти рачки едят явно без восторга - дно озера на мелководьях покрыто большим количеством прошлогодних побегов рдестов.

Давайте рассмотрим процесс, делающий такие структуры, как рдесты озера Чатыр-Куль, условно бессмертными. Дело в том, что нижние листья на побегах этих подводных растений далеко не всегда доживают до осени. Они постепенно желтеют ещё летом, в процессе нарастания верхних листьев, более свежих и зелёных. Но у них на поверхности живут микрофиты, и как раз именно они не дают этим листьям отмереть окончательно. В то время, как эпидермальные клетки листа желтеют и поверхность защитной кутикулы над ними растрескивается, трихомные цианобактерии, в частности *Phormidium amoenum*, проникают в эти трещины и разрастаются между медленно отмирающими клетками эпидермиса. Здесь они формируют переплетения в виде протяжённых волокон, и, тем самым, удерживают лист от разрушения. В то же время диатомеи *Navicula veneta* тоже заползают в трещины кутикулы и, находя себе «уютные местечки» между постепенно отмирающими клетками губчатой ткани листа, принимаются там размножаться, формируя густые колониальные поселения. Далее трихомные цианобактерии обоих видов *Phormidium* и *Cylindrospermopsis raciborskii* проникают в сосудистую систему листа, и там размножаются ещё активней.

В результате этой внутрилистовой колонизации получается структура, сохраняющая каркасную основу отмершего листа, заполняющая его внутренние пространства, плотно покрывающая его поверхность - и, что наиболее важно, продолжающая функционировать в рамках экосистемы озера как фотосинтезирующая единица размером с лист, производящая первичное органическое вещество, биологически активные вещества, утилизирующая растворяющийся в воде атмосферный CO₂ и т.д. То есть лист отмер, но «дело его живёт». С третьей стороны, рдесту от такого листа, сотканного на растительном каркасе из микрофитов, никакой пользы уже нет.

Когда приходит осень и на озере начинает становиться лёд, и мелководные области промерзают до дна, в клетках рдестов - как в живых, так и в отмерших - начинают образовываться ледяные кристаллы. Они разрывают их оболочки и

разрушают каркасные структуры микробитных сообществ. С приходом весны эти скелеты листьев, потерявшие свою каркасную функцию, просто рушатся на дно.

А где же прячутся микробиты, как они переживают долгую холодную зиму и ледяной панцирь? Фокус в том, что наибольшая часть диатомей, некоторых цианобактерий и даже минимум зелёных хлорококковых водорослей постоянно живёт в верхнем слое рыхлого ила, покрывающего дно. Здесь, кроме *Navicula veneta*, обитает ещё несколько видов диатомей. Однако, основная функция по структуризации микрочастиц поверхностного слоя осадка принадлежит именно *Navicula veneta*. Клетки этой сравнительно некрупной - на фоне сородичей - диатомеи весьма обильны в этом слое грунта. Здесь они активно размножаются, ползают, оставляя за собой полисахаридные следы, в небольшой степени связывающие микрокастички растительной и минеральной пыли.



Рис. 3.21. Подвижные клетки диатомеи *Navicula veneta* на начальной стадии формирования экзополисахаридно-клеточных волокон, среди микроскопических частиц поверхностного слоя донного осадка. Увеличение 400 крат.



Рис. 3.22. Подвижные клетки диатомеи *Navicula veneta* на начальной стадии формирования экзополисахаридно-клеточных волокон, среди микроскопических частиц поверхностного слоя донного осадка. Увеличение 1000 крат.

Но главная особенность поведения этого вида состоит в том, что его клетки умеют собираться - выстраиваться - в сложно организованные многорядные цепочки. Продолжая двигаться в этих цепочках, они выделяют всё больше полисахаридов. И формируют своего рода волокна, протяжённые и многократно изогнутые, одевающие множество частичек осадка и закрепляющие их на месте (рис. 3.21, 3.22, 3.23).

В этом им «помогают» и подвижные трихомы *Phormidium autumnale*, что активно размножаются в осадке, движутся между частичками его поверхности (рис. 3.24, 3.25), аэрируют их вместе с диатомеями за счёт реакций фотосинтеза, не давая образоваться гипоксическим и бескислородным микрозонам, и просто разрыхляя между собой те микроагрегаты частичек, что уже скомкались и склеились благодаря липким волокнам на основе диатомей.

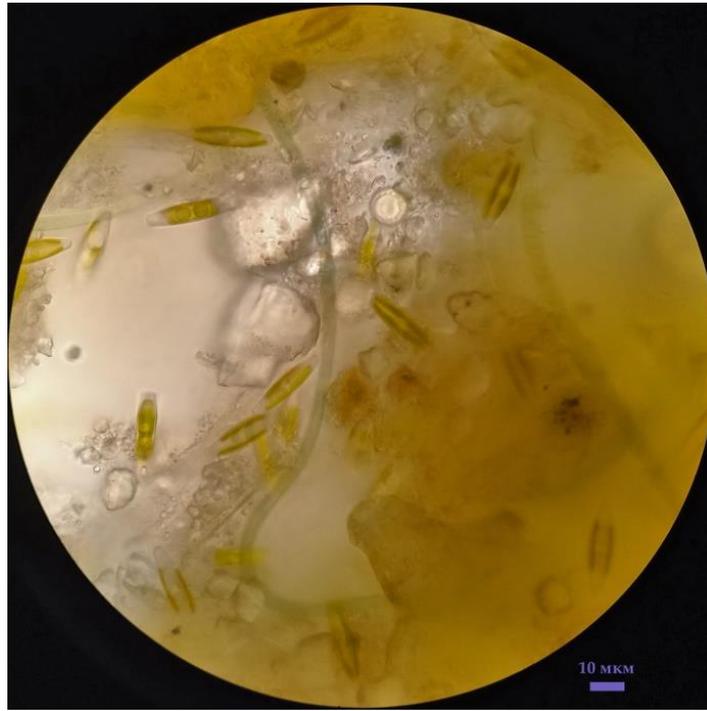


Рис. 3.23. Фрагменты строящихся волокон из клеток диатомеи *Navicula veneta* и выделяемых ими полисахаридов, и трихом подвижной цианобактерии *Phormidium autumnale* среди микрочастиц верхнего слоя донного осадка. Увеличение 1000 крат.

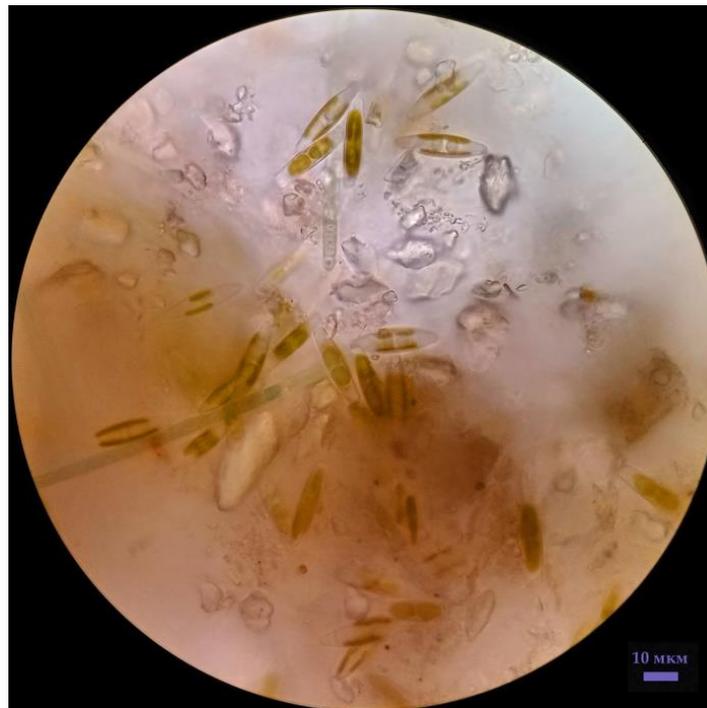


Рис. 3.24. Полисахаридно-клеточные волокна, сформированные диатомеями *Navicula veneta* среди микрочастиц верхнего слоя донного осадка. Клетки в составе волокон расположены в особом порядке, не прямыми рядами. Увеличение 1000 крат.

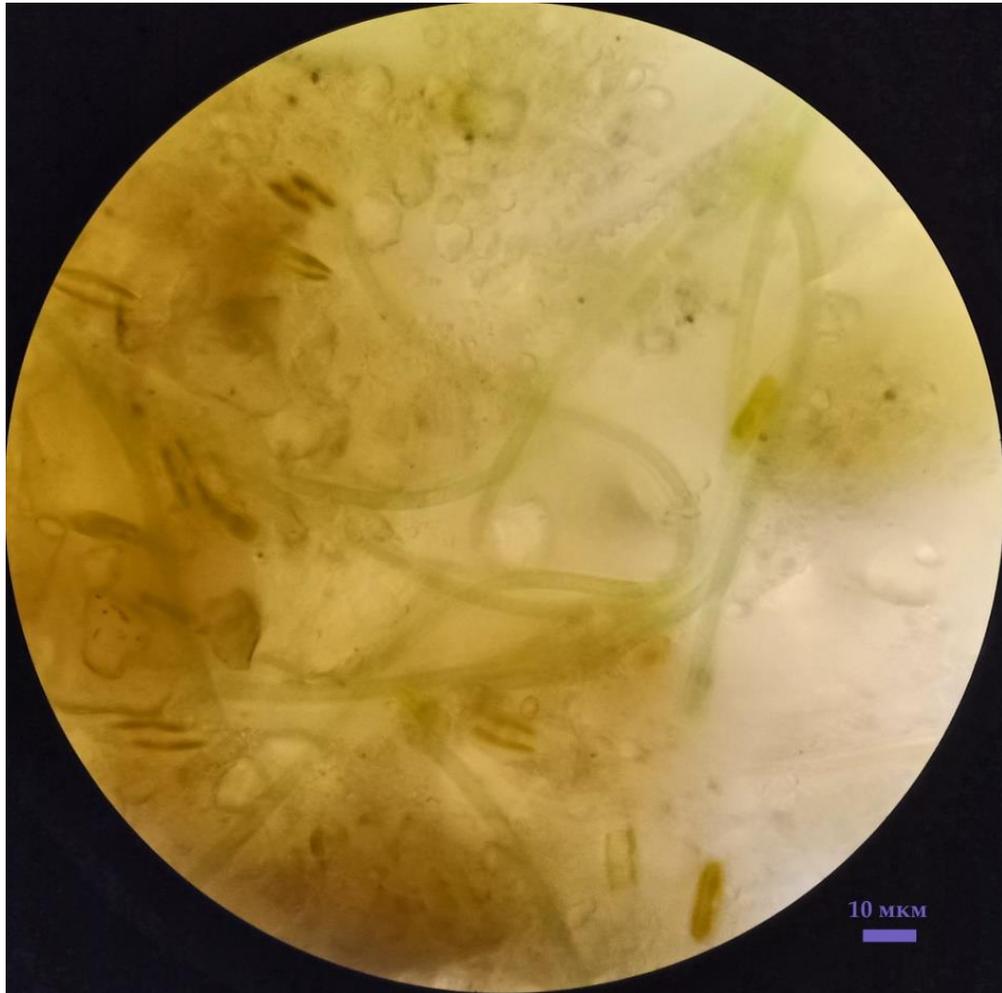


Рис. 3.25. Зелёные изогнутые трихомы подвижной цианобактерии *Phormidium autumnale* среди микрочастиц донного осадка. Увеличение 1000 крат.

В результате верхний слой грунта структурируется, перемешивается, аэрируется и продолжает утилизировать атмосферный CO_2 .

Из поверхностного слоя грунта, слабо затрагиваемого толстым ледяным панцирем, с наступлением весны на мелководьях озера пробуждается жизнь - и восстанавливается в летнем облике.

Заключение

Донная экосистема озера Чатыр-Куль, расположенного высоко в горах, ежегодно развивается в условиях сурового климата и экстремальных воздействий со стороны среды обитания, таких как продолжительная зима с низкими температурами и промерзание водного слоя до дна на обширных мелководьях. Успешному ежегодному выживанию и функционированию экосистемы способствует сам набор видов, из которых она сформирована, и их специфические функции, а также сохранение инициальных стадий водной растительности и микроэпифитона в поверхностном слое донного осадка, хорошо структурируемого благодаря деятельности микрофитов, живущих на дне.

ГЛАВА 4.

Озеро Сон-Куль – обитель подводных «мозгов»

Поверхность горного озера Сон-Куль, обширного и не солёного, располагается на высоте 3016 метров над уровнем моря (рис. 4.1). Озеро окружают альпийские луга. Под поверхностью, на мелководьях, буквально с метровой глубины, начинаются иные луга – подводные. Здесь густо растут травы из экологической группы гидрофитов – они полностью скрыты водой всю свою жизнь, и никак не проявляют себя на поверхности (рис. 4.2). На тонких стеблях и листьях этих трав изобильно развивается полупрозрачный оброст из микроводорослей, среди которых преобладают колониальные формы диатомей, таких как *Symbella*, *Encyoneta* и *Gomphoneta* – они служат кормом для нескольких видов озёрных улиток, что в большом количестве ползают по травам. Улитки на травах кормятся, но сами травы при этом не едят – потребляют лишь только оброст из микроорганизмов.



Рис. 4.1. Поверхность горного озера Сон-Куль в солнечный летний день, видны горы на горизонте.

Травяные луга покрывают каменистое дно Сон-Куля до глубин порядка двух метров, дальше начинаются заросли совсем иного облика: это холмистые ковры харовых водорослей (рис. 4.3, 4.4). Их крупные, до 5-10 см высотой, побеги имеют вид «стеблей» с мутовками тонких «листьев», отходящих радиально во все стороны.



Рис. 4.2. Фрагмент подводного луга, образованного растениями-гидрофитами на мелководье озера Сон-Куль.

Реальность такова, что и стебли, и листья у этих озёрных хар образованы совсем небольшим числом клеток – очень крупных, протяжённых, содержащих тысячи ядер и сотни тысяч хлоропластов, и покрытых снаружи толстыми целлюлозными оболочками, обильно инкрустированными солями кальция – это придаёт всем элементам тела хар дополнительную прочность. Эволюция живых систем на Земле шла разными путями, и ветви развития многоклеточных организмов, обладающих способностью к фотосинтезу, тоже «отрастали» от эволюционного «древа» в самые разные стороны. Одной из таких «ветвей» стали хары – группа водорослей, большинство крупных представителей вымерли, а немногие, дожившие до наших времён, нашли себе надёжные пристанища в крупных озёрах: в Байкале, Иссык-Куле, Сон-Куле и многих других, даже маленьких, расположенных вдали от морей и имеющих сравнительно низкую солёность. В целом, можно сказать, что хары – растения, но очень сильно отличающиеся от сосудистых. Какие именно виды хар произрастают в Сон-Куле, плотно покрывая его дно и постепенно сменяя друг друга на фоне роста глубины, говорить пока рано – это покажут результаты молекулярно-генетических исследований. Мы же сосредоточимся на элементах донного ландшафта, чётко отличающих Сон-Куль от всех других известных озёр Центральной Азии – а может быть, и всего мира.



Рис. 4.3. Заросли харовых водорослей на дне озера Сон-Куль, глубина около 2 м.



Рис. 4.4. Плотные заросли харовых водорослей, обросших зелёными нитчатками, глубина около 2,5 м.

Двигаясь в полутора-двух метрах от поверхности дна, уже начиная с глубин 2,5-3 м можно разглядеть на дне структуры очень сильно напоминающие мозги – розовые, оформленные, округлые или продолговатые в очертаниях, с поверхностью, испещрённой извилистыми складками (рис. 4.5 - 4.13). Эти структуры очень контрастно смотрятся среди харовых ковров, приподнимаясь над ними, ибо покрывают камни, разбросанные по дну. Чем крупнее камень, тем больше «мозг», растущий на его поверхности. Мы исследовали озеро до глубин 5-8 метров, и с набором глубины «мозгов» становилось больше – поскольку и камней, доступных для их обитания, здесь было больше.



Рис. 4.5. Небольшие мозговидные структуры («мозги»), образованные складчатой хрящеватой коркой, среди зарослей харовых водорослей, глубина 3,5 м.

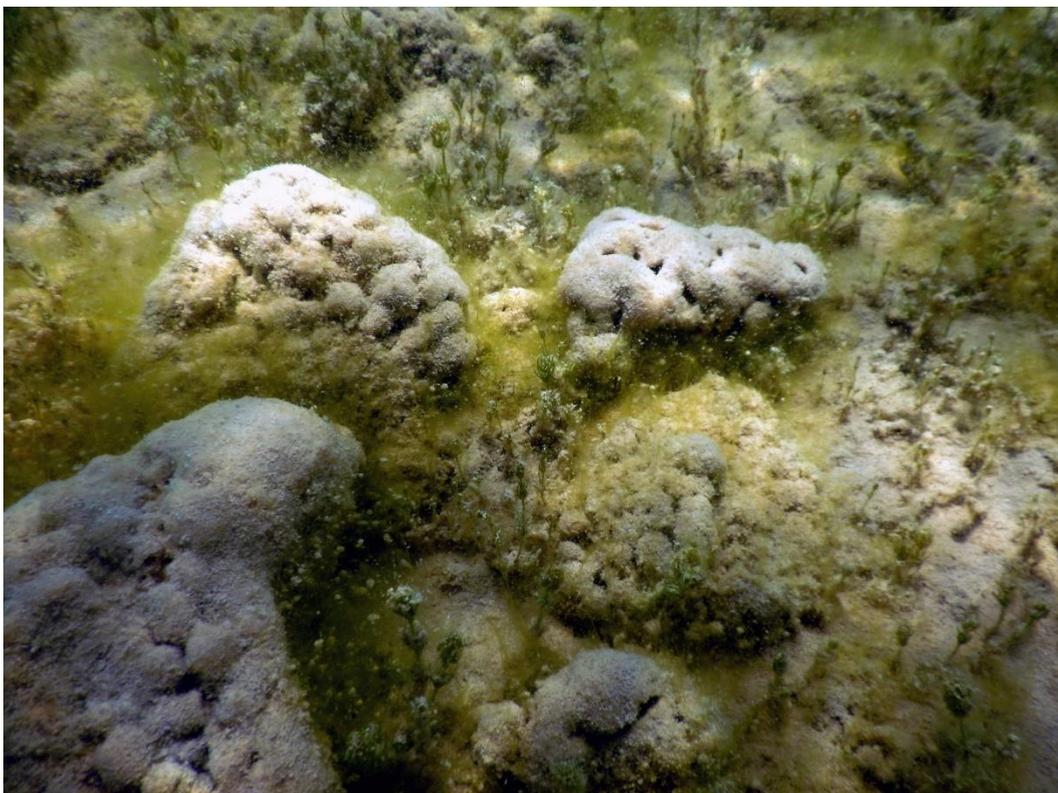


Рис. 4.6. Плотная группа «мозгов» на камнях среди харовых водорослей.



Рис. 4.7. «Мозги», покрывающие разреженную россыпь камней среди хар, глубина около 4 м.



Рис. 4.8. Относительно крупный «мозг», сформировавшийся на поверхности камня средних размеров. Слева видны «мозги» поменьше.



Рис. 4.9. Разноразмерные «мозги» среди хар, глубина около 5 м.



Рис. 4.10. Фрагмент крупного «мозга», аккуратно снятый ныряльщиком нашей экспедиции с поверхности камня. Хорошо видно, что поверхность корки усеяна мельчайшими «пупырышками» - это густые колонии диатомей из рода *Gomphonema*, проросшие из верхнего слоя корки, образованного сомкнутыми капсулами диатомей *Mastogloia* cf. *lacustris*. Также хорошо видны отверстия в корке – норы рачков из группы Amphipoda.



Рис. 4.11. Густая россыпь разноразмерных «мозгов» на глубине около 6 м.



Рис. 4.12. Относительно крупный «мозг», хорошо заметны отверстия – норы рачков.



Рис. 4.13. Мозг, разросшийся на куске трубы, упавшей на дно.

Кто же строит такие структуры? Чтобы найти ответы на этот вопрос, мы подробно сфотографировали их на дне, и взяли образцы, чтобы затем изучить их в лаборатории ИО РАН.

Исследования с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии показали, что «мозги» - это не губки, не мшанки, не пресноводные гидроидные полипы и не какие-либо иные колониальные многоклеточные организмы, как можно было бы предположить на первый взгляд, исходя из их внешнего облика.

«Мозги» озера Сон-Куль оказались сложными, хорошо структурированными образованиями, выстраиваемыми благодаря совместной деятельности многих видов микроорганизмов. В первую очередь, необходимо отдать должное нитчатым цианобактериям из рода *Schizothrix*: их тонкие нити, одетые в прозрачные розоватые чехлы из биополимеров, образуют очень густой лес, смыкаясь весьма плотно и формируя основной слой живой корочки, одевающей камень – тело «мозга» (рис. 4.14). Назвать это плёнкой уже сложновато, ибо живой слой достигает здесь толщины 4-7 мм, и основная его часть – ветвящиеся нити шизотрикса, одетые многослойными чехлами (рис. 4.15, 4.16), хорошо проводящими свет. Между их чехлами развиваются микроколонии других цианобактерий, одетые в свои биополимеры (в прозрачный матрикс из полисахаридов), а также в изобилии растут тонкие нитчатые цианобактерии – уже известные нам лептолингбии, буквально обвивающие чехлы шизотриксов и сшивающие их между собой.



Рис. 4.14. Волокна, образованные нитчатыми и матриксообразующими цианобактериями. Снимок сделан с помощью светового микроскопа (СМ).

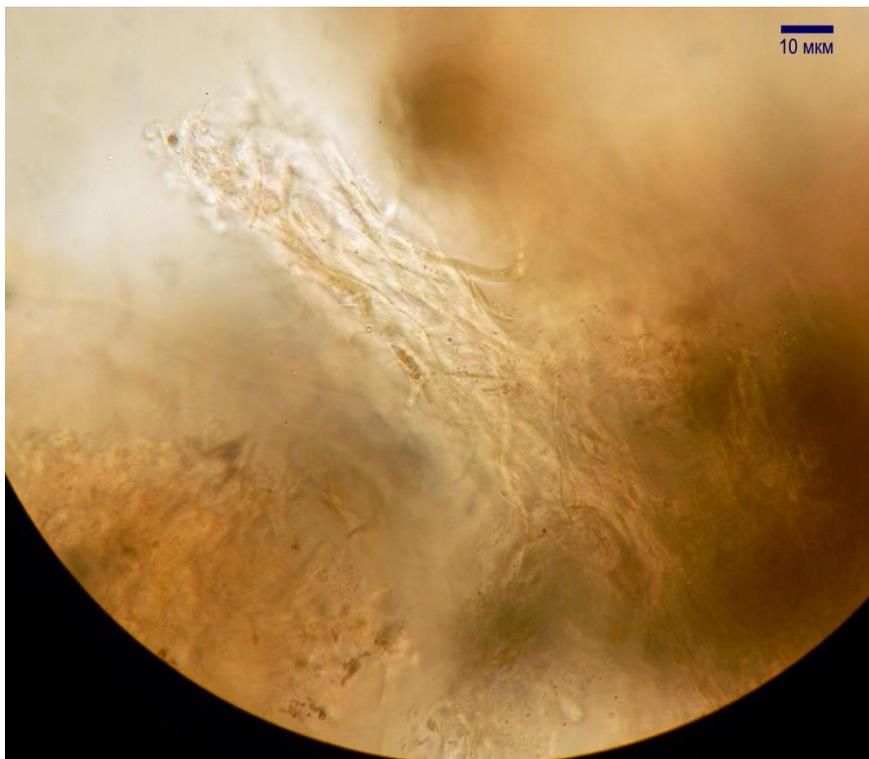


Рис. 4.15. Волокно, образованное переплетением трихомов цианобактерий.

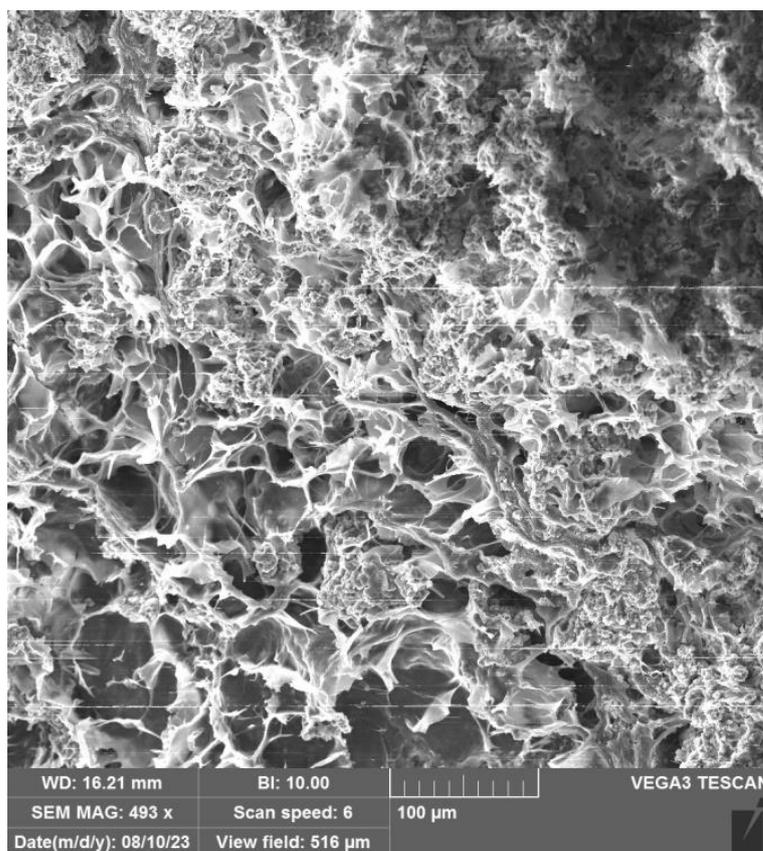


Рис. 4.16. Корка в разрезе, снимок сделан с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ): видны переплетения плёнок, образованных волокнами цианобактерий, а между ними скопления микрокристаллов кальцитов.

Здесь же, в узких щелях между чехлами и сплетаемыми ими волокнами, отлагаются микрокристаллы кальцитов – и чем глубже в толщу корки, тем их больше (рис. 4.16), и тем чаще они образуют небольшие сростки. Однако, в отличие от минеральной основы «кораллов» Иссык-Куля, сплошной сети из микрокристаллов здесь не образуется. Эти нити из кристаллов увеличивают прочность корки, но при этом она остаётся гибкой.

Самый верхний слой корки формируют диатомеи *Mastogloia* cf. *lacustris* (рис. 4.17 - 4.19, 4.21, 4.22), одетые в многослойные прозрачные капсулы из биополимеров. Благодаря бурой окраске их хлоропластов и маскирующему действию капсул, окраска поверхности корок становится розовой. Конечно же, среди капсул мастоглой, растущих хоть и плотным, но всё же довольно проницаемым слоем, развиваются колонии гомфонем, а также множество подвижных видов диатомей. Также среди капсул успешно прорастают споры нитчатых зелёных водорослей, таких как *Mougeotia* и *Spirogyra* (рис. 4.20) – их тонкие волоски поднимаются над поверхностью «мозга» редким ворсом.

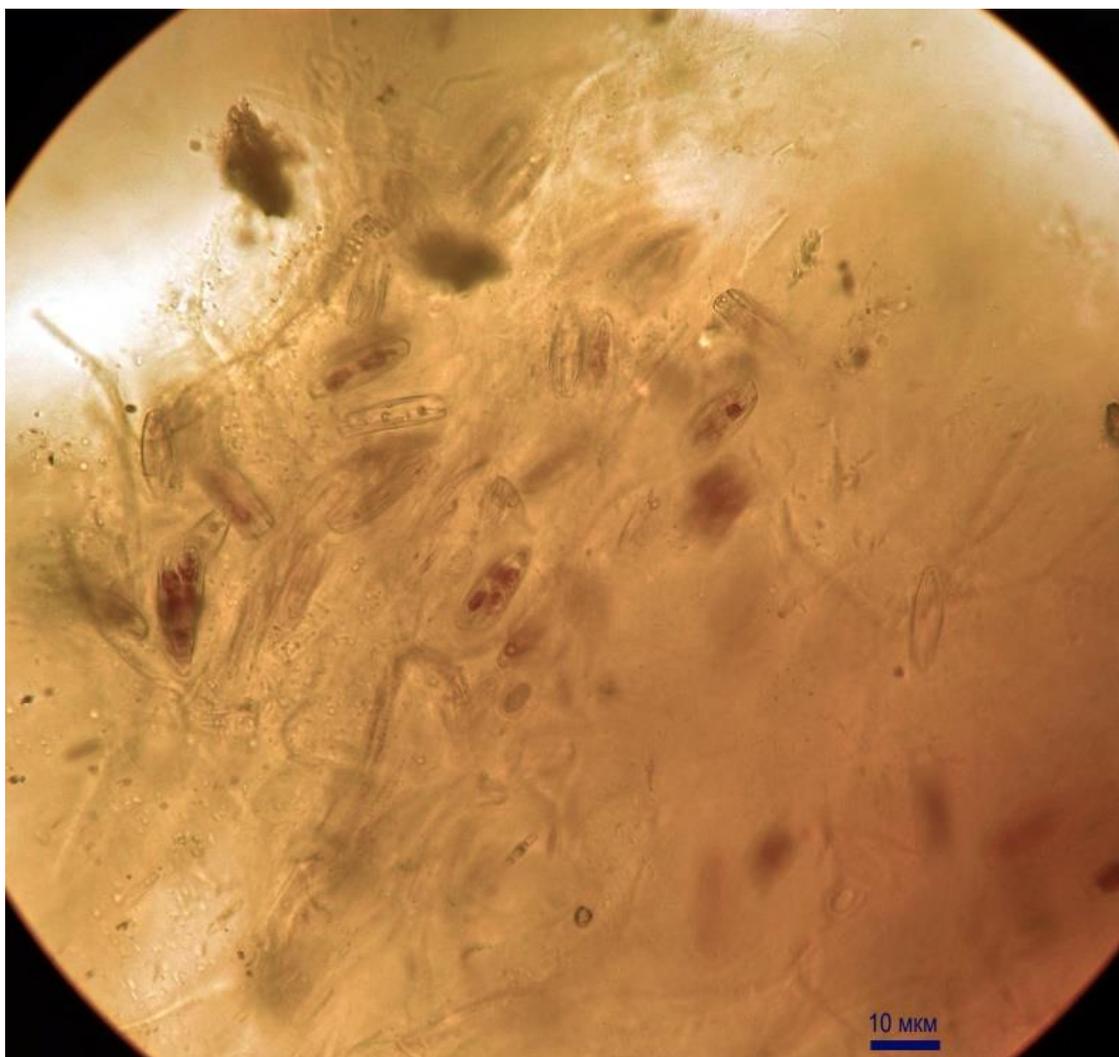


Рис. 4.17. Фрагмент верхнего слоя корки: видны многочисленные продолговато-ланцетные клетки диатомей *Mastogloia* cf. *lacustris* с бурыми лоропластами.

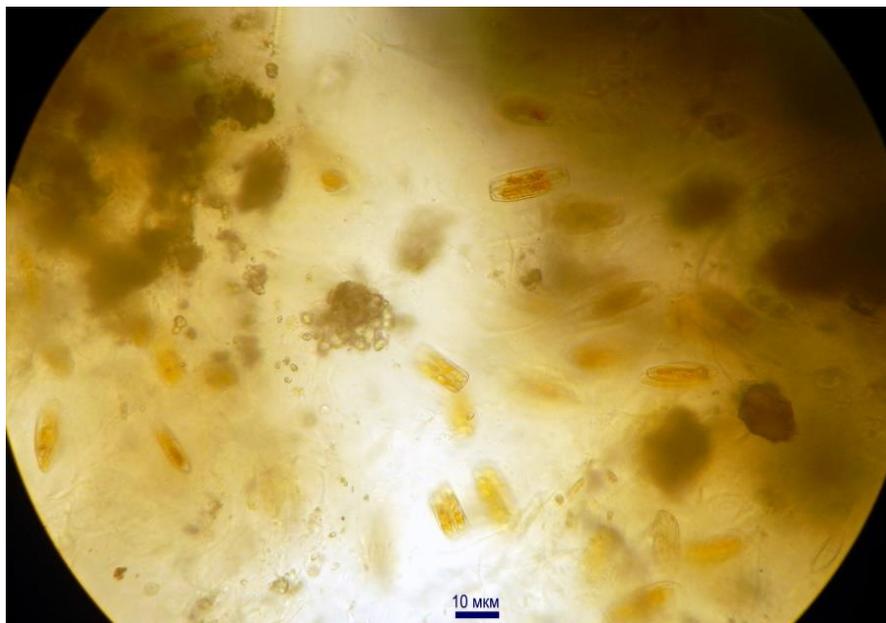


Рис. 4.18. Фрагмент верхнего слоя корки, видны капсулы мастоглой и цепочки микрокристаллов по краям снимка.

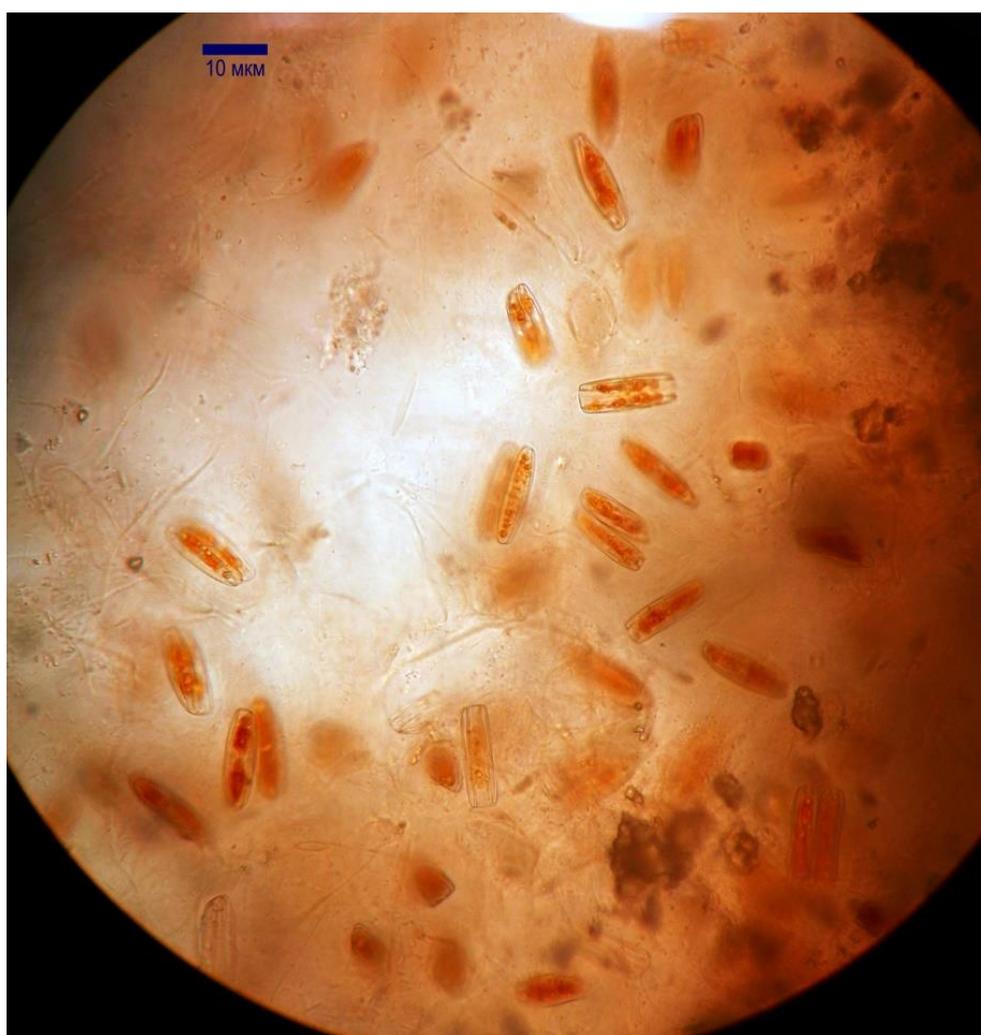


Рис. 4.19. Фрагмент верхнего слоя корки, видна россыпь мастоглой в капсулах.

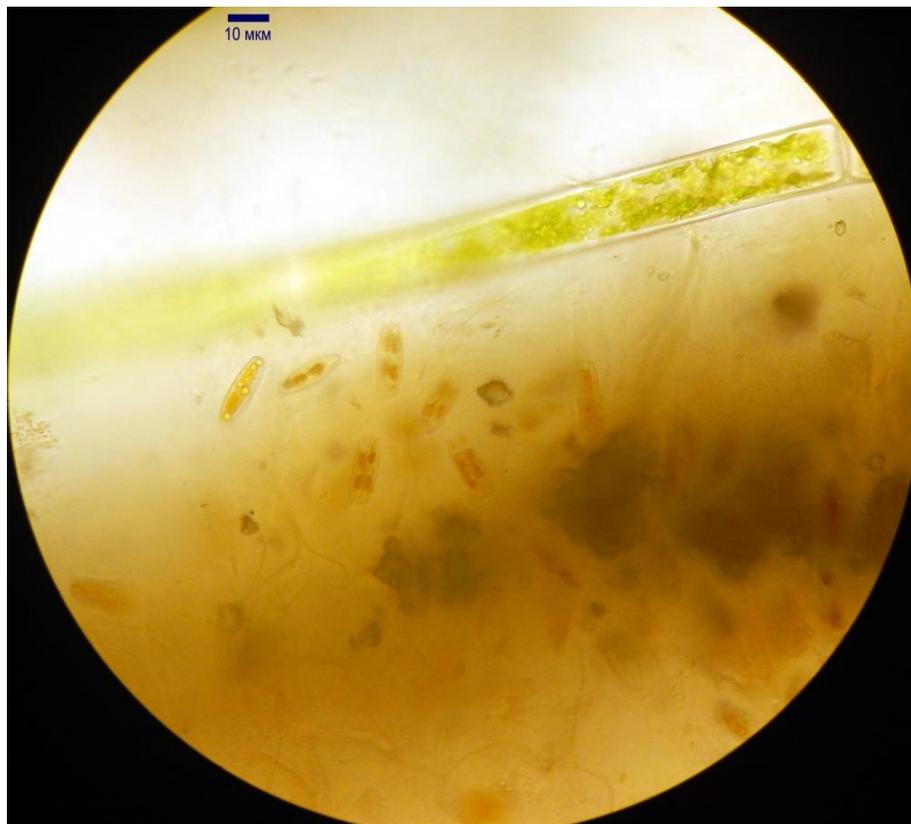


Рис. 4.20. Верхний слой корки: видны цепочки микрокристаллов кальцитов, переплетения трихомов цианобактерий, россыпь мастоглой в капсулах и – сверху – нитчатая зелёная водоросль из рода *Mougeotia*.

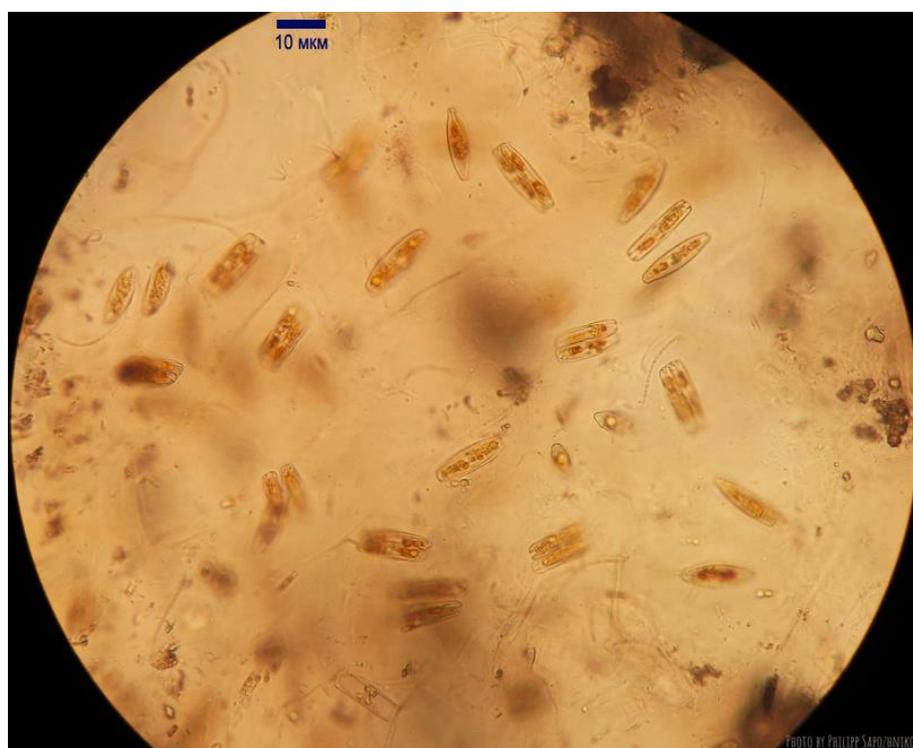


Рис. 4.21. Мастоглой в капсулах, верхний слой корки.

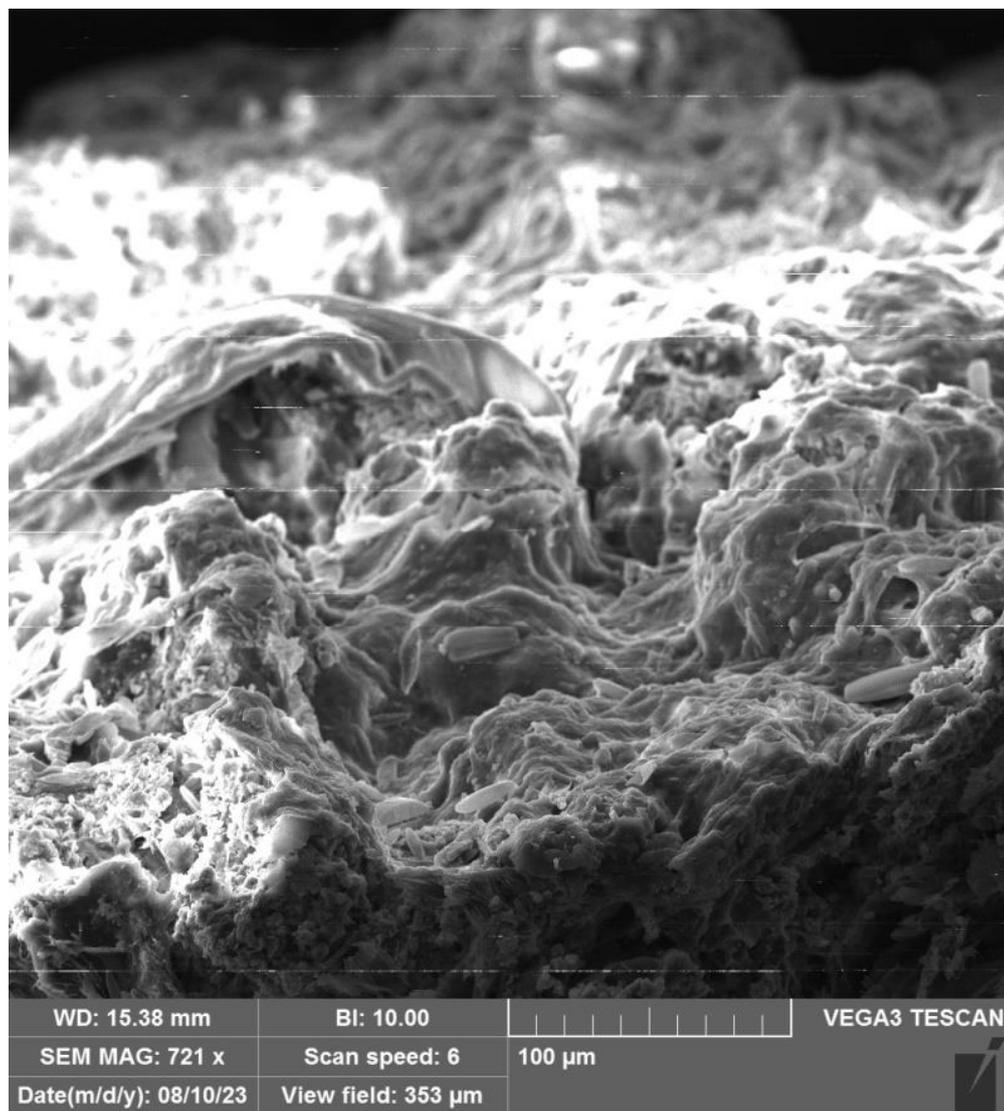


Рис. 4.22. Поверхность корки, снимок сделан с помощью СЭМ: видны клетки мастоглой, с которых сорвало капсулы при подготовке препарата, и фрагмент общей биополимерной плёнки, прежде покрывавшей слой мастоглой в капсулах.

На ранних стадиях роста корка плотно ассоциирована с поверхностью камня. Затем, по мере увеличения её собственной поверхности, она частично отделяется от камня и формирует складки, при этом некоторые из них трескаются. В эти трещины заселяются мелкие рачки из группы амфипод (*Amphipoda*). Здесь они находят себе не только убежища в виде нор, но и – для хищных рачков - надёжные засадные позиции для охоты на мелкую добычу, а для детритоядных, питающихся осаждающим их органическими частицами – удобные места для сбора этих частичек, аккумулирующихся в складках.

Насколько мы смогли понять из наблюдений, «мозги» на дне озера Сон-Куль никто не потребляет в пищу. Возможно, их плотные, хрящеватые на ощупь корки, богатые биополимерными матрикса и микроорганизмов, не слишком съедобны для здешних водных животных, чьё видовое разнообразие ограничено в условиях горного озера: их не едят ни улитки, ни черви, ни рачки, ни рыба пелядь.

Заключение

По сути, донные ландшафты озера Сон-Куль на глубине ниже 2,5 м и, как минимум, до 8-9 м, представлены двумя основными массовыми элементами. Первый из них – это разные по густоте лужайки харовых водорослей. Второй – это «мозги» разного размера, разбросанные по илистому дну среди харовых зарослей. Чем гуще расположены камни, на которых развиваются эти толстые хрящеватые биоплёнки со складчатой поверхностью, тем больше плотность групп из «мозгов» разного размера. Камней с поверхностями, не занятыми этими живыми многослойными структурами, найти на дне не удалось – по меньшей мере, в этом диапазоне глубин. Даже на небольших камушках, окружённых густой порослью побегов хары, были хорошо различимы эти розовато-зелёные структуры. Таким образом, явление «мозговых» обрастаний, формируемое хорошо структурированными биоплёнками, можно считать стабильно ассоциированным с каменным субстратом в этих местообитаниях. Они – неотъемлемая, хотя бы в летний период – и при этом весьма обильная часть донной экосистемы этого горного озера. «Мозги» служат пристанищем для мелких рачков, очищающих дно от падали и регулирующих развитие мельчайшей фауны, производят кислород за счёт реакций фотосинтеза и являются довольно крупными, но при этом компактными ассимилятами атмосферного CO_2 . Судя по цепочкам микрокристаллов кальцитов, формируемым в их толще – довольно успешными.

Как и «кораллы» Исык-Куля, «мозги» Сон-Куля участники наших исследований описали для науки впервые.

Эти структуры – ещё один крупный штрих, подчёркивающий уникальность экосистемы озера Сон-Куль и необходимость в его охране. А сами «мозги» непременно заслуживают дальнейшего изучения.

ГЛАВА 5.

Особенности микромира мелководий озера Иссык-Куль

Озеро Иссык-Куль, это необычное озеро. Уже хотя бы потому, что находится не только между горными хребтами Северного Тянь-Шаня, Кунгёй-Ала-Тоо и Тескей Ала-Тоо, но и само является горным, ибо его поверхность располагается на высоте 1608 м над уровнем мирового океана. При этом озеро огромное: его протяжённость с востока на запад составляет почти две сотни км (182 км), а с юга на север - более полусотни (58 км). Площадь зеркала воды также поражает, составляя свыше шести тысяч квадратных км (6236 км²) [25]. Все эти обстоятельства, в совокупности с немалыми глубинами, составляющими в среднем по озеру 278 м (при максимальной в 668 м) [26], благоприятно сказываются на разнообразии условий для развития живых организмов, населяющих водоём - гидробионтов. Отметим сразу, что в большинстве крупных озёр нашей планеты наиболее разнообразной биотой, или совокупностью видов живых существ, населяющих какое-либо место, является прибрежная, наиболее мелководная зона. Если зайти в какое-нибудь равнинное озеро, надеть дайверскую маску с трубкой и погрузить в ней лицо под воду, то можно разглядеть на дне сразу массу копошащихся существ: рачков, червячков, моллюсков, личинок насекомых и ещё много кого. Если же, осторожно ступая по скользкому каменистому дну (рис. 5.1), зайти на прибрежное мелководье Иссык-Куля и посмотреть под воду, то увидишь лишь редких брюхоногих моллюсков, неторопливо ползающих по тем самым скользким камням, окатанным прибоем и осенне-зимними штормами.



Рис. 5.1. Так выглядит каменистое дно на мелководьях озера Иссык-Куль, устланное разноразмерными скользкими камнями - окатышами.

На их поверхности развиваются биоплёнки - сложно организованные сообщества микроорганизмов, устойчивых к экстремальным условиям освещения и воздействию прибойных волн.

Основных причин для этой внешней бедности донных сообществ две. Во-первых, мелководья озера Иссык-Куль подвергаются влиянию сильного потока ультрафиолета, приходящего от Солнца в горной местности - его переносят далеко не все рачки, моллюски или черви. Ультрафиолет проникает здесь в воду на глубину, как минимум, до метра. Второй причиной служит минерализация вод озера, составляющая 5,8-6,3 г/л - а между тем, согласно результатам исследований советского учёного В.В. Хлебовича, опубликованным ещё в семидесятые годы XX века [27], диапазон солёности 5-8 г/л является универсальным барьером (критической солёностью), отделяющим пресноводную фауну от солоноватоводной. На планете не так уж много видов животных, способных жить в этом промежутке значений общей концентрации солей, таков результат совместной эволюции живых систем и населенных ими ландшафтов. Есть ещё и третий сюрприз, ожидающий всякое живое существо, решившее поселиться на мелководьях озера Иссык-Куль: высокая концентрация сульфат-аниона (SO_4^{2-}), составляющая у берегов 1,5 г/л [28]. Отметим, что в поверхностном слое воды на открытых акваториях сульфат-аниона ещё больше (2,1 г/л), но сейчас речь не о них. В слабосолёных водоёмах, да ещё при критической солёности, сульфат-анион в больших концентрациях - не самый лучший друг всему живому. Такие условия переносят далеко не все гидробионты, имеющие комплексы адаптаций к жизни в озёрах.

Так что же, на каменистых мелководьях Иссык-Куля пустыня? Отнюдь нет.

Здесь, на поверхности этих самых окатанных камней, развивается плёнка жизни. Если приглядеться через стёкла маски, её можно разглядеть и невооружённым глазом: как тонкую полупрозрачную оболочку с лёгким бежевым отливом, одевающую камни. Мощность плёнки составляет 1-1,7 мм - казалось бы, это немного. Но если принять во внимание, что плёнка простирается по камням почти от уреза воды и на глубину до 5-8 м, где начинаются заросли относительно крупных зелёных водорослей, а каменистых мелководий в озере Иссык-Куль очень много, и занимают они огромные по протяжённости участки прибрежной зоны, то масштабы распространения этих плёнок видятся уже в ином ракурсе. Между тем, это целое сообщество, выстраиваемое микроорганизмами, поглощающее атмосферный углекислый газ, выделяющее в воду кислород и служащее пищей для рыб, червей и тех самых брюхоногих моллюсков. Так что эти обладатели витых раковин не просто ползают по камням на мелководьях, они здесь активно и продуктивно питаются.

Как же сообщества микроорганизмов, формирующих плёнки жизни, приспособились к воздействию ультрафиолета, загнавшего большинство более крупных обитателей дна на большие глубины? Ответ кроется в структурной организации этих сообществ, можно сказать - в их архитектуре. Микроорганизмы,

формирующие плёнки, очень малы - диапазон размеров их клеток и колоний сильно меньше миллиметра. Но сообщества они выстраивают с удивительной упорядоченностью, вглядываясь в которую через микроскоп, приходишь к выводам о том, насколько просто - и при этом сколь рационально эти существа используют и свои адаптивные системы, и возможности освоения поверхности камня, и механизмы защиты от ультрафиолета. В их организации совершенно нет места хаосу. К слову: после того, как голодный брюхоногий моллюск срезает полосу биоплёнки, она отрастает с краёв образовавшейся борозды и уже через двое суток восстанавливается полностью. То же самое происходит с участками плёнок, вырываемыми рыбами при кормёжке.

Новейшие сведения, проливающие свет на состав и структуру биоплёнок озера Иссык-Куль, были получены по результатам комплексных экспедиций, организованных при участии специалистов Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Кыргызского Государственного технического университета им. И. Раззакова, Международного Медицинского Университета, Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Stechlin, Germany, Института физико-технических проблем и материаловедения НАН КР, в 2014-2019 гг. [29, 30, 31, 32].

Давайте заглянем в микромир этих плёнок через мощный микроскоп. Главные их строители - это цианобактерии и диатомовые микроводоросли (рис. 5.2 - 5.5). Впрочем, на фоне стремительного развития в последние годы такой науки, как молекулярная биология, систематики Мира уже вынесли вторую группу существ за пределы водорослей, так что будем называть их просто диатомеями.

У диатомей есть две важные особенности. Первая в том, что они всегда остаются одноклеточными - даже в составе хорошо организованных и чётко выстраиваемых в пространстве колоний, размерами достигающих многих миллиметров и даже сантиметров, каждая клетка любого из видов диатомей всегда остаётся сама по себе. Они способны действовать слаженно, но при этом поодиночке.

Вторая особенность в том, что клетки с поверхности одеты в прочные панцири, состоящие из аморфного опала и пронизанные множеством мельчайших отверстий - поровых структур. В свою очередь, снаружи панцирь одевает тончайшая и прозрачная органическая оболочка. По сути, опаловая оболочка стеклянная, только она гнётся, ибо слои аморфного опала при формировании панциря наматываются на нити сетчатого каркаса из прочных белковых волокон. Благодаря этому панцирь уже на ранних стадиях развития - допустим, когда при делении клетки надвое одевает новообразовавшуюся голую половинку - получается ажурным, кружевным, и обладает структурой кружева, индивидуальной для каждого биологического вида этих существ. Поры нужны диатомеям для связи с внешним миром - а как ещё взаимодействовать с окружающим пространством, если ты одет в панцирь из гибкого стекла?

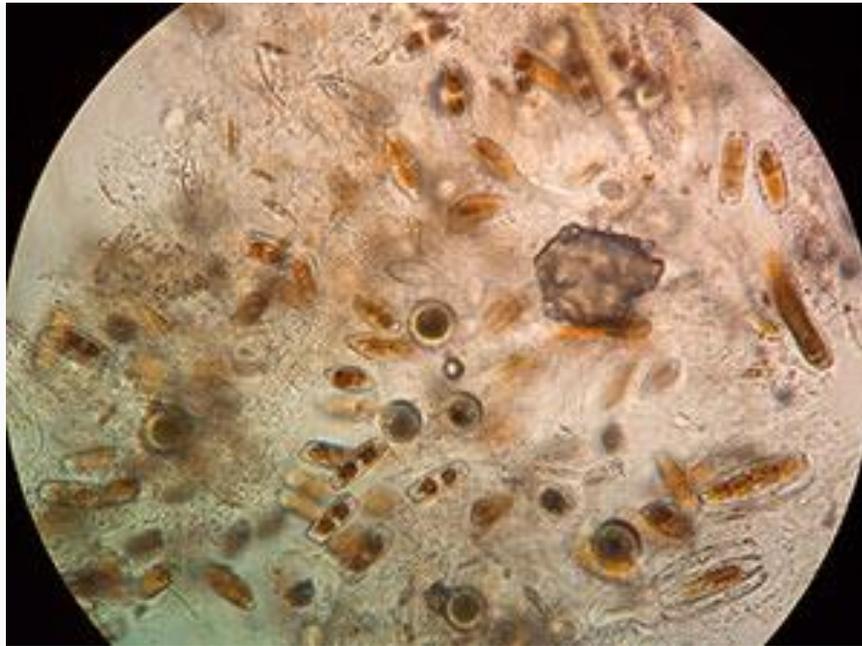


Рис. 5.2. Фрагмент биоплёнки, сотканной древовидными колониями из клеток диатомей, относимых к роду мастоглоиа (*Mastogloia*), одетых в прозрачные полимерные капсулы. Каменистое мелководье озера Иссык-Куль в районе г. Чолпон-Ата.



Рис. 5.3. Клетка диатомей из рода мастоглоиа (*Mastogloia*) в прозрачной капсуле.

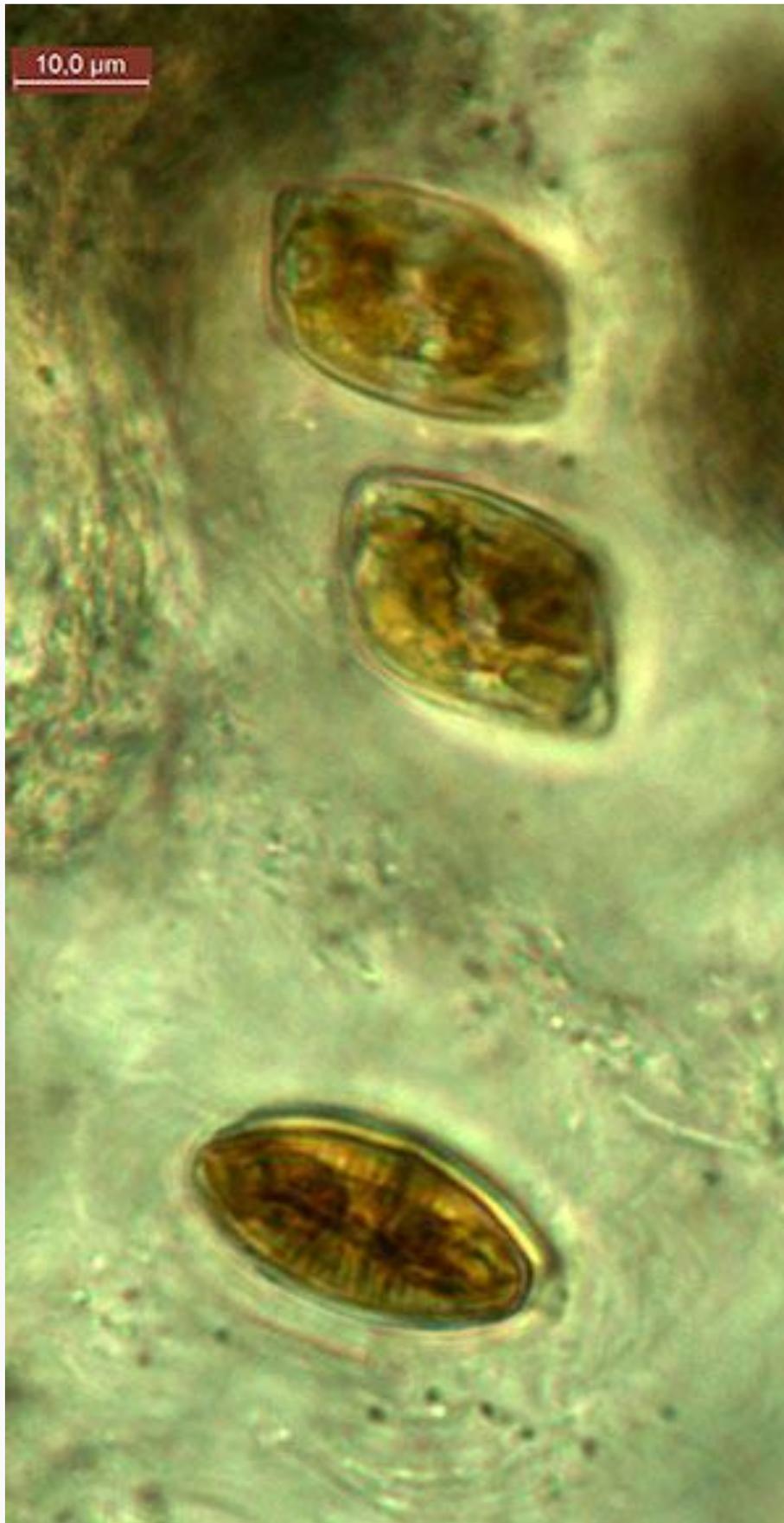


Рис. 5.4. Фрагмент колонии мастоглоиа (*Mastogloia*), клетки одеты в капсулы.



Рис. 5.5. Клетки разных видов мастоглоид в биополимерных капсулах.

Через особые поры некоторые виды способны выделять полисахариды - в виде волокон, полимеризующихся при соприкосновении с водой, и тут же обильно обводняющийся.

Благодаря этому свойству, одни диатомеи способны отрачивать длинные внеклеточные “стебельки”, которыми держатся за поверхность камня, а другие - выстраивать вокруг себя толстые, хорошо напитанные водой оболочки - прозрачные на вид, но, тем не менее, фильтрующие ультрафиолет и предохраняющие клетку диатомеи от высыхания - если вдруг ветер на время сгонит воду и камни обнажатся.

Именно диатомеи в толстых и многослойных оболочках, выстраивая свои колонии, формируют основу архитектуры биоплёнок. Это представители рода мастоглоиды (*Mastogloia*). Здесь их три вида, различающихся как по форме и размерам клеток, так и по размерам капсул и выстраиваемых из них колоний, напоминающих деревья с узловатыми стволами. По сути, здесь это “деревья” из полимерных пузырей, внутри которых сидят клетки.

И мастоглои, и другие диатомеи, образующие элементы плёнок - миксотрофы, то есть питаются смешанным образом: как за счёт фотосинтеза, выделяя при этом кислород, так и за счёт поглощения органических веществ, растворённых в воде. Их многослойные капсулы избирательно пропускают вещества, потребляемые клетками, а также поглощают - и постепенно выводят наружу - продукты их метаболизма.

Другие древовидные структуры строят диатомеи, отращающие прозрачные “стебли”. Когда клетка на конце “стебля” делится надвое, каждая из дочерних клеток далее отращивает от места деления свой “стебель”.

В результате образуется многократно ветвящееся прозрачное “дерево”, у которого по концам ветвей сидят клетки. Такие структуры здесь образуют виды из рода гомфосфения (*Gomphosphenia tackei*) (рис. 5.6 – 5.8).

Отличительной чертой некоторых из них является то, что ветви существенно толще клеток. При этом сами клетки, оказываясь в верхних слоях плёнки, выделяют вокруг себя тонкие полимерные капсулы. Если они находятся в толще плёнки, этого не происходит.

На поверхности таких ветвей обильно развиваются диатомеи из других родов (ахнантидиум, роикосфения - *Achnanthydium*, *Rhoicosphenia*) (рис. 5.8), отращающие короткие “стебельки”, но не имеющие капсул. Сильно ветвясь, такая древовидная структура из биополимера также защищает клетки этих видов от избытка ультрафиолета, просто прикрывая их от него физически.



Рис. 5.6. Клетка гомфосфении (*Gomphosphenia tackei*) на конце ветви колонии, одетая в собственную капсулу.

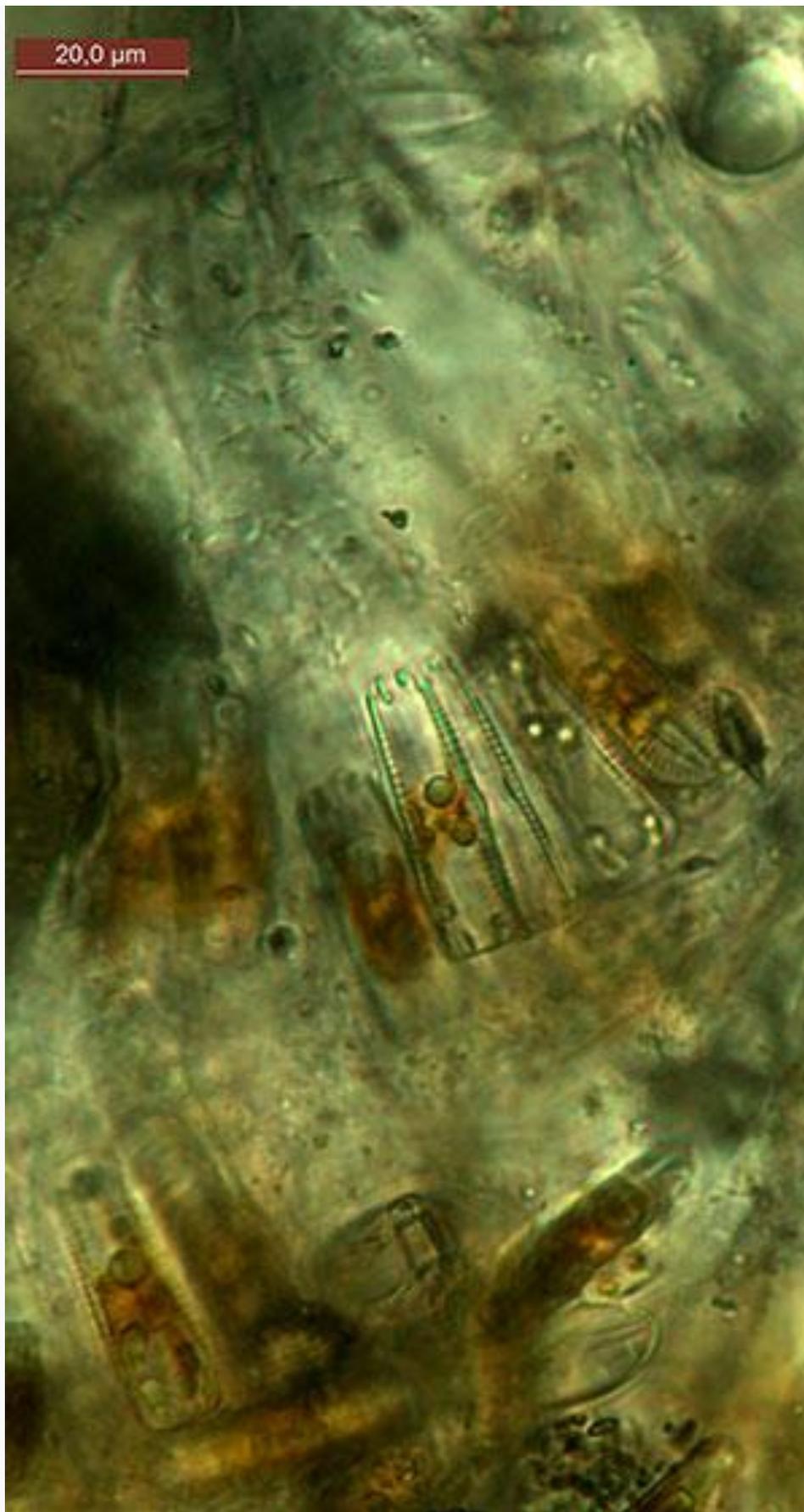


Рис. 5.7. Фрагмент ветвистой колонии диатомеи из рода гомфосфения (*Gomposphenia tackei*).



Рис. 5.8. Концевые ветви древовидной колонии гомфосфении, толщина которых превосходит толщину клеток. На поверхности ветвей виден обильный оброст (микрoэпифитон) из клеток ахнантидиума (*Achnanthydium*) на коротких “стебельках”.

В то же время, благодаря особой волокнистой структуре, ветвящиеся “стебли” крупных колоний проводят свет видимого диапазона в глубину биоплёнки.

Следующей - третьей адаптивной группой - являются диатомеи из родов навикула (*Navicula*) и энционема (*Encyonema*), строящие колонии в форме прозрачных полимерных трубок, внутри которых клетки располагаются цепочками (рис. 5.9, 5.10) и способны к движению. У колониальных навикул такие трубки ветвятся, оплетая “деревья” мастоглой и гомфонем в нижних слоях плёнки. Чтобы не оставаться в самом низу, по мере прироста толщины плёнки, они отращивают длинные ветви на внешнюю периферию сообщества и здесь образуют своего рода “почки” - округлые капсулы, содержащие внутри несколько десятков клеток, расположенных спиральной лентой. Отрываясь, капсула служит началом новой колонии, разрастаясь ветвями трубок в разные стороны. Один из видов рода ницшия (*Nitzschia*) также образует лентовидные колонии, заключённые в уплощённые полимерные трубки, и образует по концам лент “почки” сходного типа (рис. 5.11).

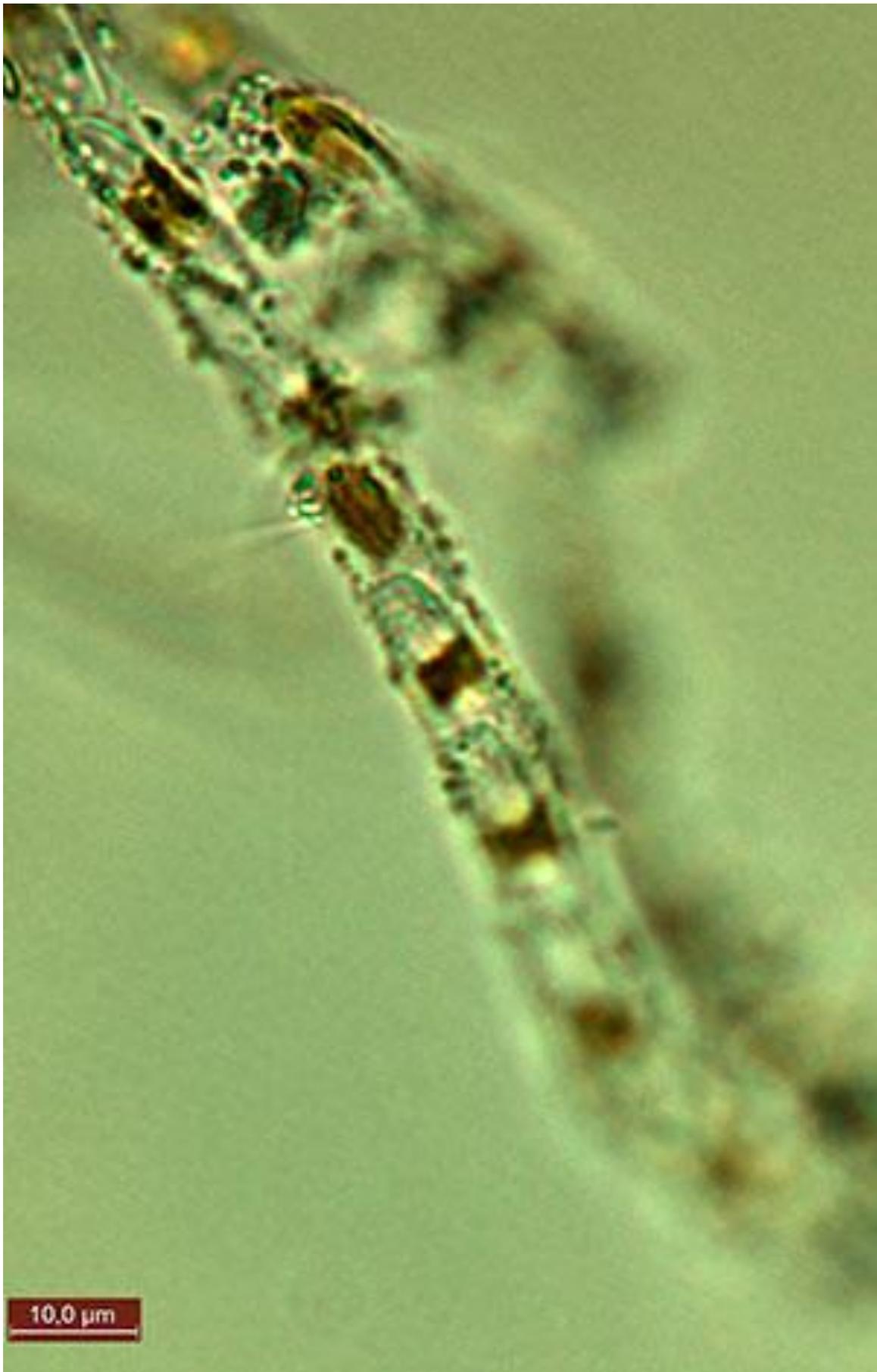


Рис. 5.9. Фрагмент трубчатой колонии диатомеи из рода навикула (*Navicula*).

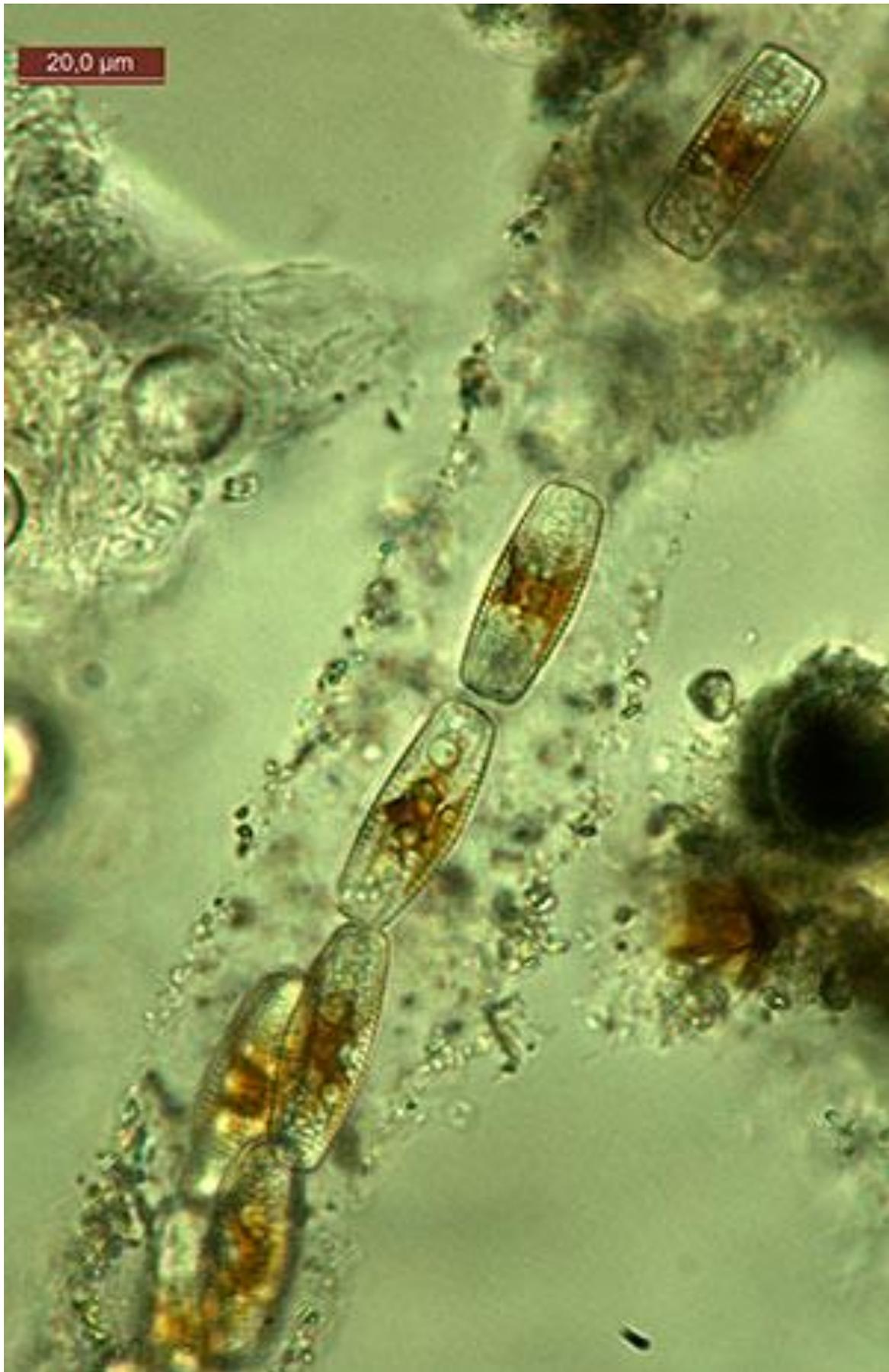


Рис. 5.10. Фрагмент трубчатой колонии диатомеи из рода энционема (*Eucyanea*).



Рис. 5.11. “Почка” на конце одной из уплощённых трубок колониальной диатомеи из рода ницшия (*Nitzschia*), содержащая свёрнутую в спираль ленту из клеток.

Четвёртую адаптивную группу диатомей образуют виды из родов эпитемия, ропалодия, амфора, халямфора и дентикула (*Epithemia*, *Rhopalodia*, *Amphora*, *Halamphora* и *Denticula*). Их клетки не образуют “стеблей” или капсул, но активно плодятся в толще плёнок и ведут полуприкреплённый образ жизни, поселяясь на поверхностях тех полимерных структур, что выстраивают мастоглои (рис. 5.12 –5.16). Их клетки способны время от времени переползать с места на место, но большую часть времени проводят в прикреплённом состоянии, используя светопроводящие свойства чужих полимеров для получения необходимого

количества света. Когда клетки отмирают, их опустевшие панцири служат своего рода ретрансляторами световых потоков внутри плёнки, поскольку эти тонко организованные опаловые структуры, кроме прочих функций, работают и как фотонические кристаллы. К этой же группе относятся и некоторые виды цимбелл (*Symbella*) - они отличаются от перечисленных тем, что, находя удобное местечко, всё же выделяют прозрачную капсулу и даже делятся в ней (рис. 5.17), но при изменении условий освещения покидают её и уходят искать новую локацию.



Рис. 5.12. Клетки диатомей из рода эпитемия (*Epithemia*) на поверхности полимерных капсул мастоглоиа (*Mastogloia*).



Рис. 5.13. Фрагмент биоплёнки, содержащий клетки диатомеи из рода дентикула (*Denticula*).



Рис. 5.14. Живые клетки эпитемий (*Epithemia*) и мёртвые панцири того же вида.



Рис. 5.15. Крупная диатомея из рода ропалодия (*Rhopalodia* cf. *parallela*), ведущая полуприкреплённый образ жизни. Клетка движется среди скоплений микрочастиц детрита.



Рис. 5.16. Две клетки диатомей из рода халямфора (*Halamphora*) (в верхней части снимка).



Рис. 5.17. Две клетки диатомеи из рода цимбелла (*Symbella*) в полимерной капсуле (в нижней части снимка, слева), и другие обитатели биоплёнки.

Пятая группа представлена диатомеями, активно ползающими в узких пространствах между колониями других видов, при этом они разрыхляют эти ходы

и щели от скапливающихся там микрочастиц детрита - мельчайшей пыли, оседающей из воды на дно и неминуемо аккумулирующейся в толще плёнок. Эти подвижные формы относятся к родам диплонейс (*Diploneis*), селлафора (*Sellaphora*), ницшия и навикула - из числа тех, что не образуют колоний (рис. 5.18, 5.19). Отметим, что среди навикул и ницший таких на самом деле большинство.



Рис. 5.18. Клетка подвижной диатомеи из рода ницшия (*Nitzschia*) (на переднем плане).



Рис. 5.19. Диатомея из рода диплонеис (*Diploneis*) - один из видов, бороздящих узкие пространства между колониями диатомей и цианобактерий в составе плёнки.

Цианобактерии, также принимающие активное участие в строительстве плёнок - это прокариотные микроорганизмы, способные получать энергию для жизни почти исключительно за счёт реакций фотосинтеза. Здесь они также делятся на несколько адаптивных групп.

Первую из них образуют мелкоклеточные виды из рода глеокапса (*Gloeocapsa*), разрастающиеся тонкими плёночками по поверхности капсул мастоглой. Мелкие продолговатые клетки трёх видов афанотеке (*Aphanothece*) располагаются рассеянными стаями внутри прозрачного полисахаридного матрикса, наполняющего щели между капсулами мастоглой (рис. 5.20) - их

аморфные по форме колонии также получают свет, собираемый многослойными полимерными оболочками этих диатомей.



Рис. 5.20. Клетки диатомей из рода мастоглоиа (*Mastogloia*), одетые в многослойные прозрачные капсулы, формирующиеся из выделяемых ими экзополимеров. Между капсулами видны группы эллиптических светло-зеленых клеток - колонии цианобактерий из рода афанотеке (*Aphanothece*) в прозрачном полисахаридном матриксе.

Вместе с ними там встречаются небольшие колонии хроококкусов (*Chroococcus*) (рис. 5.21). Также в промежутках между диатомовыми “деревьями”, особенно в верхних слоях плёнок, обильно развиваются плоские, однослойные колонии мерисмопедий (*Merismopedia*) (рис. 5.22, 5.23), отличающиеся регулярным плоскостным расположением клеток, также погружённых в общий матрикс.

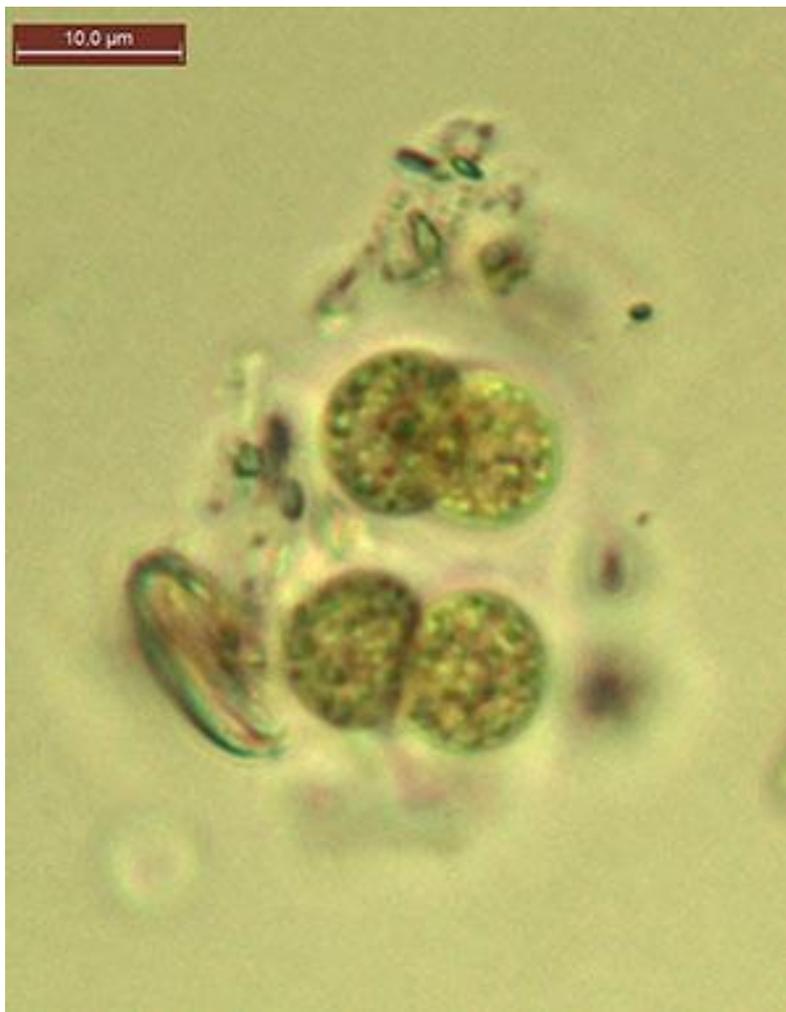


Рис. 5.21. Микроколония цианобактерии из рода хроококкус (*Chroococcus*).

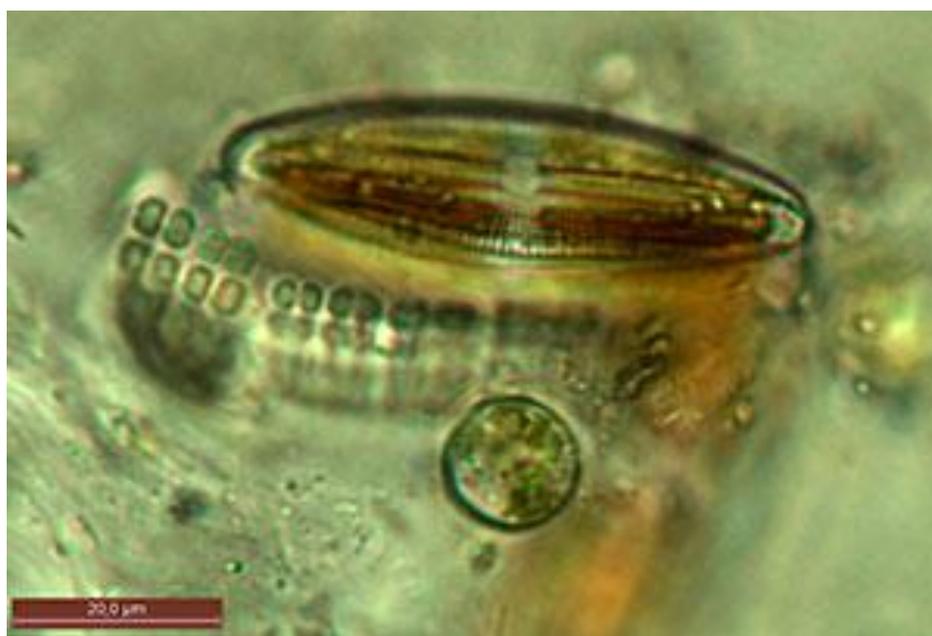


Рис. 5.22. Колония цианобактерии мерисмопедия (*Merismopedia*) на капсуле мастоглои (*Mastogloia*).

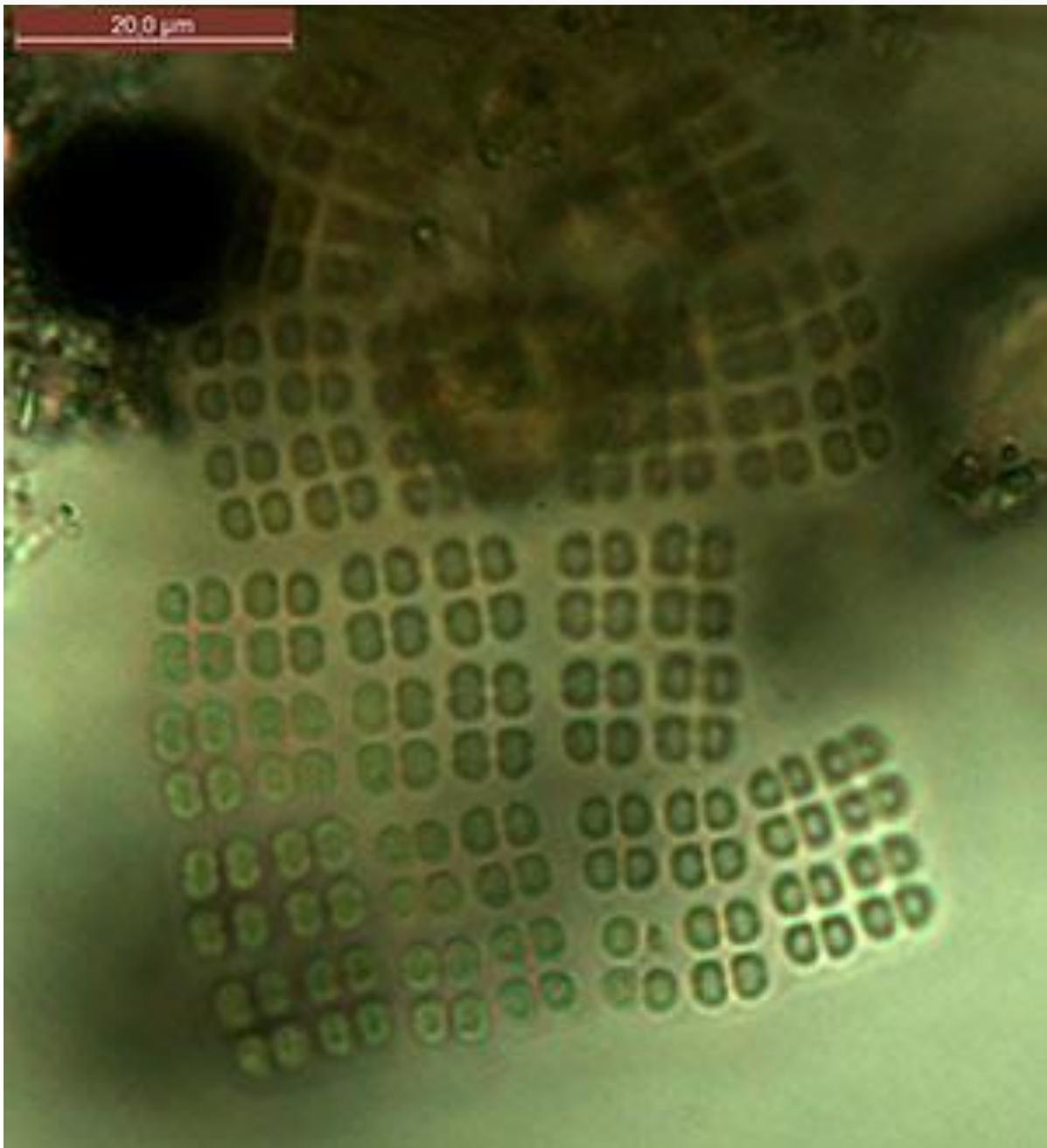


Рис. 5.23. Пластинчатые однослойные колонии цианобактерии из рода мерисмопедия (*Merismopedia*).

Вторую адаптивную группу образуют тонкие нитчатые цианобактерии из рода лептолингбия (*Leptolyngbya*), извивающиеся между колониями других видов. Используя солнечный свет, проводимый диатомовыми структурами в глубину плёнок, они выполняют армирующую функцию, сплетая “стебли” и “деревья” из капсул между собой.

Виды из рода калётрикс (*Calothrix*) отличаются особой структурой: это длинные, относительно прямые или волнообразно изогнутые нити, утончающиеся

от основания к верхушке в тонкий бесцветный волосок, одетые в многослойные прозрачные чехлы (рис. 5.24, 5.25). Они берут начало в нижних слоях плёнки и



Рис. 5.24. Нити (трихомы) цианобактерий из рода калётрикс (*Calothrix*), одетые в многослойные прозрачные чехлы.

пронизывают её всю, высовывая волоски на поверхность. При обилии таких волосков плёнка одевается снаружи дополнительным светорассеивающим слоем.

Сходные адаптации проявляют колонии микроколеуса (*Microcoleus*): его многочисленные тонкие нити (трихомы) располагаются внутри единого плотного чехла, окрашенного в бурые или охристые тона, из которого выходят широко раскрывающимся пучком (рис. 5.26) ближе к верхней периферии плёнки.

Среди цианобактерий тоже есть “рыхлители” - это спиралевидные нити спирулин (*Spirulina*), скользящие в толще плёнок (рис. 5.27). У всех рыхлителей, кроме разгребания детрита и перемешивания отмерших элементов сообщества, есть также функция аэрации толщи плёнок.

Ещё одним компонентом таких сообществ являются динофлагелляты, или динофиты - представители группы преимущественно одноклеточных существ, также использующих смешанный тип питания. Общая особенность большинства

видов динофитов, населяющих плёнки, состоит в том, что они ведут неподвижный образ жизни, также одеваясь многослойными оболочками.



Рис. 5.25. Основания двух трихомов цианобактерий из рода калётрикс (*Calothrix*), одетых в многослойные чехлы.

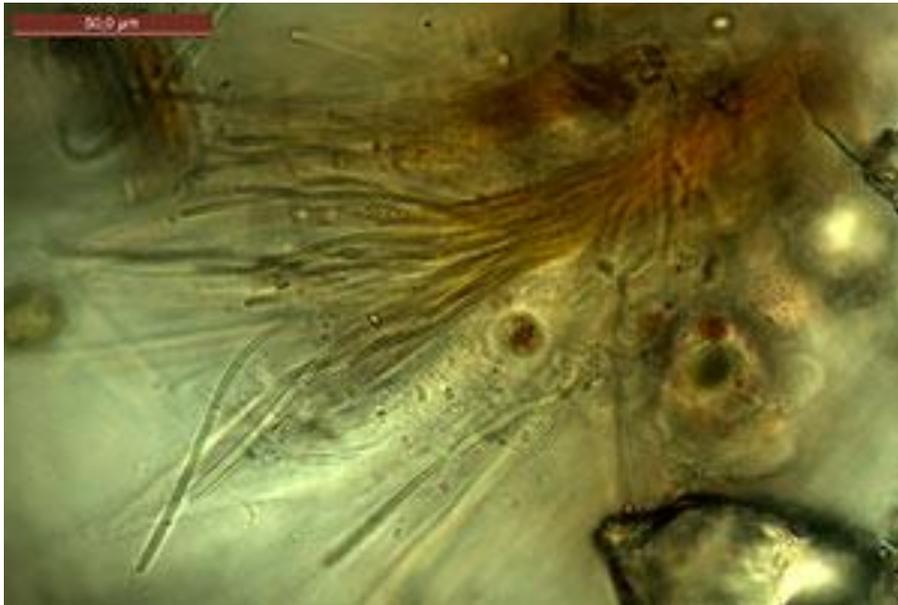


Рис. 5.26. Пучок трихомов колонии цианобактерии микроколеус (*Microcoleus*), выходящих из общего чехла бурой окраски.



Рис. 5.27. Спирально завитой трихом цианобактерии из рода спирулина (*Spirulina*) движется среди детрита внутри биоплёнки.

Это представители родов фитодиниум (*Phytodinium*), встречающиеся поодиночке, хемидиниум (*Hemidinium*) (рис. 5.28) - небольшими гроздьевидными скоплениями, а также пальмеллевидные (погружённые в общий матрикс) колонии третьего вида, предположительно глеодиниум (*Gloeodinium*) (рис. 5.29), обитающие преимущественно в нижних слоях плёнок.



Рис. 5.28. Небольшая “гроздь” коккоидных клеток динофлагелляты хемидиниум (*Hemidinium*) (в нижней части снимка). В верхней части фрагмент древовидной колонии мастоглои (*Mastogloia*).

Функцию уничтожения отмерших клеток в сообществе, а также потребления избыточного количества гетеротрофных бактерий, питающихся растворённым органическим веществом, исполняют несколько видов амёб, легко скользящих среди переплетений чехлов, “стеблей”, матриксов и капсул.

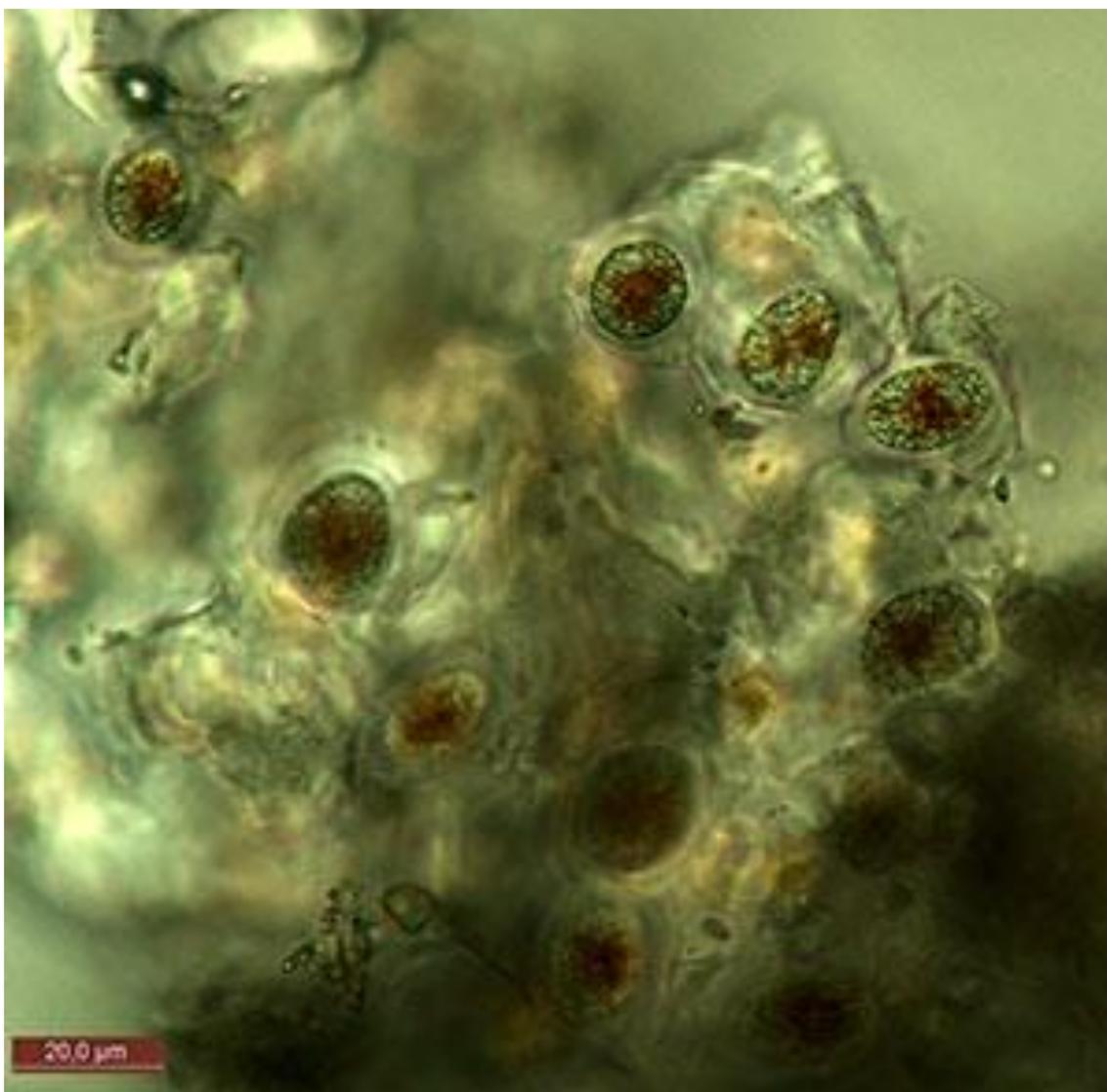


Рис. 5.29. Фрагмент пальмеллевидной (погружённой в общий матрикс) колонии одного из видов коккоидных динофлагеллят (предположительно глеодиниум - *Gloeodinium*), обильно развивающегося в нижних слоях биоплёнки.

Также в нижних слоях сообщества было отмечено образование большого количества микрокристаллов гипса. Здесь они располагались цепочками, сформировавшими параллельно восходящие, слабо ветвящиеся лучи. В целом, эти минеральные конструкции, не проявлявшие признаков срастания и отвердения, можно расценивать как протоскелетную основу биоплёнок рассматриваемого типа.

Как видно из описаний и иллюстрирующих микрофотографий, большинство видов микроорганизмов, участвующих в формировании биоплёнок на окатанных

камнях, используют для выживания в условиях мелководного побережья озера Иссык-Куль, хорошо просвечиваемого солнцем, самые разные полимерные структуры. Одни из них одевают клетки, защищая их от избытка ультрафиолета, но собирая и фокусируя свет в видимой части спектра, другие служат опорным или структурирующим матриксом колоний. По сути, основная часть таких плёнок выстроена и хорошо структурирована в пространстве именно такими экзополимерами - с их помощью клетки самых разных микроскопических существ ткут устойчивое к воздействию прибойных волн, успешно развивающееся здесь сообщество.

Заключение

Чем характеризуются в общем плане эти биоплёнки, формирующие буровато-серый или охристый слой на окатанных камнях прибрежных мелководий? Кроме того, что на них регулярно оскальзываются люди, отдыхающие на берегу и пытающиеся пробраться в озеро, ступая по этим камням.

Общей чертой большинства существ, образующих здесь основные архитектурные элементы таких плёнок жизни, является наличие матрикса, который они выделяют. Речь идёт о биополимерных структурах из гетерополисахаридов, выделяемых клетками. Из них состоят слои капсул мастоглой и неподвижных динофлагеллят, стебельки гомфосфений, роикосфений и ахнантидиумов, «подушки», которыми крепятся клетки дентикул, прозрачные «тела» колоний коккоидных цианобактерий, чехлы калётриков, микроколеусов и лептолингбий. У представителей разных групп микроорганизмов биополимеры матрикса состоят из разных полисахаридов. Более того, даже у одного вида, например, мастоглой, состав гетерополисахаридов в структуре капсулы может меняться в зависимости от температуры среды, интенсивности и продолжительности освещения и некоторых других факторов. Однако, неизменным является само наличие матрикса – для тех, кто строит плёнку, а не ползает внутри неё, исполняя другие функции.

Матрикс в этой зоне обитания необходим для защиты от ультрафиолета, приходящего от Солнца в сравнительно больших количествах, нежели поступает на мелководья равнинных озёр. Также он защищает клетки микроорганизмов от суточных и, во многом, межсезонных перепадов температуры. А в составе сложных архитектурных композиций, образуемых колониями разных видов, матрикс выполняет функции сцепляемых между собой конструкций: «кирпичиков» разной формы, «арматуры», «черепицы» и не только. Благодаря особому расположению этих конструкций и существенной прочности их соединения, плёнка не разрушается накатными волнами, но при этом хорошо обводняется, формируя собственные микроканалы для протока воды, приносящей биогенные вещества и уносящей продукты метаболизма. Композиции матриксов проводят свет в глубину плёнки и фильтруют потоки ультрафиолета.

Такая биоплёнка – отнюдь не хаос из микроорганизмов. Это грамотно выстроенный живой слой на камнях, сотканный множеством микроскопических существ, хорошо приспособленных к совместному проживанию. После того, как незадачливая улитка своим колючим языком-радулой срезает часть этой плёнки себе на корм в каком-то месте, структура восстанавливается в прежнем виде.

ГЛАВА 6.

Золотистый мех в полосе наката

На пространстве большого озера никогда не бывает абсолютного штиля. Конечно же, в какие-то моменты безветрия мы можем наблюдать его поверхность практически гладкой, глядя с берега. Но по самому урезу воды при этом всё равно будет происходить лёгкий наплеск: совсем низенькие волны, всего 4-10 см высотой, будут накатывать на песочек, или же на гальку, или на россыпь камней, торчащих из воды у самого берега (рис. 6.1). Эти едва уловимые волны будут перекатываться по низким спинам камней, едва торчащим из воды, и словно бы оглаживать их. Это происходит по той простой причине, что в большом озере всегда есть течения, в том числе прибрежные, и их действие сказывается на полосе наката таким простым и наглядным образом. Если же возникает ветер и поверхность воды под ним приходит в движение, накат усиливается. При существенном волнении, хотя бы в 1-2 балла, волны уже ложатся на берег относительно глубоким накатом, принося пену, что оседает на спинах камней, просачивается между ними в песок или уходит в гальку. При этом сами камни - те самые, что лежали в штиль по урезу воды - оказываются то на воздухе, то под водой. И, чем сильнее волнение, тем заметнее становятся периоды их нахождения то под водой - накатной, бурлящей, турбулентной - то на воздухе, когда с них стекает вода и сползает пена. Иссык-Куль - очень большое озеро. И поверхность камней, торчащих из водной глади у самого уреза воды в штиль, постоянно орошается волнами - пускай и низенькими, едва заметными, но орошается. Ибо это не стоячий водоём.

Таких камней по берегам Иссык-Куля очень много, и из воды повсюду проступают их спины (рис. 6.2, 6.3). На северных берегах озера мы регулярно наблюдаем явление, связанное именно с этой зоной обитания - со спинами камней и крупных глыб, лежащих на самом краю полосы наката. Это явление мы назовём «золотистым мехом Иссык-Куля», ибо выглядит оно действительно как густая золотистая тонкорунная шерсть, каким-то чудом отросшая прямо на спинах камней, торчащих из воды у самого берега - и постоянно перемываемая накатом.

Конечно же, здесь мы имеем дело с живыми существами, ибо для кристаллических структур этот «золотистый мех» слишком уж мягок, а синтетические полимерные волосы пока не научились расти самостоятельно в природных водоёмах. Кстати, изделий из этих синтетических полимеров на дне Иссык-Куля хватает, и лежат они, в основном, по мелководьям бухт и заливов: чаще всего это одноразовая посуда и упаковка, сделанная из полиэтилена, полипропилена, полиэтилентерфталата или же полистирола. Эти предметы постепенно зарастают микроорганизмами, формирующими на них разнообразные биоплёнки, и столь же плавно уходят в мягкий грунт, но их истории не из этой книги [33]. Здесь же мы отметим только, что это черты экологии озёрного сообщества новейшего времени, и загрязнение Иссык-Куля бытовым пластиком, ежегодно возрастающее в летний курортный сезон, конечно же не проходит для экосистемы Иссык-Куля бесследно.

Что, тем не менее, не отменяет призыва не бросать пластиковый мусор на берега и в само озеро.



Рис. 6.1. Лёгкая накатная волна, приходящая на каменистый берег озера Иссык-Куль в тихую погоду.

И всё же: кто делает волокна этого «меха»? Из чего они состоят? Прочный ли «мех»? И, наконец, почему он формируется в таком виде именно в этом, сравнительно узком - и довольно экстремальном биотопе, практически на границе озера? В чём он выигрывает, развиваясь именно там? А экстремальными выбраны «мехом» местообитания очень даже являются: здесь по спинам камней, и по всему, что на них растёт, активно и постоянно лупит наплеск, или накат, или прибой, здесь дует ветер и жарит обжигающее Солнце, а в предзимье образуется ночная ледяная корочка. А ещё на то, что растёт на спинах этих камней, постоянно действует мощный поток солнечного ультрафиолета. Будем откровенны: на высоте 1608 м, где располагается уровень поверхности Иссык-Куля относительно уровня Мирового океана, ультрафиолета приходит существенно больше, чем по берегам того самого океана.

На все эти вопросы мы будем отвечать постепенно и в развитии темы.

Итак, впервые «золотистый мех», перемываемый лёгкими набегающими волнами и влажно искрящийся на солнце, был отмечен на прибрежных камнях, в районе г. Чолпон-Аты, в ходе июльской экспедиции 2018 года (рис. 6.4, 6.5, 6.6, 6.7, 6.8). Обнаружив столь масштабное и необычное явление, специалисты сразу же

взяли образцы, довели их живьём в Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН и сразу же, в день приезда, изучили при разных увеличениях мощных световых микроскопов. В ноябре 2019 года, в холодное время предзимних штормов, когда на берег набегали недобрые серые волны, явление было обнаружено снова в осенней экспедиции.



Рис. 6.2. Россыпь камней вблизи уреза воды, прибрежная зона в северной части озера Иссык-Куль. Видна лоснящаяся поверхность спин камней, перемываемых накатной волной.

В августе 2023 года, в ходе обширной летней экспедиции по озёрам Кыргызстана, был снова обнаружен «мех» на камнях в прибойной зоне озера - на сей раз на более обширных, разнесённых друг от друга каменистых участках северного побережья. Конечно же, и осенью 2019, и летом 2023 гг. были взяты образцы и

продолжено изучение структурных особенностей этого явления. Которые удивительным образом сохранялись во времени и по разным сезонам года практически неизменными.

Разберём пространственную организацию «золотистого меха». На самой поверхности окатанных прибоем камней развивается тонкая, но очень прочная плёнка из цианобактерий («подошва»). В частности, это трихомные (нитчатые) цианобактерии из рода *Calothrix*.



Рис. 6.3. Лёгкий наплеск низкой волны, омывающей в тихую погоду торчащие из воды спины камней, покрытые лоснящимся «золотистым мехом».

Эти существа любят жить в полосе прибоя на спинах и боках крепко стоящих камней, глыб и скал, и часто образуют на них тонкий, плотный и скользкий налёт чёрно-зелёного цвета.

Когда вы пытаетесь ступить по этим окатанным волнами глыбам, выбирая красивую локацию для фотопортрета на фоне бушующего моря, оскальзываетесь и видите свои ноги на фоне неба, знайте: вы поскользнулись на обширных колониальных поселениях калётриков. Часто такие поселения формируют от одного до нескольких видов.

Согласно проведённой нами идентификации, в случае с «золотистым мехом» речь идёт о двух видах, сильно различающихся по морфологии (рис. 6.9). Это *Calothrix elenkinii*, характеризующийся длинными зелёными трихомами, одетыми в многослойные прозрачные полисахаридные чехлы, часто буреющие в нижней части.



Рис. 6.4. Хорошо обводнённый «золотистый мех» на выступающей из воды спине камня, у северного берега оз. Иссык-Куль.



Рис. 6.5. «Золотистый мех» на спине камня, торчащей из воды сразу после прохождения волны. Под тонким слоем воды различимы пучки (кисти), состоящие из тонких волокон.



Рис. 6.6. Так выглядят пучки (кисти) волокон «золотистого меха» на спине камня под водой, во время прохождения по нему накатной волны высотой около 8 см.



Рис. 6.7. Пучки «золотистого меха» на спине камня при боковом освещении, на закате: видны отдельные волокна, их слагающие.



Рис. 6.8. Ещё более чёткий цифровой макроснимок пучков «золотистого меха». Видно, что волокна толстые, не нитевидные - скорее это вытянутые облачные структуры.

У многих калётриков зелёные трихомы широкие у основания и быстро истончаются к верхушке, где переходят в длинный тонкий волосок из продолговатых клеток, лишённых хлорофилла - эти волоски при массовом развитии вертикально стоящих трихомов выполняют две функции.

Во-первых, они обеспечивают защиту колониального поселения от большей части потока солнечного света, а во-вторых, от ударов накатных волн - вода по ним легко проскальзывает, не разрушая нижних, зелёных, фотосинтезирующих частей трихомов. В целом, от многих агрессивных факторов среды трихомы защищают и многослойные чехлы, расплывающиеся в нижней части бесцветных волосков. Но у волосков функция именно внешней, поверхностной защиты.

Так вот: у этого вида калётрикса зелёная часть нити длинная и практически не истончающаяся к верхушке, а волосок относительно короткий. Поэтому основное тело «подшвы» сформировано именно длинными, переплетающимися зелёными трихомами *Calothrix elenkinii*. А уже между ними располагаются трихомы второго вида - *Calothrix epiphytica* - у них короткая, быстро сужающаяся зелёная часть, переходящая в очень длинный бесцветный волосок. Именно эти волоски и защищают подошву от избытка солнечного ультрафиолета, пока над ней не поднимется верхний ярус «золотистого меха».



Рис. 6.9. Трихомы *Calothrix elenkinii* (слева) и *Calothrix epiphytica* (справа) из состава подошвы «золотистого меха».

Этот ярус, окрашенный в червонно-розово-оранжевые тона, состоит как бы из длинных курчавых волокон. Они как раз и формируют «мех», красиво перемыаемый набегающей волной - и хорошо сохраняющий воду после отхода этой волны. В основе каждого такого волокна находится длинный прозрачный стебелёк, сгенерированный из нескольких видов композитных (гетерогенных, разнородных по составу) полисахаридов клеткой диатомеи *Gomphonema cf. gracile*. Клетки у этой диатомеи похожи на удлинённые кегли, вполне изящные и утончённые на вид, содержат бурые хлоропласты и одеты дополнительной собственной капсулой, тоже полисахаридной и прозрачной - она защищает клетку на вершине волокна всё от того же ультрафиолета (рис. 6.10). При их делении тонкий прозрачный стебелёк, на котором они отрастают из слоя «подошвы», тоже раздваивается, и от места деления каждая клетка дальше растит свой стебелёк. Поэтому к вершине волокна, когда клетка уже поделилась несколько раз, мы имеем разветвлённую структуру примерно из 20-30 волокон (рис. 6.11), по концам которых сидят клетки гомфонем.



Рис. 6.10. Клетка диатомеи *Gomphonema cf. gracile*, одетая в тонкую прозрачную полимерную капсулу на вершине стебелька.

Однако, «свято место пусто не бывает». Особенно в Иссык-Куле, и конкретно - на длинных ветвящихся стебельках этих гомфонем. Конечно же, на них

поселяются другие диатомеи - тоже эпифитные, и на своих стебельках, уже сильно более коротких - зато многочисленных, ибо этих вторичных эпифитов очень много. Самым массовым из них является *Cymbella parva*, полулунной формы с коротко оттянутыми концами (рис. 6.12). Клетки этого вида сидят на своих коротких стебельках, покрывая «древо» из стебельков гомфонем, словно золотисто-бурые листочки.

Также здесь встречаются *Cymbella* cf. *aspera* и *Cymbella* cf. *lange-bertalotii* - более крупные и длинные, напоминающие карамысла (рис. 6.13). По всем стебелькам ползают свободнодвижущиеся диатомеи: *Cymbopleura kuelbsii*, *Nitzschia* sp. и *Navicula* sp. В местах ветвлений стебельков часто сидят в своих полимерных капсулах - многослойных и прозрачных - клетки диатомей из рода мастоглоя: крупные и удлинённые у *Mastogloia decussata* (рис. 6.14) и относительно небольшие, компактные у *Mastogloia pusilla* (рис. 6.15). Куда ж без мастоглоя в домиках на каменистой полосе наката - это как раз их традиционное местообитание.



Рис. 6.11. Переплетение прозрачных стебельков диатомей *Gomphonema* cf. *gracile* в верхней части волокна.



Рис. 6.12. Россыпь различных диатомей из состава волокон «меха». Полулунные клетки, лежащие преимущественно в нижней части снимка - диатомеи *Cymbella parva*. Сдвоенные и одиночные клетки в форме бейсбольной биты - *Gomphonema* cf. *gracile*.

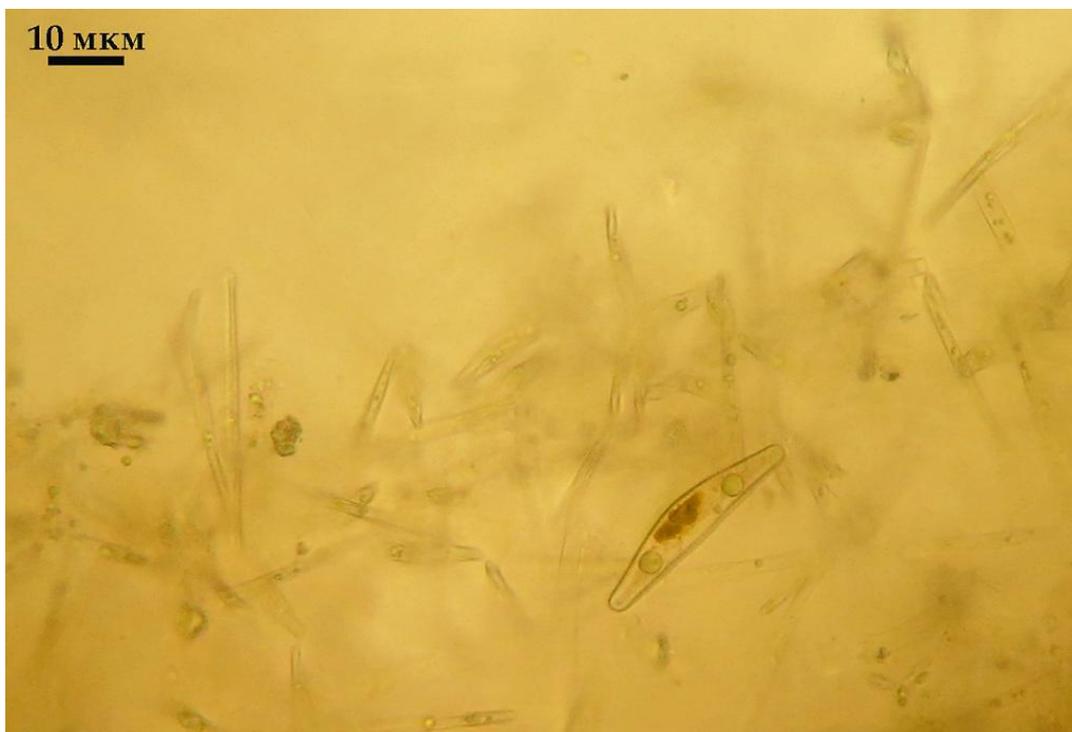


Рис. 6.13. Коромыслоподобная клетка диатомеи *Cymbella* cf. *aspera* среди «облачной» колонии *Diatoma kalakulensis*.

Однако, главным компонентом, создающим курчавый объём всей структуре, служат ветвящиеся колонии совершенно особенных диатомей - *Diatoma kalakulensis* - их тонкие, практически игловидные клетки, едва каплевидно расширенные по концам, соединяются между собой уголками панцирей с помощью очень коротких, но прочных и эластичных полимерных подушечек. Поскольку клетки в колониях способны делиться многократно, на конце каждой из них может сидеть по 2-3 дочерних. Так и образуется ветвящаяся колония из иголок (рис. 6.16), формирующая полупрозрачное розово-оранжевое облако вокруг дерева из гофроном с листьями из цимбелл. При этом в основе «облачных» колониальных структур *Diatoma kalakulensis* лежат тоже своего рода волокна, образуемые спирально завитыми цепочками колоний этих диатомей.

В свою очередь, клетки *D. kalakulensis* выделяют вокруг себя небольшие защитные слои из совсем прозрачных и рыхлых полисахаридов, и такое облако оказывается прекрасно защищено от самых разных агрессивных факторов среды, в т.ч. от ультрафиолета, иссушения и разрушения ударами волн - по каждому комплексу-волокну волна проскальзывает, а воду в нём задерживают рыхлые колонии *D. kalakulensis*.



Рис. 6.14. Диатомей из состава волокон пучков «меха». В центральной части снимка эллиптически-ланцетный панцирь диатомей - *Mastogloia decussata*.

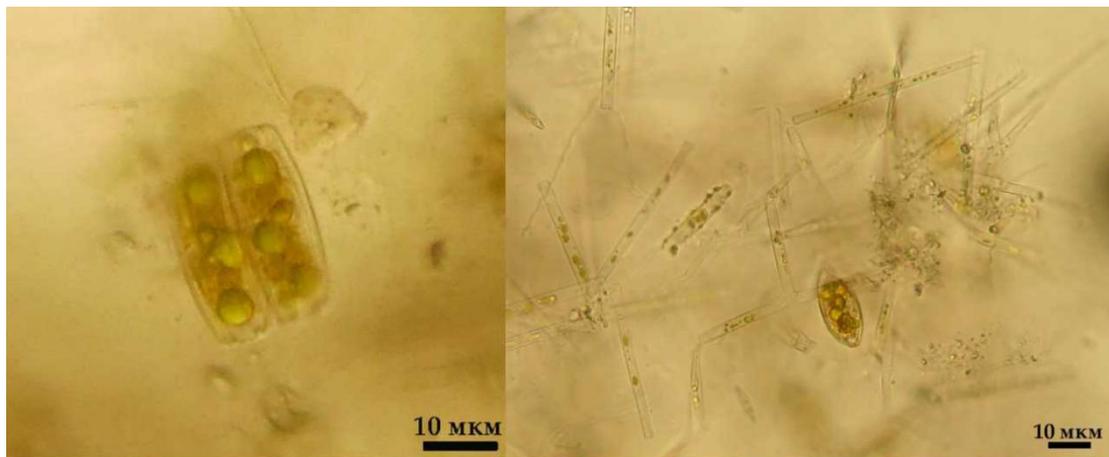


Рис. 6.15. Клетки *Mastogloia pusilla*: вид сбоку, после деления - слева, и вид «анфас», среди колоний *Diatoma kalakulensis* - справа.



Рис. 6.16. Колония диатомей *Diatoma kalakulensis* - эти обильно ветвящиеся колонии игловидных клеток придают основной объём волокнам «меха».

«Мех» получается достаточно прочным с механической точки зрения: он способен защищаться от ударов набегающих волн благодаря мощной подошве и волокнистой структуре верхнего яруса, но при этом перемывается потоками воды, скользящими у самого камня.

Разрастаясь в зоне постоянного наплеска накатных волн, омывающих каждое кудрявое волокно, эта структура получает доступ к столь же постоянному потоку биогенных веществ, необходимых для её роста и приносимых волнами на мелководьях прибрежной зоны. Продукты метаболизма клеток выносятся из «меха» теми же волнами.

В поверхностной плёнке воды находится большое количество лёгких органических веществ, часть из которых эффективно усваивается клетками «меха» - это тоже «ценная пища» для микроорганизмов, слагающих волокна и подошву.

При кажущейся простоте организации и сравнительно небольшом числе видов, слагающих эту структуру, она прекрасно иерархически интегрирована и обладает средствами защиты от ультрафиолета, особенно агрессивно действующего в этой зоне обитания. Этот же мощный внешний фактор значительно снижает конкуренцию с другими организмами, живущими ниже на тех же камнях и образующими уже иные сообщества, описанные нами ранее в разделе «Особенности микромира мелководий озера Иссык-Куль».

На рисунках 6.17 – 6.22 приведены цифровые снимки колоний *Diatoma kalakulensis*, демонстрирующие особенности и характерные черты их пространственной организации в составе волокон «меха».



Рис. 6.17. «Облачная» структура из ветвящихся колоний *Diatoma kalakulensis*, формирующая курчавость и объём волокна в составе «меха».



Рис. 6.18. Колонии *Diatoma kalakulensis* могут быть довольно густыми и содержать солидное число вегетативных клеток.



Рис. 6.19. Колонии *Diatoma kalakulensis*.



Рис. 6.20. Колонии *Diatoma kalakulensis* - три спирализованных колонии: две в верхней части снимка, и одна ниже центра.



Рис. 6.21. В основе «облачных» колониальных структур *Diatoma kalakulensis* лежат тоже своего рода волокна, образуемые спирально завитыми цепочками колоний этих диатомей.

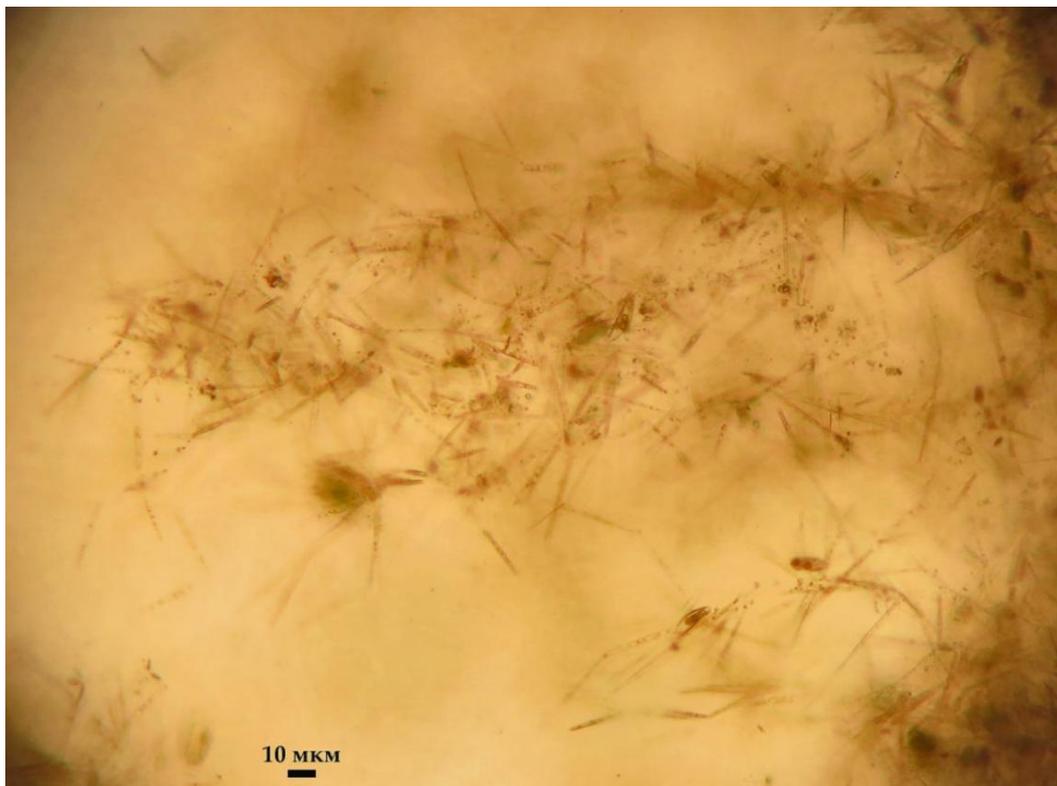


Рис. 6.22. В основе «облачных» колониальных структур *Diatoma kalakulensis* лежат тоже своего рода волокна, образуемые спирально завитыми цепочками колоний этих диатомей.

Заключение

Мы уже знаем, что верхняя область водной толщи крупных горных озёр Кыргызстана, а особенно - поверхность их вод - находятся под действием мощного потока ультрафиолета, приходящего от Солнца. Микроорганизмы, населяющие здесь эти зоны обитания на дне, на прибрежных мелководьях, приспособляются к этим агрессивным условиям. Они выделяют вокруг своих клеток дополнительные полимерные оболочки, и ткуют из этих капсул, нитей и микроколоний, а также из подвижных клеток самых разных видов совершенно особые структуры своих сообществ, о которых можно сказать: каждое из них обладает своей специфической архитектурой.

До сих пор мы наблюдали в Иссык-Куле сообщества, в составе которых микробы развивались довольно компактно, формируя плёнки жизни, в разной степени плотные, хрящеватые и минерализованные. А на примере «золотистого меха» впервые рассматриваем структуру существенно более «воздушную», легко перемываемую набегающими волнами по всей толще - и, в то же время, живущую в наиболее экстремальной зоне воздействия турбулентности, перепадов температур, действия высоких концентраций веществ поверхностной плёнки воды и, конечно же, ультрафиолета. На примере этого «меха» мы видим совершенно особую форму архитектуры сообщества, при которой микроскопически малые существа

выстраивают нечто крупное и хорошо структурированное, легко различимое глазом без специальных оптических приборов. И одновременно это сообщество с волокнами, постоянно перебиваемыми волнами - и зелёной войлочной подошвой, тоже промываемой благодаря интенсивной гидродинамике - живёт всем своим составом крайне интенсивно в потоке событий и материи - там, где другие не выживают, со всей их плотной упаковкой и многослойной защитой. И в его архитектуре легко просматривается простая и наглядная логика.

Природа масштабных, даже близко расположенных явлений в жизни микромира не однородна. Не станем судить о них однозначно.

ГЛАВА 7.

Кораллоподобные структуры озера Иссык-Куля

Поверхность озера Иссык-Куль видели многие – и каждый при воспоминании об этом озере скажет: оно умиротворяюще прекрасно. А что скрывается под этим зеркалом воды, отражающим безмятежные небеса? Какие ландшафты на дне, почему они именно таковы, кто их такими сделал и почему?

В июле-августе 2023 года провели научные экспедицию и изучили донную жизнь в горных озёрах Кыргызстана: в Чатыр-Куле, в Сон-Куле и, конечно же, в Иссык-Куле. Во время экспедиции ездили по горным дорогам, находили подходы к воде по берегам озёр, проводили подводные съёмки, легководолазные погружения и собирали материал для исследований. Конечно же, в каждом озере мы нашли свои особенности, проявляющиеся в ландшафте дна и его населении – и они оказались уникальны. Но начнём наш рассказ именно с Иссык-Куля, где были найдены... «кораллы».

Эти структуры мы нашли в разных участках прибрежной зоны на юге озера (рис. 7.1 – 7.4). Их присутствие было отмечено на глубинах от полуметра и до 12-15 метров. По сути, они появляются там, где ветровое движение волн уже не создаёт постоянного заплеска – в относительно более стабильной зоне берегового склона. А исчезают там, где заканчивается пояс камней, окаймляющий берег под водой. При этом на крайних мелководьях «кораллы» выглядят порванными по краям – здесь на них воздействует сильный штормовой накат осенью и зимой. А с каждым метром глубины они становятся, напротив, всё более оформленными, цельнокрайними. «Кораллы» покрывают спины разноразмерных валунов, спускаясь на их бока, срastaют между собой камни на 5-10 метрах и создают сплошной кружевной ландшафт, одевающий глыбы на 12-15 метровой глубине. Выглядят они как извилистые каменные складки – тонкие, несколько миллиметров толщиной, усеянные с поверхности мельчайшими бугорками. Словно валуны под водой густо обросли курчавыми листьями, залезающими друг на друга – относительно узкими, но очень складчатыми. Их окраска меняется от буро-золотистой, лоснящейся - на мелководьях, до розово-палевой на предельной для них глубине. Аналогичный облик характерен для многих видов кораллов, покрывающих камни в тропических морях. Мы ныряли на дно и спускали туда приборы для фото- и видеосъёмки, отбирали образцы этих структур. Затем, с помощью световых и электронных микроскопов, изучали их в ИО РАН.

Но Иссык-Куль – озеро, хотя и огромное. Это не море. Откуда здесь взяться кораллам? А фокус в том, что если в тёплых морях кораллы – это колонии кишечнополостных животных, способных в разной степени отлагать известняк, то в Иссык-Куле кораллоподобные структуры строят микроорганизмы. Первично это тонкие слоистые плёнки, одевающие поверхность камня – их формируют цианобактерии и колониальные диатомеи.



Рис. 7.1. Южное побережье озера Иссык-Куль каменистый берег.



Рис. 7.2. Валунны на южном побережье озера Иссык-Куль, уходящие в воду.



Рис. 7.3. Валун на мелководьях южного берега озера Иссык-Куль, покрытые бурыми биоплёнками.



Рис. 7.4. Валун на мелководьях, покрытый биопленками, формирующими кораллоподобные структуры.

Внутри этих плёнок отлагаются кристаллы кальцитов – чем глубже в толщу плёнки, тем их становится больше, они образуют сети и срастаются, формируя прочную скелетную основу плёнки. А потом, по мере разрастания, такой плёнке просто перестаёт хватать места на камне – и она начинает отрастать от него, образуя извилистые складки, а от них новые складки, постепенно покрывая камень прочным кружевом на минеральной основе. Толщина иссык-кульских «кораллов» достигает 6-8 см – это слой извилистого окрашенного кружева на подводных камнях. Формы развития структур на глубине около 5 м проиллюстрированы на рис. 7.5 – 7.12, на глубине примерно 15 м - на рис. 7.13 – 7.17. Морфология поверхности минерализованных биоплёнок на этих глубинах различается. Прибрежная полоса, где они населяют эти камни на юге озера, составляет примерно 200 м - от 0,5 м и до 12-15 м. А длина каменного пояса вдоль берегов – многие десятки километров. Так что здесь речь идёт о явлении весьма масштабном, это не уникальная находка на отдельном камне.



Рис. 7.5. Кораллоподобные структуры (минерализованные биоплёнки), покрывающие валуны на глубине 5 м.

Исследования экспедиции 2023 года, проведённые на мелководьях в районе г. Чолпон-Аты, где дно песчаное, показали, что «кораллы» способны развиваться и там – в продолжение экспедиции они были найдены на бетонных плитах и якорных блоках, некогда сброшенных на дно.



Рис. 7.6. Минерализованные кораллоподобные структуры, покрывшие россыпь камней на глубине 5 м.

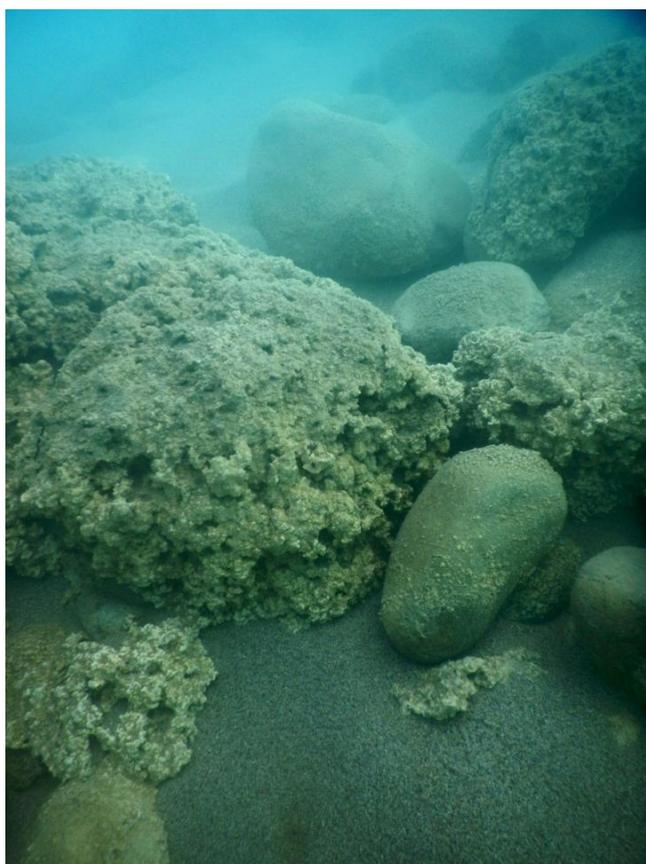


Рис. 7.7. Мощный слой кораллоподобных структур, одевающий валуны на глубине 5 м.



Рис. 7.8. Ветвистые кораллоподобные структуры, покрывающие камни на глубине 5 м.



Рис. 7.9. Крупный валун, покрытый развитыми кораллоподобными структурами на глубине 5 м.



Рис. 7.10. Складчатая поверхность кораллоподобной структуры, глубина 5 м.

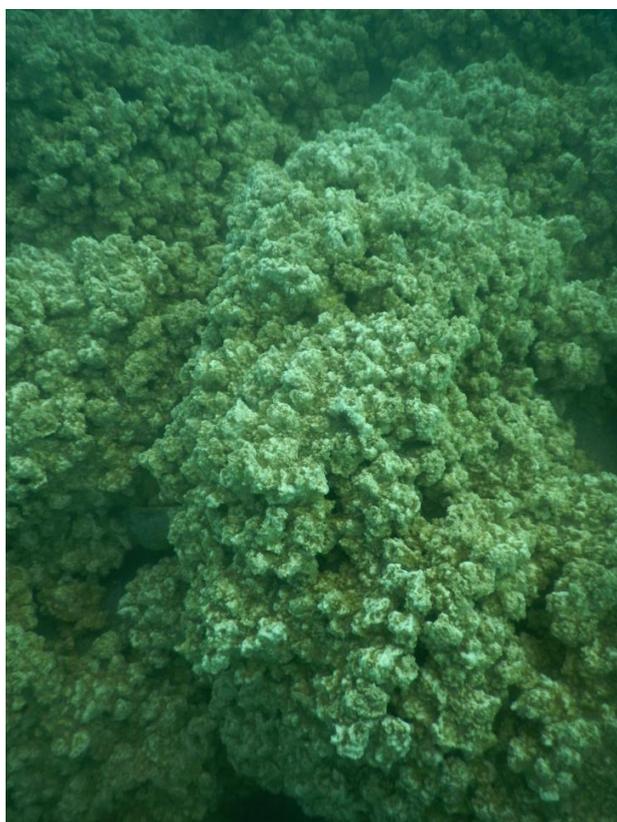


Рис. 7.11. Сильно разветвлённая, складчатая поверхность кораллоподобной структуры на глубине 5 м.

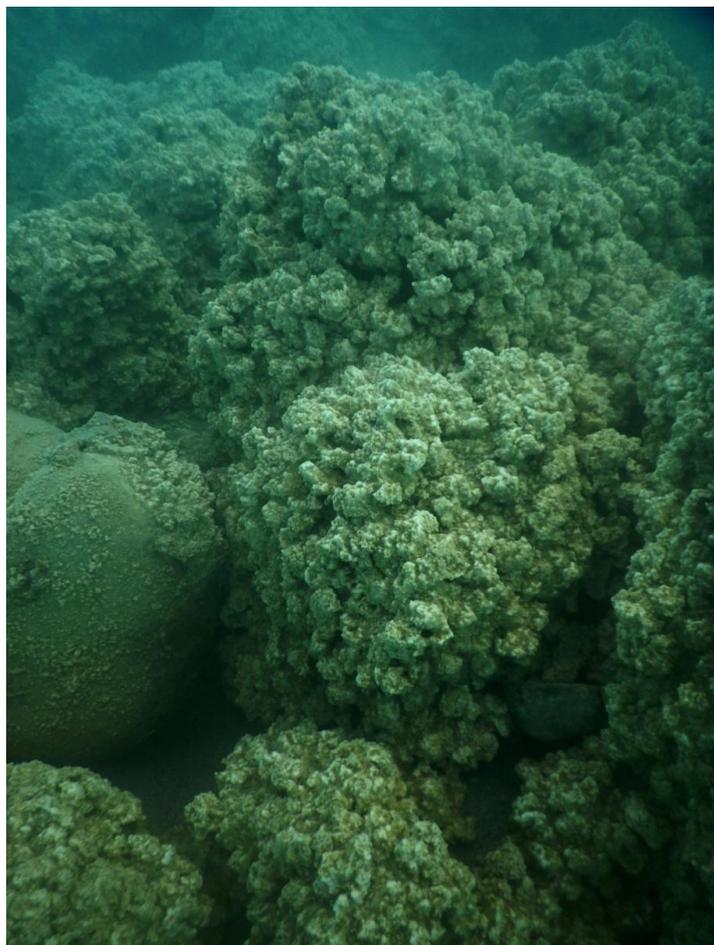


Рис. 7.12. Валуны на глубине 5 м, покрытые развитыми кораллоподобными структурами.

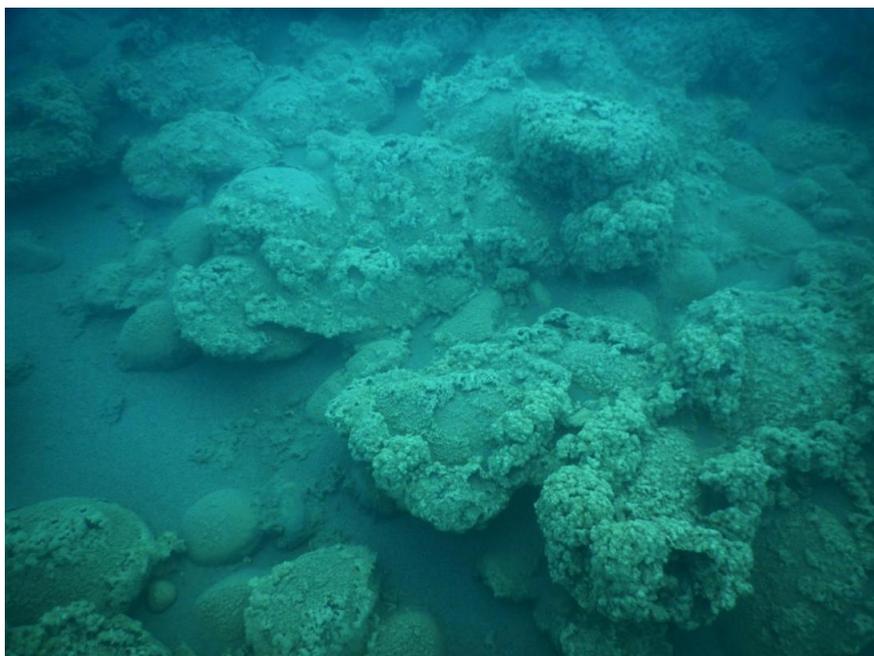


Рис. 7.13. Развитые коралловидные структуры, покрывающие валуны на глубине 15 м.



Рис. 7.14. Развитые коралловидные структуры, покрывающие валуны на глубине 15 м.

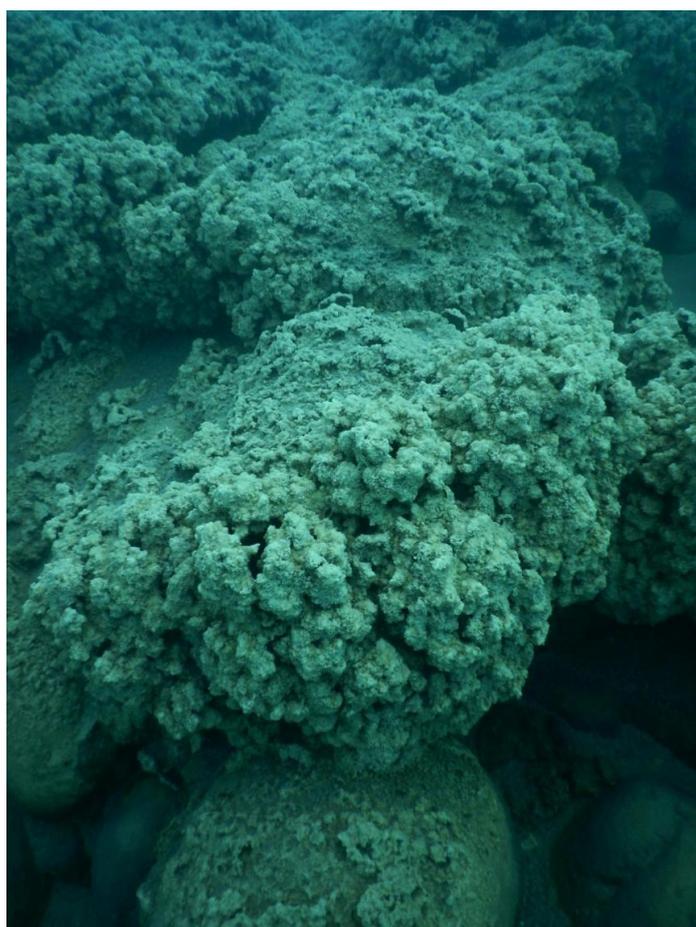


Рис. 7.15. Регулярно расположенные крупные элементы коралловидной структуры (вертикальные агломерации), покрывающей валуны на глубине 15 м.

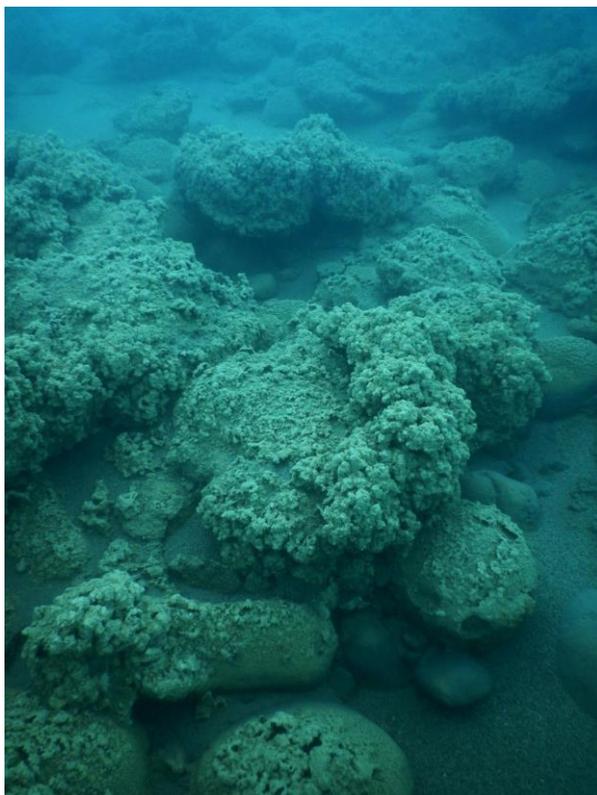


Рис. 7.16. Разностепенно развитые кораллоподобные структуры, покрывающие валуны на глубине 15 м.



Рис. 7.17. Поверхность коралловидной структуры на глубине 15 м. Видна регулярно повторяющаяся текстура микрорельефа из бугорков и складок. Охрой окрашены участки интенсивного роста микроорганизмов.

Конечно же, кроме внешнего облика «кораллов» и масштабов их разрастания в Иссyk-Куле, представляет интерес, кто именно из микроорганизмов их построил. И здесь наши исследования позволили описать весьма интересные явления. У каждого вида микроорганизмов своё место в таких плёнках, и своя очередь на этапах строительства структуры в целом (рис. 7.18 – 7.26). Первыми на камне поселяются корковые колонии цианобактерий из родов *Gloeocapsa* и *Aphanocapsa*, они строят плотные прозрачные колонии из прочных биополимеров, содержащих внутри миллионы делящихся клеток. Затем среди этих колоний поселяются особые зелёные микроводоросли из рода *Chormotila* – их округлые клетки выделяют вокруг себя слоистый полимер, постепенно образующий под клеткой столбик. Затем клетка делится, и столбик тоже раздваивается, продолжая рост.

Постепенно развивается колония из многократно ветвящихся толстых прозрачных столбиков, по вершинам которых сидят клетки. Среди этих плотных «кустов» разрастаются диатомеи из родов *Gomphonema* и *Gomphonella*, строящие древовидные структуры уже из собственных полимеров – их булавовидные клетки сидят по концам этих тонких прозрачных стебельков. Впрочем, для некоторых гомфонем, живущих в Иссyk-Куле, характерны как раз толстые стебельки – и узкие клетки буквально прячутся в их округлых концах. Когда клетка делится, за двумя её дочерними отрастают свои стебельки. Колония из сотни клеток у таких диатомей представляет собой уже очень обильно разветвлённое «дерево» - маленькое по нашим масштабам, но в составе плёнки их сотни тысяч. Между ветвями этого «дерева» находят себе уютное место для развития трубчатые колонии уже других диатомей – они из рода *Encyonopsis*, их длинные клетки почти ланцетной формы упакованы в прозрачные полимерные трубки – и способны внутри них ползать. Ближе к верхним ярусам слоя «деревьев» и «кустов» развиваются рыхлые колонии мелких диатомей из рода *Nitzschia* – клетки здешних видов притоплены в общий прозрачный матрикс, ими образуемый. Здесь же в массе развиваются клетки диатомей *Mastogloia smithii*, окружённые многослойными полисахаридными капсулами. Наконец, на самой поверхности общей матрикальной массы, из которой во множестве торчат клетки *Gomphonema*, в массе развиваются мелкие представители рода *Achnantheidium*.

Отметим, что в узких пространствах между всеми этими полимерными ветвями и подушками колоний ахнантидумов развиваются тонкие нити цианобактерий из рода *Leptolyngbya* – свет хорошо проникает в глубину плёнки по полимерным волокнам, и его хватает для реакций фотосинтеза, за счёт которых в основном и живут лептолингии. Они оплетают колонии других микрофитов, формируя прочный волокнистый каркас плёнки. Между стебельками, в разной степени ветвящимися у разных видов колониальных диатомей, постепенно формируются микрокристаллы кальцитов, они срастаются в более крупные и образуют мощный, крайне прочный минеральный скелет плёнки, пронизанный повсюду живыми колониями. А в самом верхнем слое плёнки развиваются нитчатые цианобактерии из рода *Calothrix* – их многоклеточные нити, плавно сужающиеся от оснований,

заканчиваются длинными прозрачными волосками. Формируя ворсистый ковёр, эти волоски прикрывают всё сообщество плёнки от избытка солнечного света.

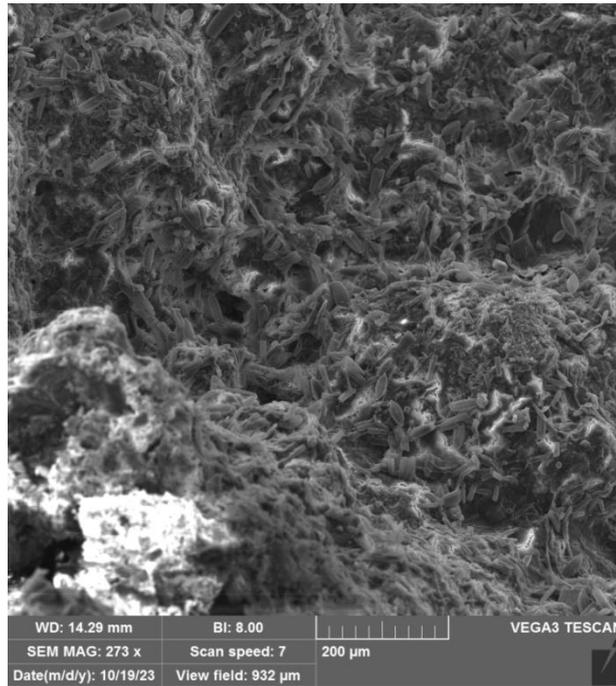


Рис. 7.18. Фрагмент поверхности кораллоподобной структуры, снятый с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

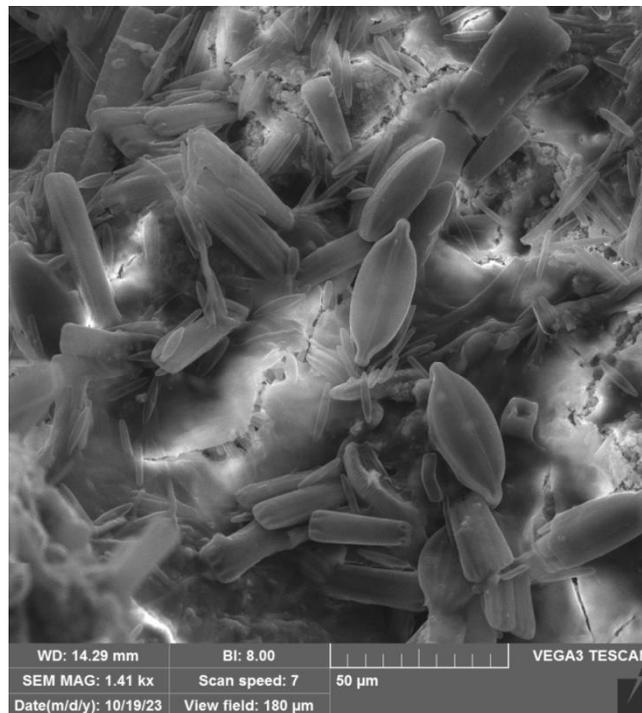


Рис. 7.19. Фрагмент поверхности кораллоподобной структуры, снятый с помощью СЭМ: булавовидные клетки *Gomphonema* и эллиптические *Mastogloia smithii*.

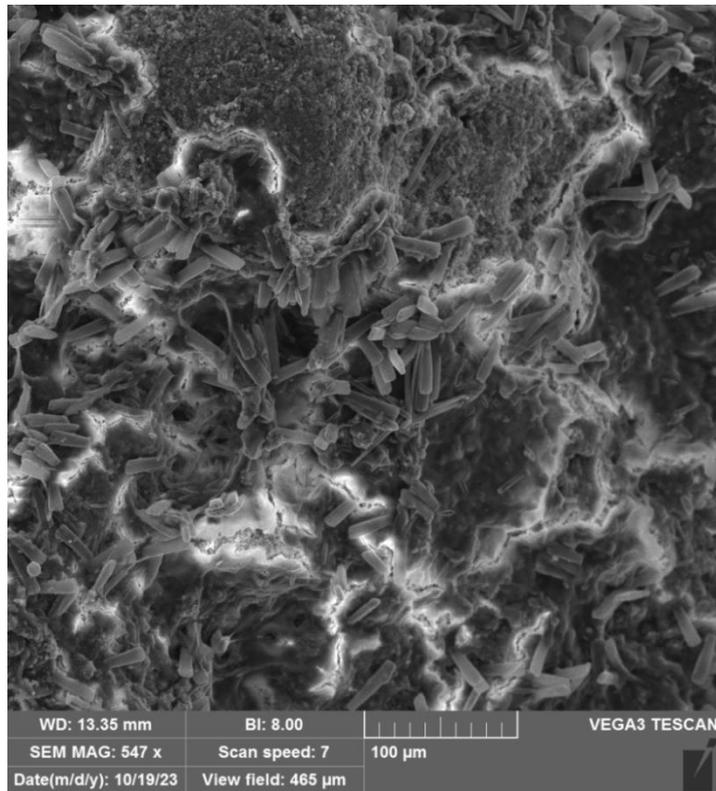


Рис. 7.20. Фрагмент поверхности коралловидной структуры, снятый с помощью СЭМ, видны клетки диатомей.

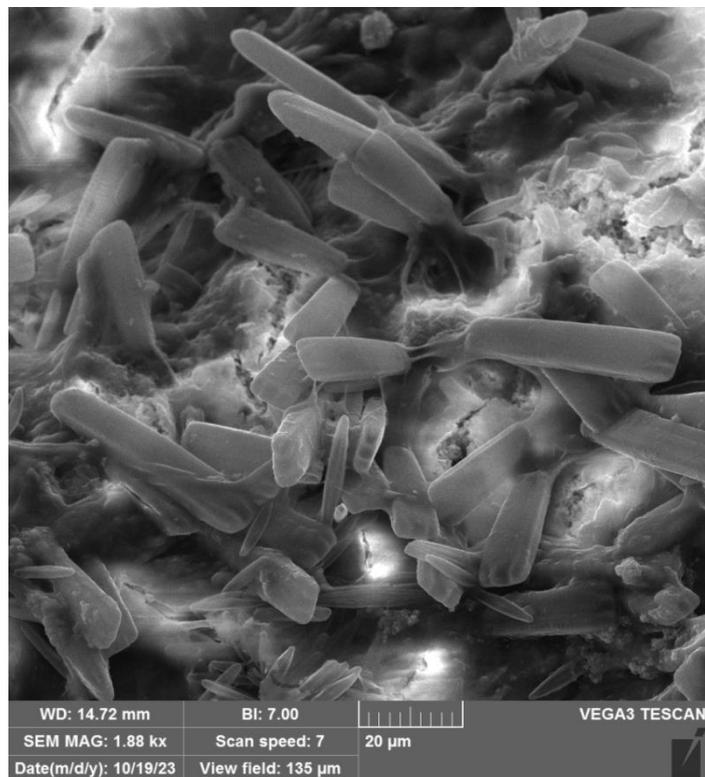


Рис. 7.21. Клетки диатомей из рода *Gomphonema* на поверхности кораллоподобной структуры, снято с помощью СЭМ.

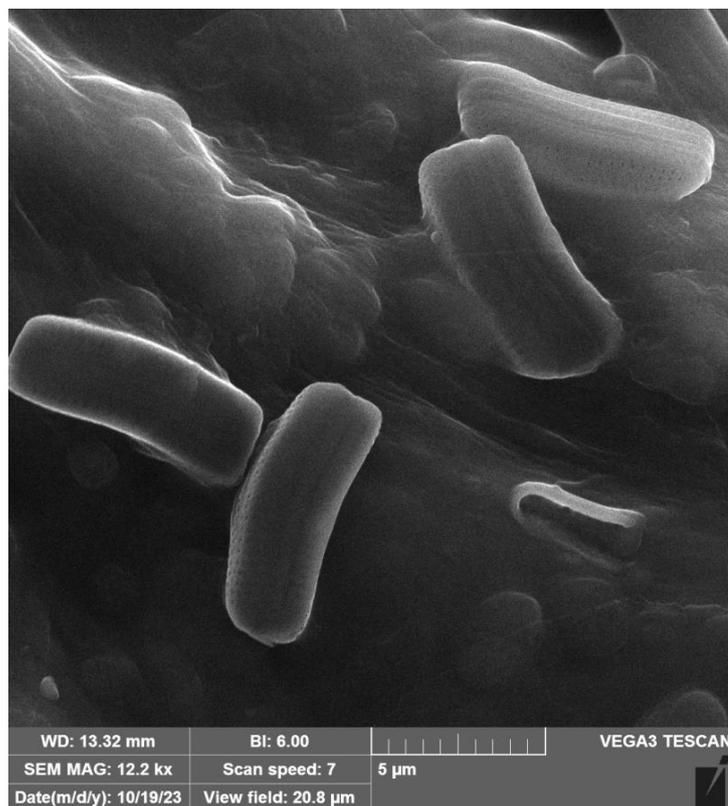


Рис. 7.22. Клетки диатомей из рода *Achnanthidium*, притопленные в биополимерный матрикс.

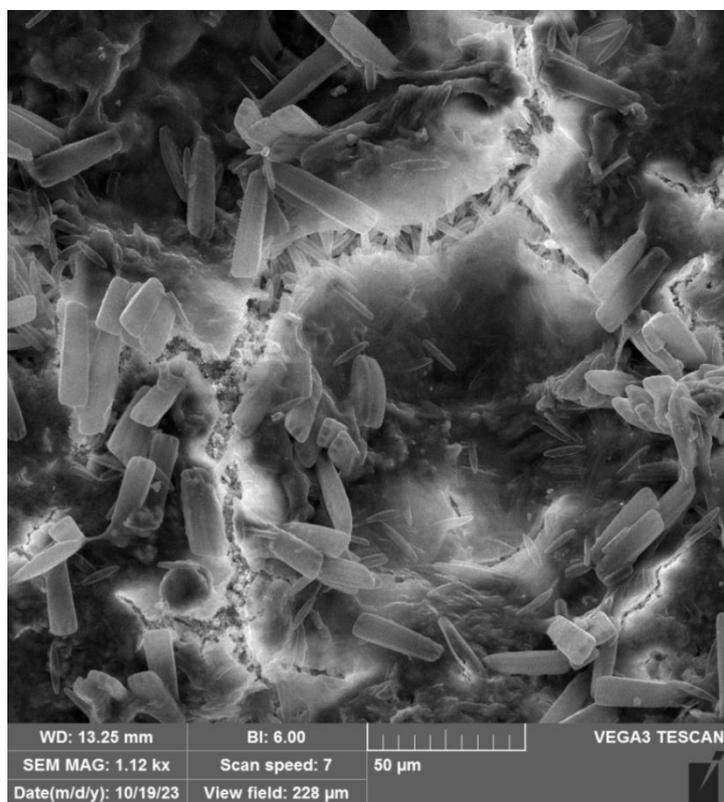


Рис. 7.23. Фрагмент поверхности кораллоподобной структуры, снимок СЭМ. В трещине в матриксе видны колонии диатомей *Encyonopsis*.

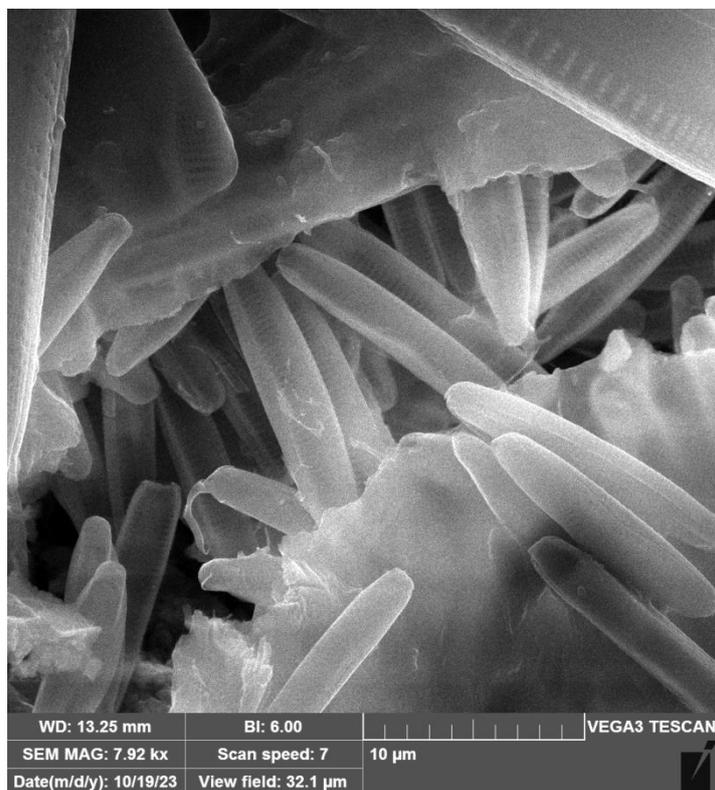


Рис. 7.24. Фрагмент колонии диатомей из рода *Encyonopsis*, различимой сквозь трещину в матриксе.

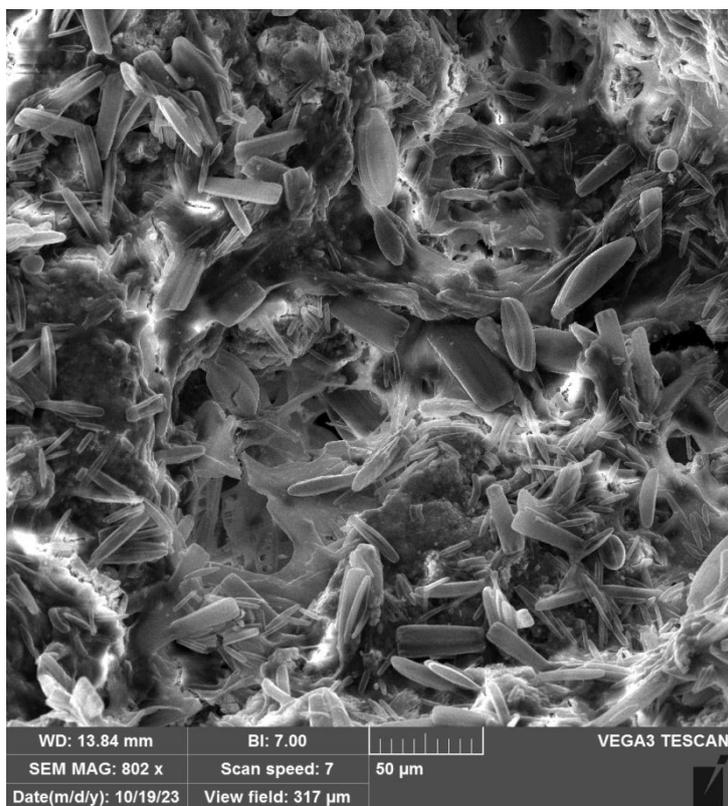


Рис. 7.25. Фрагмент поверхности кораллоподобной структуры при большом увеличении, снимок СЭМ. Хорошо различимы представители различных родов диатомей, в большом количестве покрывающие биополимерный матрикс.

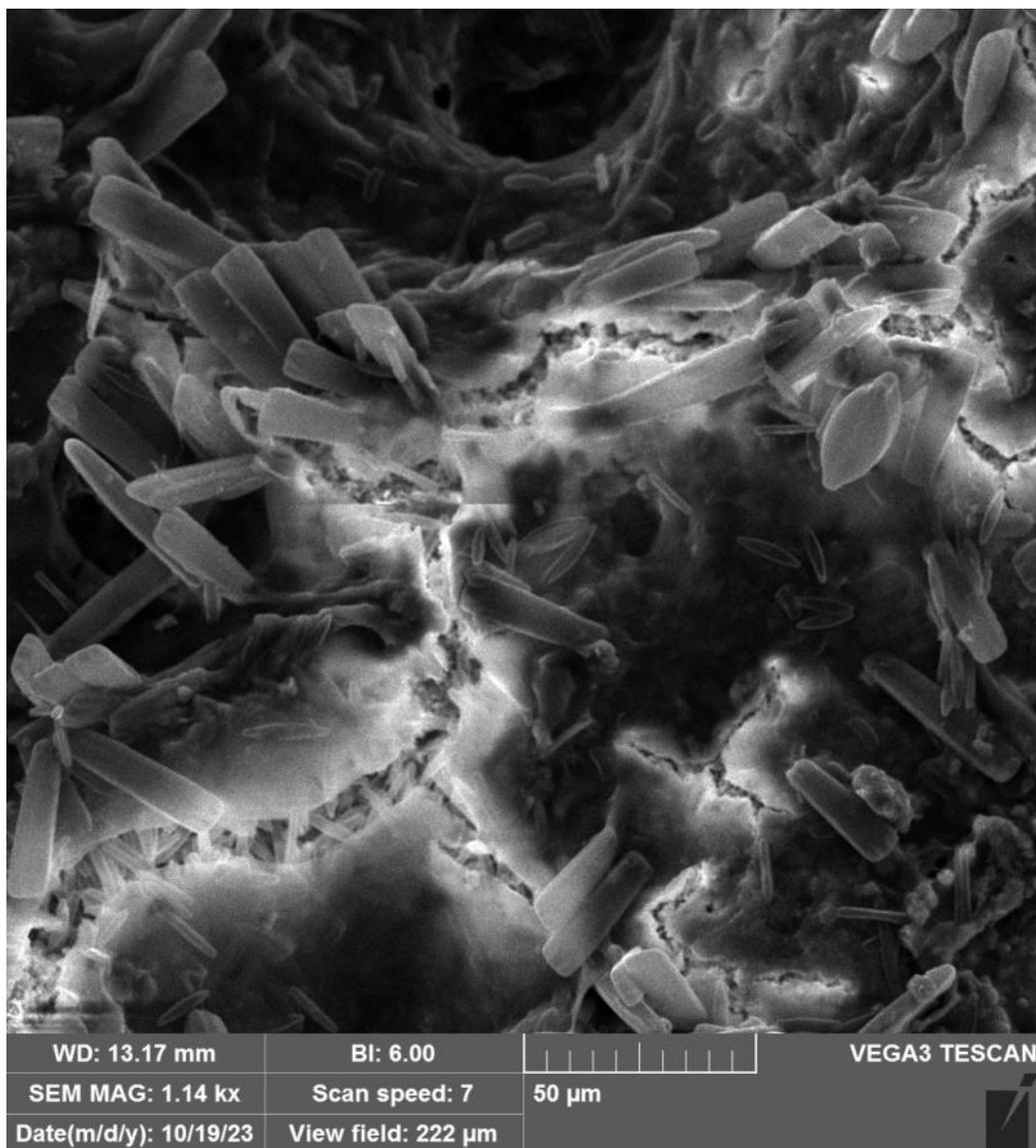


Рис. 7.26. Фрагмент поверхности кораллоподобной структуры, фото СЭМ. В трещине в матриксе видна колония *Encyonopsis*. На поверхности матрикса преобладают клетки *Gomphonema*.

Благодаря многослойным чехлам золотисто-бурой окраски, одевающим нити калётриков, вся поверхность плёнки на глубинах 0,5-6 м приобретает характерный насыщенный цвет. Глубже по склону калётриков становится меньше, и с поверхности плёнки покрыты клетками колониальных диатомей, среди которых во множестве развиваются другие диатомеи, колоний не строящие. Оттого и окраска «кораллов» становится палево-розоватой. Цифровые снимки структурных элементов биоплёнок, сделанные с помощью мощного светового микроскопа на живом материале, представлены на рис. 7.27 – 7.31.

Эти структуры описаны участниками экспедиции впервые, и найдены пока только в озере Иссык-Куль, где они формируют облик донного ландшафта на огромных по площади и весьма протяжённых каменистых участках дна.

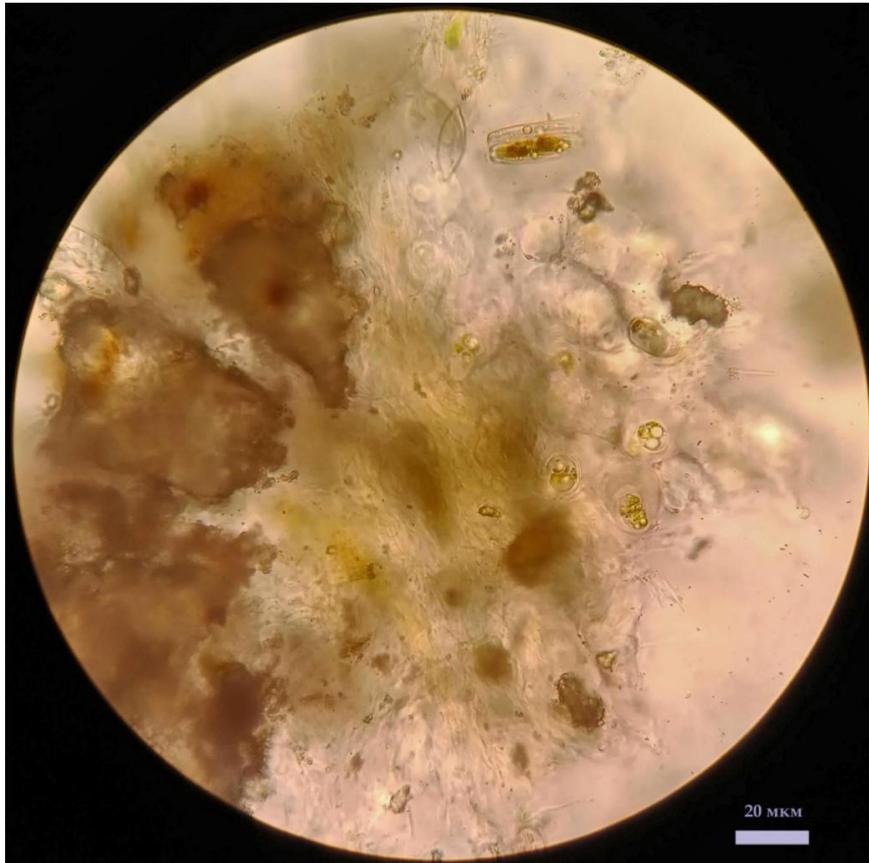


Рис. 7.27. В правой части снимка, сделанного при большом увеличении с помощью светового микроскопа (СМ), видны колонии зеленой микроводоросли *Chormotila*, в левой части - нарастающие агломерации микрокристаллов кальцитов.

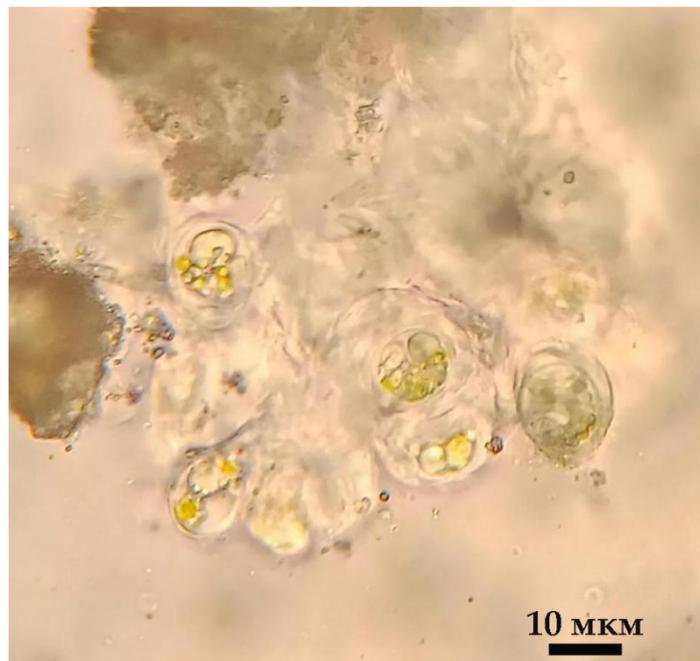


Рис. 7.28. Колония зелёной микроводоросли *Chormotila*. Видны биополимерные ветви, по концам которых в прозрачных капсулах располагаются вегетативные клетки.

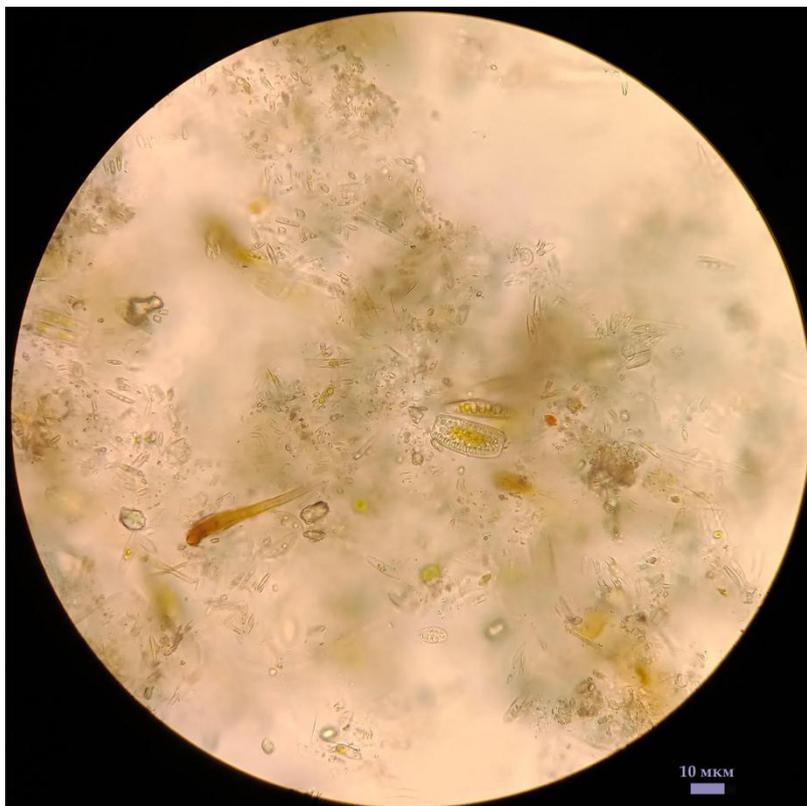


Рис. 7.29. Колонии диатомей на поверхности кораллоподобной структуры, снимок сделан на СМ. Естественные цвета сохранены.



Рис. 7.30. Микроколония диатомей из рода *Nitzschia*, клетки которых погружены в прозрачный биополимерный матрикс.

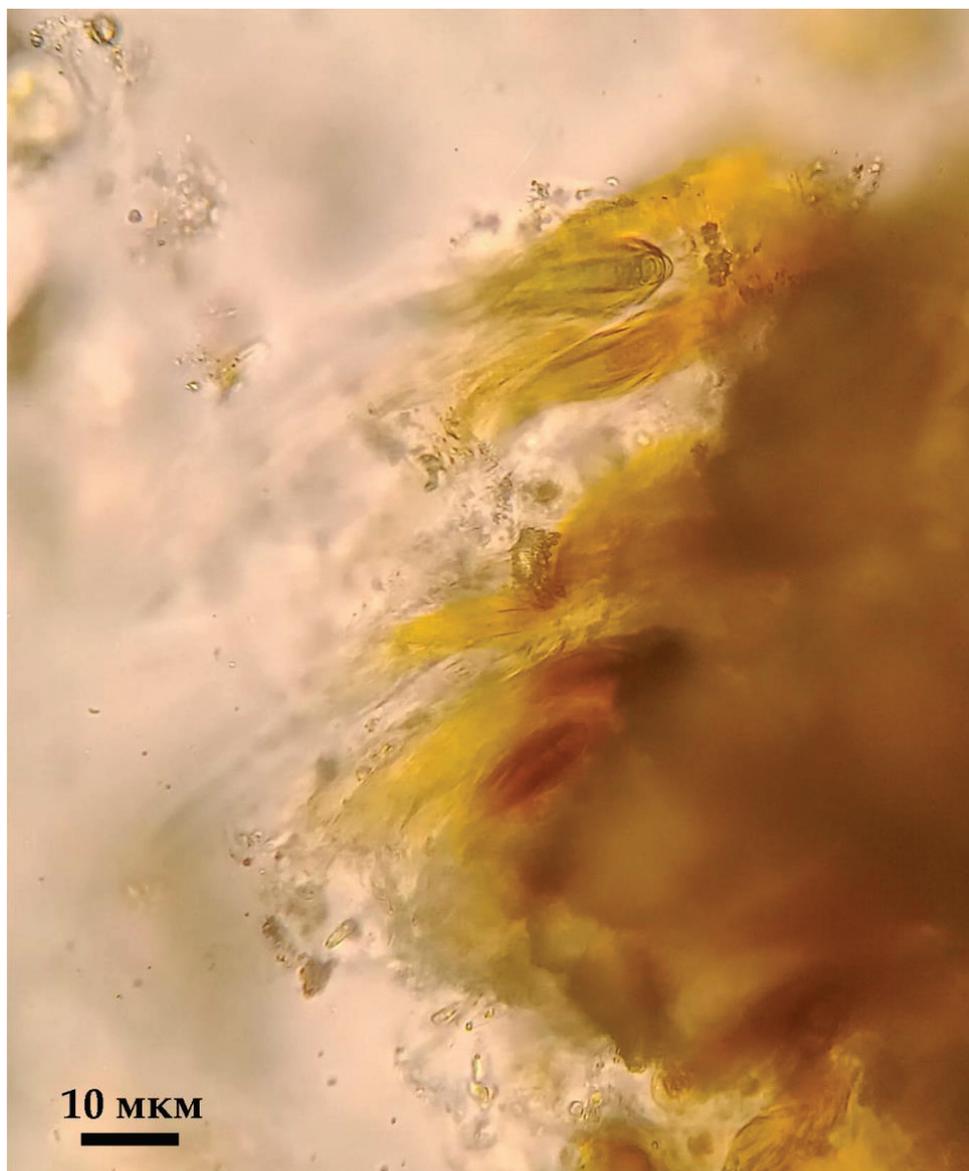


Рис. 7.31. Нитчатые цианобактерии из рода *Calothrix* (сужающиеся зеленоватые нити), одетые в многослойные пигментированные чехлы.

Заключение

На примере таких «кораллов» мы видим, как в огромном солоноватом озере, чьи мелководья залегают среди гор на большой высоте, строятся крупные, хорошо различимые глазом био-минеральные структуры, простирающиеся на многие десятки километров. И образуют их сообщества организмов, видимых только с помощью сильных увеличений микроскопа. И именно эти структуры формируют облик дна на значительных масштабах пространства. Биоплёнки Иссык-Куля, в составе которых микроорганизмы живут в окружении специфических биополимеров, ими выделяемых, бывают очень разными. Но во всех случаях такие полимеры помогают микробам строить устойчивые, практически всегда эндемичные для озера сообщества с развитой архитектурой.

ГЛАВА 8.

Живые корки на острых скалах - активная защита мелководий

Озеро Иссык-Куль - очень разное: и по ландшафтам берегов, и по глубинам у этих берегов, и по характеру дна на мелководьях. К примеру, в г. Чолпон-Ате берега песчаные, сложенные крупным рыжеватым песком, и дно песчаное, присыпанное мягким слоем творожистого минерализованного ила, и растут на нём харовые водоросли и рдесты, и вода здесь прозрачная в штиль, а метрах в 30-50 от уреза воды уже начинается склон первой подводной террасы.

Где-то, как в некоторых местах на южном берегу, и зона заплеска, и мелководья каменистые, покрытые окатанными валунами разных размеров и плоскими камнями, и уклон дна здесь хоть и плавный, но ощутимый - на расстоянии в пару сотен метров от берега глубина достигает уже 10-15 м, и там тоже лежат камни.

Есть участки берега с большим наклоном, поросшие раскидистыми карагачами, подступающими почти к самой воде - например, к Западу от Каракола, по северному берегу озера. Здесь дно тоже песчаное, но песок этот серый, крупный и сыпучий, промытый, уклон дна очень сильный и вода холодная даже в разгар летней жары. В воде словно туман висит, в метре от наблюдателя уже ничего не видно, а глубина в 15 метрах от берега уже метров 10, и свал продолжается дальше. В этих местах ощущается влияние стока множества рек, впадающих в два залива на северо-востоке озера. Их холодные и мутноватые воды опресняют и затуманивают мельчайшей взвесью этот район озера, по меньшей мере его мелководья до 10-12-метровой глубины. Отчего на склоне песчаного дна здесь не растут ни хары, ни рдесты, ни другие растения, пока остаётся загадкой. Возможно, речной макрофлоре, представленной в основном нитчатыми зелёными водорослями из рода *Cladophora*, обильно обросшими золотистыми колониями диатомей, здесь уже не слишком пресно, да и течение не такое сильное, а речные сообщества в этих краях всё же любят быстро текущую воду, отчего определяются в экологическом плане как реофильные. С другой стороны, озёрная растительность из других прибрежных районов Иссык-Куля, приспособленная к жизни при минерализации около 6,2 г/л в открытой части озера и чуть более 4 г/л у побережья, при обилии сульфат-аниона, концентрация которого составляет у берега около 1,5 г/л, в условиях щелочной реакции среды (рН в пределах 7.95-8.82) [28], с высокой вероятностью испытывает угнетение при более низкой минерализации и рН у берега в этом районе.

На некоторых участках северного побережья, например к Востоку от г. Чолпон-Аты, встречается совершенно уникальный ландшафт мелководной зоны. Здесь, казалось бы, обычный песчаный берег: заросли облепихи, затем полоса низкотравчатого луга, далее буровато-рыжий песок по пляжу и по урезу воды (рис. 8.1). И в одних местах он так и продолжается под воду, образуя крупно-песчаное дно, а в других, уже на глубине около 20 см, вдруг сменяется настоящими скальными рифами. При этом с поверхности при тихой погоде эти скалы

совершенно не просматриваются - не потому, что вода здесь слегка мутновата даже в штиль, а по той причине, что эти скалы совсем не торчат из воды (рис. 8.2). Это настоящий скрытый риф, образованный практически кружевным лабиринтом извилистых, сильно изрезанных и изъеденных потоками зимнего прибоя скал. По мере крайне плавного нарастания глубины, скалы становятся выше. В экспедиции в начале августа 2024 года, в ходе подводных наблюдений, здесь был обнаружен целый скальный лес, изобилующий торчащими крыловидными и столбчатыми останцами, простирающимися в пространство воды под разными углами, а также витиеватыми протоками, желобами и отверстиями в тонких скальных стенках (рис. 8.3 – 8.8). Этот лабиринт причудливых форм поднимался на высоту 1,6 м при глубине около 2 м. По характеру горной породы скалы представляют из себя песчаник. Такой подводный ландшафт был отмечен экспедицией в Иссык-Куле впервые. Возникает закономерный вопрос: как же сохраняются эти испещрённые протоками скалы с торчащими останцами в период осенне-зимнего воздействия бурных накатных волн, приносимых штормами?



Рис. 8.1. Участок побережья к Востоку от г. Чолпон-Аты. Справа налево: заросли облещихи, низкотравчатый луг, постепенно сменяющийся песчаным пляжем. Вдалеке, возле разрушенного пирса, расположились люди на отдых - там можно купаться, на том участке берега дно песчаное.

Этот скальный лес защищают от уничтожения микроорганизмы. Вся поверхность скал здесь покрыта прочными хрящевыми плёнками, сотканными из

микроскопически малых существ. Выглядят эти плёнки разнообразно. В тех протоках и широких каньонах, где проходящий поток накатной волны сильнее воздействует на рельеф, их поверхность окрашена от рыже-бурой до оливковой, и напоминает лаву, застывшую мелкими клочковатыми потёками (рис. 8.9, 8.10).



Рис. 8.2. Песчаный пляж на этом участке берега полого уходит под воду. А с глубины около 20 см начинается скальный риф, хорошо укрываемый поверхностью озера даже при слабом накате.



Рис. 8.3. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - испещрённая гряда.

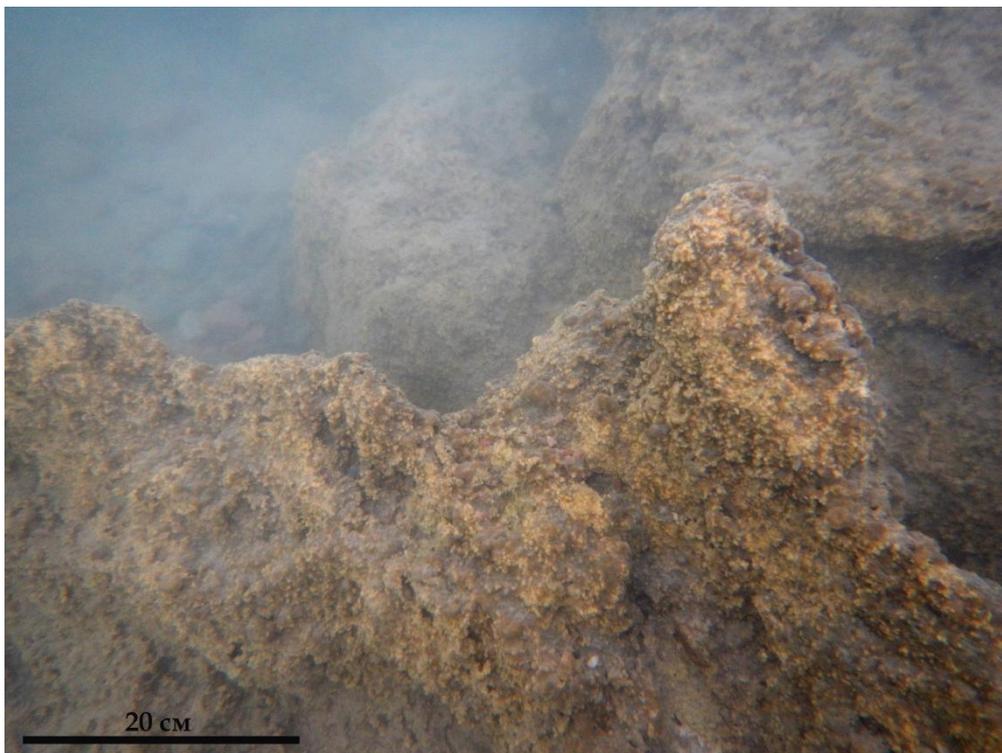


Рис. 8.4. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - изъеденная стена.



Рис. 8.5. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - тонкостенный останец.



Рис. 8.6. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - извилистая стена с протоками, желобами, каналами и нишами.

На поверхностях элементов скального лабиринта, притенённых от воздействия волн другими элементами, биоплёнки тоже хрящеватые, но имеют уже пузырьчато-натёчную текстуру и окрашены чаще в оливковые или оливково-бурые оттенки.



Рис. 8.7. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - столбчатый останец.



Рис. 8.8. Скальный лес-лабиринт на дне: форма рельефа - холмовидный уступ скалы с останцами на вершине.

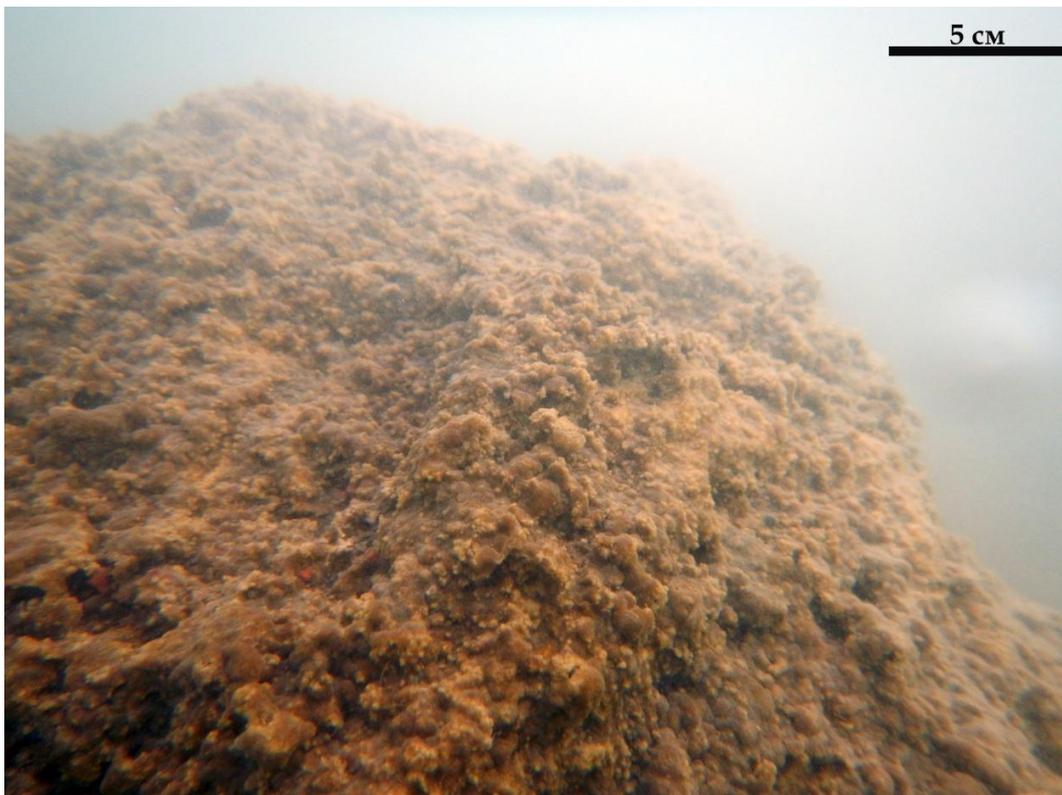


Рис. 8.9. Участок поверхности скального холма, покрытого хрящеватыми биоплёнками рыже-бурого цвета, по текстуре напоминающими клочковато-натёчную лаву.

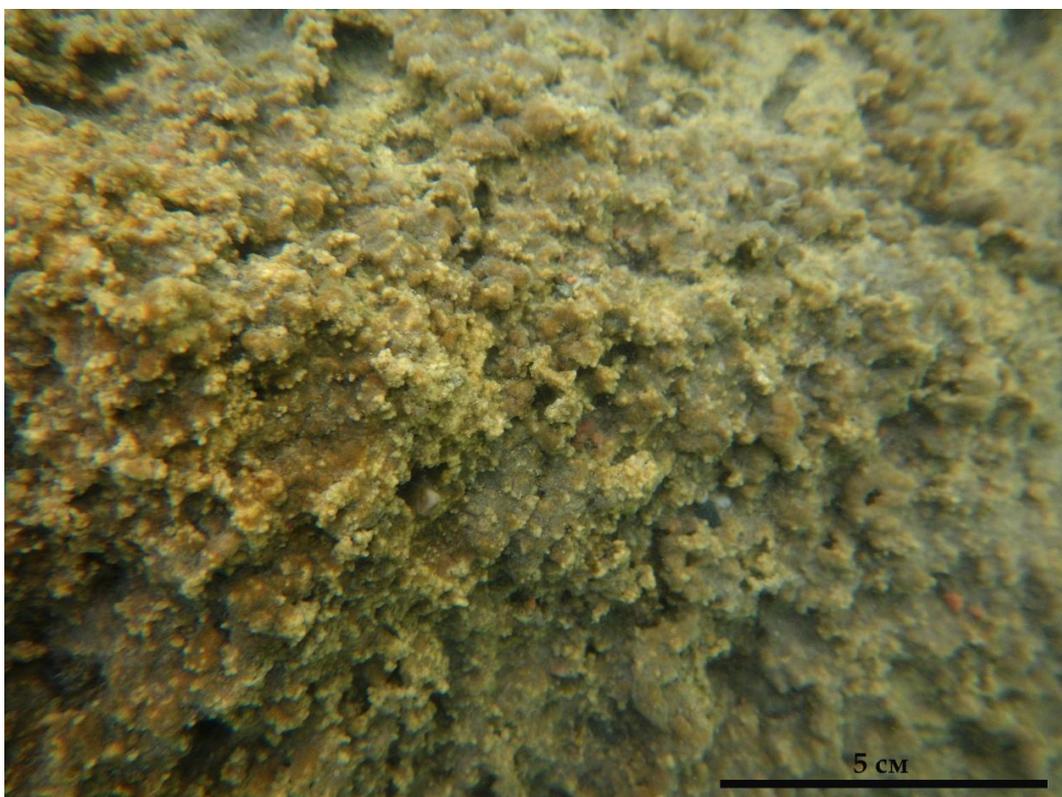


Рис. 8.10. Фрагмент поверхности клочковато-натёчных биоплёнок вблизи.

При этом на поверхности пузыревидных вздутий можно разглядеть своего рода светлую напушь, словно их присыпали тонкой белой пылью.

Конечно же, между первой и второй формами текстур есть плавные переходы (рис. 8.11-8.16), поскольку степень открытости или притенённости поверхностей, на которых эти биоплёнки растут, плотно прикрепляясь к скалам, различна.

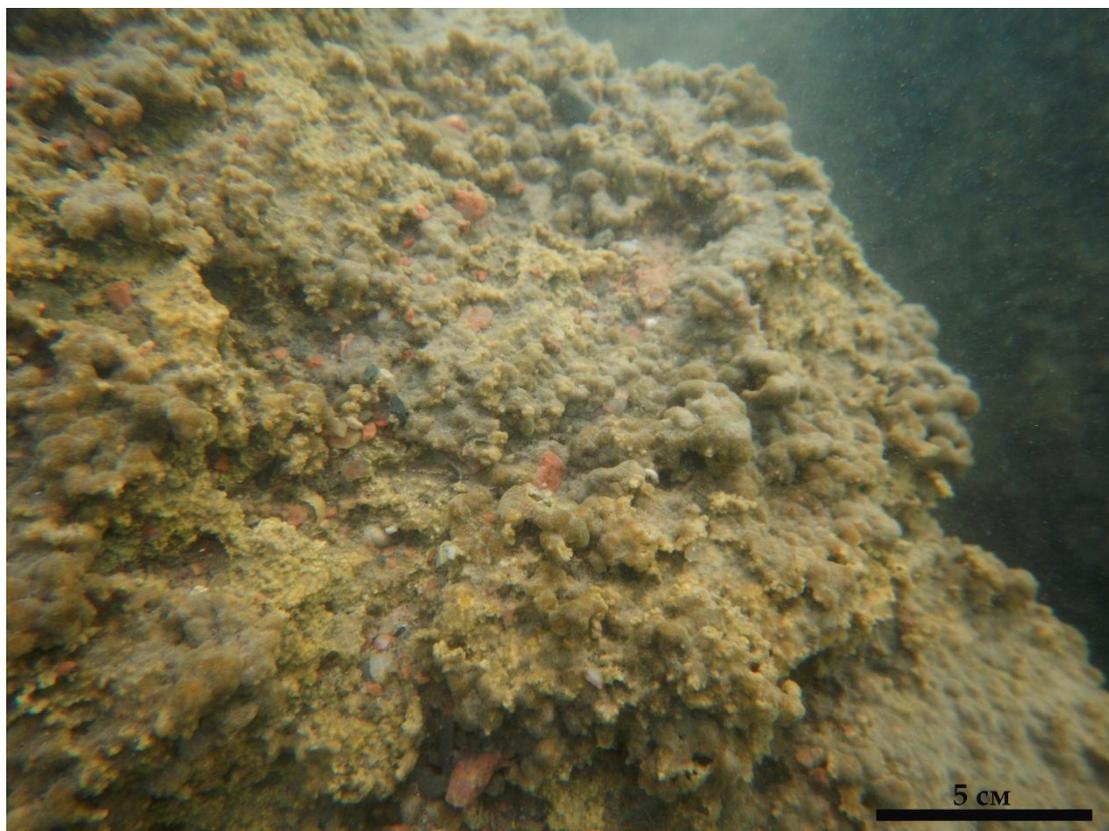


Рис. 8.11. Фрагмент поверхности биоплёнок с текстурой первого, открытого типа, на которой кое-где началось формирование пузыревидных натёков со светлой напушью - характерных компонентов текстуры второго типа.

Характер текстур биоплёнок, развивающихся на разных по степени открытости/притенённости участках скального леса-лабиринта, важен, в первую очередь, макроскопическое отражение процессов выстраивания микробных сообществ. Благодаря особой мозаике в расположении структур, образуемых различными видами микрофитов, складывается та или иная текстура. Отметим сразу, что основными элементами этих биоплёнок являются несколько видов нитчатых и два вида мелких коккоидных цианобактерий, уже известный читателю коккоидный эустигматофит *Pseudellipsoidion edaphicum* с шаровидными зелёными клетками, и несколько видов колониальных диатомей. Однако, как известно, из одних и тех же ниток, пуговиц и бусин можно пошить совершенно разную одежду. Примерно так же, в условиях различных участков микрорельефа поверхности скал в этом лабиринте, можно наблюдать разные по сложности организации мозаики биоплёнок.

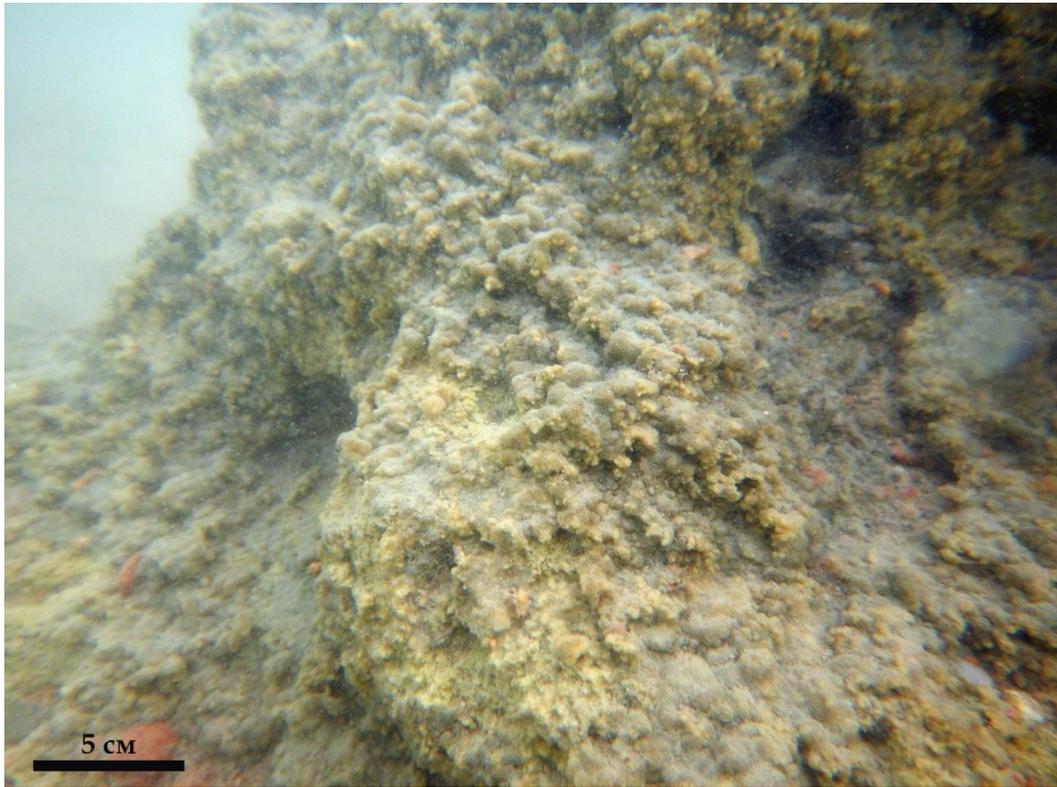


Рис. 8.12. Более притенённый фрагмент биоплёнок, нежели на рис. 8.11: общий клочковато-натёчный характер текстуры, но белёсых пузырей уже больше.

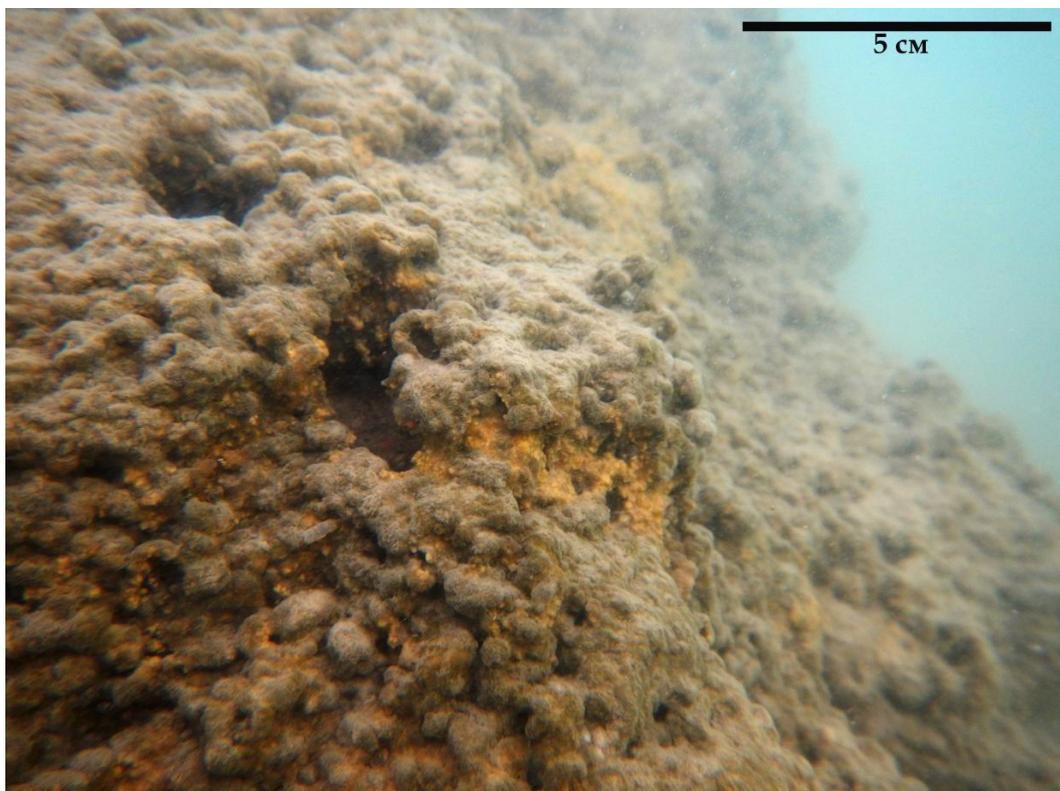


Рис. 8.13. Следующая стадия перехода от открытой текстуры к притенённой: пузырьчатые натёки в массе.

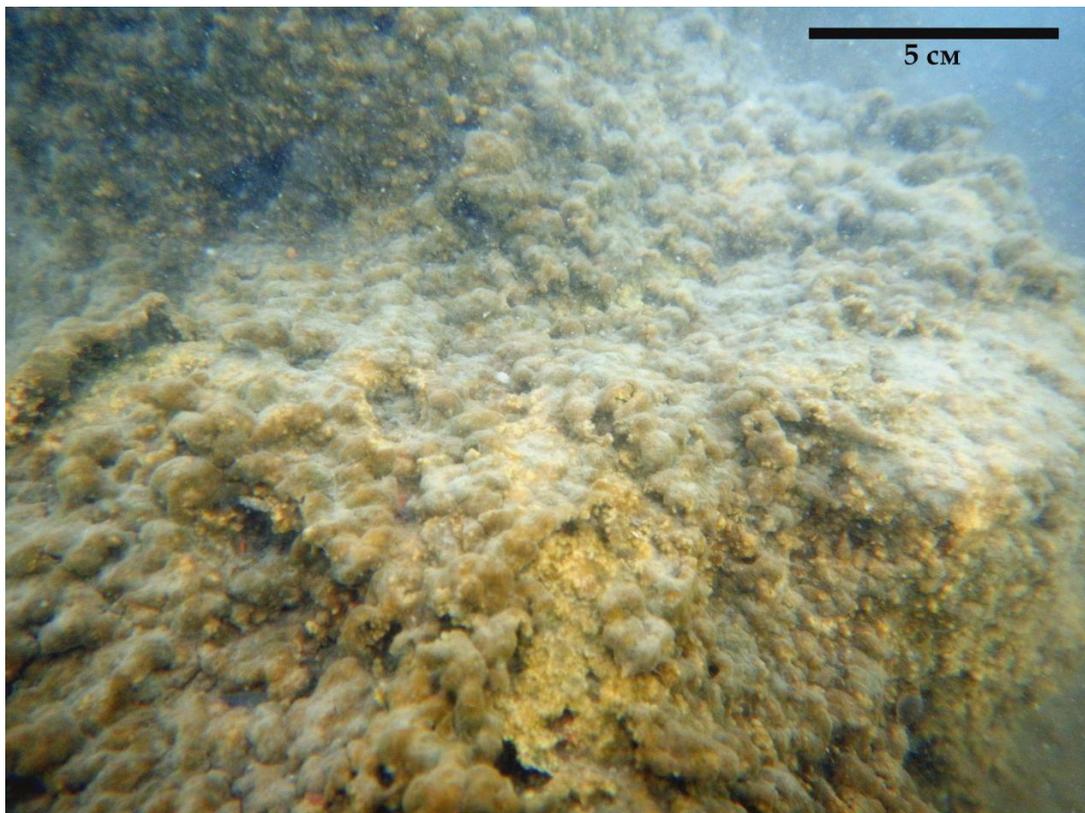


Рис. 8.14. Биоплёнки с выраженной текстурой притенённого типа: белёдые от напуши пузыревидные натёки практически по всей поверхности.

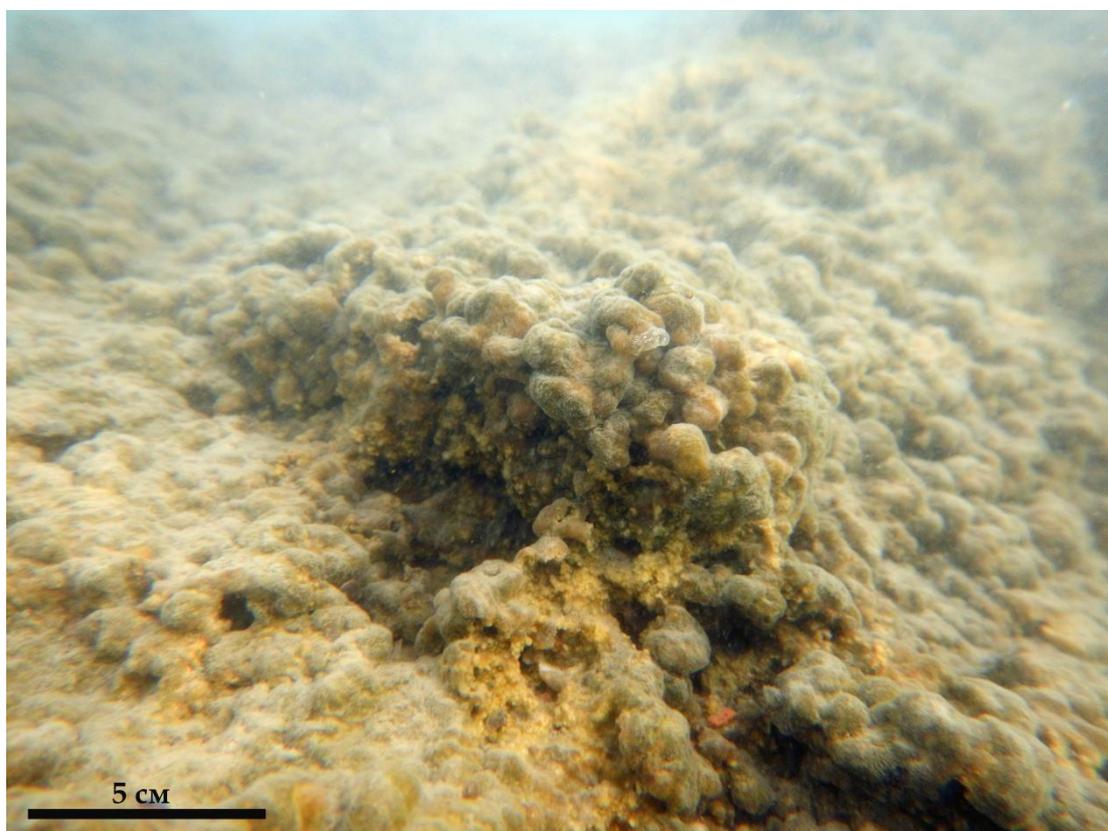


Рис. 8.15. Биоплёнки с ещё более крупными пузыревидными натёками.

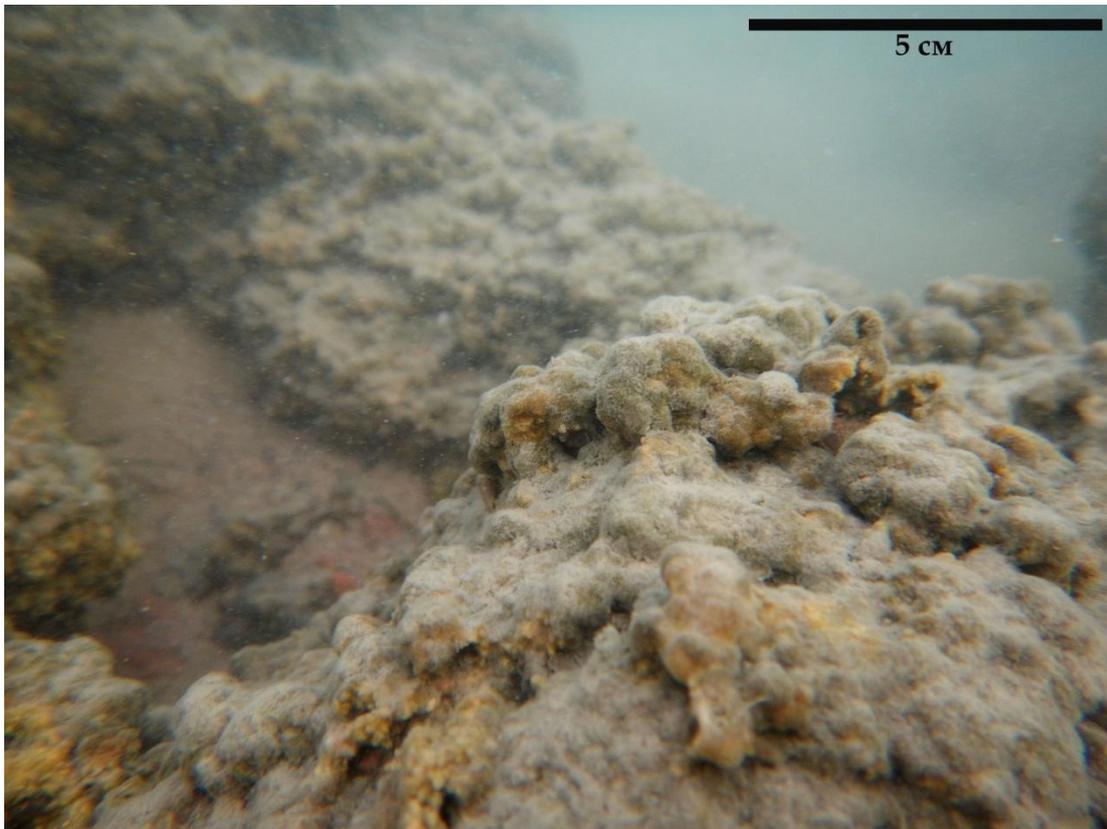


Рис. 8.16. Крайняя форма текстуры притенённого типа: пузыри сливаются, напушь приобретает более выраженный и сплошной характер. Окраска биоплёнок становится белёсой.

Встречаются и участки биоплёнок с особо контрастно выраженной пузырчатостью поверхности (рис. 8.17, 8.18). Они распространены на более пологих элементах скального рельефа, образующих твёрдое дно на глубинах около 2,5 м. Здесь воздействие накатной волны при штормах, по всей видимости, слабее сказывается на ландшафте.

Если аккуратно снять со скалы фрагмент биоплёнок с натёчно-клочковой текстурой поверхности острым водолазным ножом и повертеть-помять-погнуть его в пальцах, то становится заметно, что эти структуры слоистые. Они окрашены в рыже-бурый цвет на самой поверхности, затем идёт тёмно-зелёный слой, средняя область в более светлых оттенках зелёного, а по нижней поверхности они беловато-бежево-буроватые. На ощупь плёнки хрящеватые, но при этом прочные, довольно гибкие и трудно рвущиеся.

Отличия биоплёнок с пузырчато-натёчной структурой в том, что их верхний слой буквально пронизан тонкими ветвящимися прозрачными нитями - они-то и создают ту самую беловатую напушь на поверхности, проступая густой россыпью среди тёмно-зелёного бархата верхнего слоя. Глубже картина смены слоёв такая же, как у фрагментов первого типа. При такой консистенции и механических свойствах биоплёнки имеет смысл называть корочками.



Рис. 8.17. Выраженная пузыревидная текстура биоплёнок на холмовидном элементе скального ландшафта, расположенном на глубине около 2,5 м.

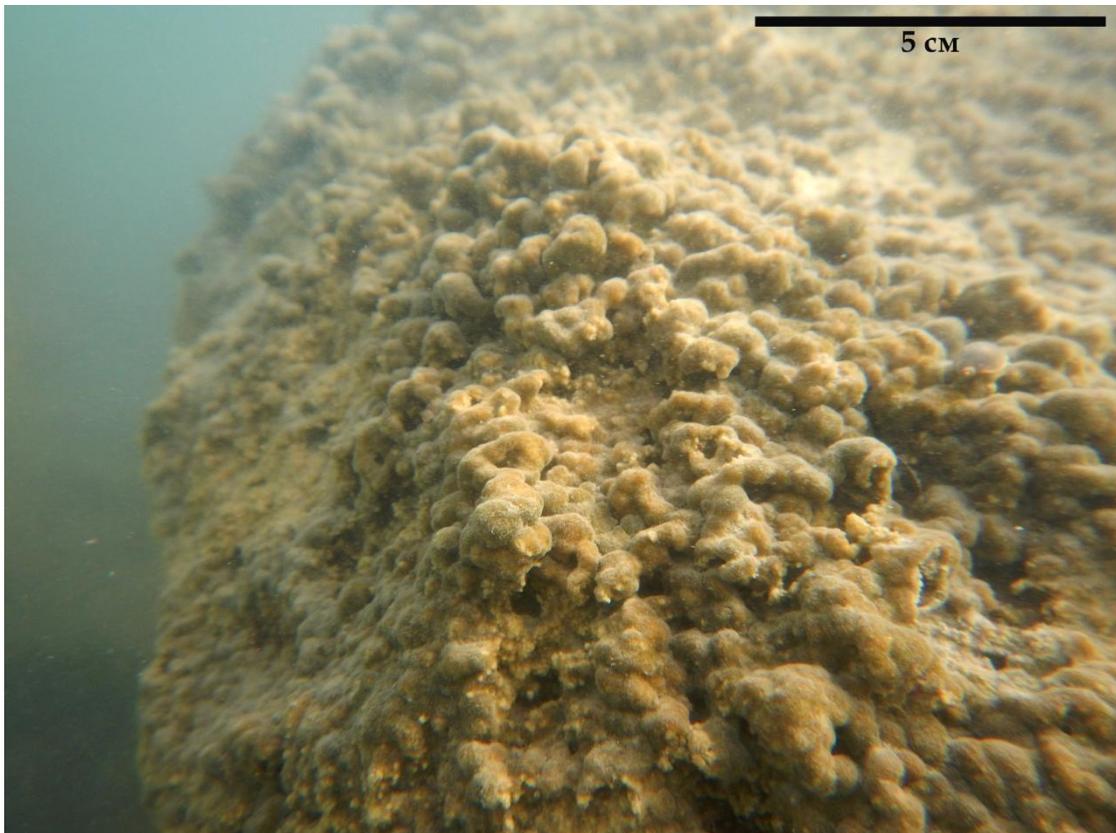


Рис. 8.18. Выраженная пузыревидная текстура биоплёнок на глубине около 2,5 м.

В обоих случаях верхний, тёмно-зелёный слой корочки образован тонкими нитями (трихомами) цианобактерий, одетыми в едва-заметные чехлы, узкие и прозрачные чехлы из гетерополисахаридов (полисахаридов смешанного состава). В толще слоя эти нити густо переплетаются, а на поверхности торчат прямо или слегка изгибаются, словно ковыли в степи (рис. 8.19, 8.20). Идентификация этих цианобактерий до вида по морфологическим признакам, в данном случае, представляла довольно трудный процесс, поскольку поведение трихомов в толще слоя и снаружи, на его поверхности, сильно отличались. Если внутри они располагались в общем матриксе как по-одиночке, так и сплетаясь по две-три, то наружу выходили именно по-одиночке - и формировали тот самый тонкий бархат. Нити состояли из плоских (таблитчатых) клеток оливково-зелёной окраски, но у перегородок между ними располагалось множество мельчайших тёмно-зелёных гранул. Этот вид цианобактерий наиболее похож на *Homoeothrix varians*, образующий хрящеватые корочки-плёнки на известковых камнях и скалах по горным рекам и небольшим стоячим водоёмам в горах Европы и Азии (Komarek, Amagnostidis, 2005). Однако, озеро Иссык-Куль - не река и если и горный водоём, то отнюдь не стоячий. Поэтому, не будучи до конца уверены в точности идентификации этого вида, обозначим его как *Homoeothrix cf. varians*.



Рис. 8.19. Поверхность внешнего слоя корочек с текстурами обоих типов: тонкие трихомы цианобактерий *Homoeothrix cf. varians*.

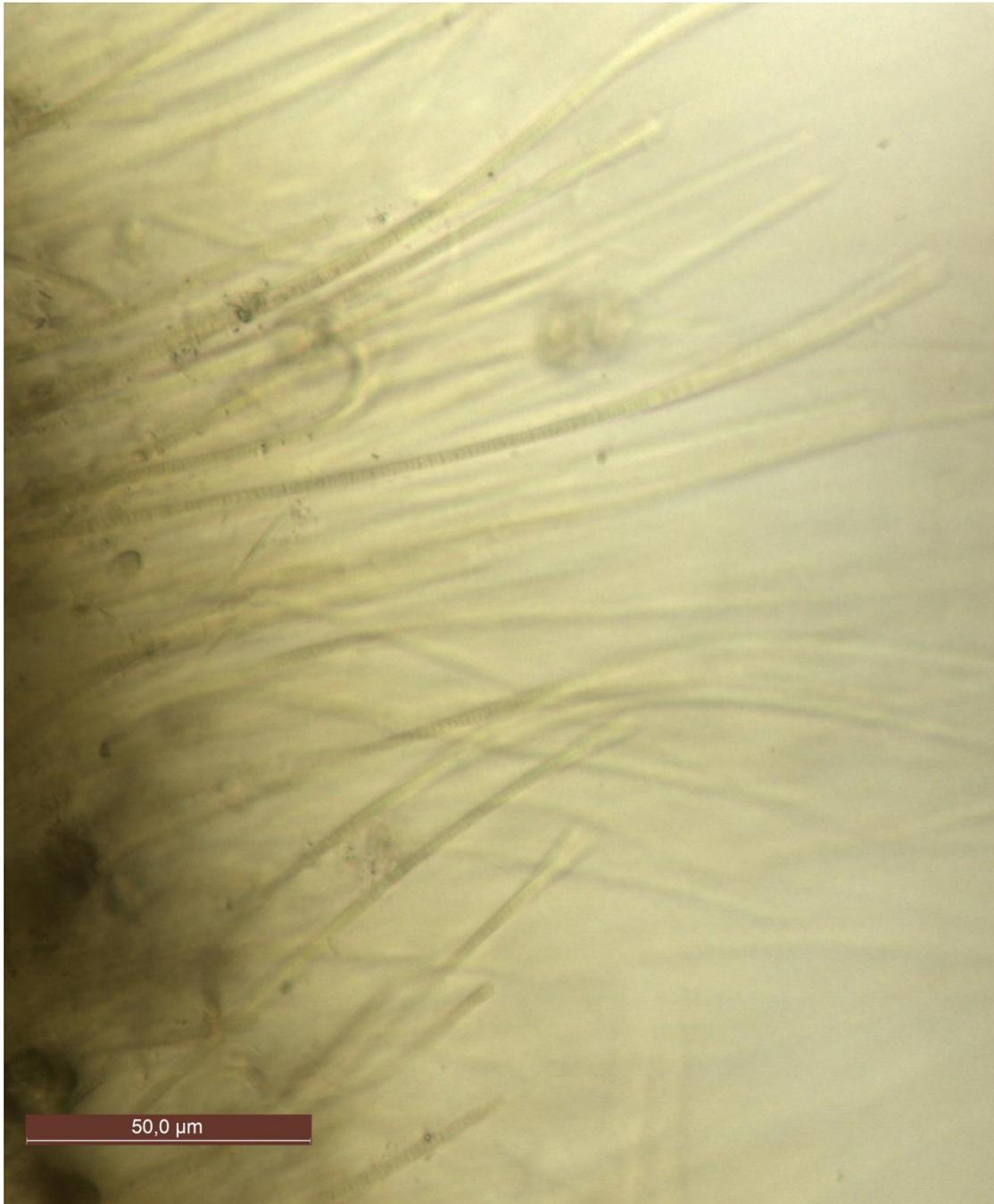


Рис. 8.20. Тонкие трихомы *Homoeothrix* cf. *variens*, рыхло и раскидисто располагаясь на выходе из тёмно-зелёного слоя корочки, образуют бархатистую структуру на её поверхности.

Отчего же поверхность корочек с клочковато-натёчных корочек выглядит рыжевато-бурой? Если внимательно рассмотреть эту текстуру с близкого расстояния (рис. 8.10, 8.11), то становится заметна определённая ячеистость её поверхности: относительно пологие рыже-бурые, с оливковым отливом участки окружены извилистыми каёмками из густо расположенных белёсых бугорков. На ровных участках в составе бархатистой структуры *из коротких свободных нитей* хомеотрикса располагается множество небольших древовидно-кустистых колоний

диатомей *Cymbella* spp., *Encyonopsis* spp., *Gomphonema* spp., *Rhoicosphenia linearis*, *Brachysira styriaca* и *Achnantheidium* sp. На прозрачных полимерных стебельках разной толщины сидят небольшие группы клеток этих диатомей, имеющих золотисто-буроватую окраску хлоропластов (рис. 8.21, 8.22).

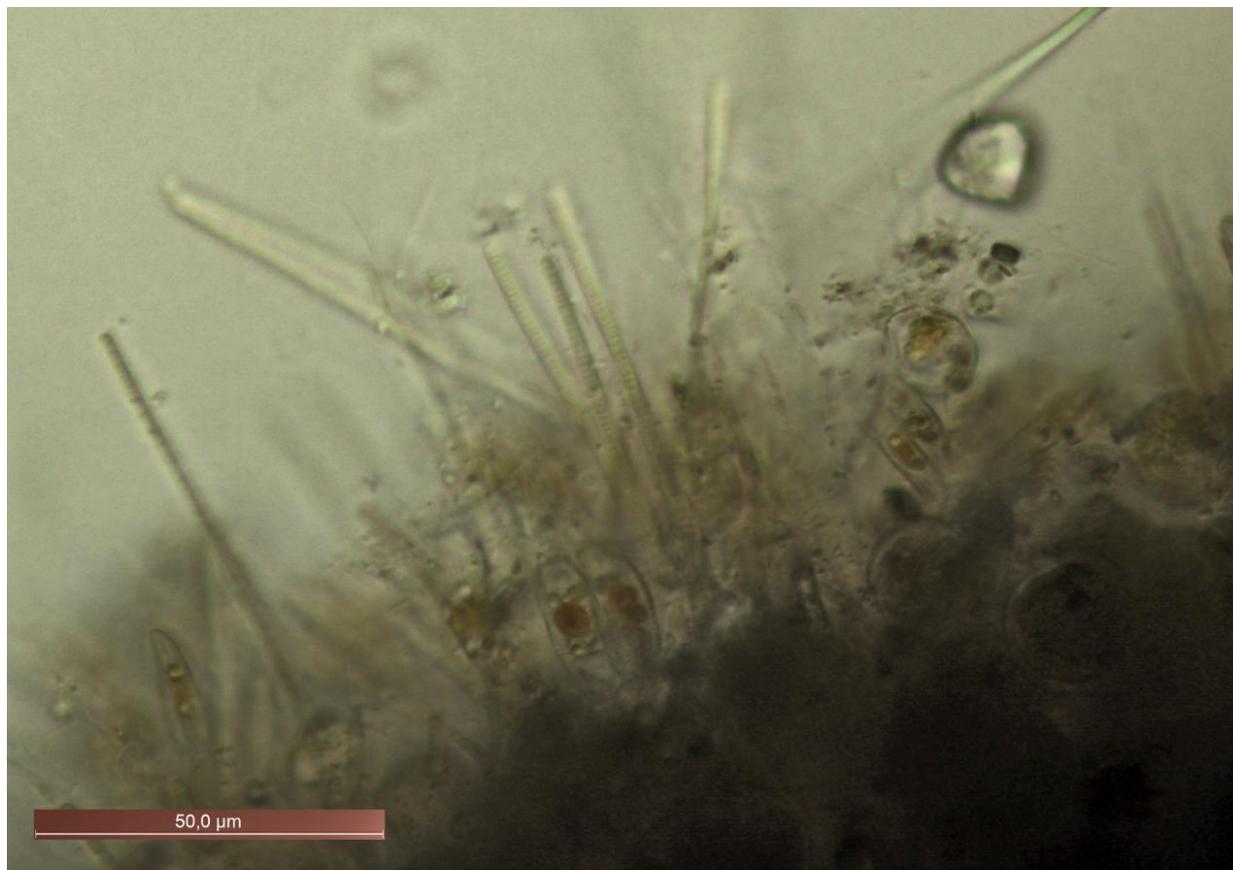


Рис. 8.21. Бархатистая структура на относительно ровных участках клочковато-натёчной текстуры корочек. Относительно короткие внешние части трихомв *Homoeothrix* cf. *varians* густо перемежаются с небольшими колониями разных видов диатомей. В основании - погружённые в общую слизь слоя хомеотриксов округлые клетки эустигматофита *Pseudellipsoidion edaphicum*.

Кем же образованы мельчайшие белёсые бугорочки, окаймляющие эти пологие участки? Это тоже колонии диатомей. Однако, обладающие совершенно особой структурой, впервые обнаруженной здесь, на мелководьях озера Иссык-Куль, в составе этих корочек на изрезанных прибором песчаноковых скалах. Это очень толстые - по меркам микромира - прозрачные полимерные волокна, разделяющиеся ближе к вершинам на несколько толстых ветвей, широко закруглённых по концам. А вершины ветвей, в свою очередь, густо покрыты клетками диатомей ланцетно-булавовидной формы (рис. 8.23 – 8.26). По всем доступным к наблюдению морфологическим признакам, которые удалось рассмотреть на постоянных препаратах при увеличении 1000 крат, эти колониальные диатомей относятся к роду *Brachysira*. Однако, среди описанных к

настоящему времени видов этого рода именно такой отсутствует. Следовательно, это новый вид брахизеры.

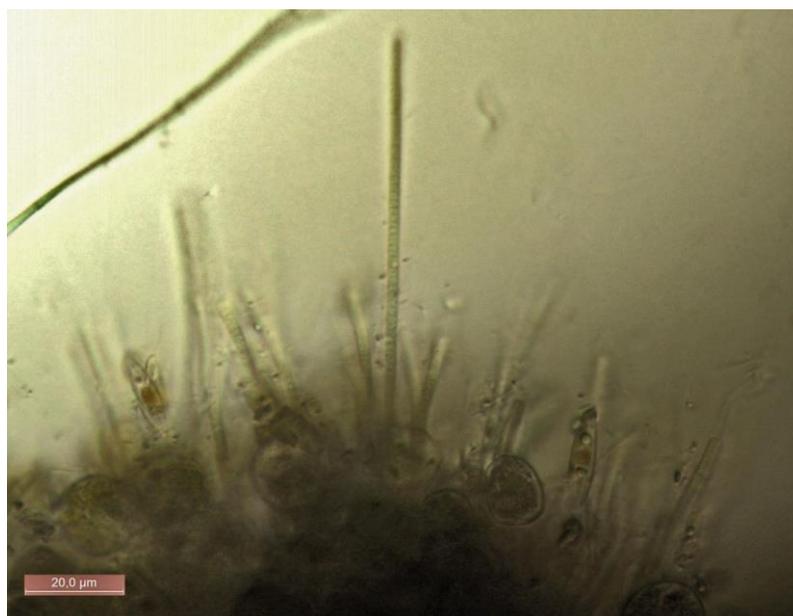


Рис. 8.22. Бархатистая структура на относительно ровных участках клочковато-натёчной текстуры корочек. Короткие, в большинстве своём, внешние части трихомв *Homoeothrix* cf. *varians* и ланцетные клетки небольших колоний *Brachysira styriaca*. В основании бархатистой структуры видны округлые клетки *Pseudellipsoidion edaphicum*.

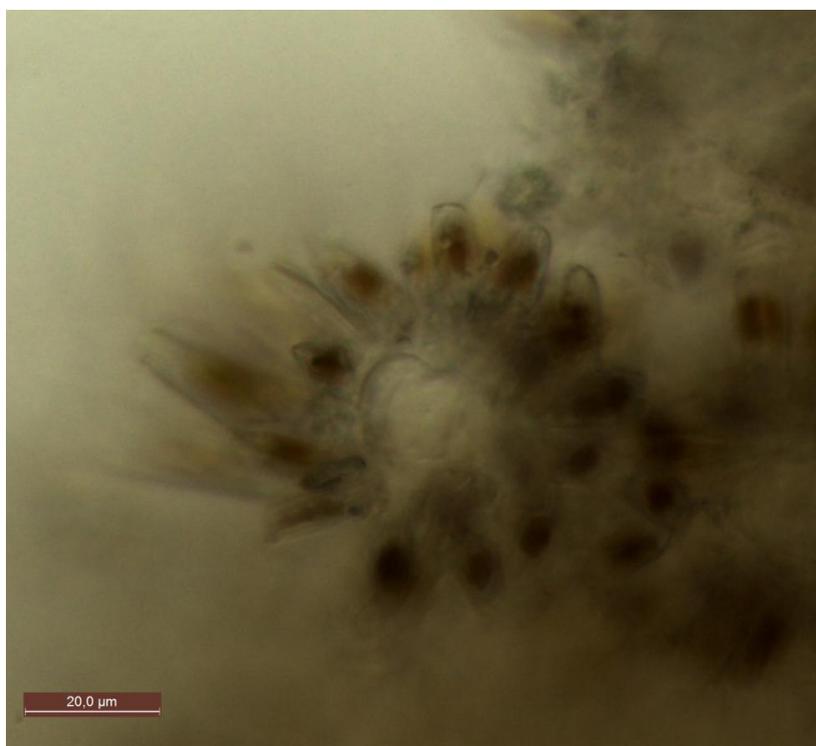


Рис. 8.23. Фрагмент мощной колонии диатомей *Brachysira* sp.

Также, с высокой вероятностью, можно предположить, что вид эндемичный для озера Иссык-Куль. И его мощные колонии играют структурирующую роль в составе корочек. Однако, до формального описания этого вида усилиями таксономистов, с выходом в свет соответствующей публикации, мы не можем присвоить ему названия, ввиду чего пока обозначим его как *Brachysira* sp.

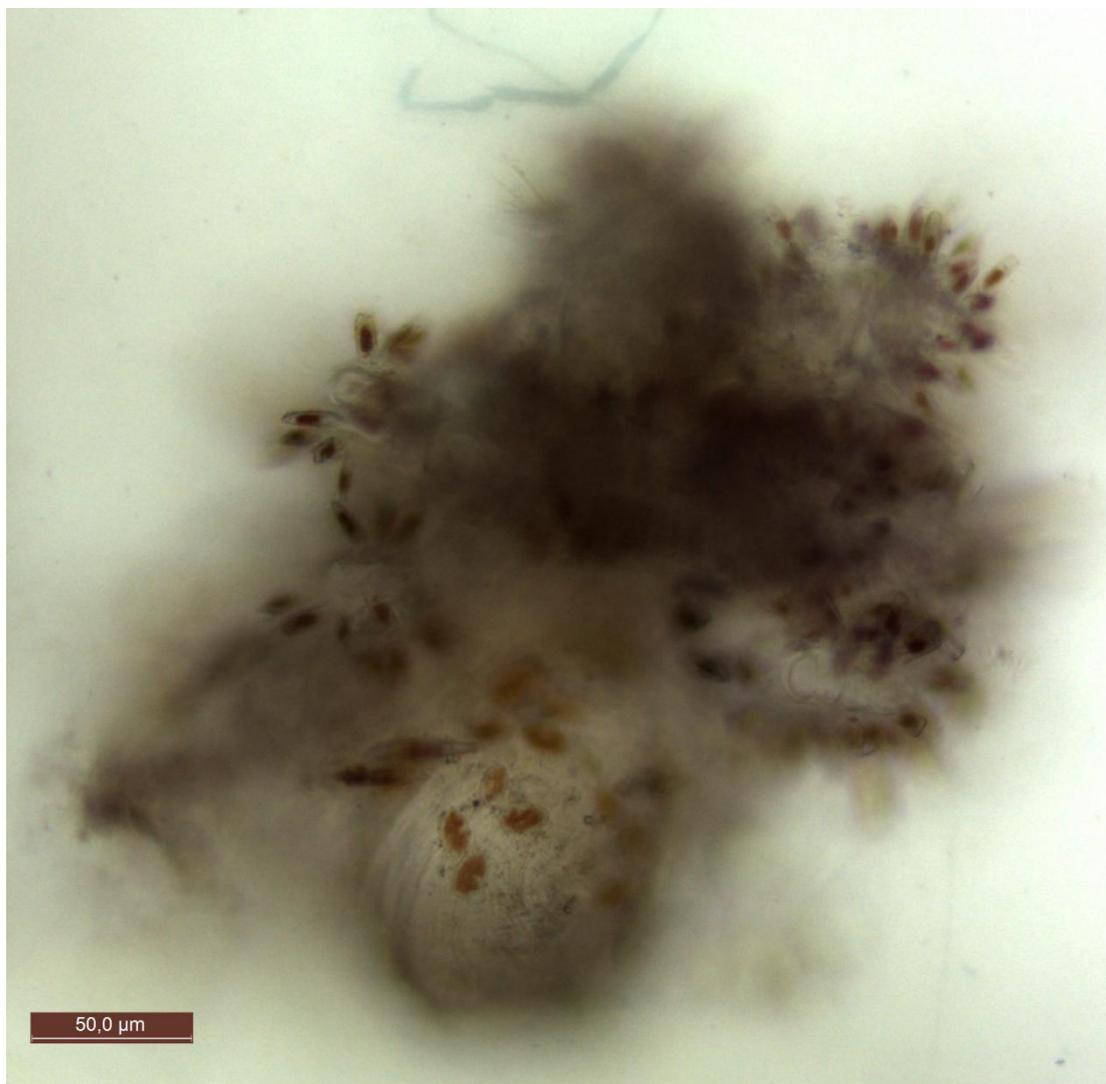


Рис. 8.24. Вершина мощной колонии диатомей *Brachysira* sp. Видны верхушки толстых ветвей, густо обсаженных клетками браузеры. На нижней верхушке, почти лишившейся клеток этой диатомеи, видна группа овальных клеток *Cocconeis* cf. *neothumensis* - в данном случае они микроэпифиты на полимерном матриксе этой колонии.

Постепенный морфологический переход от рыже-бурых пологих участков ячеек к разностепенно вздувающимся натёчным пузырям происходит за счёт массового развития колоний других диатомей. Речь идёт, во-первых, о сильно ветвящихся древовидных колониях *Gomphosphenia tackei*. Этот вид образует длинные, ветвящиеся в местах делений клеток полимерные стебельки,

венчающиеся по вершинам одиночными или же парными, редко вееровидно сидящими клетками - узкими и длинными, часто одетыми во внешние прозрачные капсулы, защищающие их от избытка ультрафиолета (рис. 8.27, 8.28, 8.29). Особенность в том, что их клетки значительно тоньше стебельков. Возможно, эти мощные волокнистые структуры, состоящие из комбинации гетерополисахаридов, не только рассеивают избыток света вблизи вершин ветвей, но и проводят его часть, передавая в глубину поверхностного слоя корки. Аналогичная функция возможна и для мощных ветвистых стеблей колоний *Brachysira* sp.

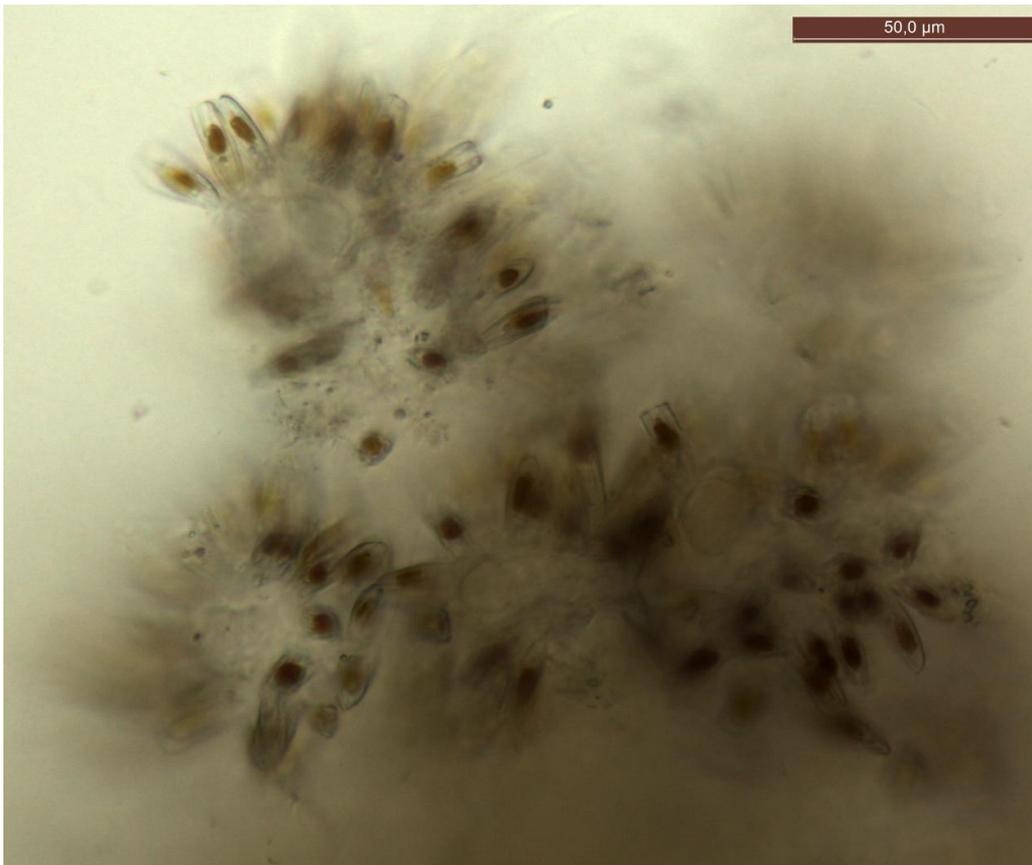


Рис. 8.25. Три верхушки ветвей мощной колонии *Brachysira* sp., густо усаженные клетками этой диатомеи.

В свою очередь, для таких мелких эпифитных диатомей, как *Achnantheidium* sp., стебельки колоний гомфосфении служат устойчивым субстратом: коромыслообразные клетки ахнантидиумов в огромном количестве крепятся к ним своими короткими прозрачными стебельками, образуя на этих «деревьях» подобие узких «листьев».

Во-вторых, обильного развития достигают колонии второго относительно крупного вида диатомей - *Rhoicosphenia linearis* (рис. 8.30). Её длинные изогнутые клетки сидят по вершинам тонких, слабо ветвящихся стебельков. Гомфосфении и роикосфении образуют ту самую белёсую напушь, которой покрыты пузыревидные натёки снаружи.

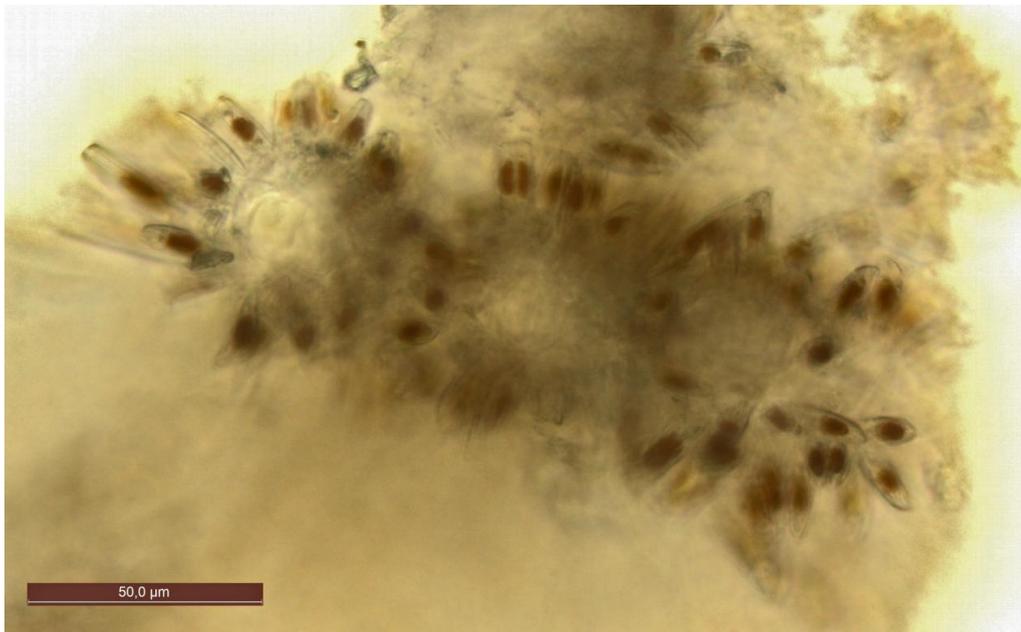


Рис. 8.26. Вершины ветвей мощной колонии *Brachysira* sp., густо усаженные клетками этой диатомеи.

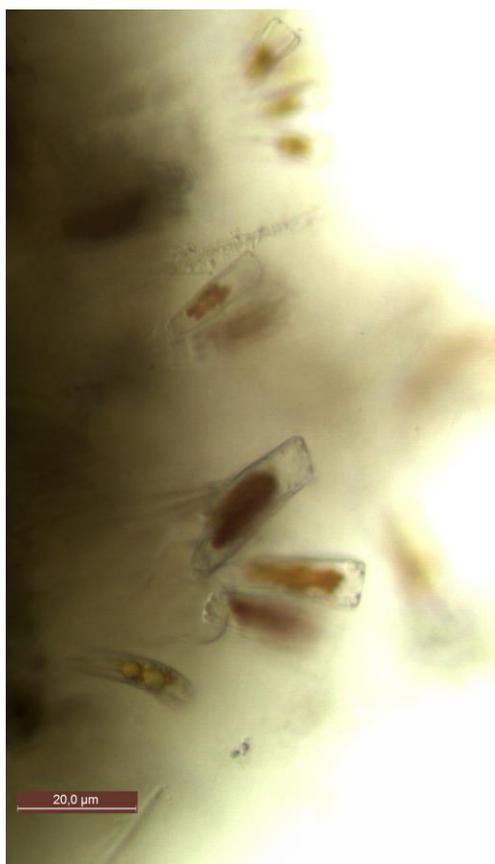


Рис. 8.27. Клетки колониальной диатомеи *Gomphosphenia taskei*, хорошо узнаваемые сбоку по характерной клиновидной форме, сидящие по вершинам толстых прозрачных стебельков. Одиночная изогнутая клетка в нижней части снимка - *Rhoicosphenia linearis*.

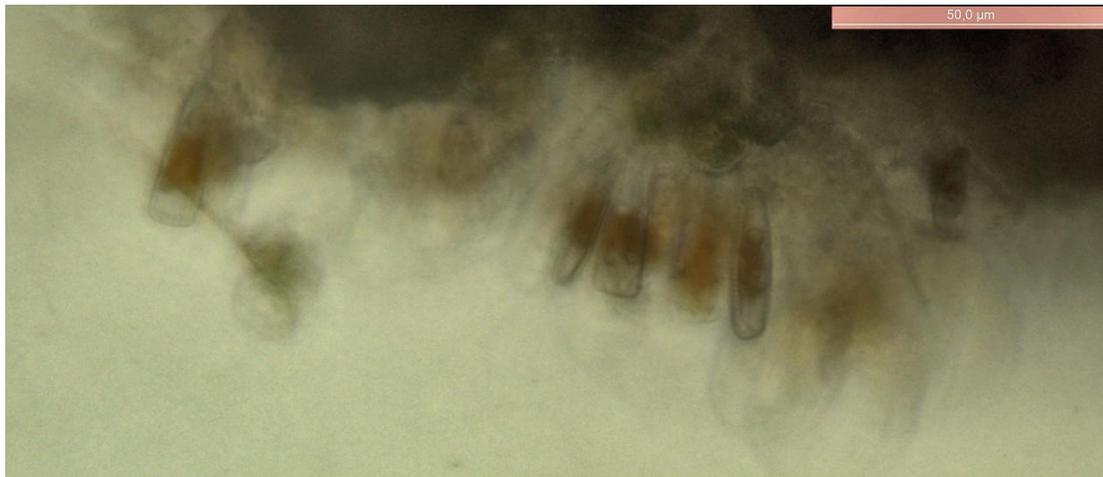


Рис. 8.28. Продолговатые клетки *Gomphosphenia tackei*, сидящие одиночно и небольшими группами по вершинам полимерных стебельков.

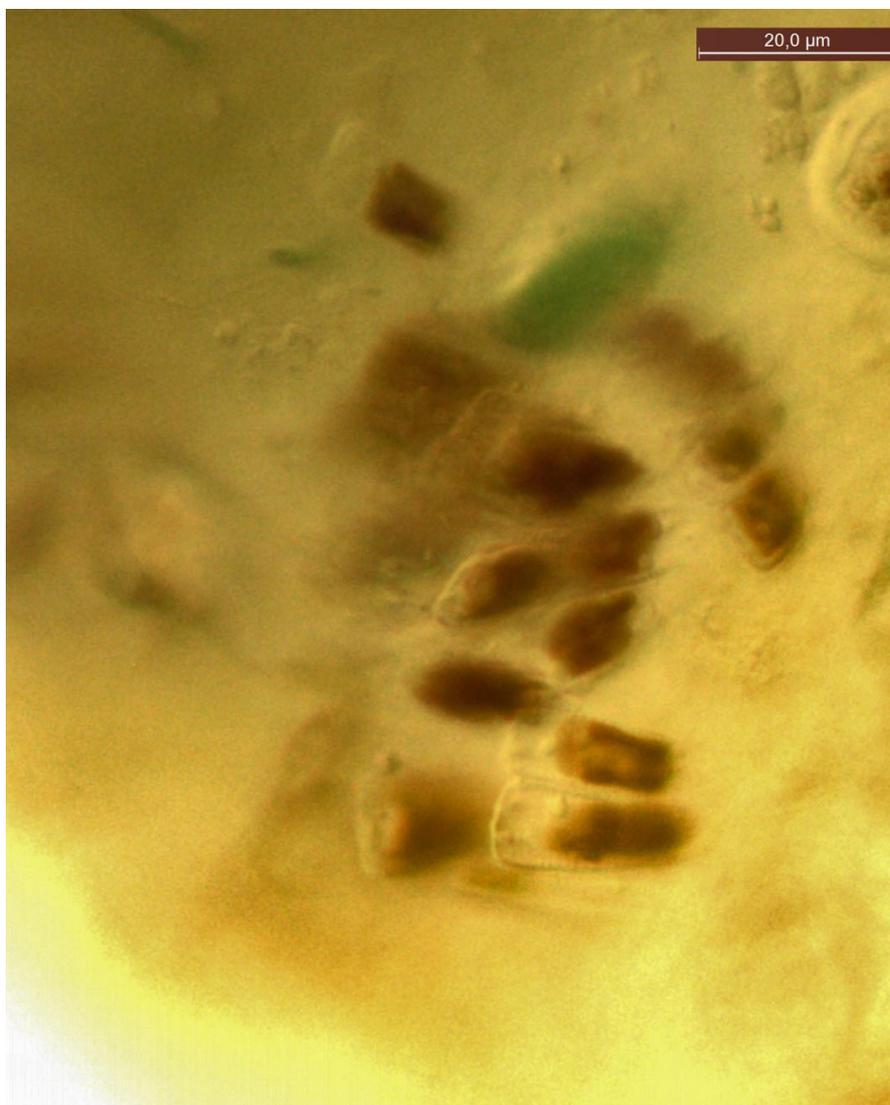


Рис. 8.29. Вид сверху на небольшую колонию диатомей *Gomphosphenia tackei*. Клетки расположены довольно густо.

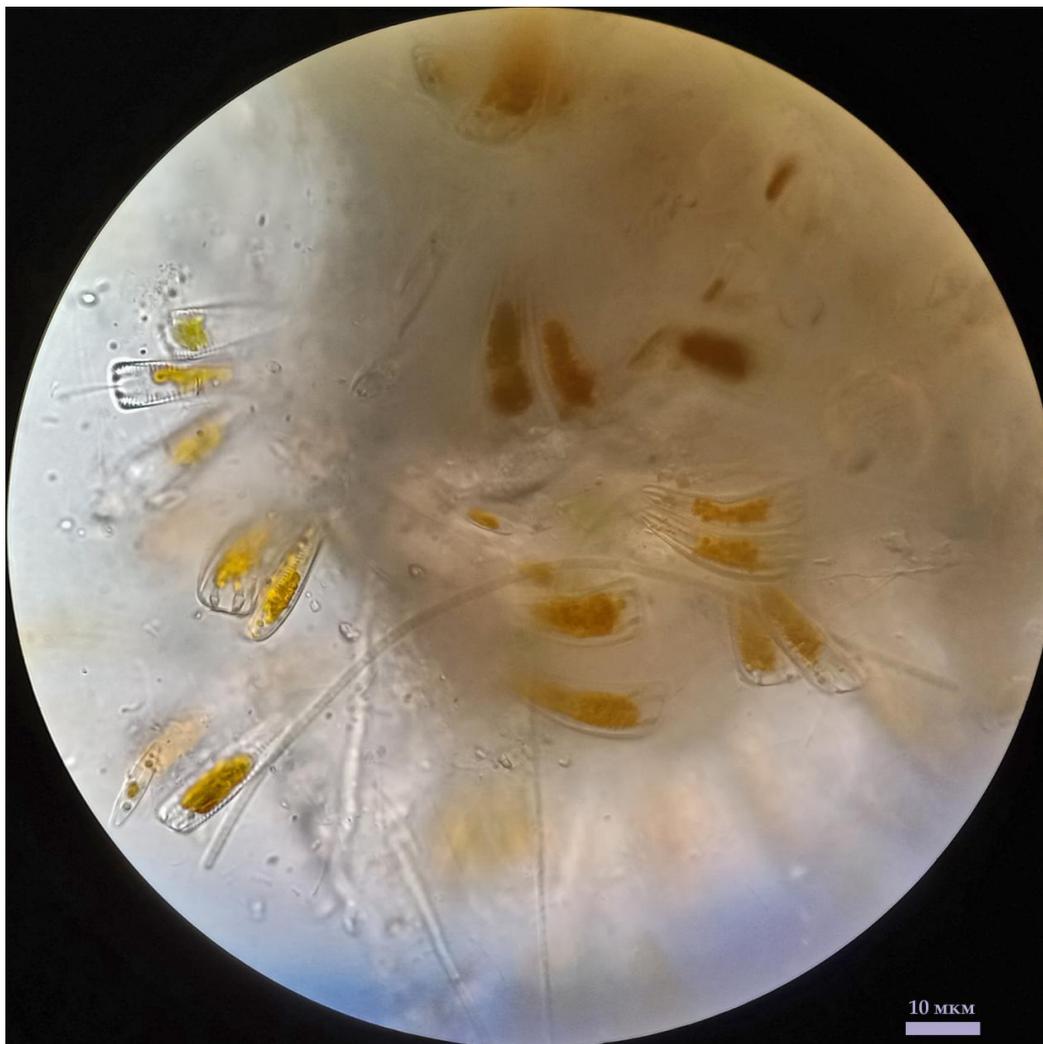


Рис. 30. Вид сверху на колонии диатомей *Gomphosphenia tackei* (прямые клетки) и *Rhoicosphenia linearis* (изогнутые клетки).

Отметим важную структурную деталь: среди колоний этих диатомей в изобилии формируются постепенно растущие микрокристаллические агрегаты кальцитов (рис. 8.31, 8.32), при укрупнении и срастании которых образуется минеральная сеть, одевающая древовидные структуры колоний наподобие твёрдого ячеистого каркаса, погружённого в раскидистый слой трихомов хомеотриксов. Окраска этих минеральных структур сиренево-розоватая, а их мелкокристаллическая поверхность хорошо рассеивает свет. На этом кальцитовом каркасе во множестве растут мелкие прикрепленные диатомей *Encyonopsis krammeri* и *Encyonopsis minuta*.. Их разреженные колониальные поселения, образуемые ланцетными клетками на очень тонких стебельках, уходящих в рыхлый кристаллический слой, можно в ассоциациях с лугом, зарастающим кустами, охарактеризовать как мох на камнях.

Развитие подобных минеральных структур среди колоний диатомей часто происходит в ручьях, где они являются инициальными для травертинов.

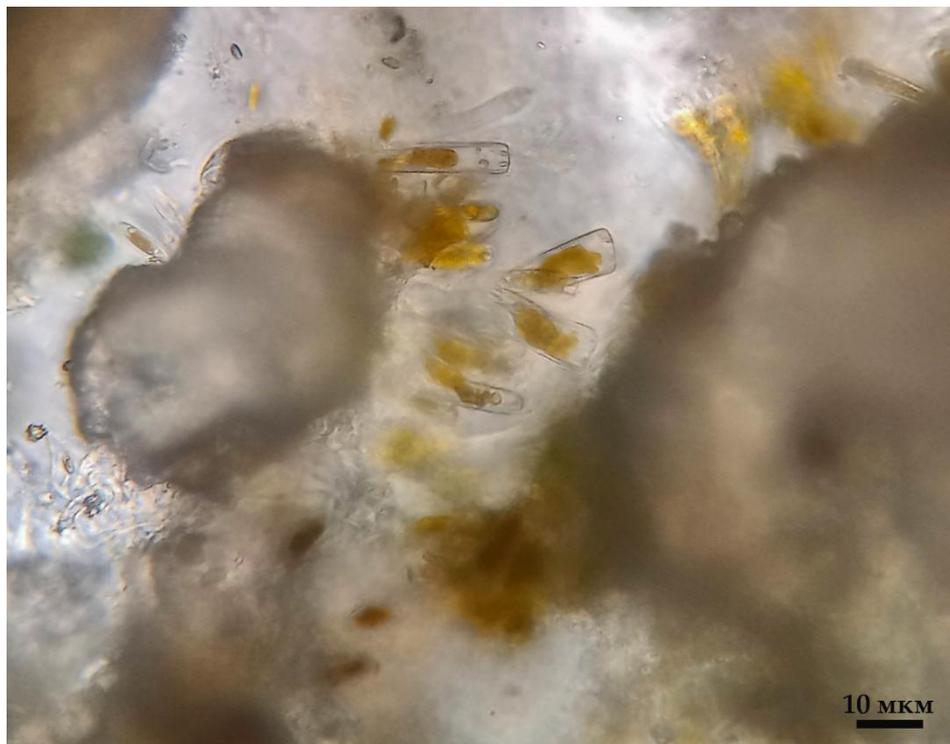


Рис. 8.31. Микрокристаллические агрегаты сиренево-розового цвета, растущие среди кустящихся колоний диатомей в поверхностном слое корок.



Рис. 8.32. Разломанная сеть кристаллических агломераций сиренево-розового цвета, сформировавшаяся среди кустящихся колоний диатомей.

Рассмотрим теперь структуру нижележащих слоёв упругих корок. Отметим сразу, что для обеих текстур и для всех переходных стадий внутренние слои корок одинаково сменяют друг друга. Прямо под «травянисто-кустарниковым» внешним слоем располагается довольно толстый 2-й слой мощностью до 300-400 мкм, состоящий из рыхло расположенных гроздей округлых клеток - это эустигматофиты *Pseudellipsoidion edaphicum* (рис. 8.33, 8.34), хорошо различимые по крупным красным стигмам и лопастным хлоропластам. Их крупные гроздья оплетают и пронизывают извивающиеся трихомы хомеотрикса и более крупной нитчатой цианобактерии *Komvophoron skujae*, а также тонкие прозрачные трубки колоний диатомеи *Berkeleya hyalina*.

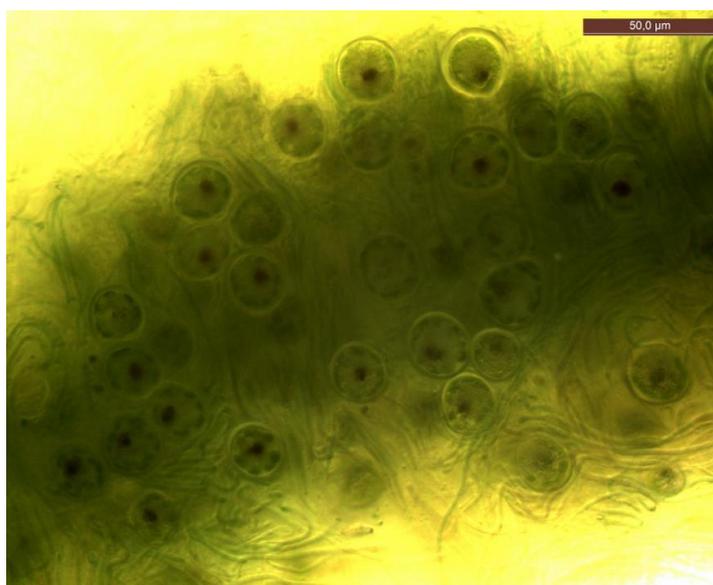


Рис. 8.33. Слой округлых клеток эустигматофитов *Pseudellipsoidion edaphicum*.

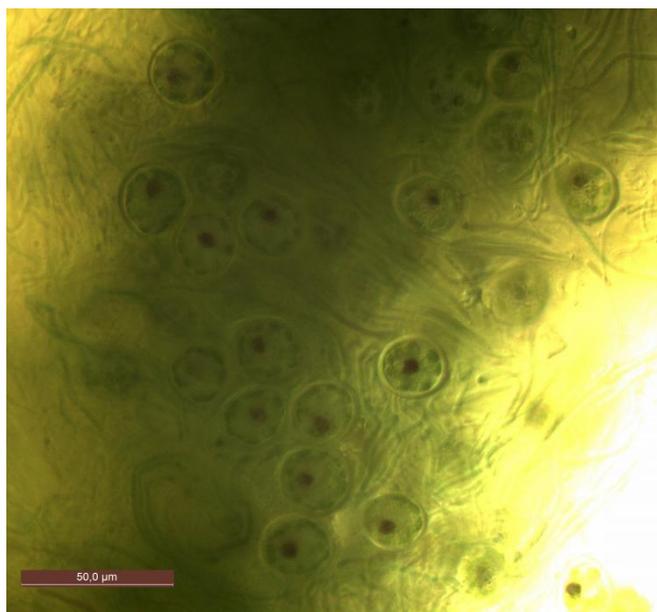


Рис. 8.34. Округлые клетки эустигматофитов *Pseudellipsoidion edaphicum*.

Ниже этого слоя извилистые трихомы хомеотрикссов присутствуют, но редко - здесь главенство переходит к более тонким нитям цианобактерий *Leptolyngbya* sp., переплетающимися наподобие рыхлой ваты, погружённой в общий, явно разнородный по составу матрикс. В нём присутствуют редкие клетки эустигматофитов, а также плотные канатовидные тяжи, образованные спиральными сплетениями трихомов *Schizothrix* cf. *braunii* (рис. 8.35). С высокой вероятностью, каркасную функцию в этом слое выполняют именно они. Здесь же, в 3-м слое, располагаются рыхло лежащие в общем матриксе капсулы диатомей *Mastogloia smithii* (рис. 8.36 – 8.39), перемежающиеся с крупными сине-зелёными клетками совершенно особых микроводорослей - глаукофитов *Glaucocystis* sp. (рис. 8.39). Эти микроорганизмы овально-округлой формы отличаются своими уникальными хлоропластами (цианеллами), устроенными весьма примитивно в сравнении с хроматофорами других микрофитов. Эти хлоропласты содержат слой муреина (белка бактериальных оболочек) между мембранами, и обладают многими другими чертами, характерными для цианобактерий. Эту особую разновидность хлоропластов иногда именуют муропластами [35, 36, 37]. В целом, глаукофиты считаются пресноводными организмами [38]. Однако, они обнаружены в солоноватом озере Иссык-Куль, при высоком содержании сульфатов, и развиваются здесь в составе минерализованных микробиальных корок вполне успешно.



Рис. 8.35. Канатовидное сплетение трихомов *Schizothrix* cf. *braunii*.

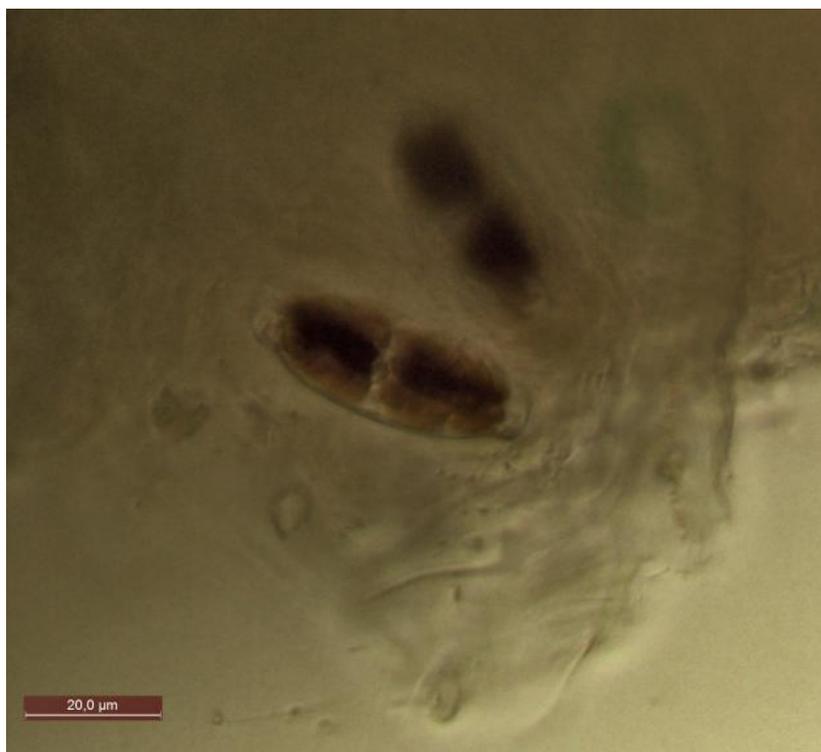


Рис. 8.36. Две клетки капсулированной диатомеи *Mastogloia smithii*.

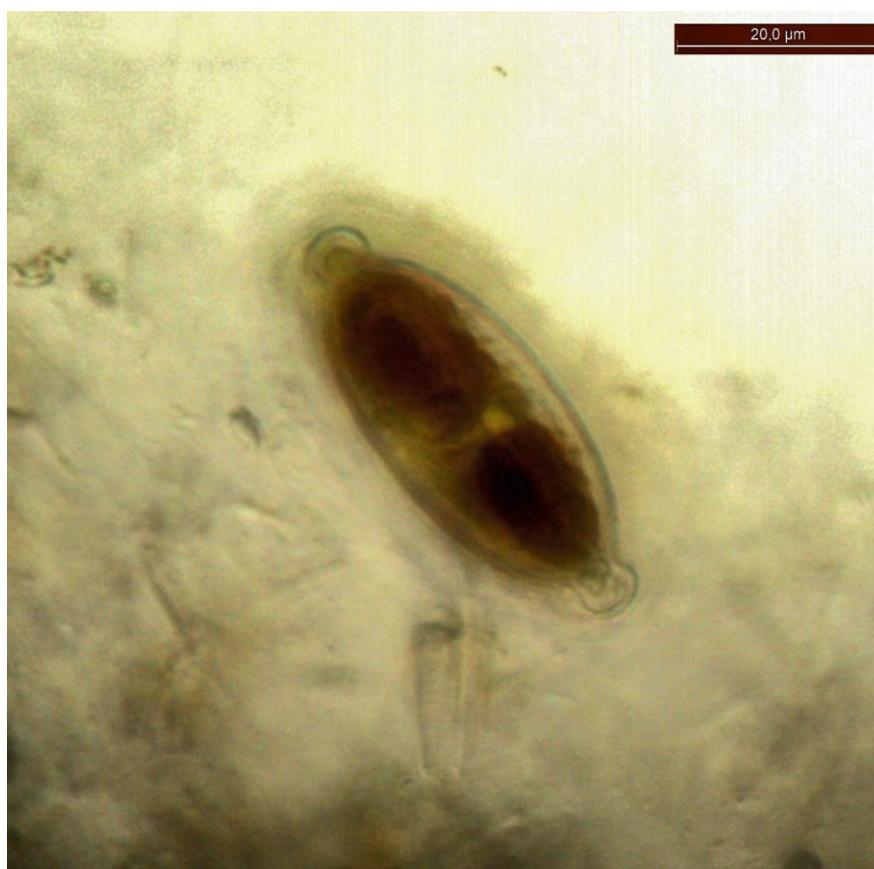


Рис. 8.37. Отдельно лежащая в общем матриксе многослойная полимерная капсула с клеткой *Mastogloia smithii* внутри.

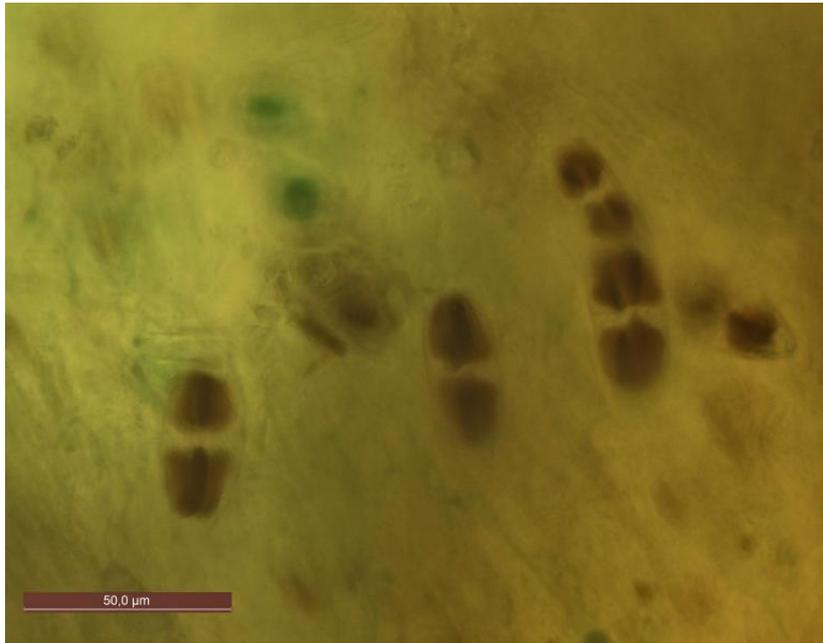


Рис. 8.38. Группа клеток *Mastogloia smithii* в капсулах, лежащих в общем матриксе.

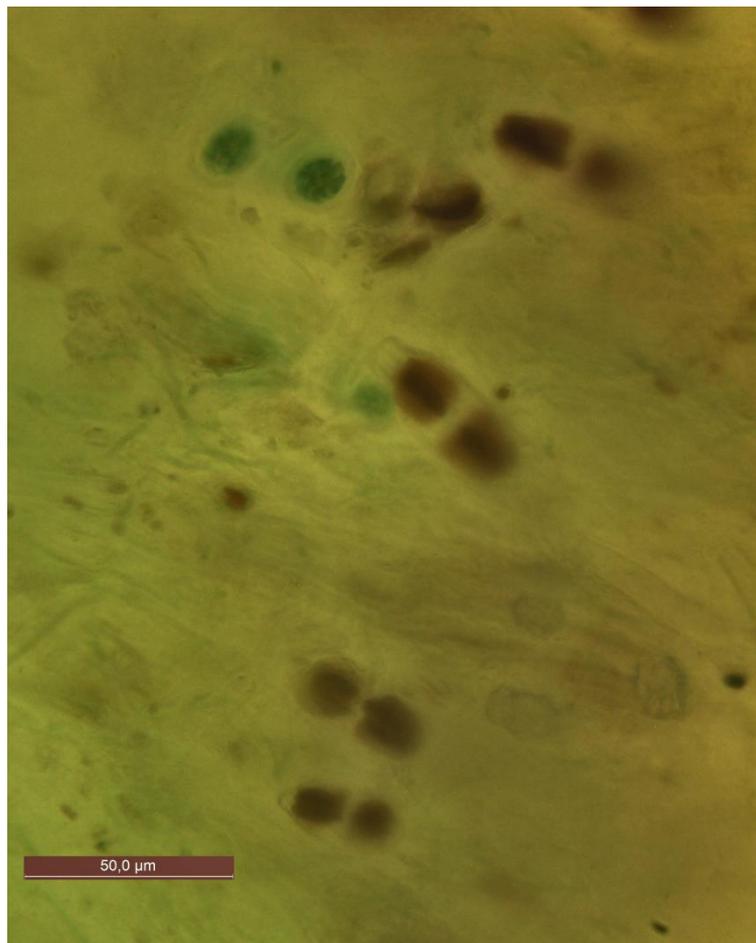


Рис. 8.39. Группа клеток *Mastogloia smithii* (с бурыми хроматофорами) и три клетки *Glaucocystis* sp. (интенсивно синезелённые, в верхней части снимка), погружённые в общий матрикс, сформированный тонкими трихомами *Leptolynghya* sp.

Ниже слоя с мастоглиями и глаукофитами (третьего от поверхности корки) располагается 4-й слой, содержащий трихомы цианобактерий *Calothrix elenkinii* и *Calothrix epiphytica* (рис. 8.40, 8.41). Их трихомы в многослойных чехлах, окрашенных соединениями железа в буроватые цвета, стоят тоже прямо в матриксе лептолингий, пронизывая его толщу своими концевыми волосками. Отчего в этой многослойной структуре калётриксы локализованы столь глубоко, остаётся пока не разрешённой загадкой. Возможно, лежащие над ними слои интенсивно развиваются именно в летний период, когда были обнаружены эти корки и взяты образцы. Зимой же, в пору штормовых волн, верхние слои разрушаются, и калётриксы выходят на передний край взаимодействия с бурной стихией, как это и бывает в большинстве местообитаний, ими населяемых [39].



Рис. 8.40. Буроватые многослойные чехлы трихомов *Calothrix epiphytica*, погружённые в общий матрикс 4-го слоя корки, одевающей песчаниковые скалы.

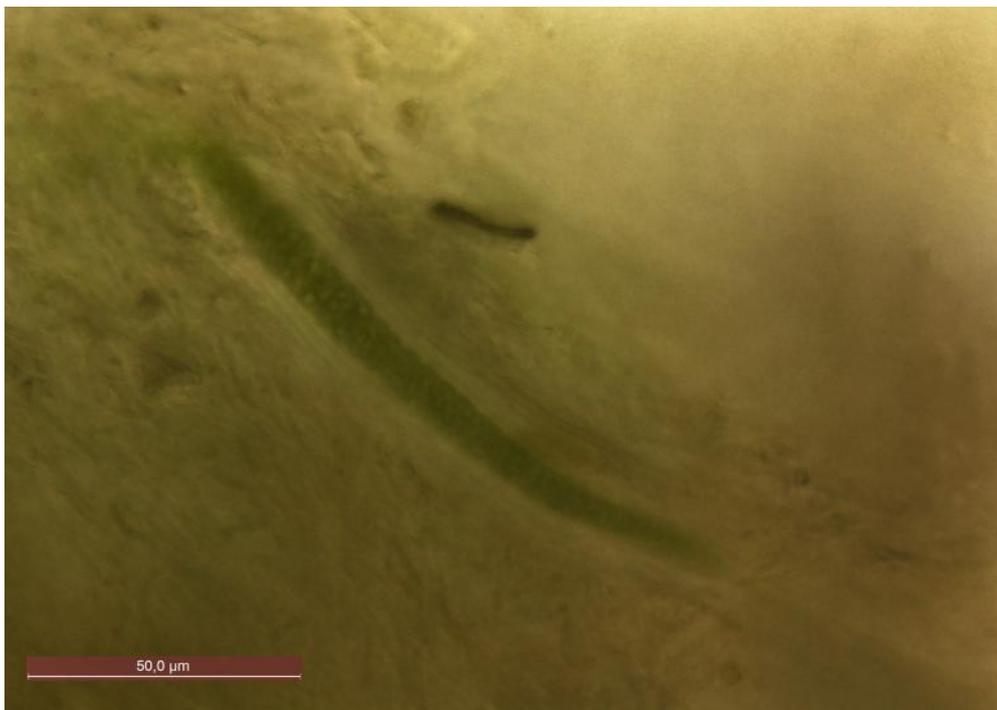


Рис. 8.41. Длинный трихом *Calothrix elenkinii*, лежащий в прозрачном многослойном чехле внутри общего матрикса, в 4 слое корки.

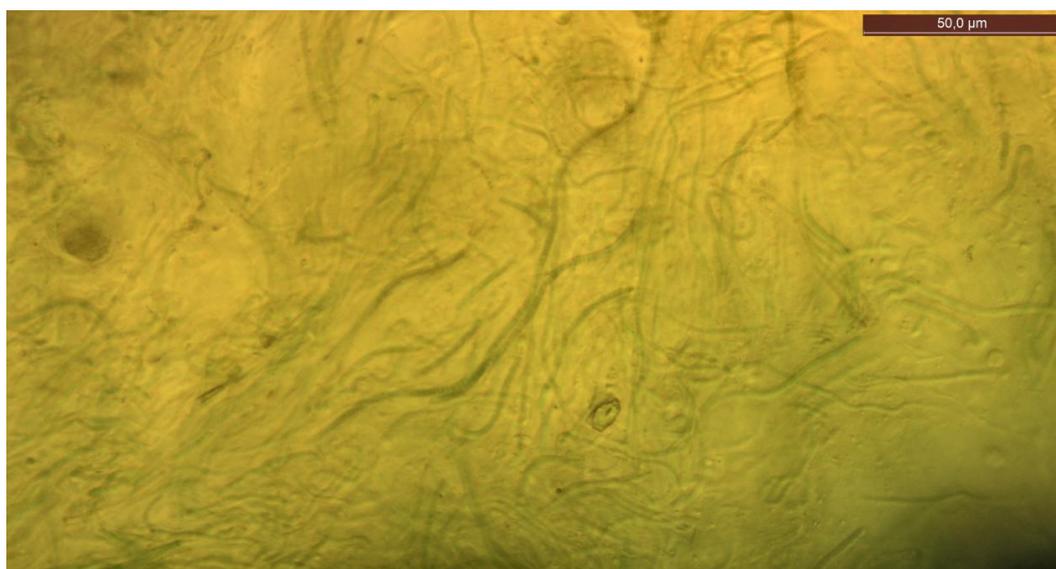


Рис. 8.42. Общий вид 5-го слоя корки, образованного исключительно переплетениями разных видов тонкотрихомных цианобактерий, лежащих в общем полисахаридном матриксе.

Глубже располагается 5-й слой, образованный почти исключительно переплетениями разных видов тонкотрихомных цианобактерий (рис. 8.42).

В его верхней части преобладает *Leptolyngbya* sp., а в нижней *Leptolyngbya amplivaginata*, образующая плотный «войлок» из густо переплетающихся бледноватых нитей, одетых в тонкие прозрачные чехлы (рис. 8.43).

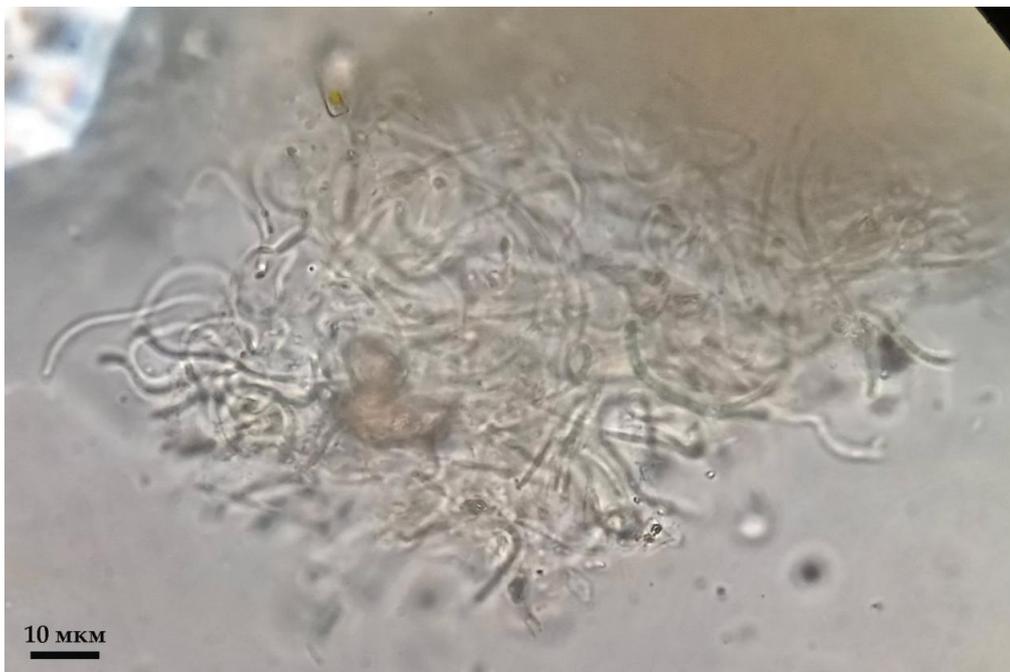


Рис. 8.43. Войлочное переплетение бледноватых трихомов *Leptolyngbya amplivaginata*, образующих плотную основу в нижней части 5-го слоя корки.

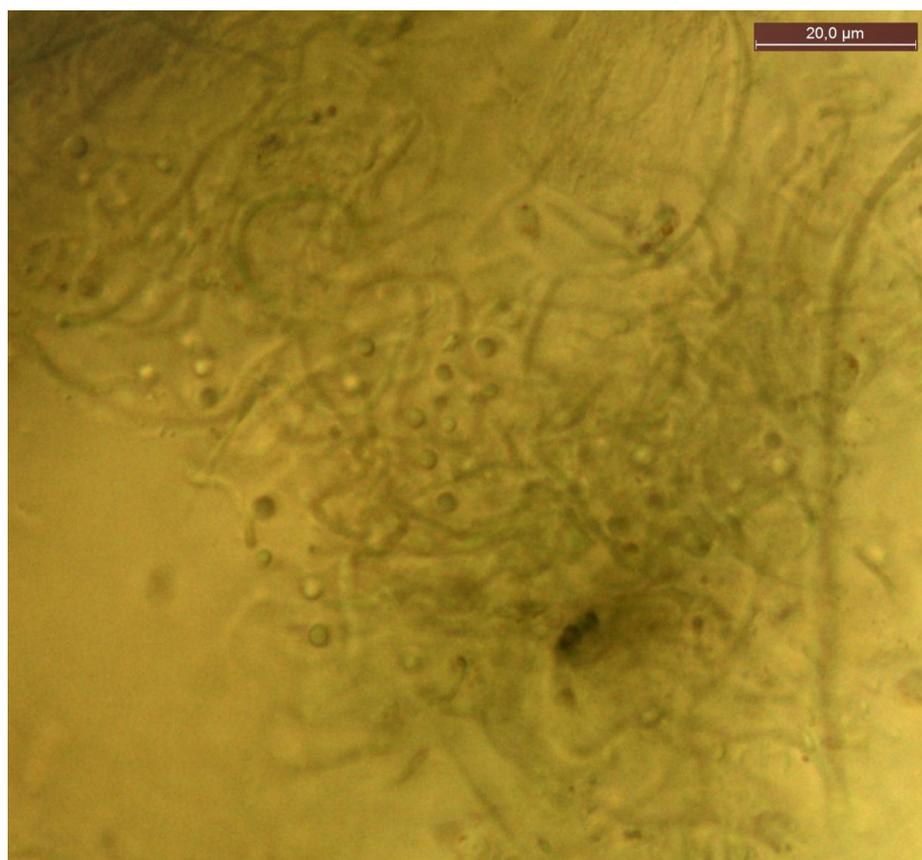


Рис. 8.44. Рыхлая колония коккоидной цианобактерии *Chroococcus* cf. *microscopicus* (мелкие овальные зеленоватые клетки), окутывающая переплетённые трихомы *Leptolyngbya amplivaginata*.

Спускаясь ещё глубже в толщу корки, можно разглядеть среди трихомов этого «войлока» вкрапления микроколоний коккоидных цианобактерий *Chroococcus* cf. *microscopicus*. Их мелкие овальные клетки, окрашенные в бледно-салатовые или же бледно-синезелёные тона, лежат пакетами по 4, ориентированными в разных плоскостях в составе общего для их колонии прозрачного матрикса (рис. 8.44). По сути, в этих колониях три слоя матрикса: каждая клетка одета в свою капсулу, в составе пакета они одеты в один общий слой, и далее - в единый для всей рыхлой колонии, окутывающей нити лептолингии.

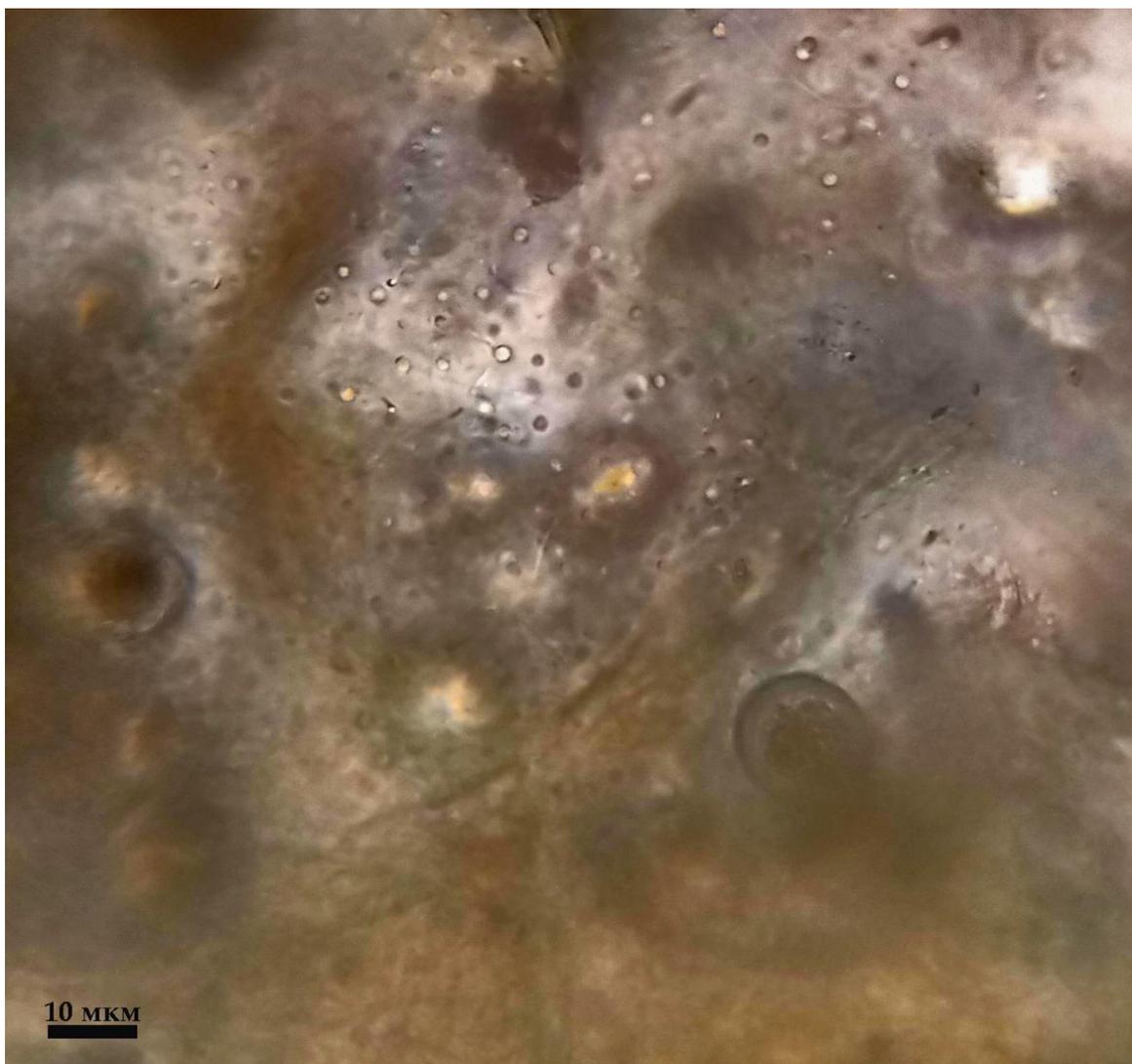


Рис. 8.45. Почти сплошная масса колоний *Chroococcus* cf. *microscopicus* в 6-м слое - амортизирующая подошва корки.

Самый нижний - 6-й слой корки - непосредственно прилегающий к твёрдой поверхности песчаника, образован почти сплошной массой колоний хроококкуса, окрашенной здесь уже в более тёмные цвета (рис. 8.45). Это амортизирующая вязкая подошва корки, благодаря которой вся её многослойная структура хорошо удерживается на каменном субстрате.

Заключение

На примере структур, описанных в этом разделе, мы видим три важных аспекта существования развитых микробиальных сообществ в относительно экстремальном биотопе мелководной зоны озера Иссык-Куль. Во-первых, эти многослойные корки, пронизанные мощными полимерными стеблями диатомовых колоний, демонстрируют иерархичность и хорошую структурированность пространственной организации - в их составе у каждого вида своя зона преимущественного обитания, свои субстраты и микролокации на их поверхности или же в их толще. Таким образом, сообщество обладает довольно чёткой, по меркам природного образования, архитектурой, демонстрирующей способы и последовательности его формирования. Во-вторых, корки плотно сидят на каменной поверхности благодаря особой организации нижних слоёв, содержат огромное количество разнородного полисахаридного матрикса, армированного гибкими трихомами цианобактерий в средних слоях, и при этом минерализуются в слое верхнем, также укреплённом стебельками колоний диатомей - все эти черты обеспечивают их механическую прочность. В-третьих, корки защищают субстрат - песчаниковые скалы в мелководной зоне, сезонно становящейся областью интенсивного обрушения прибойных волн - от разрушения. По ландшафту видно, что разрушение скал всё же происходит, но медленно, путём вымывания, благодаря чему образуются наблюдаемые формы рельефа. В этом ландшафте практически отсутствуют обломочные фрагменты и сколотые поверхности.

Таким образом, сообщества этих корок являются одним из уникальных примеров - эндемичным для озера Иссык-Куль - формирования сложных и устойчивых микробиальных структур, формирующихся в относительно агрессивной (периодически - весьма) среде обитания, которые, тем не менее, прекрасно здесь развиваются, а также укрепляют и поддерживают целостность ландшафта прибрежных мелководий благодаря особым межвидовым взаимодействиям.

ГЛАВА 9.

Харовый лес на дне озера Иссык-Куль

По берегам озера Иссык-Куль во многих местах есть песчаные пляжи. Со стороны берега их, как правило, окаймляют раскидистые заросли облепихи, а местами и барбариса, сглаживающие летом волны дневного зноя, приходящие к озеру с просторов берега, разогретых лучами Солнца. Глубже уреза воды, как известно, в том числе, из предыдущих глав этой книги, песок может сменяться россыпями камней, валунов и даже извилистыми скалами. Однако, здесь мы рассмотрим именно песчаное дно – наиболее благодатное для хождения по нему босиком в жаркий день, среди прозрачных и не слишком тёплых вод на мелководьях озера. Здесь же удобно и плавать, не рискуя задеть под водой коленями или локтями за какой-нибудь камень или скалу. А ещё на таких участках песчаного побережья, как, например, в г. Чолпон-Ате, можно плавать с маской и трубкой – заниматься сноркеллингом... И разглядеть на дне много интересного.

У самого берега, где глубина будет едва ли по колено взрослому человеку среднего роста, дно будет сложено крупным рыже-бурым песком. Если зайти в воду по пояс, то песок станет плотнее и мельче, А если поплыть дальше, глядя под воду сквозь обзорное стекло маски и дыша через трубку, то можно увидеть, что на глубинах около полутора метров на дне начинают появляться растения: травы с длинными и узкими раскидистыми листьями (рис. 9.1) высотой около полуметра. Это рдест гребенчатый (*Stuckenia pectinata*).



Рис. 9.1. Водные травы на песчаном мелководье озера Иссык-Куль.

Их стелящиеся корни распространяются в разные стороны очень далеко под поверхностью песка, и во множестве мест от них отрастают вверх мощные облиственные побеги. Когда смотришь на цепочку таких кустящихся трав на дне, важно понимать – на самом деле, это одно растение, просто со множеством побегов от единого корневища. Эти травы укрепляют песчаное дно.

На глубинах 1,6-1,8 м вокруг этих трав на песке начинают появляться мелкие зелёные кустики: вертикальные стебелёчки высотой до 3-5 см, усаженные мутовками коротких тонких листиков, и заканчивающиеся на верхушке как бы почкой – или бутонем. Ближе к двухметровой глубине их становится весьма много, они уже образуют почти сплошной низкорослый ковёр (рис. 9.2). На этих глубинах берег окаймляют глинистые уступы высотой более полуметра – на них хорошо видна бывает слоистость донных глинистых отложений. То есть песок на дне лишь сверху, под ним залегает многослойная глина. Низкорослые заросли подходят вплотную к этим уступам, а на них продолжают дальше – там, где снова достаточно много мягкого мелкого песка.



Рис. 9.2. Низкорослые заросли на песчаном дне, на глубине около 2 м. За заднем плане видна складчатая (слоистая) поверхность глинистого уступа.

Эти низкорослые травки, с успехом обжившие прибрежные мелководья Иссык-Куля – вовсе не травы в прямом понимании этого слова. Если водные травы – это сосудистые растения, как правило цветковые, то здесь мы имеем дело с

водорослями, а именно с харями. В отличие от сосудистых растений с их многоклеточными тканями и органами, организмы хар состоят из сравнительно небольшого числа довольно крупных продолговатых клеток. И каждая такая огромная – в сравнении, например, с диатомеями или цианобактериями – клетка окружена толстенной оболочкой, и содержит в периферическом слое цитоплазмы сотни тысяч мелких хлоропластов. Отчего же хары так похожи на сосудистые растения? Условия обитания на песчаном дне мелководий в озёрах таковы, что здесь с успехом живут и размножаются растительные организмы с определённым типом морфологии: с узкими листьями, располагающимися на стеблях по спирали или же мутовками (отходят от стебля на одном уровне в разные стороны), с органами размножения, укрываемыми густо располагающимися листьями, с гибкими и тонкими стеблями. Таковы рдесты, роголистники, уруть и некоторые другие сосудистые растения – и хары. Если рассматривать хары в эволюционном плане, то это одна из древних ветвей на древе происхождения растений [40]. Первые находки этих фотосинтезирующих организмов относятся к геологическим осадочным породам со времён верхнего силура (около 420 млн. лет назад) [41]. То есть, эта группа существует и развивается в условиях водоёмов планеты значительно дольше сосудистых растений. Тем не менее, в современном мире, где главенство среди крупных растений в континентальных водах давно уже принадлежит цветковым растениям и мхам, хары населяют рыхлое дно пресных и солоноватых водоёмов, преимущественно озёр, и чаще всего – озёр крупных. В Иссык-Куле хары – обычный элемент ландшафта песчаного дна, и наиболее массовая из них на глубинах 1,6-3 м – это *Chara intermedia* (рис. 9.3, 9.4), широко распространённый в Азии вид.

Этот вид обитает на уплощённых, прерывающихся глинистыми уступами, полого уходящих на глубину песчаных ландшафтах. Отметим, что на глубинах менее двух метров побеги растут чаще разреженно, а ближе к трёхметровой глубине они всё чаще образуют довольно плотные группы в составе общего, уже довольно густого ковра. И чем больше побегов хар на песке, чем выше плотность их зарослей, тем более рыхлой и даже творожистой выглядит поверхность песка под ними. И хары имеют к этой текстуре донного грунта самое прямое отношение, поскольку являются важнейшим для мелководий озера ландшафтообразующим компонентом его экосистемы. На таком дне, мягком и на вид и на ощупь, часто можно видеть охристо-розово-бурые пятна – места массового развития сообществ подвижных донных микроводорослей (микрофитобентоса), среди которых доминируют диатомеи из родов *Navicula*, *Tryblionella*, *Nitzschia*, *Diploneis*, *Caloneis* и *Surirella*, а крупные минеральные частички обживают малоподвижные виды *Amphora* с уплощёнными, плотно прикрепляющимся к ним клетками. Эти пятна похожи на биоплёнки, однако наблюдения показали, что выраженной структурированностью они здесь не обладают, поэтому их логичнее будет расценивать как области высокой концентрации микрофитов.

Ниже по склону песчаного дна, там, где на глубинах около 3,5 м начинается склон первой береговой террасы, появляется второй массовый вид хар – *Chara tomentosa*. У неё более толстые, прочные на вид и хрящеватые на ощупь побеги, с более густо расположенными мутовками из коротких ветвей, обладающих собственным ветвлением (рис. 9.5, 9.6). Текстура поверхности дна под ними выглядит более тонкой и ровной.

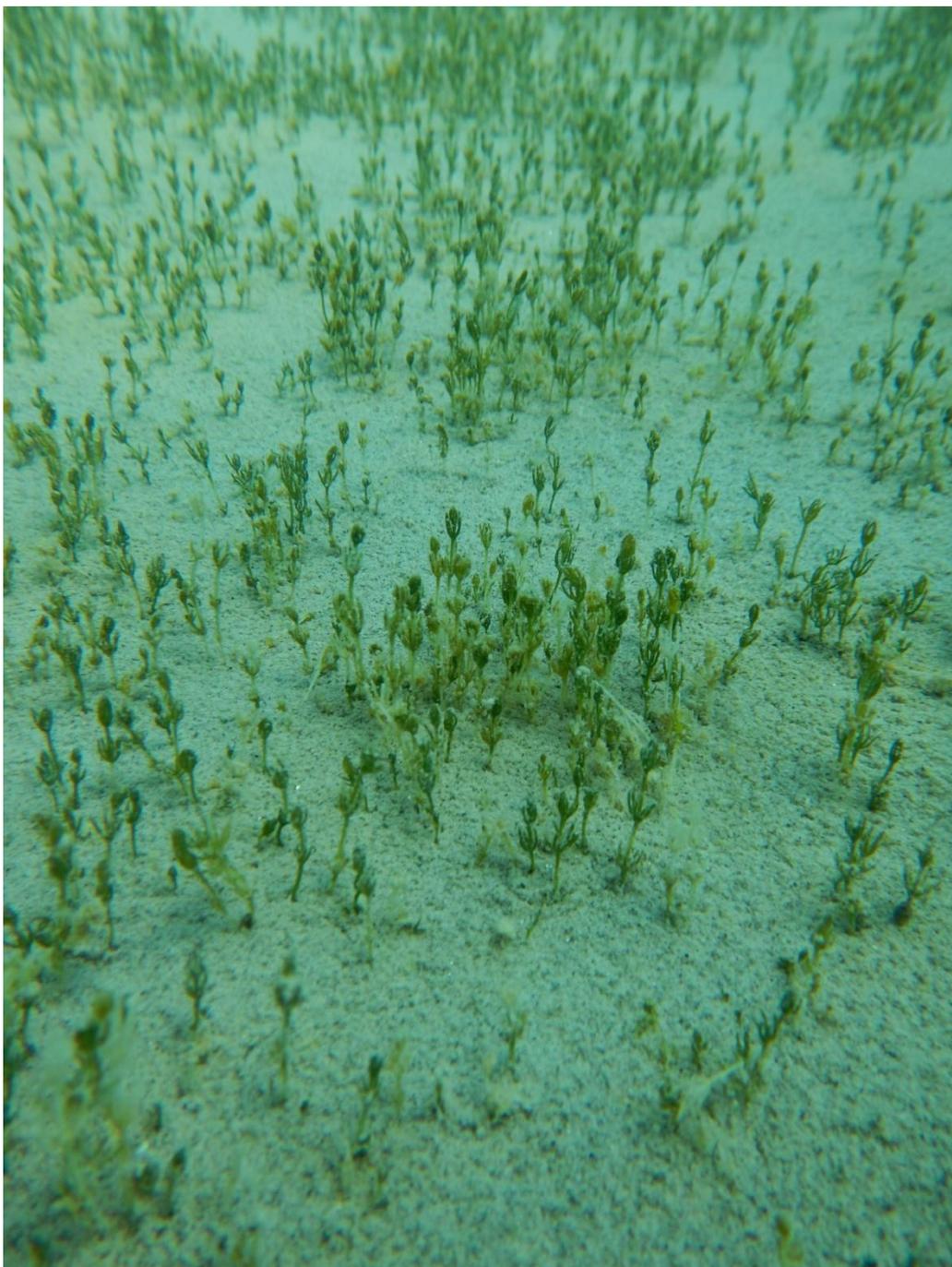


Рис. 9.3. Заросли *Chara intermedia* на рыхлом песчаном дне, глубина около 2 м. Северное побережье озера Иссык-Куль. В тех местах, где побеги растут более густо, на грунте под ними различимы охристо-буроватые пятна высокой концентрации донных микрофитов.

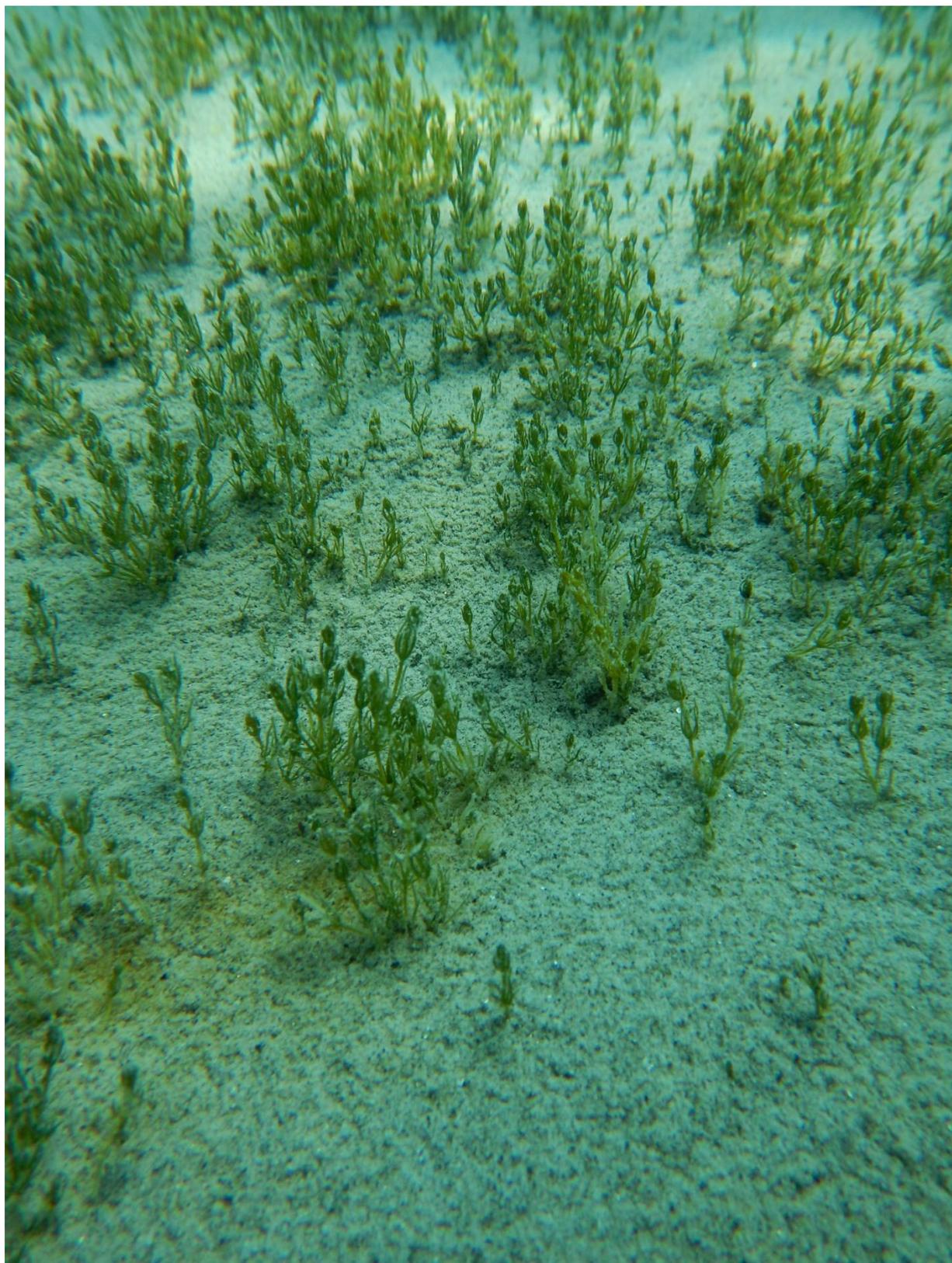


Рис. 9.4. Заросли *Chara intermedia* на рыхлом песчаном дне, глубина около 3 м. Различима творожистая текстура поверхности грунта, сформированная мягким осадком. Побеги здесь растут более тесными группами. Видны буроватые пятна высокой концентрации микрофитобентоса на грунте.



Рис. 9.5. Заросли *Chara tomentosa* в начале склона первой мелководной террасы северного побережья озера Иссык-Куль. На заднем плане виднеется сгущение темноты ниже по склону.



Рис. 9.6. Побеги *Chara tomentosa* вблизи и текстура поверхности мягкого дна под ними. Начало склона первой подводной террасы. Северное побережье озера Иссык-Куль.

Наблюдения, проведённые с использованием легководолазного снаряжения в экспедиции лета 2023 года, показали, что в районе г. Чолпон-Аты заросли *Chara tomentosa* спускаются по довольно крутому склону террасы до глубины, как минимум, 13-15 м. Здесь это доминантная форма макрофитной растительности.

Можно ли сказать, что побеги этих двух видов хар, коврами покрывающие прибрежные области озера, не несут на себе никакой другой жизни? Конечно же нет. Эти побеги подобны крупным деревьям в тропическом лесу, и стволы, и кроны которых густо покрывают самые разные эпифитные растения. Однако, если на тропических деревьях можно наблюдать мхи, лишайники, плауны, папоротники и самые разные цветковые эпифиты, хорошо различимые без увеличительных приборов, то на поверхности хар формируются биоплёнки, структуру коих можно различить лишь под микроскопом.

Отметим сразу: поверхности всех клеток обоих видов хар здесь обильно обрастают альго-бактериальными плёнками. Это совершенно особые по своей структуре микробиальные сообщества - или, в данном случае, микроэпифитные ценозы – обладающие выраженной яростностью. Они покрывают как открытые участки поверхностей крупных клеток хар, так и густо обрастают их в составе верхушечных «почек», где клетки-ветви располагаются сомкнуто.

Биоплёнки (микрообрастания) на разных видах хар имеет смысл рассмотреть по-отдельности, поскольку их видовой состав и строение различны, и развиваются они на субстратах, сильно различающихся по морфологии и местообитаниям.

На *Chara intermedia* плёнки покрывают таллом почти целиком, за исключением стеблей в нижней части побегов (рис. 9.7, 9.8, 9.9). Это относительно рыхлые структуры, прилегающие непосредственно к оболочкам клеток хары, и поднимающийся над ними слой древовидных диатомовых колоний (рис. 9.10, 9.11, 9.12). В самом нижнем ярусе плёнок, прямо на оболочках крупных клеток хары, сидят плоские диатомеи *Cocconeis neothumensis*, прикрепляющиеся к целлюлозным стенкам своими нижними поверхностями (рис. 9.13, 9.14). При массовом развитии на отдельных участках коры стебля, они могут формировать практически панцирное покрытие, укрывающее его подобно сомкнутому овальным щитам. По аналогии с эпифитным сообществом тропического дерева, кокконейсы можно – хотя и весьма приблизительно – рассматривать как слой накипных лишайников. Над ними с среди них развивается рыхлый слой колоний мельчайших гетеротрофных бактерий, внутри которого, как в желеобразном каркасе из полисахаридного матрикса этих прокариот, располагаются остальные микрофиты-обрастатели. В частности, прямо над слоем кокконейсов поднимается относительно густой ярус, образованный мелкими удлинёнными диатомеями 4-х видов: изогнутыми клетками *Achnanthydium* sp. 1 (10-12 мкм длиной) и *Achnanthydium* sp. 2 (6-8 мкм), доминирующими в этом слое, а также часто встречающимися здесь ланцетными *Encyonopsis krammeri* (13-14 мкм) и *Encyonopsis minuta* (9-11 мкм) (рис. 9.15, 9.16). Здесь же, образуя распростёртые холмовидные бляшки, разрастаются колонии цианобактерии *Aphanothese* sp., в составе которых овальные клетки погружены в прозрачный матрикс (рис. 9.17, 9.18). Этот ярус возможно рассматривать как отдалённую аналогию мохового.

Выше располагается ярус – 3-й снизу - из небольших колоний *Denticula tenuis* – относительно мелкие клетки этой диатомеи, близкие к прямоугольным в

очертаниях сбоку, образуют короткие ленты в толще рыхлого бактериального матрикса (рис. 9.19, 9.20).

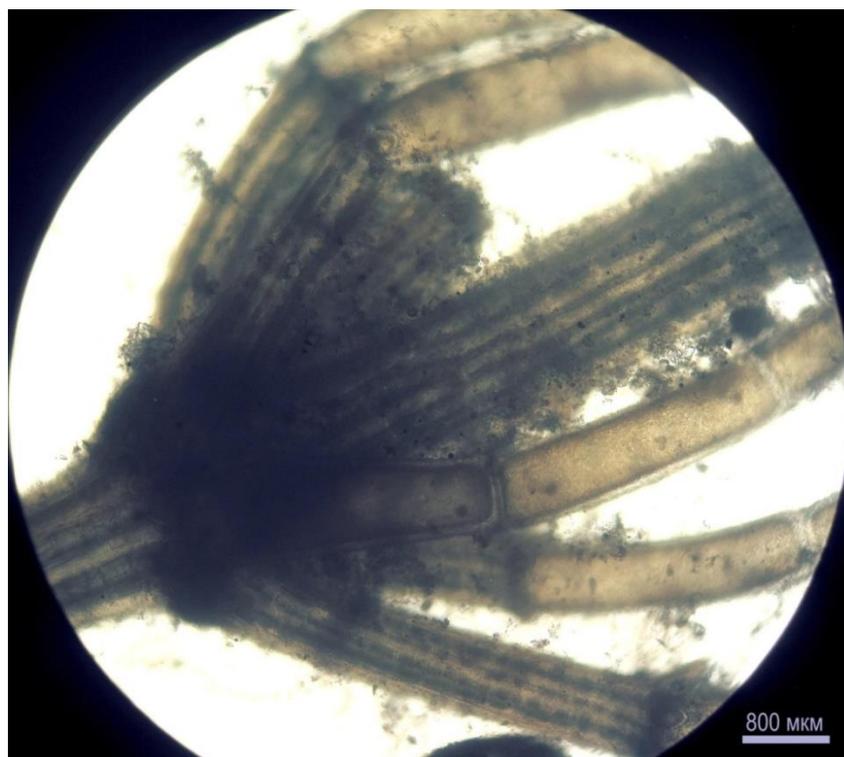


Рис. 9.7. Мутовка ветвей *Chara intermedia*. И ствол, и ветви покрыты рыхловатыми альго-бактериальными биоплёнками.

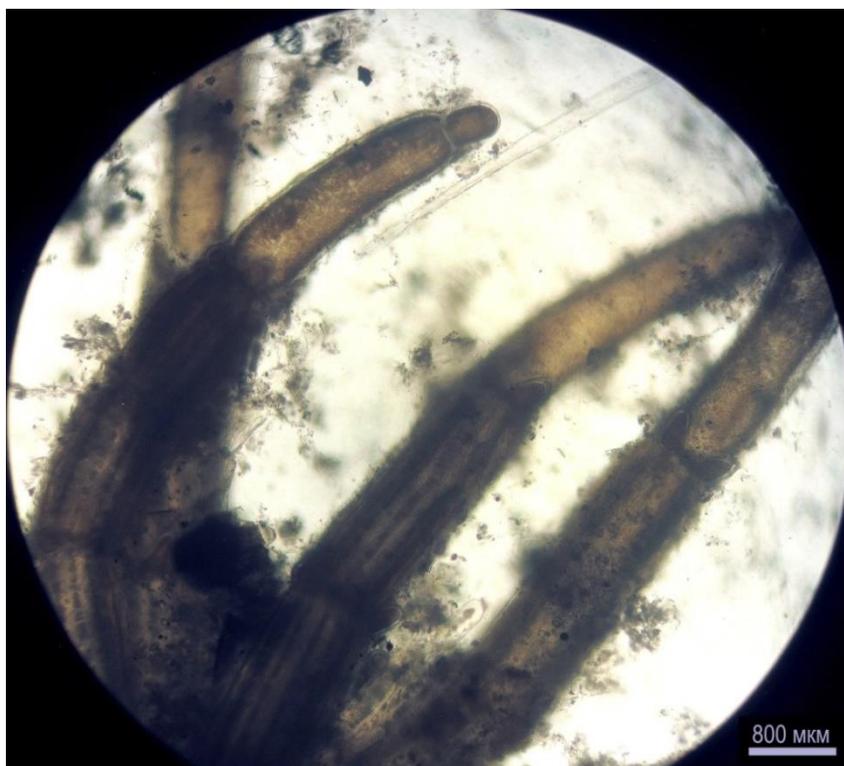


Рис. 9.8. Рыхлые биоплёнки на ветвях *Ch. intermedia*.



Рис. 9.9. Нарастающие ветви верхушечной мутовки («почки»), покрытые биоплёнками.

Иногда их ленты сворачиваются наподобие бочонков. Здесь же обитают редкие округлые клетки эустигматофитов – в данном сообществе это, с высокой вероятностью, *Vischeria* sp. (рис. 9.12). Также, в обрастаниях клеток-шипиков, сидящих в основаниях мутовок ветвей хары, и в развитых биоплёнках по концам ветвей обильно разрастаются невысокие колонии *Gomphospenia takey* – узкие клетки сидят по вершинам толстых и коротких прозрачных стебельков (рис. 9.12).

В этом же ярусе формируются колонии и колониальные поселения ещё нескольких видов диатомей: зигзаговидные цепочки из длинных игловидных клеток *Diatoma kalakulensis*, сидят на коротких и узких стебельках ланцетные клетки *Brachysira styriaca*, приподнимаются на невысоких стебельках относительно крупные полулунные клетки *Symbella parva*, прячутся в своих многослойных овальных капсулах клетки *Masrtogloia* cf. *lacustris*, и образуют свои компактные

группы, погружённые в общую слизь, мелкие клетки *Nitzschia inconspicua* (рис 9.15, виды на рисунке отмечены буквенными символами).

Этот ярус, погружённый в бактериальную слизь, можно ассоциировать с эпифитным ярусом бромелий, папоротников и орхидей – только в тропическом лесу нет аналога общего матрикса.

Сверху весь этот рыхлый альго-бактериальный слой покрывают «циновки» колониальных цианобактерий *Merismopedia cf. punctata* (рис. 9.21).

Следующий ярус образуют раскидистые древовидные колонии двух видов диатомей из рода гомфонема: *Gomphonema cf. supersedens* и *Gomphonema cf. roehringeri*. У первого вида узкие ветвящиеся стебельки примерно 300-350 мкм высотой, а длинные ромбические клетки образуют небольшие группы за счёт того, что ветви последнего порядка тянутся относительно параллельно (рис. 9.22 – 9.24). У второго вида стебельки менее разветвлённые и более короткие (50-90 мкм), а клетки отличаются меньшими размерами и имеют удлинённо-булавовидную форму (рис. 9.25).



Рис. 9.10. Коровый слой клеток стебля *Ch. intermedia*, покрытый рыхлым слоем биоплёнки. Видна короткая клетка-шипик, отходящая вправо в месте соприкосновения двух сегментов коры. При основаниях мутовок ветвей эти клетки-шипика примерно в 4-5 раз длиннее. Рыхлый слой виден только сбоку от коры (справа), поскольку снимок сделан с помощью светового микроскопа, дающего, в т.ч., просвеченные изображения.

Виды *Gomphosphenia* обычно прячут свои толстые извилистые стебельки среди матриксов других микрофитов и бактерий, образующих толщу биоплёнки. Любая их клетка, оказавшись на поверхности слоя матриксов, может дважды поделиться, образовав на конце стебелька небольшой веер из 4х дочерних. Однако при этом стебелёк не будет ни разделяться под ними, ни расти, разнося их в разные стороны. Когда/если слой матрикса подрастёт в толщину, и клетки скроются у него внутри, то вскоре они разделят его на 4 ветви, каждую из которых дорастят снова до поверхности. Волокнистый биополимерный стебелёк растёт не сам, его выделяет за собой клетка гомфосфении.

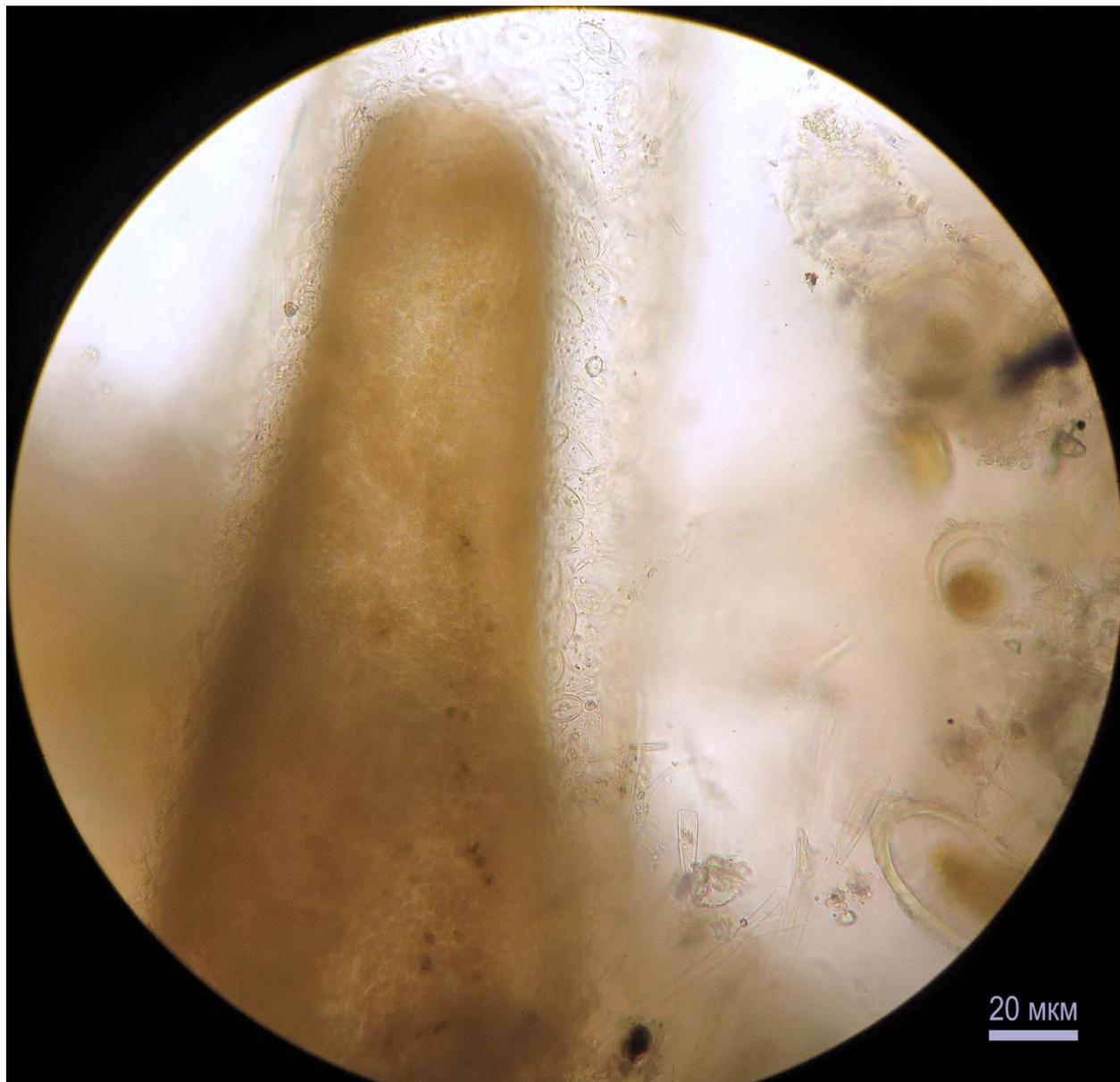


Рис. 9.11. Концевая клетка ветви *Ch. intermedia*. Слой биоплёнки только начал формироваться, видны мелкие эллиптические клетки диатомей *Cocconeis neothumensis*, плотно прилегающие к целлюлозной оболочке клетки хары.

В свою очередь, колонии тех видов *Gomphonema*, что мы отмечаем как массовые для биоплёнок озёр Кыргызстана, любят движение открытой воды. Поэтому их клетки отрастают себе длинные и узкие стебельки, поднимающие клетки высоко над субстратом.

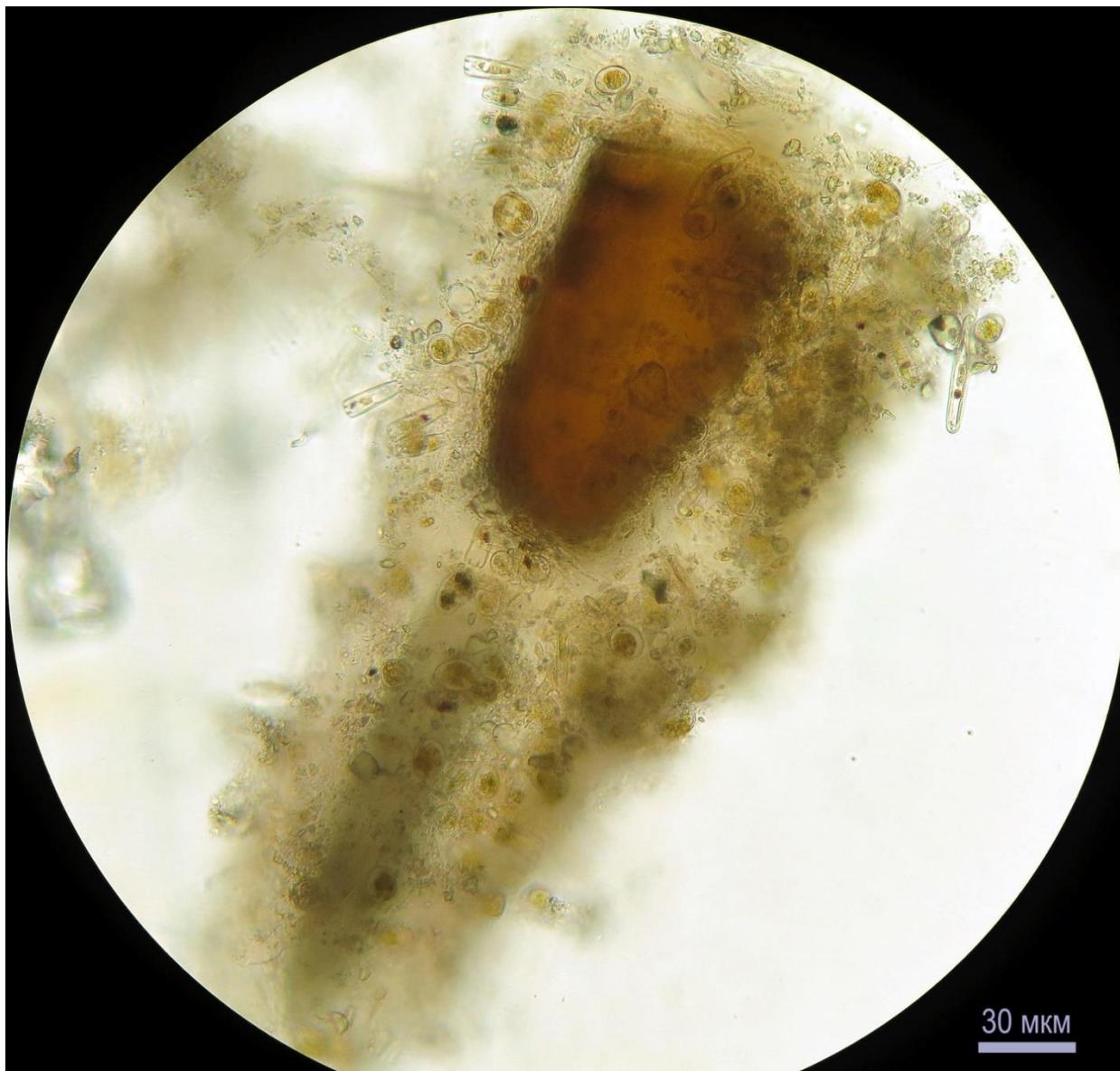


Рис. 9.12. Развитая биоплёнка с мощным рыхлым слоем, сформировавшаяся на кончике ветви *Ch. intermedia*. Округлые клетки с бурыми хлоропластами – эустигматофит *Vischeria* sp., клиновидные клетки на толстых стебельках – диатомея *Gomphospenia takey*. Снимок сделан на материале, зафиксированном раствором этанола, поэтому окраска микроорганизмов изменена. Довезти хару живьём с берегов озера Иссык-Куль в московскую лабораторию практически невозможно, пробы пришлось зафиксировать.

После деления клетки некоторое время «восстанавливают силы», сидя по две на конце стебелька, после чего каждая принимается растить от места деления свой стебелёк.

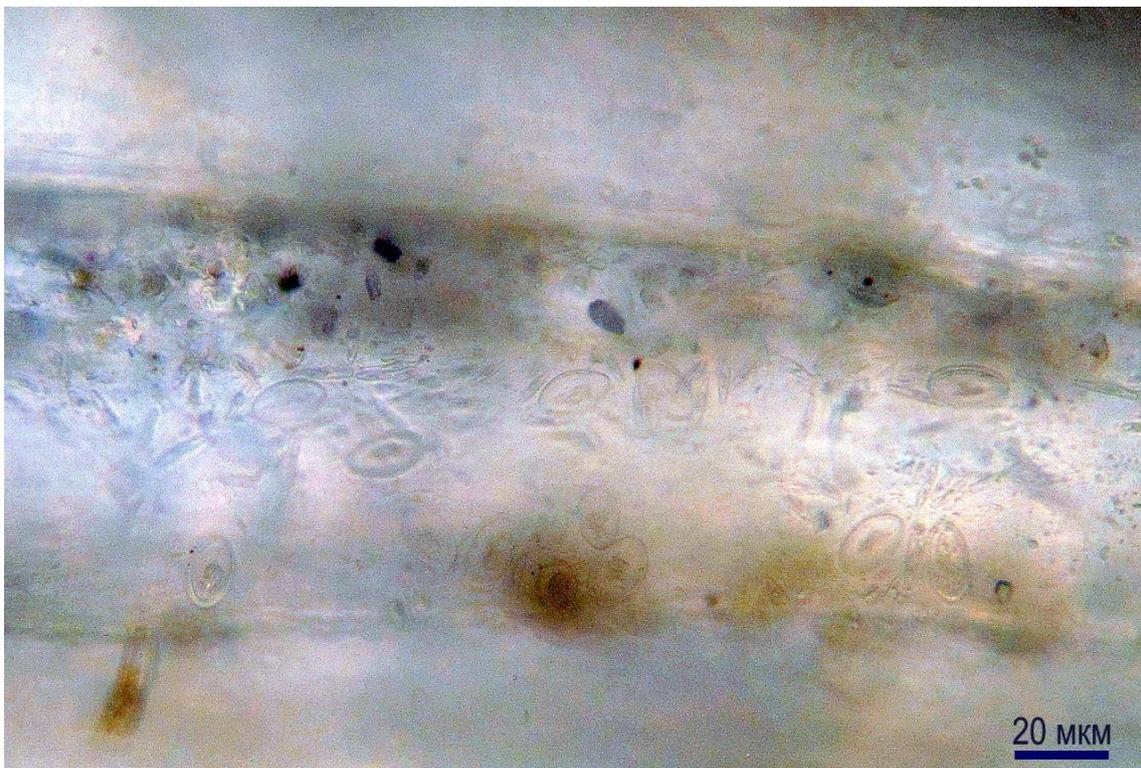


Рис. 9.13. Два нижних яруса биоплёнки на клетках корового слоя *Ch. intermedia*: эллиптические панцири *Coccoineis neothumensis*, плотно прилегающие к оболочкам клеток коры, и удлинённые клетки двух видов *Encyonopsis*, прикреплённые к этим оболочкам короткими полимерными стебельками.

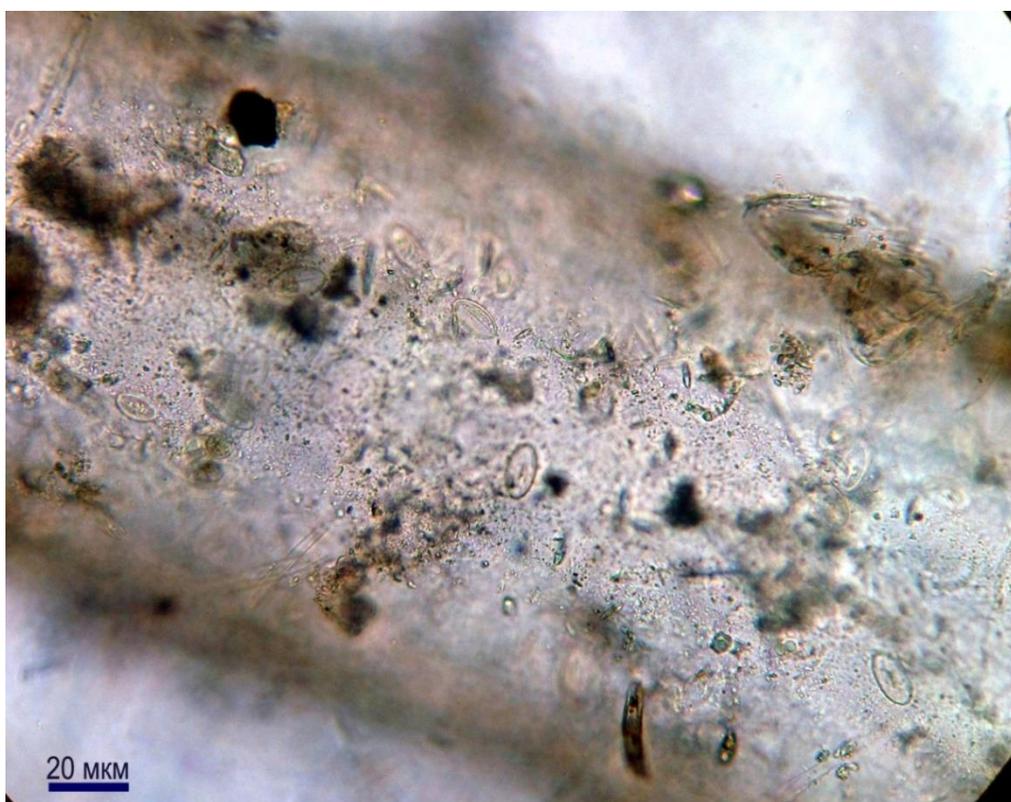


Рис. 9.14. Клетки *Coccoineis neothumensis* на поверхности ветви хары.

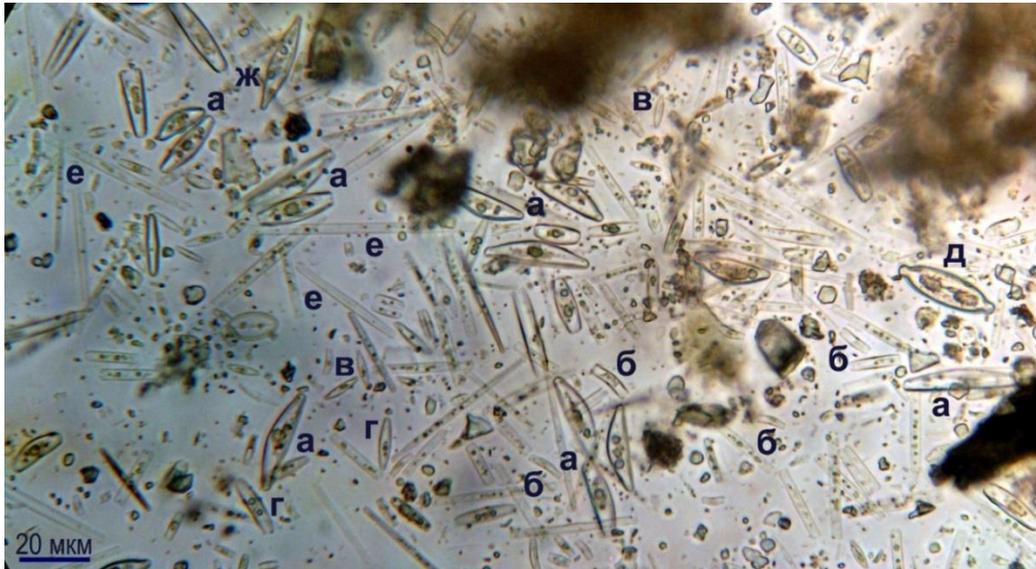


Рис. 9.15. Россыпь клеток диатомей из состава 2-3 ярусов биоплёнки, осыпавшихся из оброста фиксированного образца *Ch. intermedia* после отмывки с помощью центрифугирования: а – *Symbella parva* (полулунно-ланцетные, с оттянутыми концами), б – *Achnantheidium* spp. (изогнутые клетки), в - *Encyonopsis krammeri* (мелкие ланцетные клетки с оттянутыми концами), г – *Brachysira styriaca* (ланцетные), д – *Mastogloia lakustris* (эллиптическая с оттянутыми концами), е – *Diatoma kalakulensis* (палочковидные, узкие и длинные), ж – *Craticula* sp. (ромбическая, с оттянутыми концами).

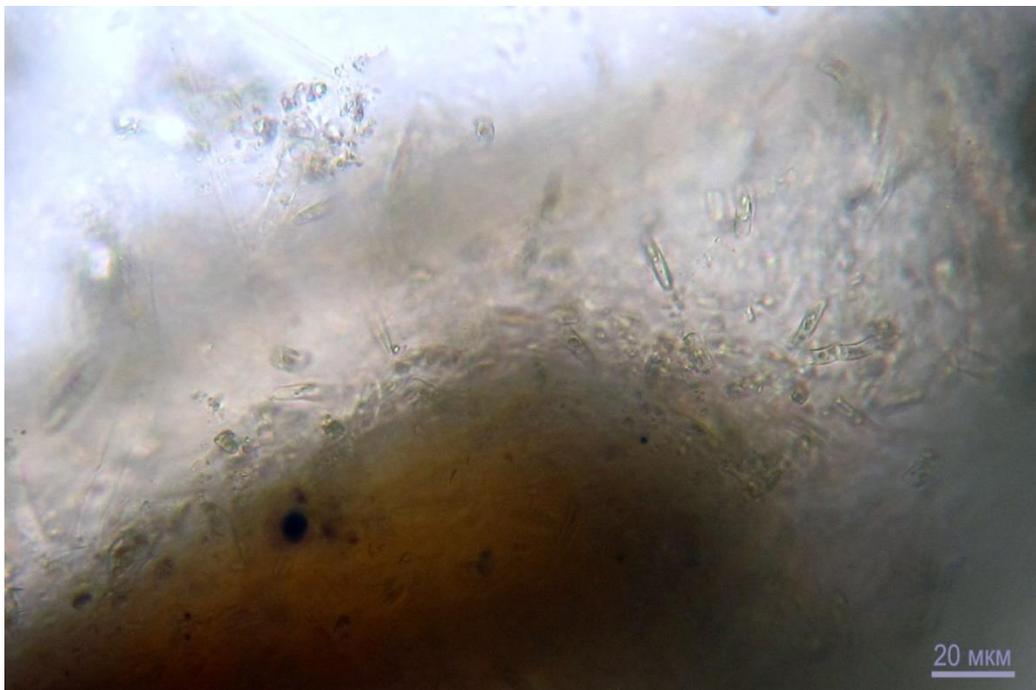


Рис. 9.16. Поверхность оболочки концевой клетки ветви хары, покрытая биоплёнкой на стадии второго яруса: массовое развитие диатомей *Achnantheidium* spp.

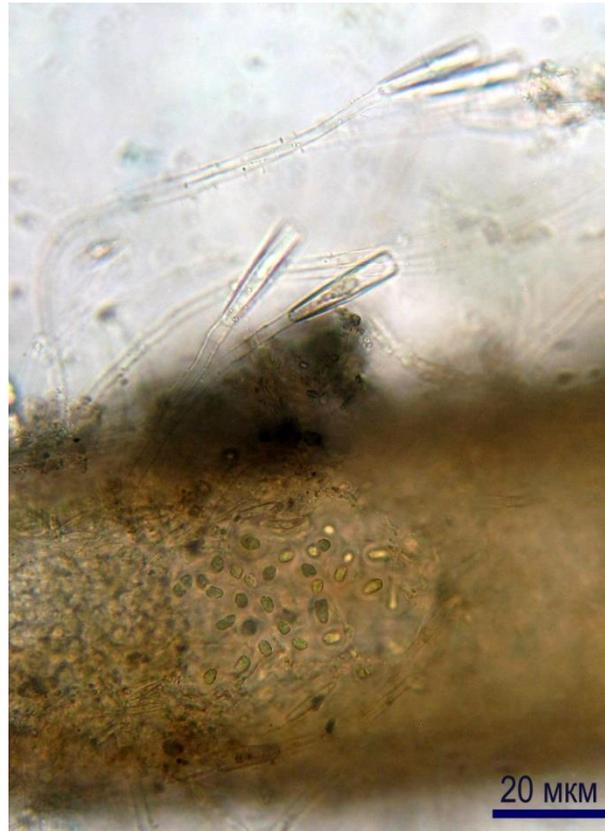


Рис. 9.17. В нижней части снимка слизистая колония цианобактерий *Aphanothese* sp. на поверхности ветви *Ch. intermedia*. В верхней части снимка – древовидные колонии диатомеи *Gomphonema* cf. *supersedens*.

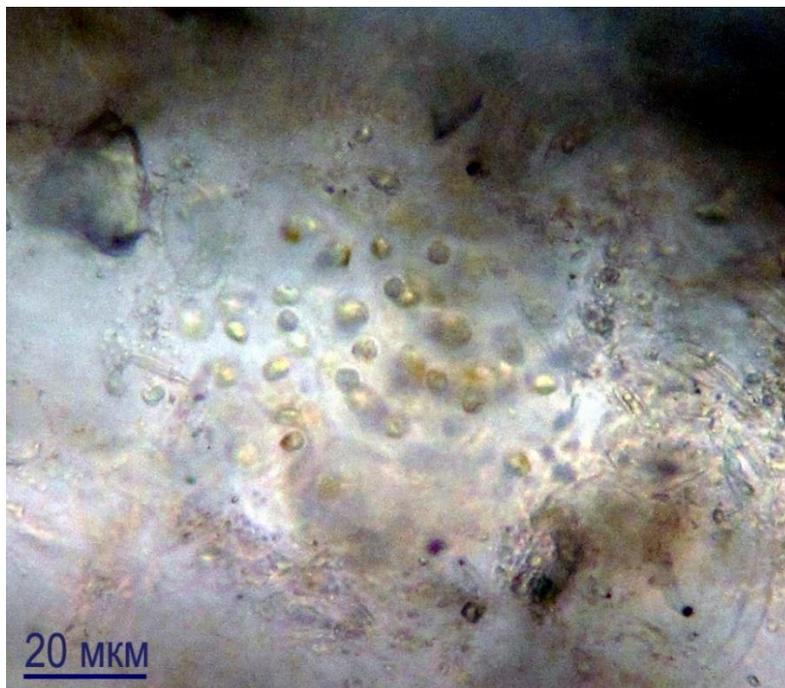


Рис. 9.18. Клетки цианобактерии *Aphanothese* sp. в прозрачном полисахаридном матриксе, окружённые рыхлым матриксом колоний мелких гетеротрофных бактерий, различимых как очень маленькие серо-лиловые шарики.

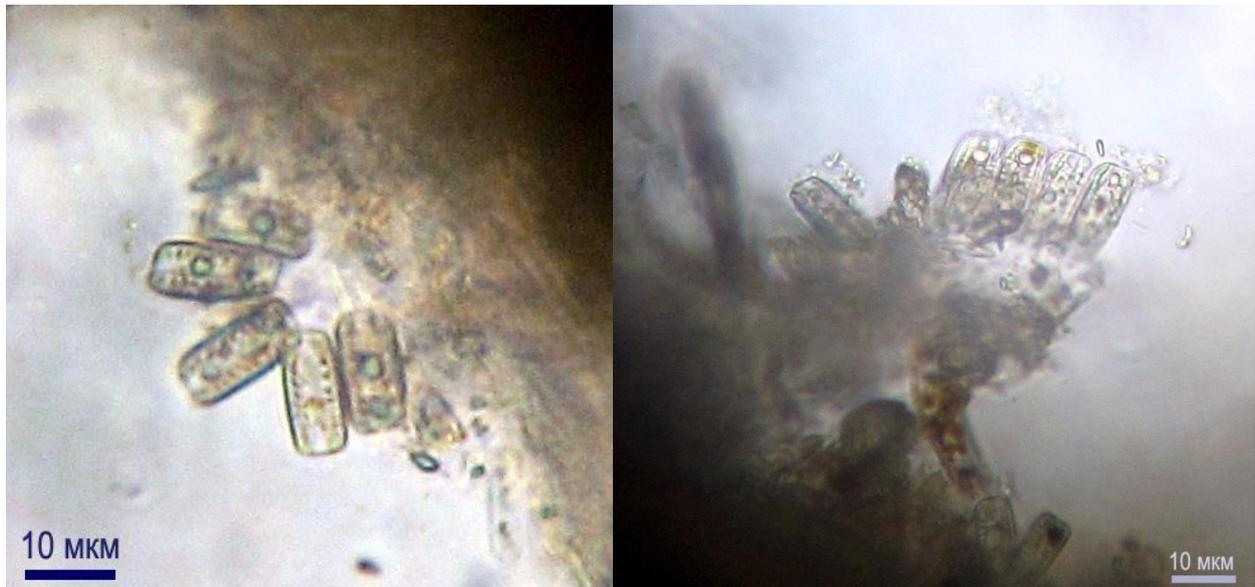


Рис. 9.19-9.20. Небольшие колонии диатомей *Denticula tenuis* в составе 3-го яруса биоплёнки. Эти диатомеи относятся к группе каналшовных и обладают одним из лучших механизмов для движения среди диатомей. Однако, представители рода *Denticula* ведут преимущественно прикрепленно-колониальный образ жизни, прикрепляясь к субстрату полимерной «подушкой», которую выделяют на одном конце клетки, и соединяются с другими клетками в ленте или в цепочке такими же «подушками».

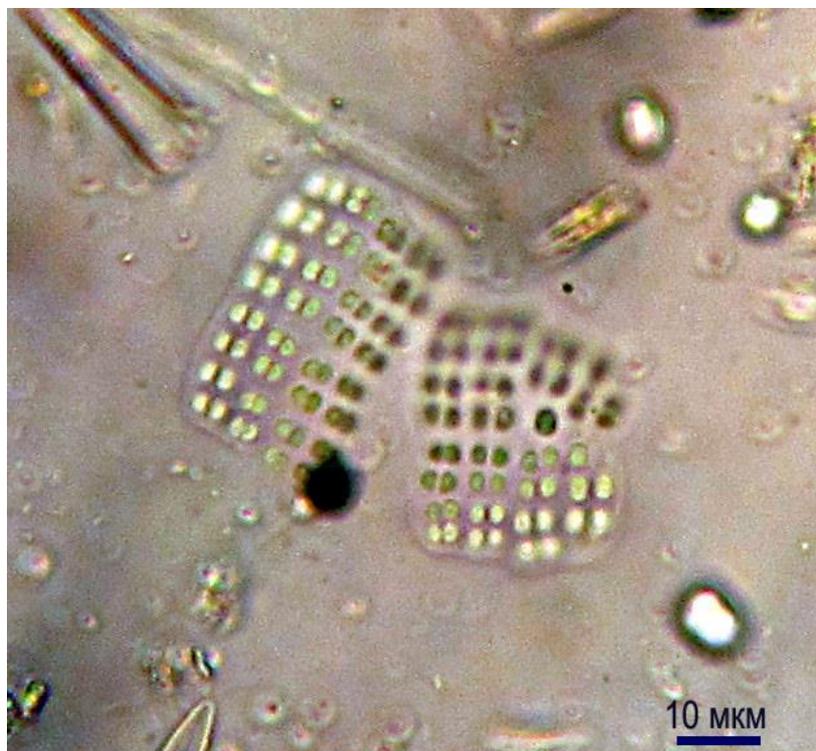


Рис. 9.21. Пакетовидные колонии («циновки») цианобактерии *Merismopedia* cf. *punctata*.

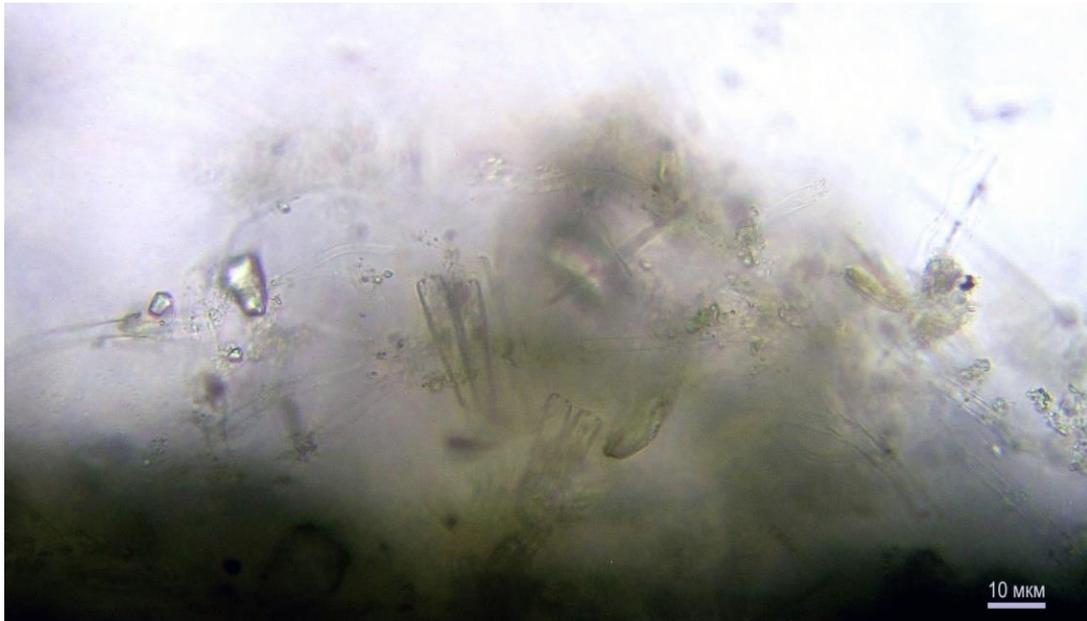


Рис. 9.22. Древовидные колонии диатомеи *Gomphonema* cf. *supersedens*, поднимающиеся над поверхностью рыхлого слоя биоплёнки. Среди их ветвящихся стебельки образуются микрокристаллы гипса, различимые на снимке как мизерные блестящие вкрапления. В левой части снимка виден более крупный кристалл общей трапецевидной формы.

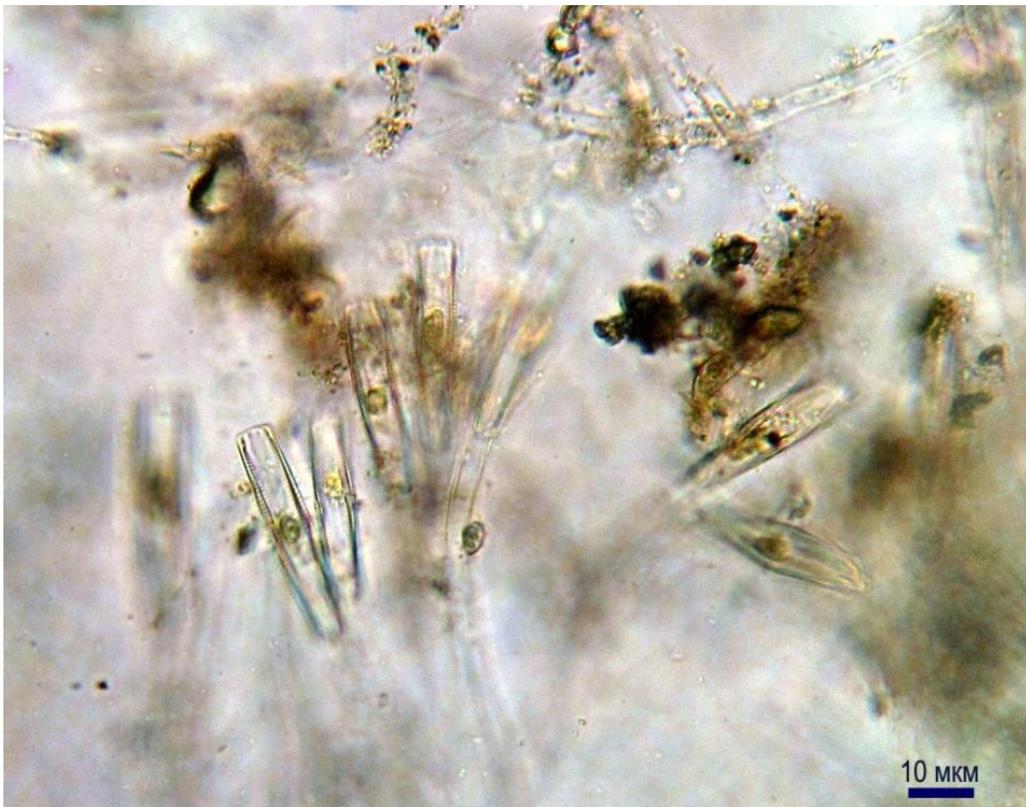


Рис. 9.23. Древовидная колония *Gomphonema* cf. *supersedens*, раскинувшая свои ветви над поверхностью рыхлого слоя биоплёнки.

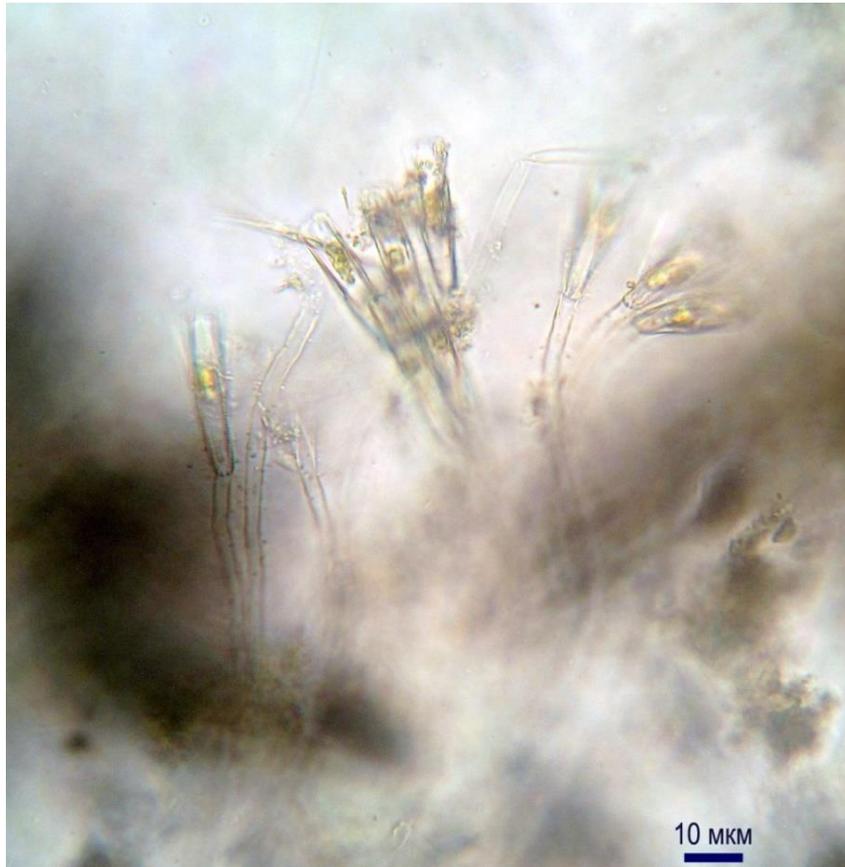


Рис. 9.24. Древоподобная колония *Gomphonema* cf. *supersedens*. Видно, что каждая клетка сидит на собственном стебельке.

В силу этих причин колонии гомфосфений можно считать скрытнодревовидными, а колонии гомфонем – явнодревовидными. Тем не менее, длина стебельков у гомфосфений может быть во много раз больше, чем у гомфонем, поскольку они подрастают вместе со всей биоплёнкой.

Ещё одной интересной чертой биоплёнок, образующихся на побегах *Chara intermedia*, является образование кристаллических панцирей. Как правило, эти кристаллические структуры – плоские, тоже плёнчатые, прозрачные – начинают строиться на поверхности коровых клеток в старых частях таллома.

Например, в нижних частях стеблей. Биоплёнка при этом отваливается почти вся, уносимая отслаивающимися слоями кристаллической корки – за исключением кокконейсов, очень крепко присасывающихся к целлюлозе клеточных стенок хары, и стебельков гомфонем. По мере утолщения минеральной плёнки, она начинает растрескиваться на небольшие чешуйки (рис. 9.25, 9.26). Они тоже начинают отлетать, и на их местах образуются новые.

Чешуйки кристаллической плёнки при этом опадают на дно, где, скапливаясь, образуют верхний рыхлый слой на песке – ту самую творожистость текстуры поверхности осадка, о которой было сказано выше. Таким образом, хары, растущие на этом участке пологого склона дна, модифицируют его микроландшафт – в макромасштабах.

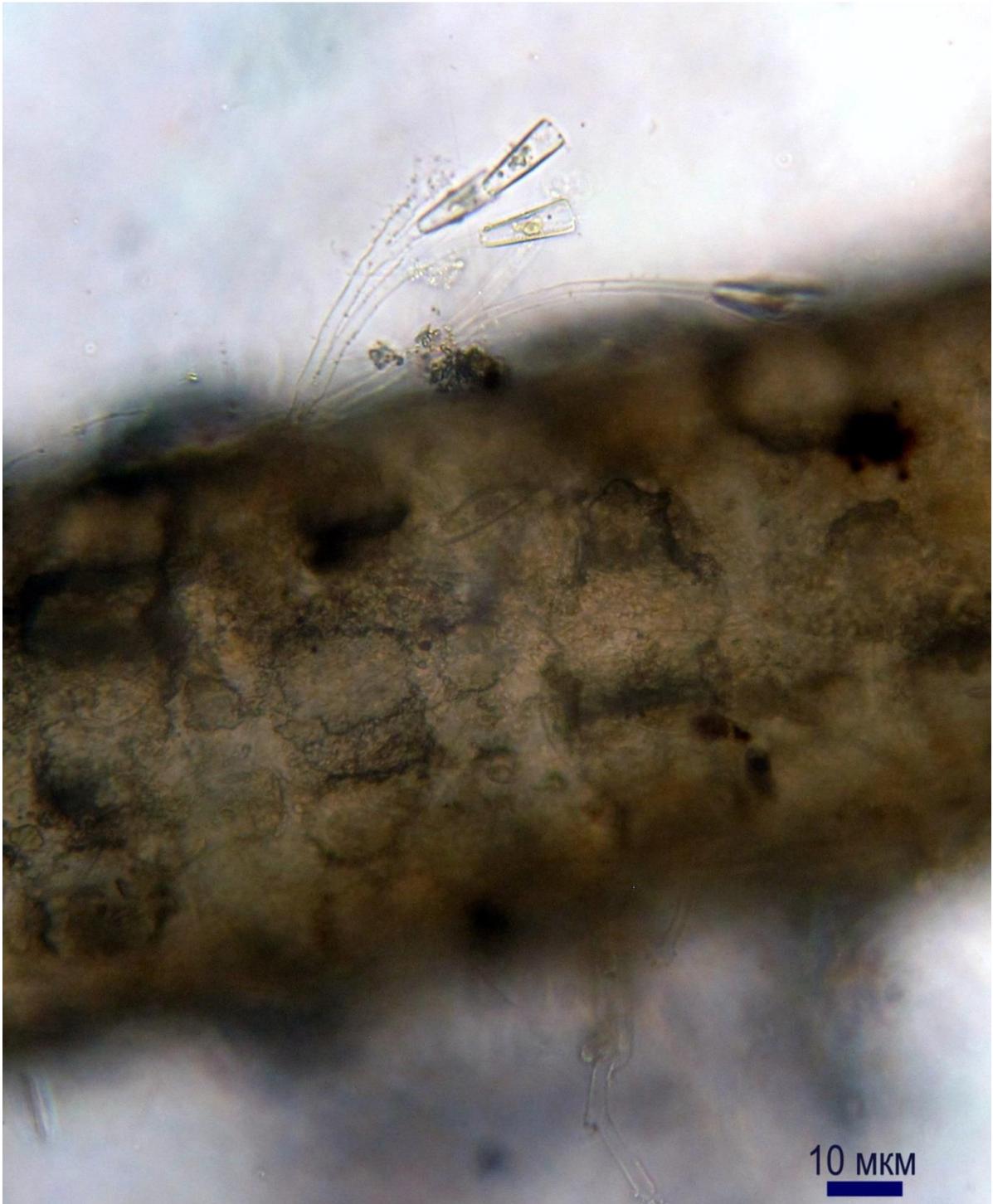


Рис. 9.25. Слоистая и относительно прозрачная минеральная плёнка, сформированная на поверхности клеток корового слоя стебля *Ch. intermedia*. По мере утолщения и уплотнения, эта минеральная плёнка растрескивается на сегменты и отслаивается небольшими чешуйками. Почти вся рыхлая биоплёнка отвалилась ещё на ранних стадиях образования этого минерального панциря, вместе с первыми группами отлетевших чешуек. Однако, древовидные колонии *Gomphonema* cf. *roehringeri* (сверху) и *Symbella parva* (снизу от стебля, остался только матрикс) продолжают плотно удерживаться на субстрате.



Рис. 9.26. Растрескавшаяся минеральная плёнка на поздних стадиях формирования в нижней части стебля *Ch. intermedia*.

Теперь обратимся к сообществу микроэпифитов, разрастающемуся на поверхности густо ветвящихся побегов второго вида хары - *Chara tomentosa*, основного ландшафтообразующего компонента на склоне первой береговой террасы.

На коровом слое стеблей и ветвей этого вида тоже образуется рыхлый слой, сформированный матриксами бактериальных колоний. Слой этот довольно тонок относительно толщины вегетативных органов хары (рис. 9.27 – 9.29), но примерно в 2-2,5 раза толще, нежели рыхлый слой на побегах *Chara intermedia*. Именно в этом слое обитает большинство микрофитов, живущих в составе биоплёнки (рис. 9.30 – 9.34). Верхний древовидных слой из ветвящихся колоний гомфонем здесь отсутствует.

На самой поверхности оболочек клеток *Ch. tomentosa* также образуется первый ярус из клеток кокконейсов, но это совсем другие виды, а именно крупные, до 30 мкм по наибольшей оси, эллиптические в проекции клетки *Cocconeis placentula*, немного уступающие им в размерах овальные клетки *Cocconeis lineata*, и узко-эллиптические *Cocconeis euglypta* (рис. 9.35). Разновидовые колониальные поселения трёх этих видов образуют довольно плотное панцирное покрытие в основании биоплёнки. Между ними на коротких стебельках сидят мелкие ланцетные клетки обоих видов *Encyonopsis* (рис. 9.35) – это доминанты второго яруса, ахнантидиумы здесь практически отсутствуют.

Третий слой – это рыхлые колонии гетеротрофных бактерий, пронизанный обильно ветвящимися стебельками *Gomphosphenia takey*, редко ветвящимися стебельками *Cymbella parva*, и россыпью округлых клеток эустигматофита *Vischeria* sp.

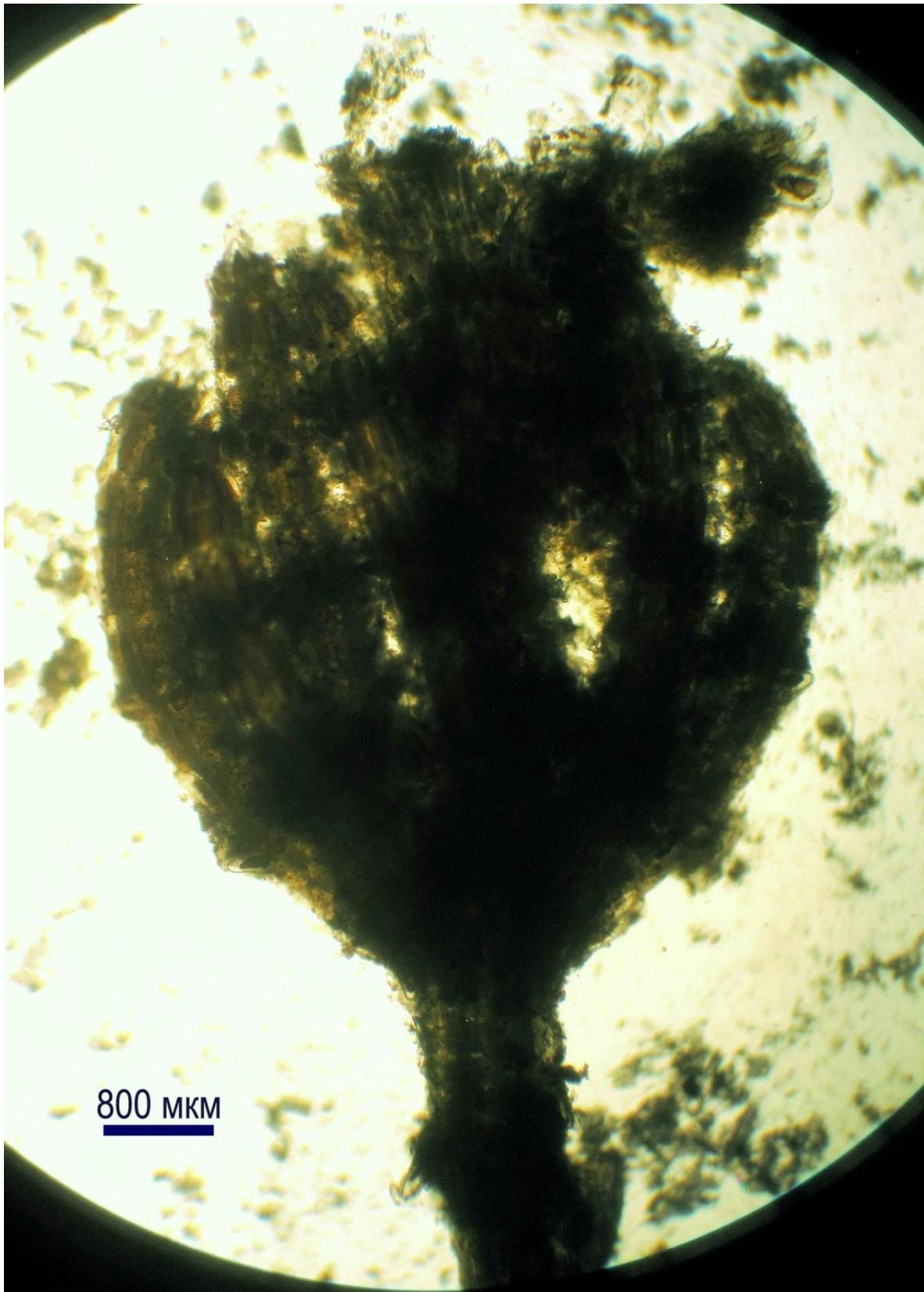


Рис. 9.27. Мутовка ветвей на стебле *Chara tomentosa*. Выше места ветвления стебель оборван. Видны короткие коровые сегменты коры, сплошь покрывающей стебель и ветви, и тонкий слой биоплёнок на их поверхности.

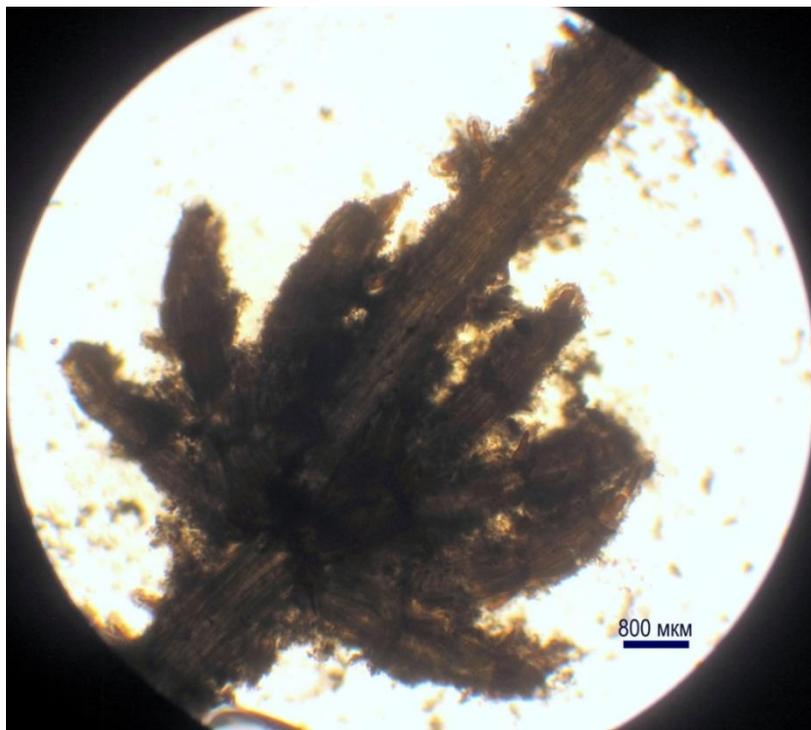


Рис. 9.28. Мутовка ветвей на стебле побега *Chara tomentosa*. Видна структура корового слоя, покрывающего стебель и ветви, и рыхлый слой биоплёнки на его поверхности.

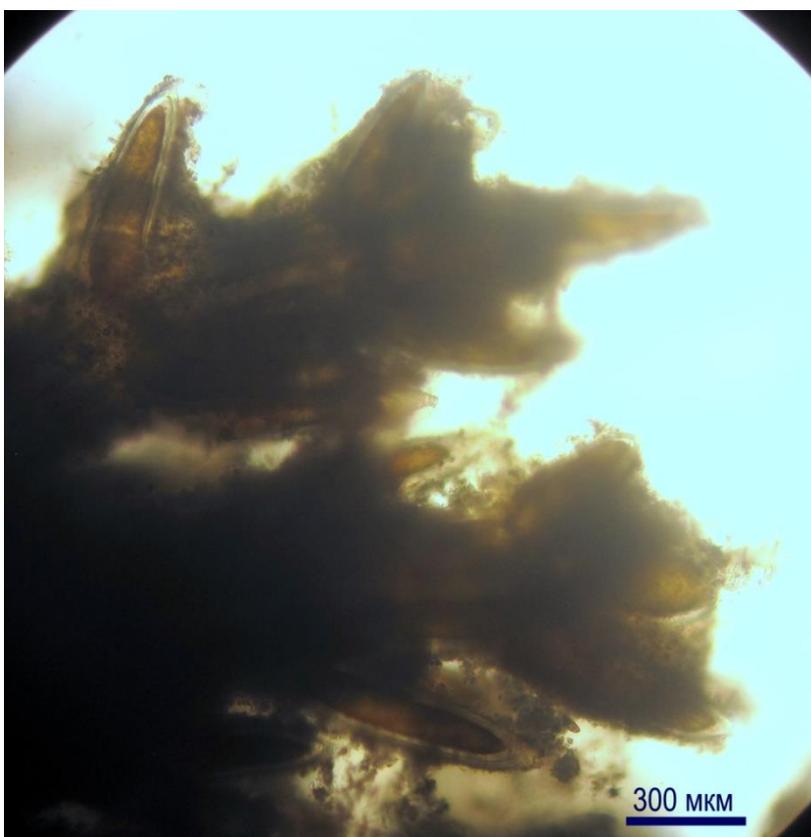


Рис. 9.29. Молодые ветви на верхушке побега *Ch. tomentosa*, окутанные биоплёнками.



Рис. 9.30. Фрагмент поверхности молодой ветви *Ch. tomentosa*. Видны столбчатые, плотно сомкнутые клетки корового слоя, короткие клетки-шипики, и рыхлая биоплёнка снаружи.

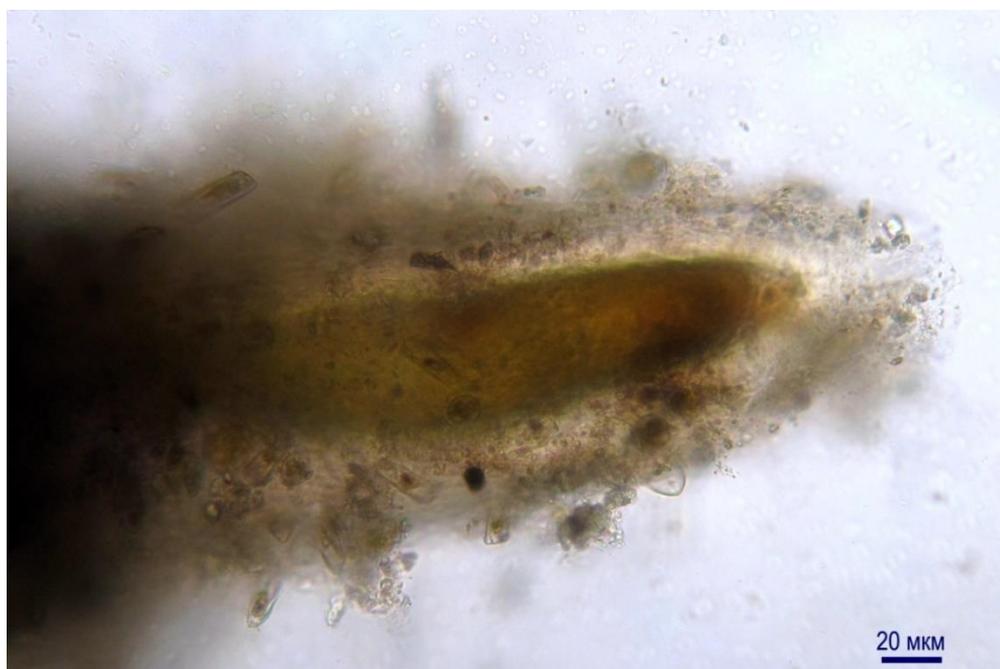


Рис. 9.31. Концевая клетка молодой ветви *Ch. tomentosa*, укутанная снаружи рыхлой биоплёнкой, в составе которой видны клетки небольших колоний *Gomphosphenia takey*.

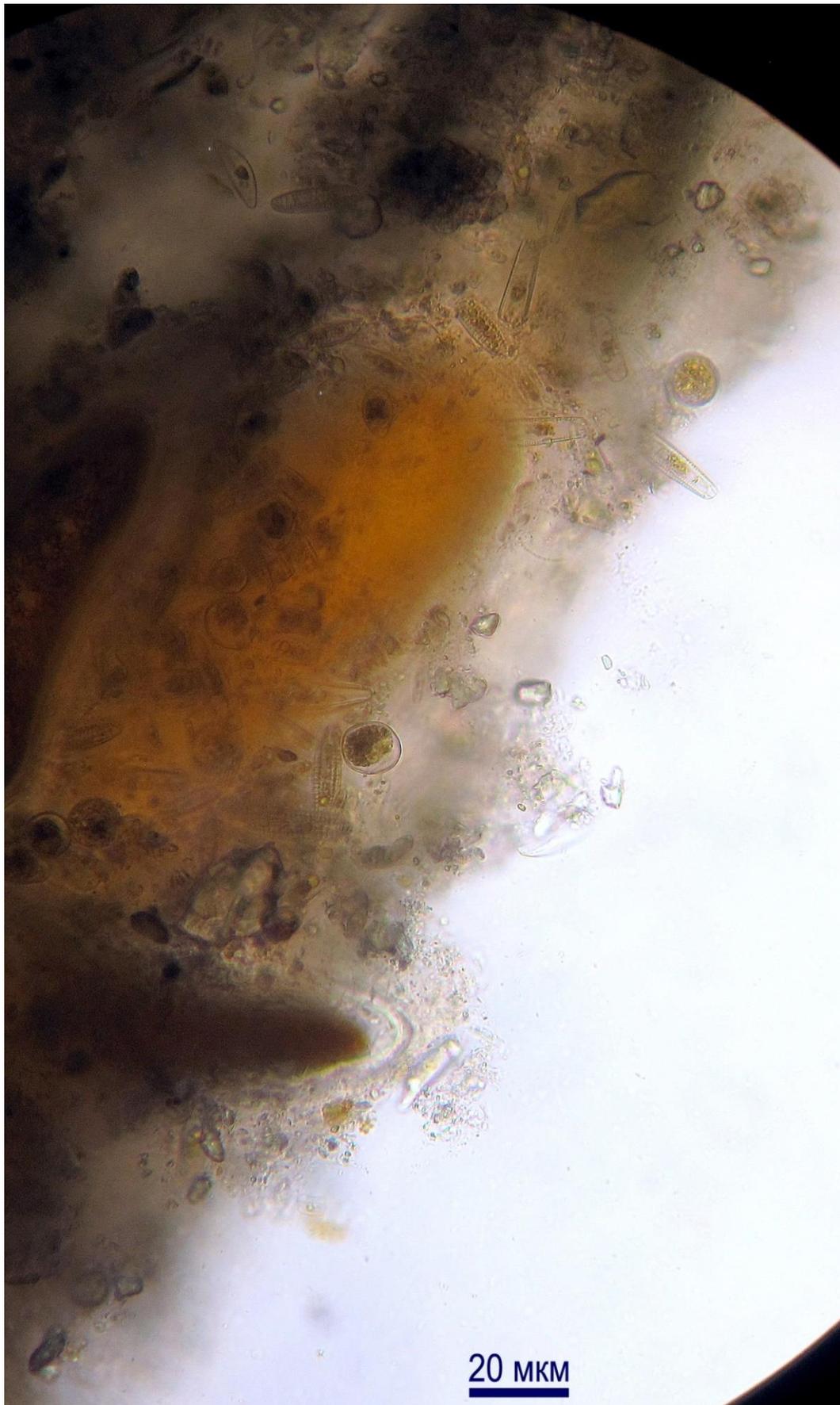


Рис. 9.32. Толстый слой рыхлой биоплёнки на молодой ветви *Ch. tomentosa*. Видны клетки гомфосфений, дентикул, вишерий и цимбелл.

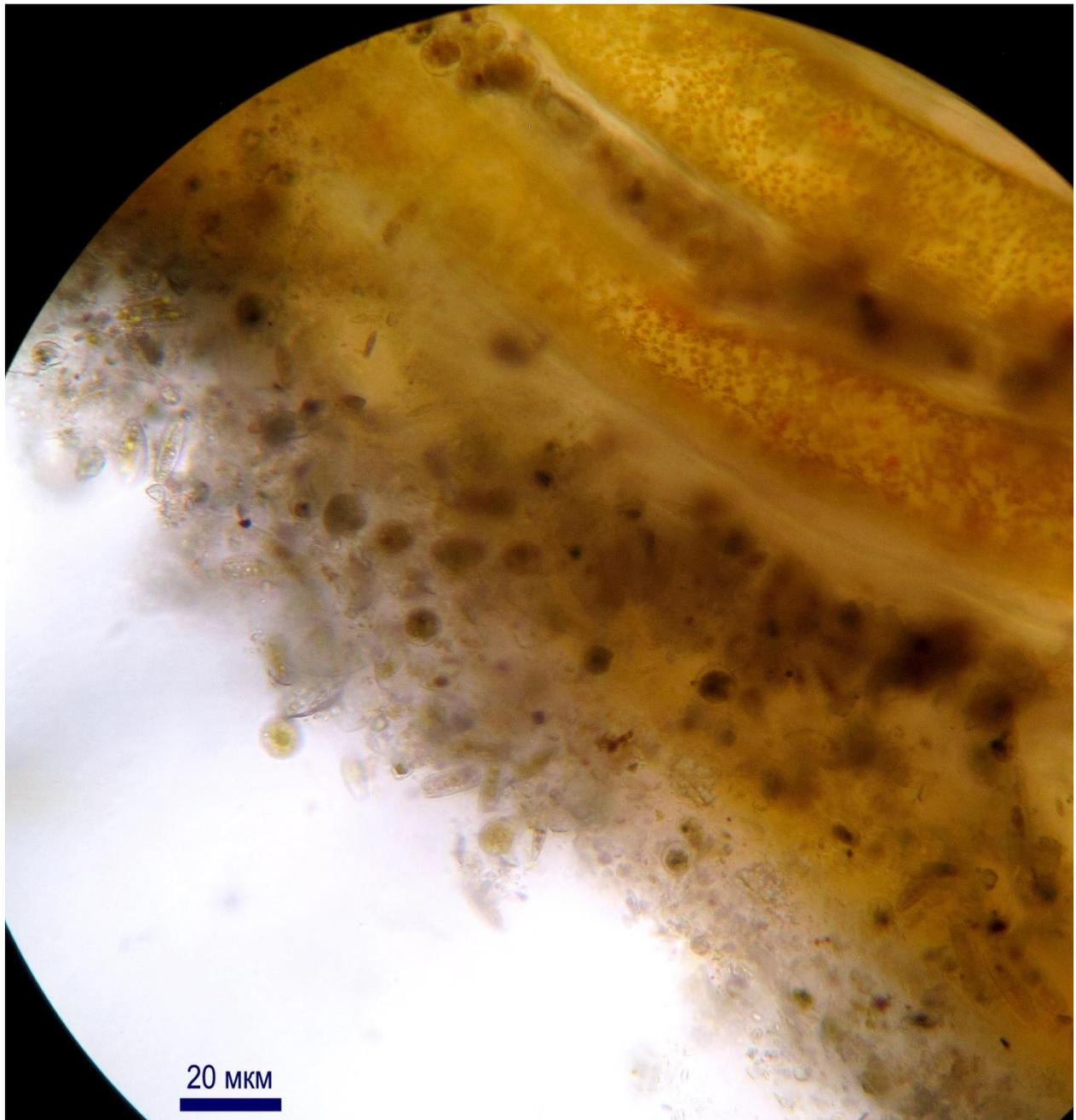


Рис. 9.33. Толстая рыхлая биоплёнка на коровом слое стебля *Ch. tomentosa*. Видны многочисленные клетки *Vischeria* sp. и *Denticula tenuis*, погружённые в слой матриц бактериальных колоний.

Среди рыхлых «облаков» бактериального матрикса во множестве видны цепочковидные и лентовидные колонии из мелких (9-13 мкм) клеток *Denticula tenuis*, среднеразмерных (20-25 мкм) *Denticula kuetzingii*, а также чётко различимые радиальные пучки длинных (35-40 мкм) клеток третьего вида – *Denticula* cf. *elegantula* (рис. 9.34). На старых участках талломов панцирное покрытие кокконейсов сменяется густыми колониальными поселениями малоподвижных, плотно прикрепляющихся клеток *Halamphora miroides* (рис. 9.36 – 9.38). Эти диатомеи способны покидать разросшееся поселение и мигрировать на

значительные расстояния, разрыхляя нижние слои биоплёнки и выискивая новое место для прикрепления, где снова выделяют под собой тонкие полисахаридные подушки, прирастают ими к субстрату и принимаются делиться.

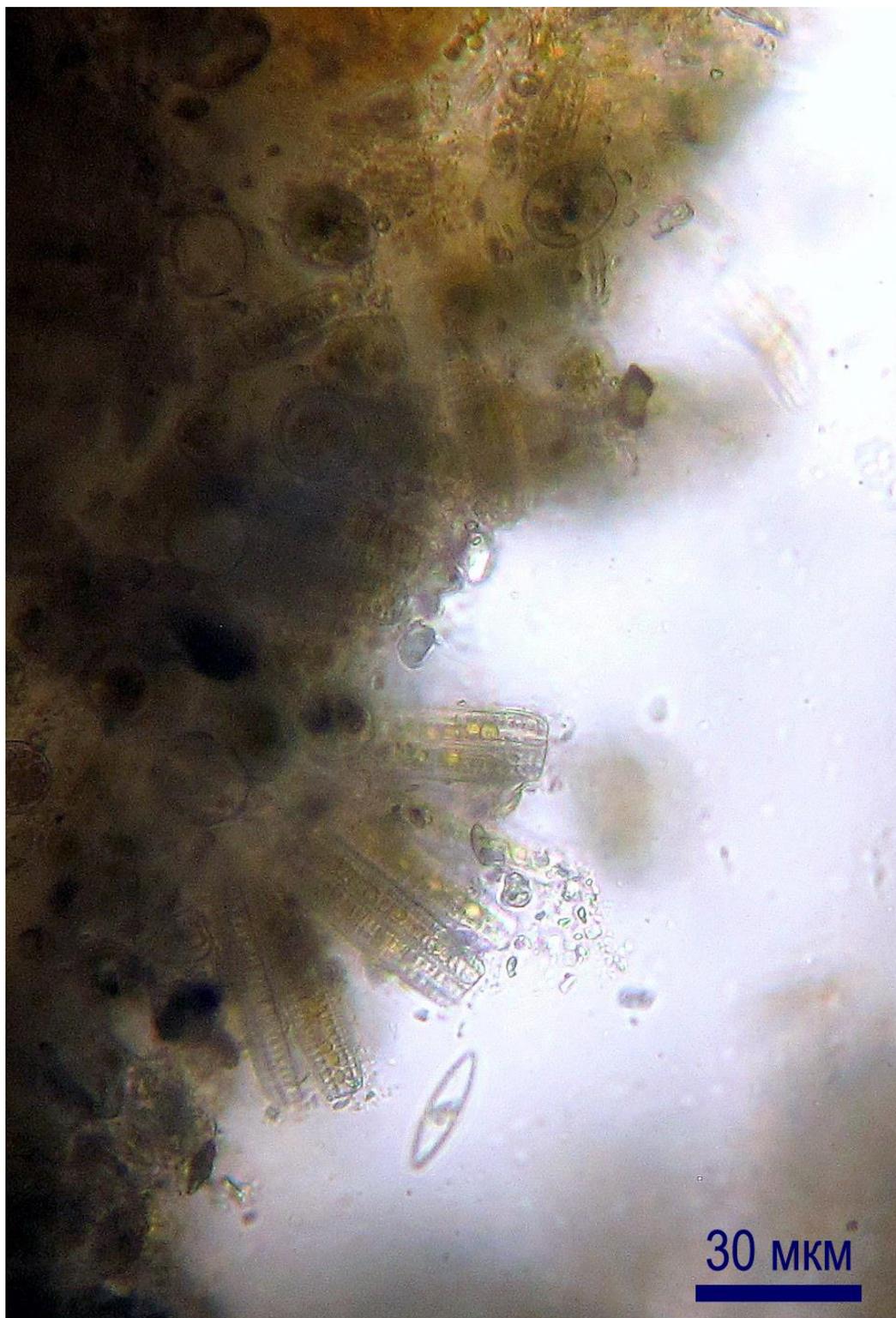


Рис. 9.34. Рыхлая биоплёнка на коре стебля *Ch. tomentosa*. В нижней части снимка виден расходящийся пучок клеток диатомей *Denticula* cf. *elegans* – колония этого вида.

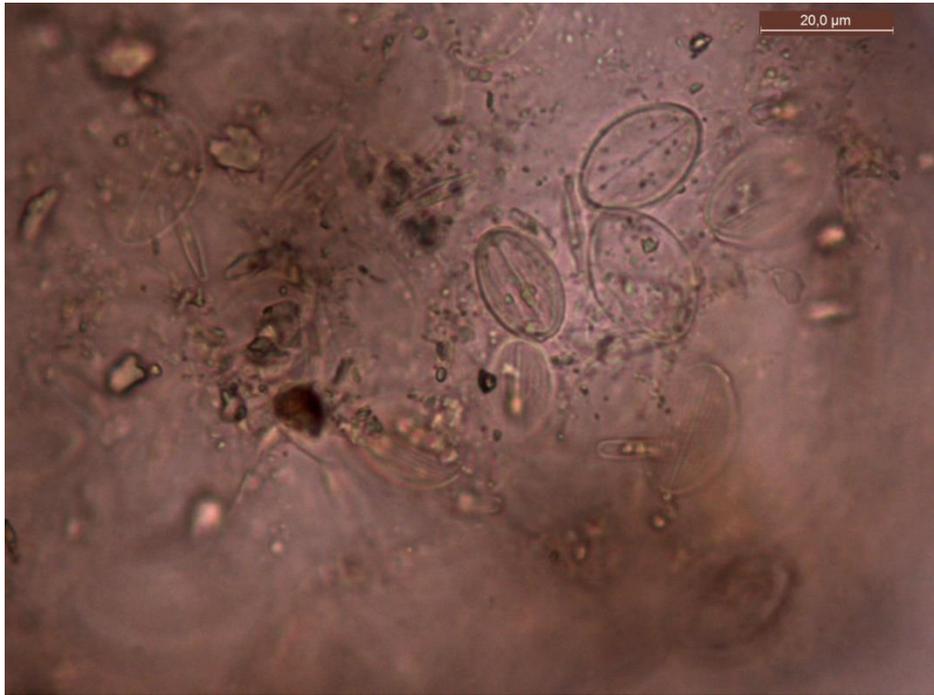


Рис. 9.35. Небольшое колониальное поселение из клеток двух видов кокконейсов в первом ярусе биоплёнки на *Ch. tomentosa*: эллиптические клетки *Cocconeis placentula* и овальные *Cocconeis lineata*. В левой части снимка видна россыпь узких ланцетных клеток *Encyonopsis krammeri*. Для контрастирования изображения применён сиреневый фильтр.

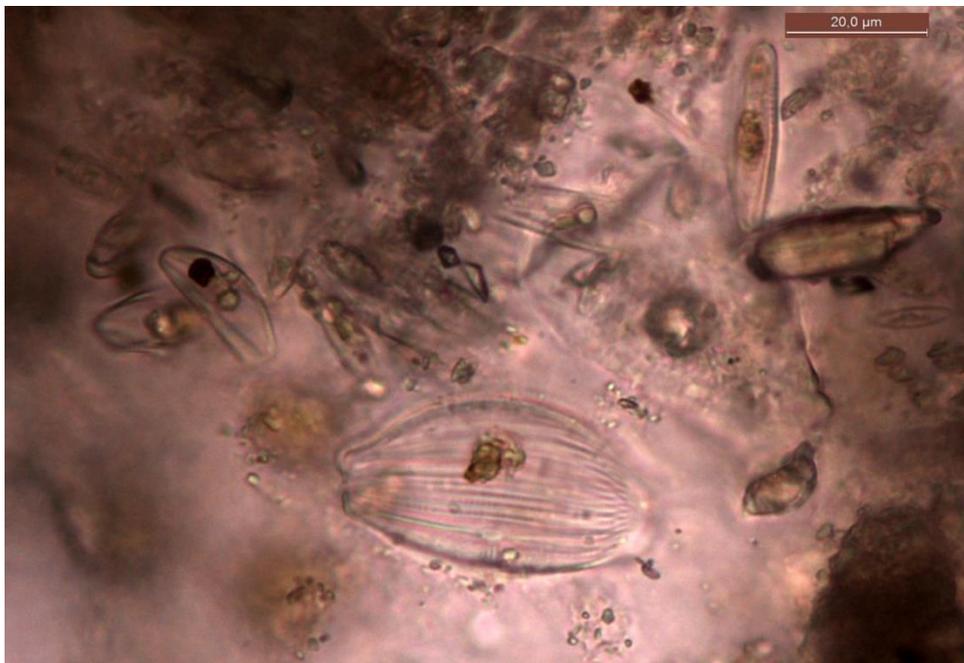


Рис. 9.36. Отдельная клетка *Halamphora miroides* движется в толще биоплёнки, среди гомфосфений и цимбелл, в поисках места для организации нового колониального поселения.

На тех старых участках плёнки, куда халямфоры по каким-то причинам не доползли, а кокконейсы уже деградировали, могут формироваться колониальные поселения из крупных (35-40 мкм) клеток *Mastogloia albertii*, одетых в прозрачные многослойные капсулы из биополимеров (рис. 9.39). При массовом развитии поселения мастоглой могут приобретать многослойный характер, а отдельные капсулы в них при этом образуют подобие рыхлых ветвей – согласно последовательности и направлению деления клеток.



Рис. 9.37. Колониальное поселение из крупных клеток малоподвижных диатомей *Halamphora miroides*. В верхней части снимка, между клетками халямфор видно густое колониальное поселение *Encyonopsis krammeri*.



Рис. 9.38. Панцири и живые клетки *Halamphora miroides*. Для контрастирования изображений применён сиреневый фильтр.

Цимбеллы особенно продуктивно осваивают участки на стыках сегментов коры хары (рис. 9.40), причём весьма часто они отрываются от стебельков и переходят к свободному движению среди «облаков» матрикса, а колонии гомфосфений пронизывают рыхлый слой повсюду. *Symbella parva* по массовости является субдоминантом среди микрофитов рыхлого слоя (рис. 9.41). Здесь же в совсем небольшом количестве встречается *Brachysira styriaca*. С поверхности этот слой во многих местах покрывают «циновки» (уплощённые пакетовидные колонии) двух видов мерисмопедий: *Merismopedia tenuissima* (рис. 9.42) и *Merismopedia glauca*. Что до пучков длинных клеток *Denticula* cf. *elegantula*, то они развиваются преимущественно ближе к поверхности рыхлого слоя, но могут брать начало и в нижнем ярусе (рис. 9.43, 9.44). В свою очередь, лентовидные колонии *Denticula tenuis* и *Denticula kuetzingii* – это обычная «начинка» рыхлого слоя плёнки (рис. 9.45). Здесь же часто встречаются крупные продолговатые диатомеи *Rhopalodia* cf. *parallela* – этот вид обычно ведёт малоподвижный образ жизни, прикрепляясь к поверхностям нитчаток или сосудистых макрофитов на дне солоноватых водоёмов. Однако, в составе рыхлой биоценозы на харе он часто активно движется, и зависает в рыхлом слое без привязки к определённому типу локаций (рис. 9.46), и способен выстраивать свои рыхлые колониальные поселения из разнонаправленных клеток просто среди «облаков» матрикса.

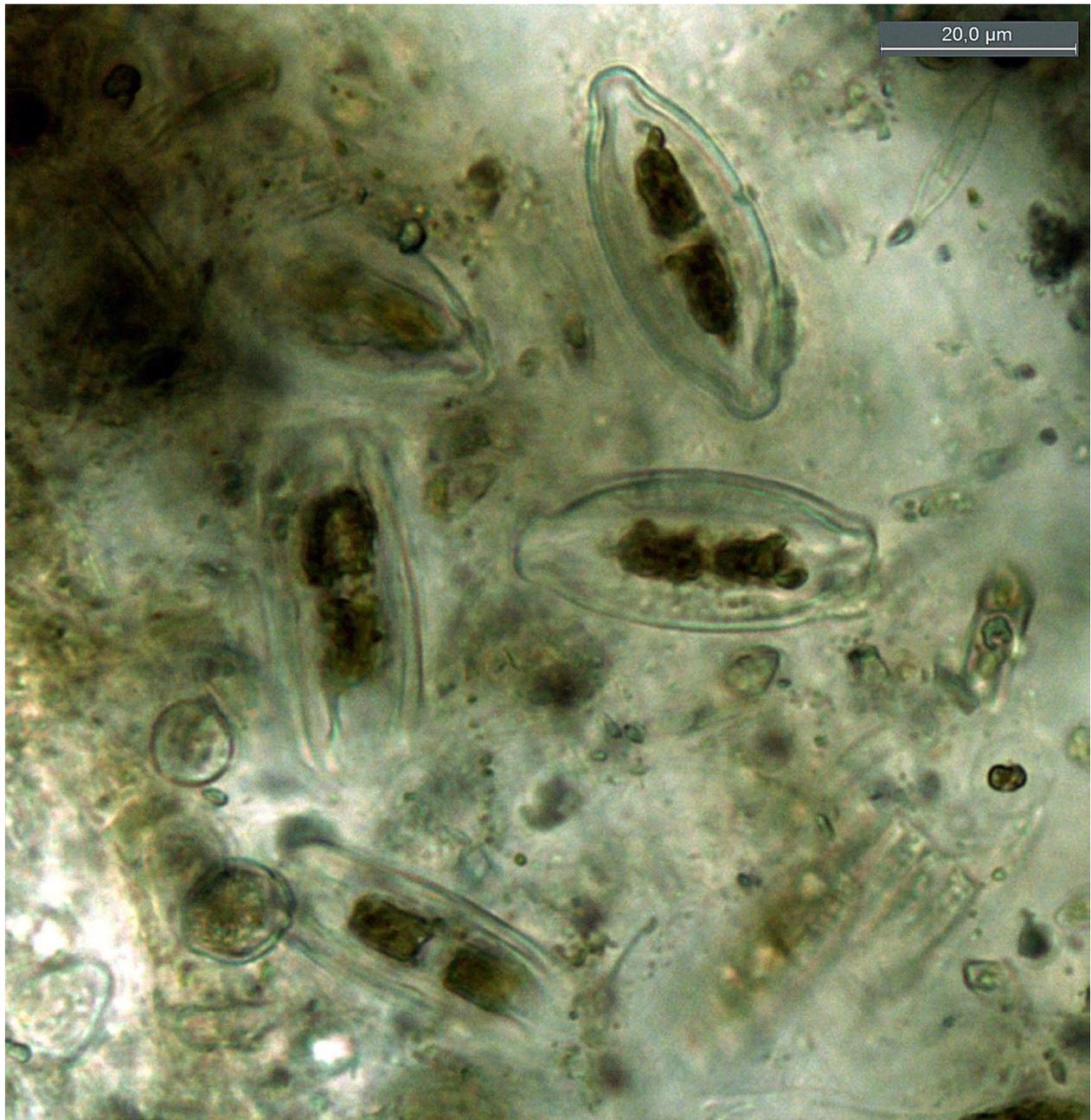


Рис. 9.39. Клетки диатомей *Mastogloia albertii*, одетые снаружи в прозрачные многослойные полимерные капсулы. Их колониальные поселения могут осваивать 1-3 ярусы биоплёнки.

В составе биоплёнки на *Ch. tomentosa* также образуются кристаллы. Однако, в данном случае речь идёт о кристаллических образованиях сложной формы: пальчатых, многослойно-угловатых и, наконец, друзообразных (рис. 9.47 – 9.51). При этом формируются они на поверхности рыхлого слоя, по складкам плёнки, в затенённых от движения воды зонах между густо сомкнутыми ветвями, а также на старых частях талломов, среди поселений мастоглой. Например, образование друзовидных сростков часто наблюдали в складках оогониев (спороносных органов хары), под самой коронкой из венчающих коротких клеток (рис. 9.47). Также крупные друзы (рис. 9.51) формировались среди ветвей нижних, наиболее старых

мутовок на стебле. В свою очередь, агрегаты пыльчатой формы образовывались на биоплёнке вдоль стебля (рис. 9.48, 9.49). Конечно же, в процессе жизнедеятельности хар и их микроэпифитного комплекса кристаллические структуры отваливаются и падают на дно.

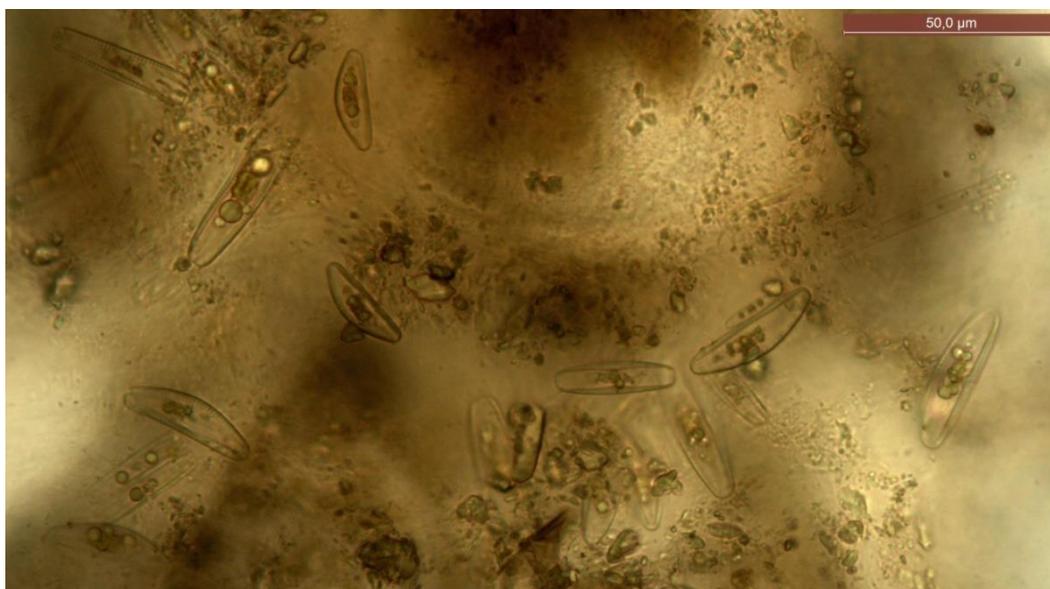


Рис. 9.40. Клетки *Cymbella parva*, заснятые в тех положениях, где их застала фиксация в движении среди «облаков» матрикса рыхлого слоя биоплёнки.



Рис. 9.41. Некоторые виды диатомей из 1-го, 2-го и 3-го ярусов: а – *Cymbella parva*, б – *Cocconeis euglypta*, в – *Cocconeis placentula*, г – *Brachysira styriaca*, д – *Encyonopsis krammeri*.

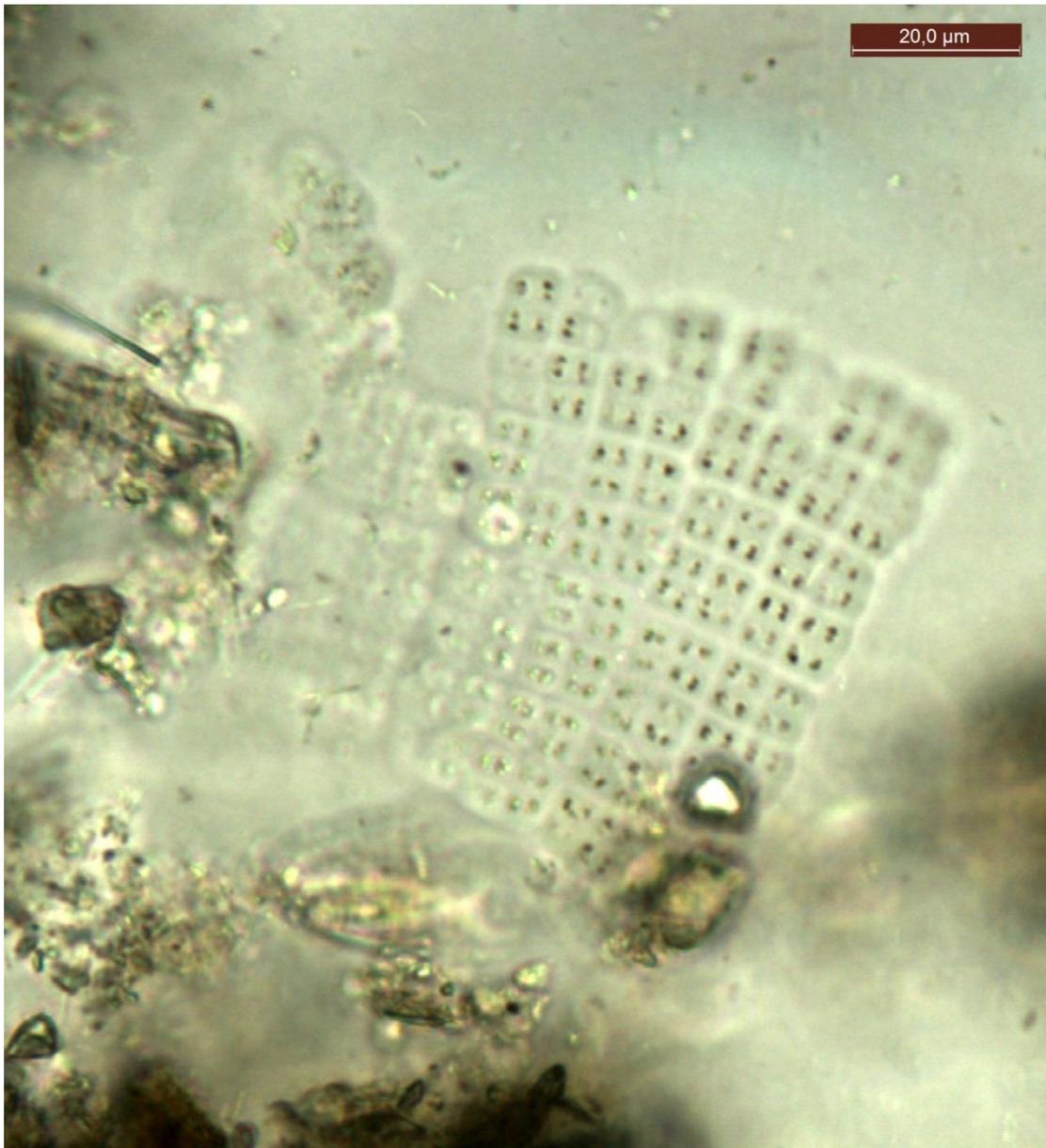


Рис. 9.42. Обширная плоская пакетовидная колония («циновка») цианобактерии *Merismopedia tenuissima*. Эти колонии местами густо покрывают рыхлый слой биоплёнки.

В результате под зарослями *Ch. tomentosa* - за много лет их роста на склоне террасы - образуется смесь кварцевого песка и этих микрокристаллических агрегатов. Такие кристаллические структуры, обладающие сложной формой, ложатся довольно плотно друг к другу, благодаря чему интерстициальные просветы (зазоры между частичками донного осадка) остаются очень узкими, а поверхность рыхлого дна здесь выглядит довольно ровной.

Ещё одной интересной чертой биоплёнок, развивающихся на обоих видах хар, является полное отсутствие нитчатых (трихомных) видов цианобактерий. В биоплёнках всех описанных ранее типов они были и играли далеко не последние роли в их структурировании.



Рис. 9.43. Клетки колонии *Denticula cf. elegantula*, прикреплённые непосредственно к стенкам коровых клеток хары.

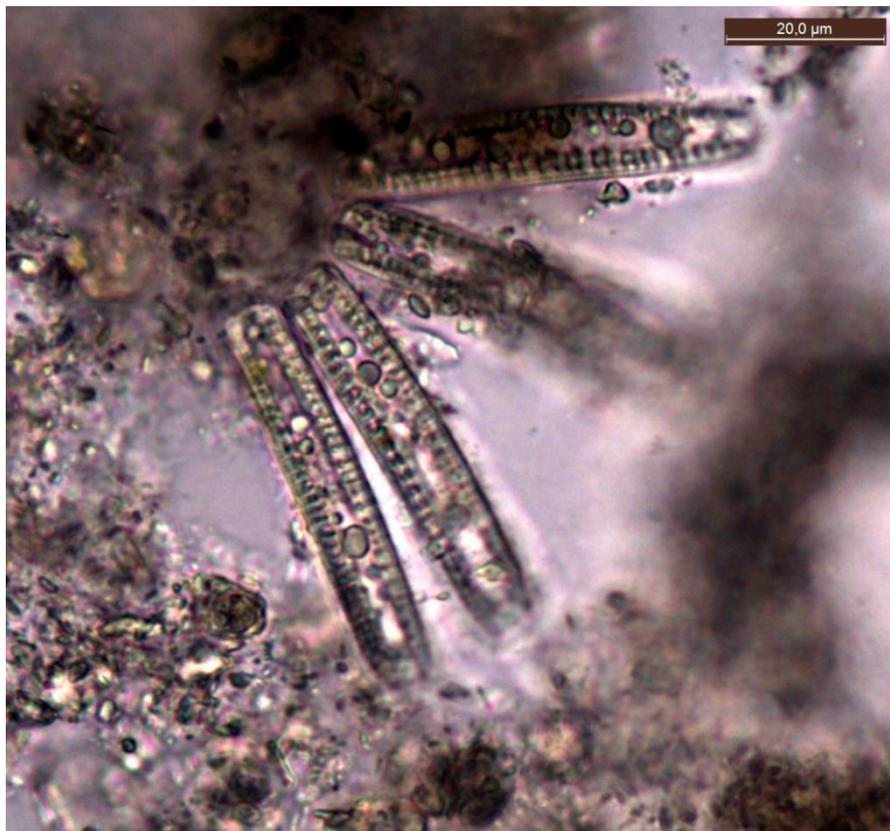


Рис. 9.44. Радиальная (пучковидная) колония *Denticula cf. elegantula* вблизи поверхности рыхлого слоя биоплёнки.

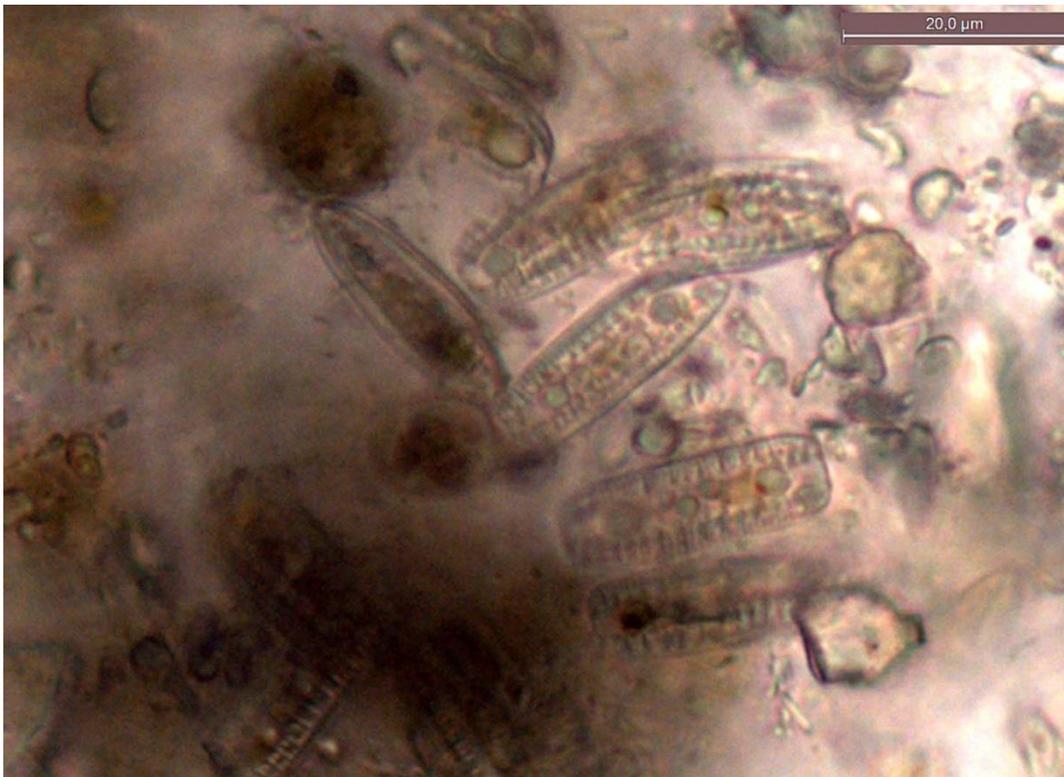


Рис. 9.45. Небольшая лентовидная колония *Denticula kuetzingii* в толще рыхлого слоя.



Рис. 9.46. Клетка малоподвижной диатомеи *Rhopalodia cf. parallela*.

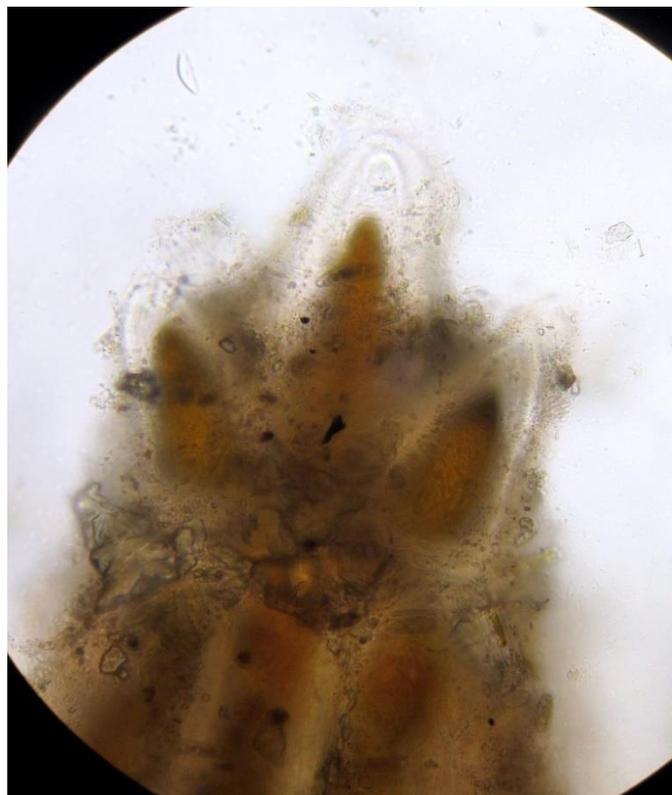


Рис. 9.47. Образование кристаллических агрегатов на поверхности биоплёнки в складке у коронки оогония хары.

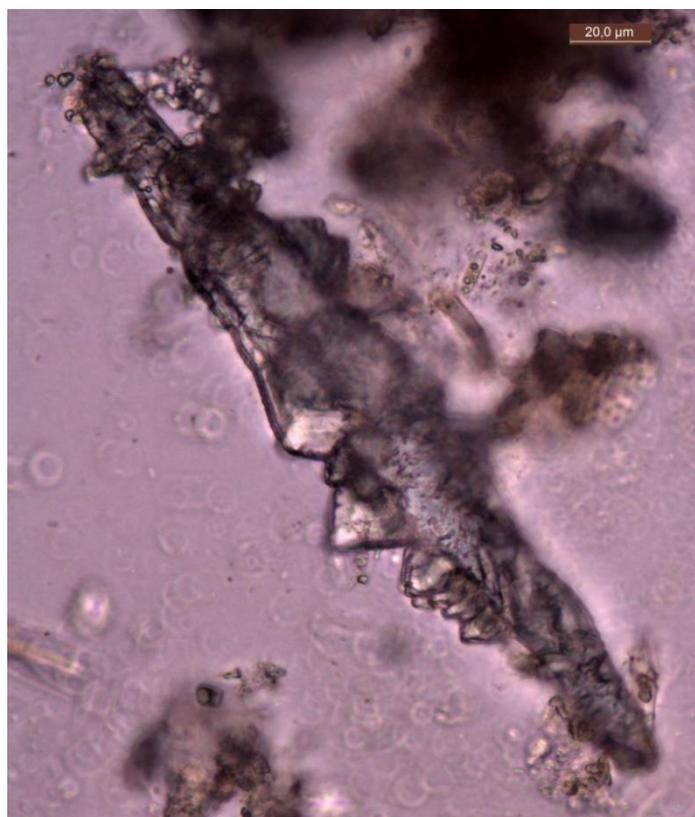


Рис. 9.48. Кристаллический агрегат пыльчатой формы, образовавшийся в складке биоплёнки, одевавшей стебель *Ch. tomentosa*.



Рис. 9.49. Более крупный кристаллический агрегат пильчатой формы, отвалившийся от стебля *Ch. tomentosa* в нижней его части.

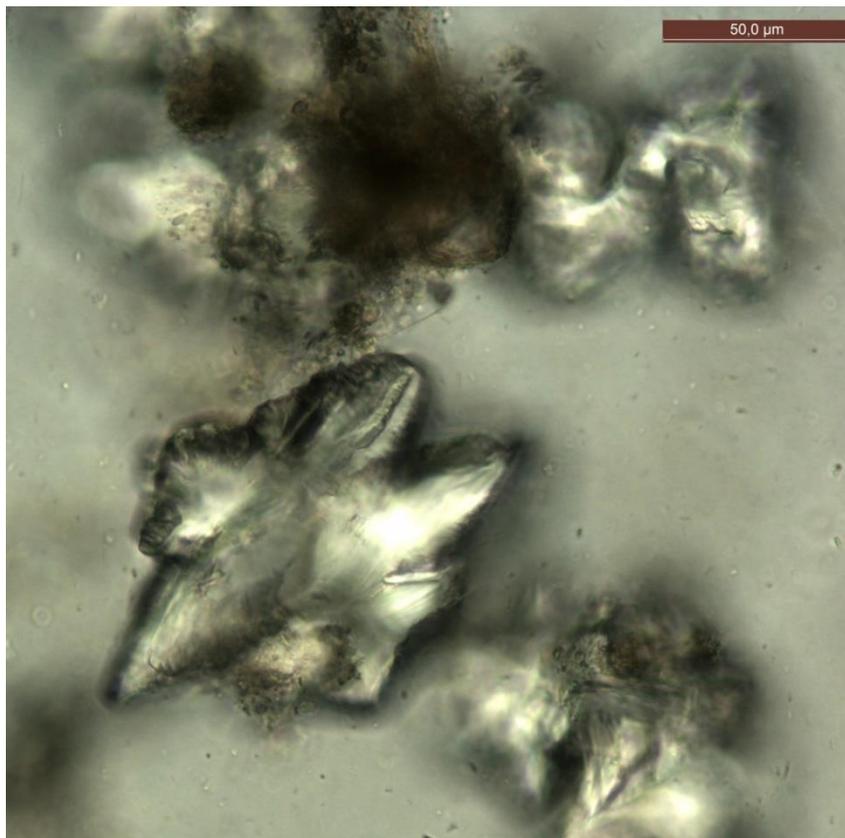


Рис. 9.50. Кристаллические друзы, образовавшиеся в складке в верхней части агония *Ch. tomentosa*, под коронкой из коротких клеток-зубчиков.

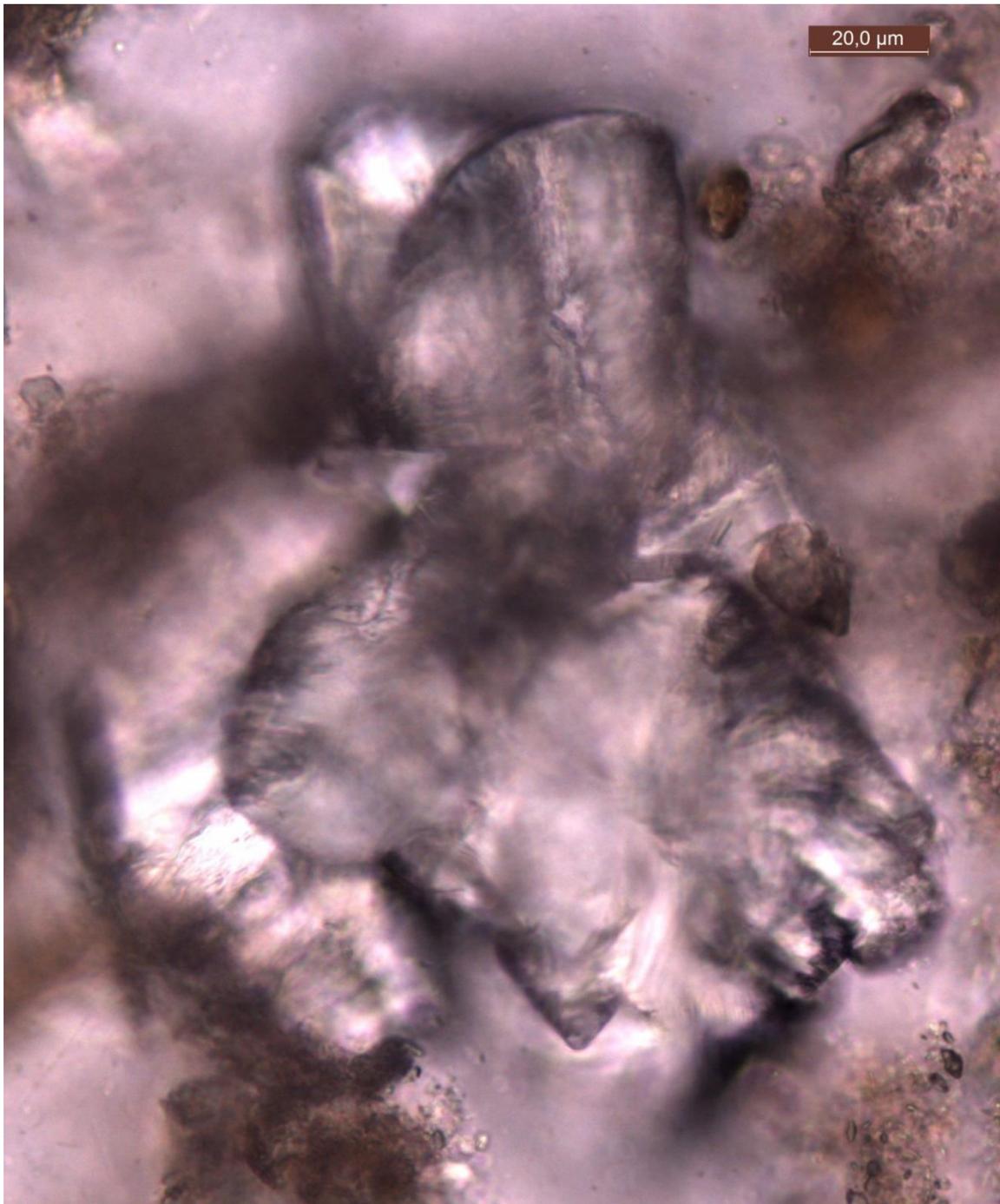


Рис. 9.51. Кристаллическая друза, сформировавшаяся между ветвями в нижней части побега *Ch. tomentosa*.

Заключение

Хары на дне озера Иссык-Куль – явление масштабное. Где пологое песчаное дно на мелководьях – там и хары. А песка на прибрежных мелководьях озера очень много.

Их сообщества формируют облик донного ландшафта, образуя на песчаных грунтах мощный, хорошо структурированный слой жизни. Как обильно разрастающиеся фотосинтезирующие организмы, они утилизируют атмосферный

CO₂ и производят кислород, необходимый для дыхания множества других организмов, населяющих озеро. Уже с этой позиции их роль в экосистеме озера трудно переоценить.

Как сложно разветвлённые макрофитные водоросли, они служат субстратом для развития мощных эпибионтных (живущих на поверхности живого) биоплёнок. В предыдущих главах были рассмотрены сообщества биоплёнок, образующиеся на не живых субстратах: камнях и скалах. Здесь мы видим примеры формирования полностью живых комплексов, сложенных базифитами – харами, и микроскопическими обитателями их поверхностей.

По сути, харовые заросли на дне – это такой тропический лес в миниатюре, покрывающий песчаное дно Иссык-Куля. При этом, если в настоящем тропическом лесу на землю опадают листья и куски коры, то здесь, в масштабах песчаного дна солоноватого озера, на него опадают фрагменты биоплёнок, компоненты которых продолжают жить на грунте, а также, что особенно важно, минеральные чешуйки и микрокристаллические агрегаты, что образуются на побегах тех же хар. Эти минеральные частички отлагаются среди песчинок кварца и слюды, заполняя пространства между ними, и делают поверхность песка более плотной - и при этом мягкой. Хары живут на дне и формируют структуру поверхности этого дна. А опавшими фрагментами биоплёнок активно питаются улитки, которых можно часто встретить пасущимися среди харовых зарослей.

Биоплёнки на их стеблях и ветвях организованы из множества компонентов, у каждого из которых своё место в их общей архитектурной композиции. Конечно же, для разных видов хар, отличающихся как по структуре тела (талломов), так и по зонам обитания, и состав, и пространственная организация этих биоплёнок будут разными. И здесь мы видим яркий пример отсутствия переходных форм: разные хары в разных зонах берегового склона – и разная организация биоплёнок. Хотя расстояние между полями (обширными одновидовыми поселениями) этих видов хар на дне – всего полтора-два метра. Просто сами эти виды относительно крупных водорослей приспособлены к разным условиям обитания и успешно их колонизируют, в том числе, и благодаря организации талломов – это наглядное отображение реализации возможностей, даруемых теми экологическими нишами, что эти виды занимают. Как следствие, на этих разных по структуре талломах, живущих в разных экологических условиях, и развитие биоплёнок идёт разными путями. На примерах этих плёнок жизни, сотканных микроорганизмами, и здесь хорошо заметна ярусность и общая упорядоченность их систем – при сравнительно большом разнообразии самих микробов. В том числе видно, как меняются роли разных макрофитов в этих сообществах при смене условий среды.

Сами хары безвредны, не ядовиты и механически не опасны, и производят массу внешних компонентов, полезных для ландшафта и населяющей его фауны. Их заросли – ценный элемент донной биоты Иссык-Куля, покрывающий огромные пространства мелководий.

Общее заключение

В книге рассмотрены и детально описаны сообщества микроорганизмов, населяющие самые разные биотопы озёр и скал на обширной и разнородной по ландшафтам территории Кыргызской Республики. Все эти совершенно разные сообщества определяются одним понятием – биоплёнки.

В экспедициях разных лет были выполнены наблюдения, фото- и видеосъёмки в природных условиях, сборы материалов. Результаты последующего кропотливого анализа полученных материалов, фотоснимков, сделанных с помощью световых и сканирующих электронных микроскопов, и подробный анализ данных позволили получить целый ряд научных результатов из разряда «это описано впервые». Каждый из разделов книги написан фактически по эксклюзивным материалам. Конечно, рассмотренные биоплёнки скал Кыргызстана подобны тем, что уже описаны для других районов мира. Но для Кыргызстана эти сообщества описаны здесь впервые. Это относится не только к их видовому составу, но и к особенностям архитектуры этих структур, позволяющим им жить и развиваться в условиях именно горных ландшафтов, занимая весьма значительные площади и участвуя в масштабных процессах выделения кислорода и усвоения атмосферного CO_2 . Скалы – дышат.

В холодном озере Чатыр-Куль с его обширными мелководьями, промерзающими до дна каждую зиму, подводные исследования ранее не проводились. Оставались неизученными механизмы, позволяющие поддерживать донные сообщества озера, каждой весной возвращая их к жизни. Экосистема этого озера оказалась довольно простой по своей организации, но гармонично устроенной и необычайно живучей.

В горном озере Сон-Куль, окружённом альпийскими лугами, в последние годы проводили дайверские работы по очистке дна озера от браконьерских сетей. Те люди, которые выполнили эту задачу, спасая экосистему Сон-Куля от так называемого теневого, или призрачного фишинга, заслуживают самой глубокой благодарности. Однако «мозговидные» структуры, описанные в этой книге и массово встречающиеся на дне этого водоёма, были открыты только в одной из научных экспедиций под руководством профессора С.А. Алымкулова. Роль этих «донных мозгов» многогранна: это и многоярусные биоплёнки из множества гармонично соседствующих видов микробов, и ассимиляция CO_2 с отложением кальцитов при формировании хрящевой консистенции складчатых корок, а ещё они служат домом для мелких рачков, очищающих дно.

Также впервые описаны кораллоподобные структуры в южном и, частично, северном побережье озера Иссык-Куль. Это хорошо организованные, обладающие выраженными архитектурными особенностями, и при том весьма разнообразные по видам сообщества, активно и обильно отлагающие в своей структуре кальциты в форме регулярной и прочной сети. Они занимают значительные площади в достаточно широком интервале глубин.

Прибрежные биоплёнки на песчаниковых скалах под поверхностью воды у северных берегов Иссык-Куля, ранее не привлекали к себе внимания ученых. Тем не менее, как оказалось, они представляют собой весьма своеобразные сообщества микроорганизмов, также обладающие слоистостью, архитектурной мозаичностью, а главное – устойчивостью, позволяющей им не только развиваться в этой зоне обитания, но и сохранять ландшафт от разрушения.

Мягкие сероватые биоплёнки на камнях в зоне прибойя являются крайне разнообразными по составу, очень хорошо организованными микробными сообществами. Эти ансамбли из очень маленьких существ, большинство из которых одеты в чехлы и капсулы, открыто демонстрируют комплексные приспособления к жизни при высокой инсоляции, активной гидродинамике и многим другим агрессивным факторам, оказывающим на них влияние на глубинах до 30 см – там, где особенно ощутимо действие прибойной волны.

А «золотистый мех», сотканный тонкими волокнами с уникальной архитектурой и составом, перемываемый волнами по верхушкам камней, торчащим из воды – как летом, в жару, так и поздней осенью, в сильные холода... Не демонстрация ли это тех возможностей мощнейшей адаптации к экстремальным условиям, что совместно выработали несколько видов микробов, организующих эти волокна? Такие структуры на сегодняшний день подробно описаны только для Иссык-Куля.

Наконец, харовые заросли, обильно покрывающие песчаное дно по мелководьям этого озера, были известны давно. Но то, какими видами составлены и как организованы биоплёнки, обильно покрывающие поверхности крупных водорослей, а также способствующие формированию микрокристаллов, которые затем опадают на дно и строят его поверхность, в деталях описано впервые. Эти сообщества уже нельзя назвать экстремальными, однако у них есть ряд своих уникальных особенностей, включая и то, что живут они на харах – там, где удается жить далеко не всем микробам.

Что общего у всех описанных биоплёнок? Пожалуй, это их чёткая организованность, хорошо развитая архитектура и наличие приспособлений, позволяющих им не просто выживать, а полноценно жить там, где это, в принципе, сложно.

Настоящая монография выпущена в виде атласа, ибо содержит огромное количество иллюстративного материала. В первую очередь, это снимки структур биоплёнок, сделанные при сильных увеличениях микроскопов - не отдельных клеток, а целых микробных ландшафтов. Каждая такая цифровая фотография - отпечаток реальности микромира, часто со множеством изображений самых разных видов живых существ. В перспективе, подробное фотодокументирование элементов микробных сообществ, образующих крупные по масштабам структуры, в сочетании с методами цифровой обработки изображений на основе возможностей искусственного интеллекта, открывает возможности каталогизации изображений и создания баз данных визуальных признаков для многих видов микроорганизмов. На основе таких материалов будет возможна автоматическая идентификация как отдельных видов в образцах из природной среды, так и расшифровка состояний целых сообществ.

Коллектив авторов этой книги выражает надежду на продолжение исследований на разнотипных ландшафтах Кыргызстана. Речь должна идти о комплексных, масштабных научных работах, сочетающих биологические, физические, оптические, информационные, гидрологические методы и подходы, натурные экспедиционные и дистанционные наблюдения, гидродинамическое и экосистемное моделирование. Нет никаких сомнений в том, что природа этой красивой горной страны хранит ещё много нераскрытых тайн, проливающих свет на принципы организации устойчивых биологических структур.

Литература

1. Hauer, T., Mühlsteinová, R., Bohunická, M. Et al. Diversity of cyanobacteria on rock surfaces. *Biodivers Conserv.* 2015. - 24. - pp. 759–779. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0890-z>
2. Барина С.С. Простой метод подготовки постоянных препаратов диатомовых и оценка обилия микроводорослей в целях биоиндикации // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. - Т.1. № 3–4. - С. 56-62.
3. Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of the cyanophytes 4: Nostocales. *Algol. Stud.*, 1989. – 56. – pp. 247-345.
4. Komárek, J. & Anagnostidis, K. Cyanoprokaryota. 1. Chroococcales. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa. Begründet von A. Pascher. Band 19/1. (Ettl, H., Gärtner, G., Heynig, H. & Mollenhauer, D. Eds), Heidelberg & Berlin: Spektrum, Akademischer Verlag. 1999. - 548 p.
5. Komárek J., Anagnostidis K., Büdel B., Krienitz L., Gärtner G., Schagerl M. Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales. – Süßwasserflora von Mitteleuropa, 2005. – 19/2. – 759 p.
6. Komárek J., Büdel, B., Gärtner, G., Krienitz L., Schagerl M. Cyanoprokaryota: 3rd Part: Heterocystous Genera. – Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19 (3), Springer Spektrum, Berlin, Heidelberg, 2013. - 1130 p.
7. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom Flora of Marine Coasts I *Iconographia Diatomologica*, 2000. – 7. – 925 p.
8. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae), *Gomphonema* Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4 [second revised edition]. – Süßwasserflora von Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, 2004. - 468 p.
9. Spaulding S., Edlund M. *Navicula*. In: *Diatoms of North America* [Electron. resource]. – 2008a. – URL: <https://diatoms.org/genera/navicula> (date of circulation: 05.06.2023).
10. Spaulding S., Edlund M. *Mastogloia*. In: *Diatoms of North America* [Electron. resource]. – 2008b. – URL: <https://diatoms.org/genera/mastogloia> (date of circulation: 05.06.2023).
11. Spaulding S., Edlund M. *Navicymbula*. In: *Diatoms of North America* [Electron. resource]. – 2008c. – URL: <https://diatoms.org/genera/navicymbula> (date of circulation: 05.06.2023).
12. Spaulding S., Edlund M. *Nitzschia*. In: *Diatoms of North America* [Electron. resource]. – 2008d. – URL: <https://diatoms.org/genera/nitzschia> (date of circulation: 05.06.2023).
13. Spaulding S. *Halamphora*. In: *Diatoms of North America*. America [Electron. resource]. – 2011a. – URL: <https://diatoms.org/genera/halamphora> (date of circulation: 05.06.2023).
14. Spaulding S. *Amphora*. In: *Diatoms of North America* [Electron. resource]. – 2011b. – URL: <https://diatoms.org/genera/amphora> (date of circulation: 05.06.2023).

15. Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsov I.V., Dorofeyuk N.I., Papanin I.D. Identification book of diatoms from Russia. – Institute of Biology of Inland Waters. Russian Academy of Sciences, Yaroslavl: Filigran, 2016. - 803 p. (in Russ.)
16. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway [Electron. resource]. – 2022. – [URL: https://www.algaebase.org](https://www.algaebase.org) (date of circulation: 13.08.2024).
17. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species. [Electron. resource]. - 2024. - URL: <https://www.marinespecies.org> doi:10.14284/170 (date of circulation: 13.08.2024).
18. Shestakov, S.V., Karbysheva, E.A. The origin and evolution of cyanobacteria. *Biol Bull Rev* 7, 259–272 (2017). <https://doi.org/10.1134/S2079086417040090>
19. Beraldi-Campesi, H. Early life on land and the first terrestrial ecosystems. *Ecol Process* 2, 1 (2013). <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-1>
20. Pocs, T. Cyanobacterial crust types, as strategies for survival in extreme habitats. *Acta Botanica Hungarica* 51(1-2) 147-178 (2009). <https://doi.org/10.1556/ABot.51.2009.1-2.16>
21. Albertano, P. (2012). Cyanobacterial Biofilms in Monuments and Caves. In: Whitton, B. (eds) *Ecology of Cyanobacteria II*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_11
22. Donlan RM. Biofilms: microbial life on surfaces. *Emerg Infect Dis*. 2002 Sep; 8(9):881-90. <https://doi.org/10.3201/eid0809.020063> PMID: 12194761; PMCID: PMC2732559.
23. Станюкович К.В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). - Душанбе: Дониш. 1973. 278 с.
24. Иманбердиева Н.А., Лебедева Л.П. Растительность котловины озера Чатыр-Куль. *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*. 2016. №4. С. 34-39.
25. Эдельштейн К.К. // Исландия — Канцеляризм. — М. : Большая российская энциклопедия, 2008. — С. 95. — (Большая российская энциклопедия : [в 35 т.] / гл. ред. Ю. С. Осипов ; 2004—2017, т. 12). — ISBN 978-5-85270-343-9.
26. Исык-Куль // Ива — Италики. — М. : Советская энциклопедия, 1972. — (Большая советская энциклопедия : [в 30 т.] / гл. ред. А. М. Прохоров ; 1969—1978, т. 10).
27. Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.:Наука.235с.
28. Асанкулов Т., Абудувайли Ц., Исанова Г., Лонг М., Дуулатов Э. Многолетняя динамика и сезонные изменения гидрохимии бассейна оз. Исык-Куль (Кыргызстан) // *Аридные экосистемы*, Т. 25, №. 1 (78) , 2019, с. 79-87. <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2019-10047>
29. Завьялов П.О., Жумалиев К.М., Алымкулов С.А., Коновалов Б.В., Маккавеев П.Н., Пелевин В.В., Римский-Корсаков Н.А., Ижицкий А.С., Ижицкая Е.С. *Комплексные исследования озера Исык-Куль: Ч.1*. Б.: 2018. 183 с.
30. Завьялов П.О., Алымкулов С.А., Жумалиев К.М., Исраилова Н.А., Коновалов

- Б.В., Сапожников Ф.В., Маккавеев П.Н., Хан В.М., Пелевин В.В., Ижицкий А.С., Гроссарт Х.-П., Кириллин Г.Б., Чечин Д.Г. Комплексные исследования озера Иссык-Куль: Ч.2. Б.: 2020. 208 с.
31. Zavialov, P.O., Izhitskiy, A.S., Kirillin, G.B., Khan, V.M., Konovalov, B.V., Makkaveev, P. N., Pelevin, V.V., Rimskiy-Korsakov, N.A., Alymkulov, S.A., and Zhumaliev, K.M., 2018. New profiling and mooring records help to assess variability of Lake Issyk-Kul and reveal unknown features of its thermohaline structure, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 6279-6295, doi: 10.5194/hess-22-6279-2018.
32. Ngugi, D.K., Salcher, M.M., Andrei, A.-S., Ghal, R., Klotz, F., Chirlac, V.C., Ionescu, D., Buslmg, P., Grossart, H.P., Xing, P., Priscu, J.C., Alymkulov, S., Pester, M. Postglacial adaptations enabled colonization and quasi-clonal dispersal of ammonia-oxidizing archaea in modern European large lakes. *Science Advances*, 2023, 9(5), eadc9392.- С. 1-17.
33. Sapozhnikov, P., Salimon, A., Korsunsky, A.M., Kalinina, O., Ilyina, O., Statnik, E. & Snigirova, A. (2022). Plastic in the Aquatic Environment: Interactions with Microorganisms. In F. Stock, G. Reffersshield, N. Brennholt, & E. Kostianaia (Eds.), *Plastic in the Aquatic Environment - Part 1: Current Status and Challenges* (pp. 197-254). (Handbook of Environmental Chemistry; Vol. 111). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. https://doi.org/10.1007/698_2021_747
34. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. . Ботаника: в 4 т. Т. 2. — М.: Издат. центр «Академия», 2006. — 320 с. — ISBN 978-5-7695-2750-1
35. Lee R.E. *Phycology*. 4th ed. — New York: Cambridge University Press, 2008. — 561 p. — ISBN 978-0-521-68277-0
36. Facchinelli F., Pribil M., Oster U., Ebert N. J., Bhattacharya D., Leister D., Weber A. P. M. Proteomic analysis of the *Cyanophora paradoxa* muroplast provides clues on early events in plastid endosymbiosis // *Planta*. — 2013. — Vol. 237, no. 2. — P. 637—651. —<https://doi.org/10.1007/s00425-012-1819-3> — PMID 23212214
37. Jackson C., Clayden S., Reyes-Prieto A. The Glaucophyta: the blue-green plants in a nutshell // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. — 2015. — Vol. 84, no. 2. — <https://doi.org/10.5586/asbp.2015.020>
38. Rinkel B.E., Manoylov K.M. *Calothrix* — an evaluation of fresh water species in United States rivers and streams, their distribution and preliminary ecological findings. *Proc Acad Natl Sci Phila.* 2014; 163:43–59. <https://doi.org/10.1635/053.163.0108>
39. Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marlétaz F. Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants. *Curr Biol* **20**, 2217–2222 (2010) <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.11.035>

Авторы



Филипп Вячеславович Сапожников,
кандидат биологических наук, сотрудник Лаборатории экологии прибрежных донных сообществ Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук (РАН).



Салмор Аманович Алымкулов,
Кыргызский Государственный технический университет им. И. Раззакова, Лауреат Государственной премии по науке и технике Кыргызской Республики, Заслуженный работник образования Кыргызской Республики, доктор технических наук, профессор.



Пётр Олегович Завьялов,
член-корреспондент РАН, доктор географических наук, заведующий Лабораторией взаимодействия океана с водами суши и антропогенных процессов Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.



Кубанычбек Мырзабекович Жумалиев,
Международный медицинский университет, академик Национальной академии наук Кыргызской Республики, Лауреат Государственной премии по науке и технике Кыргызской Республики, доктор технических наук, профессор.



Ольга Юрьевна Калинина,
научный сотрудник Лаборатории взаимодействия океана с водами суши и антропогенных процессов Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.



Людмила Егоровна Рейхард,
научный сотрудник Группы полярных исследований Лаборатории гидрологических процессов Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН.

*Сапожников Ф.В., Алымкулов С.А., Завьялов П.О., Жумалиев К.М.,
Калинина О.Ю., Рейхард Л.Е.*

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МИКРОМИРА ГОРНЫХ СКАЛ
И МЕЛКОВОДИЙ ОЗЕР КЫРГЫЗСТАНА**

Компьютерная набор *Алымкулов Ж.С.*
Редактор *Алымкулова М.С.*
Компьютерная верстка *Цитцер К.Ф.*
Фотографии представлены авторами

Подписано в печать 25.01.2025
Формат А4, 21х29,7
Объем 29 п.л.
Бумага офсетная
Тираж 500 экз.

Отпечатано типография «Prosto»
ИП Пономарев Р.
г. Бишкек, пр. Чуй, 142