

УДК 551.326.85:574.589

*Н. А. Бондаренко, О. И. Белых, Л. П. Голобокова,
О. В. Артемьева, Н. Ф. Логачёва, И. В. Тихонова,
И. А. Липко, Т. Я. Косторнова, В. В. Парфёнова,
Т. В. Ходжер*

**ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, БАКТЕРИАЛЬНЫЕ И
ВОДОРОСЛЕВЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЬДА ОЗЕРА
БАЙКАЛ¹**

Приведены результаты комплексных исследований ледовых кернов, отобранных в 2007—2008 гг. в прибрежье и открытой части южной котловины оз. Байкал. Биоразнообразие исследуемого биотопа высоко. Были найдены бактерии, актиномицеты, жгутиковые и водоросли. Состав и количественные характеристики организмов в кернах менялись по годам и по акватории озера. В озерном покрове была высока и биологическая активность: гидрохимический и гидробиологический анализ показал, что в слоях кернов с повышенной концентрацией организмов резко менялась концентрация кремния, фосфора и нитратов, а разрушение организмов приводило к увеличению концентрации аммония в толще льда.

Ключевые слова: химия ультрапресного льда, бактериальные сообщества, водорослевые сообщества льда, оз. Байкал.

До настоящего времени активных исследований пресноводных ледовых организмов не проводилось, но морские сообщества полярных льдов изучены хорошо [9, 20, 23 и др.]. В начале становления пресный лед, в отличие от морского, монолитен, поэтому считалось, что живые организмы существовать в нем не могут, но в пресном снежно-ледовом покрове альпийских и пиренейских озёр было обнаружено сообщество, включающее бактерий, водоросли, жгутиковых и инфузорий [21]. Кроме сообществ, развивающихся в ледовой интерстициали, в период между интенсивным намерзанием и таянием пресного льда его нижняя поверхность может обрастать водорослями, что впервые описано на р. Амур [14]. Известны также работы по ледовым водорослям р. Белой и оз. Кандры-Куль [13], р. Св. Лаврентия [22], по исследованию распределения хлорофилла во льду Кантатского водохранилища и оз. Байкал [6].

¹ Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ № 10-04-01613а, 10-05-01078, 11-04-92220.

© Н. А. Бондаренко, О. И. Белых, Л. П. Голобокова, О. В. Артемьева, Н. Ф. Логачева, И. В. Тихонова, И. А. Липко, Т. Я. Косторнова, В. В. Парфенова, Т. В. Ходжер, 2013

Сравнение химического состава подледной воды и расплава льда оз. Байкал показало, что лед мало минерализован: в талой воде по отношению к составу подледной содержится только 1—1,5% кальция и магния, 6% гидрокарбонатов, по 10% сульфатов, нитратного азота и фосфатного фосфора [4]. В связи с этим, определенной неожиданностью стало обнаружение в ультрапресном покрове озера сообществ льда [2, 10, 12, 16], но исследования показали, что эти сообщества — важный элемент экосистемы, который не только богат видами, но и активно функционирует.

Целью настоящей работы являлось выяснение особенностей структуры фото- и гетеротрофной составляющих интерстициальных сообществ байкальского льда и оценка влияния их жизнедеятельности на его химический состав.

Материал и методика исследований. Исследования проводили в марте — апреле 2007—2008 гг. в Южном Байкале². Станции отбора проб располагались в районе м. Березового: в 50, 290 м и 4 км от мыса по направлению к восточному берегу озера. Глубина на станциях отбора проб составляла соответственно 1,4, 3,4 и ~1400 м. Для предотвращения внешнего загрязнения колонки льда вырезали большим пластом площадью 0,25 м². В лаборатории в стерильных условиях керны разрезали на слои толщиной 10—15 см, сколов с внешних краев до 10 см льда.

Для исследования химического состава образцы растапливали в полипропиленовой посуде при комнатной температуре. В работе применяли методы, традиционно используемые для анализа байкальской воды [5, 11]. В нефилтрованной воде при температуре 25°C измеряли рН. Оставшуюся воду фильтровали через ацетатцеллюлозные фильтры с размером пор 0,45 мкм. Кондуктометром DS-12 (Horiбa, Japan) измеряли электропроводность (ЕС) фильтрата, на атомно-адсорбционном спектрометре ААS-30 (Karl Zeiss) проводили определение катионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+), а анионов (HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-}) — на высокоэффективном жидкостном хроматографе Милихром А-02 (Econova, Россия). Концентрации соединений биогенных элементов (NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^- , Si , PO_4^{3-}) определяли на фотометрах КФК-2 и КФК-5. Правильность анализа контролировали путем расчета ошибки ионного баланса и ошибки сравнения рассчитанной и измеренной удельной электропроводности [29]. Классификация вод проводилась по О. А. Алекину [1].

Пробы для количественной оценки и идентификации мелких гидробионтов объемом 10—15 мл растапливали в темной посуде при комнатной температуре, фиксировали глутаральдегидом до 2%-ной конечной концентрации и фильтровали через поликарбонатные мембранные фильтры Millipore с диаметром пор 0,45 мкм. Согласно методикам, опубликованным ранее [15], готовили три варианта препаратов для флуоресцентной микроскопии: 1) без окраски — для счета автотрофного пикопланктона (АТП); 2) окрашивали DAPI для учета бактерий; 3) окрашивали примулином для подсчета флагел-

² Помощь в отборе ледовых кернов оказали Р. Ю. Гнатовский, Н. Г. Гранин, М. В. Панченко, А. Л. Новицкий и О. А. Тимошкин.

лят. Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) фильтры с материалом дегидратировали в растворах этилового спирта возрастающей концентрации, высушивали при температуре 40С в термостате, после чего напыляли золотом в приборе SCD-004 (Balzers). Препараты исследовали под микроскопом Philips SEM 525 M.

Ледовые образцы для идентификации и количественной оценки сетных форм водорослей фиксировали раствором Утермея, после расплава отстаивали 10 сут и концентрировали методом седиментации, при обработке применяли традиционные в гидробиологии методы [7]. Концентрат просматривали в камере Нажотта объёмом 0,1 см³ под световым микроскопом Peraval при увеличении $\times 720$. Биомассу водорослей определяли с учётом индивидуальных объёмов клеток [8].

Результаты исследований и их обсуждение

Химический состав талой воды ледового покрова. *Литоральный участок.* Химический состав вод вблизи м. Березового формируется под влиянием водных масс открытого озера. Вода Байкала по классификации [1] относится к слабоминерализованным водам гидрокарбонатного класса, группе кальция, первому типу [11]. В марте 2007 г. в 50 м от берега длина керна монолитного льда была около 60 см. В талой воде керна сумма ионов изменялась от 0,64 до 3,07 мг/дм³ с максимумом в верхних слоях (0—25 см) и минимумом — в приводном (50—60 см) (табл. 1). Величина рН находилась в пределах 5,84—6,38. Преобладающими ионами талой воды были Ca²⁺ и HCO₃⁻, концентрации которых колебались соответственно в пределах 0,06—0,56 и 0,09—1,75 мг/дм³. Согласно классификации О. Б. Алёкина [1], ледовая вода в слое 0—25 см по преобладающему аниону относилась к гидрокарбонатному классу, по катиону — к группе кальция (табл. 2). Со слоя 25—37 см, на фоне снижения в 2—4 раза суммы ионов, отмечено изменение класса вод. Класс вод стал нитратным, с максимальным содержанием этих ионов (0,6 мг/дм³) в слое 37—50 см. Концентрация нитратов могла возрасть за счет деструкции отмерших организмов на фоне опреснения воды при замерзании. В слоях от 25 до 60,5 см определена низкая концентрация ионов и минимальная — аммония. По длине керна концентрация фосфатов были относительно высока (0,002—0,006 мг/дм³), но в слое 25—37 см соответствовала аналитическому нулю. Кремний отсутствовал в слое 0—25 см, а в нижних слоях его концентрация равнялась 0,01 мг/дм³.

В керне длиной 63 см, отобранном в 290 м от берега, распределение концентраций растворенных веществ по вертикали было более равномерно: сумма ионов изменялась от 0,58 до 0,91 мг/дм³, за исключением слоя 10—24 см, где она составила 1,46 мг/дм³ (см. табл. 1). По преобладанию главных ионов ледовая вода относилась к гидрокарбонатно-кальциевой. В распределении биогенных элементов отмечено некоторое сходство с прибрежным керном только для фосфатов: они также отсутствовали в срединных слоях 24—53 см. В верхних и приводном слоях их содержание составляло 0,003—0,004 мг/дм³. В слоях, где фосфаты отсутствовали, была повышенная концентрация ионов аммония и наиболее низкая — нитратов. В этом керне концентрация нитратов, по сравнению с прибрежным, ниже (0,04—

1. Химический состав талой воды ледового покрова оз. Байкал

Даты и места отбора проб	Толщина срезов кернов, см	pH	NH ₄ ⁺ , мг/дм ³	NO ₃ ⁻ , мг/дм ³	PO ₄ ³⁻ , мг/дм ³	Si, мг/дм ³	Ca ²⁺ , мг/дм ³	HCO ₃ ⁻ , мг/дм ³	SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³	Cl ⁻ , мг/дм ³	Сумма ионов, мг/дм ³
28.03.2007 50 м от м. Березового	0—12 12—25 25—37 37—50 50—60	6,31 6,38 5,84 5,96 5,90	0,04 0,02 0,01 0,02 0,00	0,26 0,21 0,25 0,60 0,25	0,006 0,002 0,000 0,006 0,006	0 0,00 0,01 0,01 0,01	0,56 0,56 0,1 0,16 0,06	1,62 1,75 0,17 0,09 0,11	0,27 0,11 0,13 0,08 0,09	0,1 0,09 0,03 0,1 0,04	3,07 2,99 0,75 1,15 0,64
28.03.2007 290 м от м. Березового	0—10 10—24 24—39 39—53 53—63	5,43 5,91 5,4 5,64 5,69	0,02 0,01 0,06 0,03 0,02	0,06 0,13 0,05 0,04 0,08	0,003 0,003 0,000 0,000 0,004	0,01 0,01 0,01 0,02 0,02	0,05 0,2 0,01 0,11 0,17	0,29 0,73 0,26 0,34 0,39	0,08 0,16 0,07 0,10 0,10	0,06 0,12 0,04 0,02 0,08	0,58 1,46 0,52 0,69 0,91
18.04.2007 50 м от м. Березового	1—8 8—16 16—24 24—32 32—40	6,50 6,65 6,40 6,24 5,81	0,04 0,06 0,04 0,06 0,00	1,39 0,39 0,12 0,21 0,08	0,004 0,006 0,004 0,005 0,001	0,00 0,01 0,00 0,00 0,00	0,71 1,52 0,85 0,61 0,21	0,00 5,19 3,52 2,48 0,64	0,29 0,53 0,28 0,11 0,09	0,14 0,10 0,09 0,15 0,04	2,83 8,26 5,29 4,01 1,15
22.03.2007 4 км от м. Березового	0—10 10—25 25—48 48—58	6,26 6,14 5,6 5,79	0,23 0,02 0,02 0,03	0,12 0,08 0,06 0,01	0,057 0,000 0,000 0,002	0,47 0,03 0,02 0,00	0,07 0,09 0,05 0,09	1,42 0,16 0,49 0,72	0,05 0,07 0,00 0,20	0,04 0,09 0,01 0,02	2,33 0,63 0,75 0,97

Продолжение табл. 1

Даты и места отбора проб	Толщина срезов кернов, см	pH	NH ₄ ⁺ , мг/дм ³	NO ₃ ⁻ , мг/дм ³	PO ₄ ³⁻ , мг/дм ³	Si, мг/дм ³	Ca ²⁺ , мг/дм ³	HCO ₃ ⁻ , мг/дм ³	SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³	Cl ⁻ , мг/дм ³	Сумма ионов, мг/дм ³
28.03.2007 4 км от м. Березового	58—68	5,8	0,02	0,16	0,001	0,00	0,12	0,41	0,00	0,05	0,97
	0—10	6,06	0,011	0,040	0,002	0,009	0,43	0,06	1,50	0,03	2,25
	10—25	5,99	0,059	0,090	0,002	0,000	0,06	0,19	0,11	0,09	0,65
	25—40	5,59	0,024	0,080	0,001	0,009	0,03	0,25	0,06	0,01	0,50
	40—55	5,62	0,015	0,360	0,001	0,000	0,06	0,05	0,06	0,09	0,71
18.03.2008 4 км от м. Березового	55—65	6,90	0,009	0,280	0,003	0,005	0,06	0,09	0,08	0,04	0,64
	0—2	5,42	0,15	0,030	0,009	0,02	0,01	0,48	0,29	—	1,01
	2—12	5,79	0,02	0,00	0,003	0,01	0,05	0,57	0,09	—	0,84
	27—40	5,56	0,03	0,02	0,002	0,01	0,02	0,47	0,07	—	0,71
	40—52	5,64	0,01	0,00	0,001	0,01	0,01	0,09	0,14	—	0,28
52—67	6,04	0,01	0,02	0,001	0,01	0,10	0,78	0,05	—	1,15	

0,13 мг/дм³). Кремний обнаружен по всей длине керна в концентрации 0,01—0,02 мг/дм³.

В апреле толщина льда была меньше и в 50 м от берега не превышала 40 см (см. табл. 1). Изменилась и структура льда, как это было описано и ранее [3], в нем наблюдались кристаллы. Растаявшая на поверхности льда вода проникала до слоя 16—24 см, где прослеживалось повышение суммы ионов, а её максимальная величина (8,26 мг/дм³) отмечена в слое 8—16 см. Минимальная сумма ионов растворенных веществ (1,15 мг/дм³) зафиксирована в придонном слое 32—40 см.

Величина pH изменялась по длине керна в пределах 5,81—6,65. Среди катионов, как и в марте, преобладали ионы Ca²⁺ (0,21—1,52 мг/дм³). В верхнем слое керна преобладали нитрат-анионы (1,39 мг/дм³), и, соответственно, здесь класс вод стал нитратным (см. табл. 2). В более глубоких слоях, где доминировали гидрокарбонат-катионы, класс вод был гидрокарбонатным. Выявлены существенные изменения в концентрациях нитратов, минимальная величина пришлась на приводный слой — 0,08 мг/дм³. Потребление нитратов мог-

2. Классификация талой воды кернов льда оз. Байкал, март 2007 г.

Исследуемые слои, см (кern 1 / kern 2)	Классы воды		Группы воды	
	кern 1	кern 2	кern 1	кern 2
0—10/0—10	Гидрокарбонатный	Сульфатный	Аммониевая	Кальциевая
10—25/10—25	Гидрокарбонатно-хлоридный	Гидрокарбонатно-сульфатно-хлоридный	Кальциевая	Кальциево-аммониевая
25—48/25—40	Гидрокарбонатный	Гидрокарбонатный	Кальциевая	Кальциево-аммониевая
48—58/40—55	Гидрокарбонатный	Нитратный	Кальциевая	Кальциевая
58—68/55—65	Гидрокарбонатный	Нитратный	Кальциевая	Кальциевая

ло происходить при размножении организмов, населяющих интерстициальную воду льда.

Глубоководный участок. В марте 2007 г. было отобрано два керна льда длиной 68 (кern 1) и 65 см (кern 2). Несмотря на одно и то же время вырезания кернов и близость условий их формирования, в химическом составе талой воды наблюдались различия (см. табл. 1). В исследованных слоях керна 2, наряду с характерными для воды оз. Байкал главными ионами, преобладали ионы аммония и нитратов (см. табл. 1, 2).

В талой воде керна 1 сумма ионов колебалась в пределах 0,63—2,33 мг/дм³, во втором — от 0,5 до 2,25 мг/дм³. Среди биогенных элементов в кернах 1 на фоне повышенной концентрации ионов аммония и нитратов в слоях 10—48 см отмечено снижение до аналитического нуля концентрации фосфора, а в слоях 48—68 см — кремния. В кернах 2 также выявлено высокое содержание ионов аммония и нитратов, по всей длине присутствовали фосфаты, что может свидетельствовать о деструкционных процессах во льду. Кремний находился в слоях 0—10, 25—40 и 55—65 см.

Исследование талой воды керна длиной 67 см, отобранного в марте 2008 г., так же как и в 2007 г., показало многообразие ее химического состава (табл. 1, 3).

В талой воде керна находились ионы аммония, концентрация которых в слоях 0—2 и 27—40 см превалировала над содержанием других катионов. Слой 0—2 см мог быть подвержен загрязнению поверхности льда сухими выпадениями из атмосферы. Содержание фосфатов выше, чем в кернах, отобранных в 2007 г. Керна были бедны нитратами. В слоях 2—12 и 40—52 см их концентрация соответствовала аналитическому нулю. В отличие от пре-

3. Классификация талой воды керна льда оз. Байкал, март 2008 г.

Исследуемые слои, см	Классы воды	Группы воды
0—2	Гидрокарбонатно-сульфатный	Аммониевая
2—12	Гидрокарбонатный	Кальциевая
27—40	Гидрокарбонатный	Аммониево-калиевая
40—52	Сульфатный	Аммониево-кальциевая
52—67	Гидрокарбонатный	Кальциевая

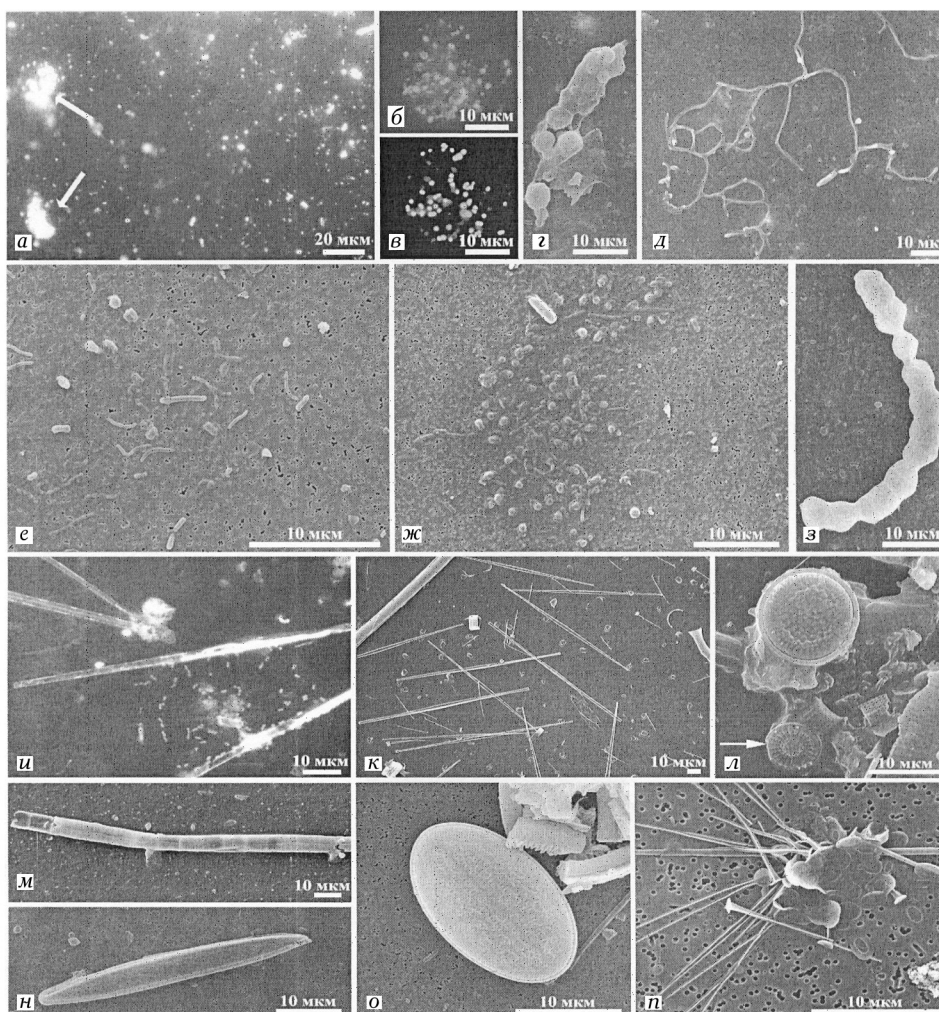
дыдущего года. кремний присутствовал во всех глубинных слоях, его концентрация составляла 0,01—0,02 мг/дм³.

Бактериальное сообщество льда было представлено преимущественно палочковидными и коккоидными клетками диаметром от 0,3 до 1,5 мкм. Бактерии находились в виде одиночных организмов, были собраны в длинные тяжи и бесформенные агрегаты (рис. 1, а, е, ж), а также найдены в составе пеллет ракообразных (рис. 1, б—г). В срединных слоях кернов, отобранных в марте 2007 г. в 50 м от берега, обнаружены в большом количестве колонии, состоящие из овальных и почкующихся клеток, морфологически сходных с клетками дрожжей, и мицелий актиномицетов (рис. 1, г), но их детальная характеристика в данной работе не приводится.

В 2007 г. на прибрежных станциях общая численность бактерий (ОЧБ) варьировала от 54 до 220 тыс. кл/см³. Наибольшая ОЧБ выявлена в нижних слоях кернов, а в срединных отмечено повышение её (до 2 раз) по сравнению с прилегающими (рис. 2, а—в). Максимальная биомасса составила 52,8 мг/м³. Во льду глубоководного участка ОЧБ изменялась от 17 до 252 тыс. кл/см³, наибольшая, как и в прибрежных районах, отмечена в нижних слоях (рис. 2, г—е). В средних слоях наблюдали увеличение ОЧБ относительно выше- и нижерасположенных. Биомасса бактерий достигала 65 мг/м³.

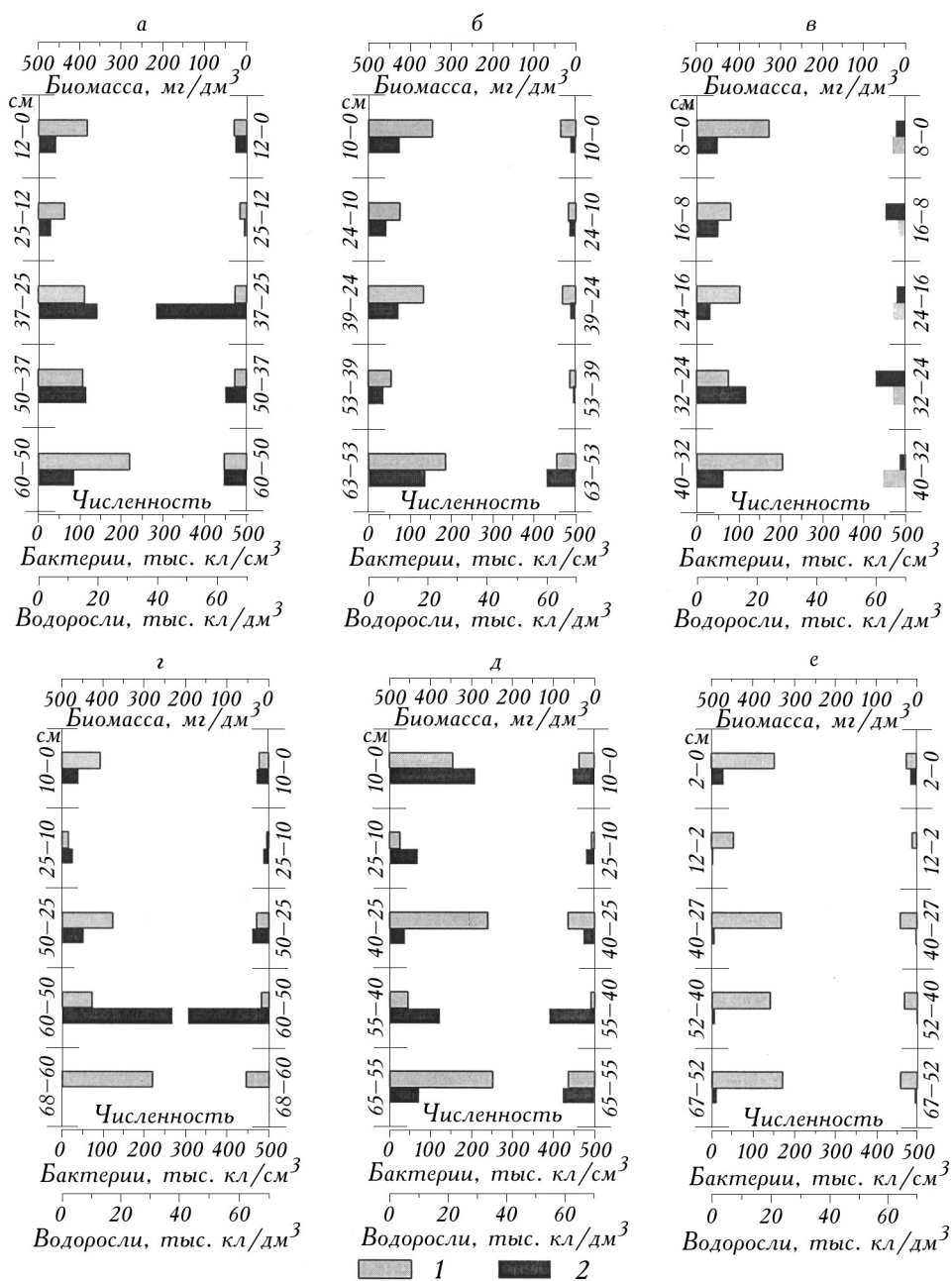
В 2008 г. количественные показатели бактерий на станциях, расположенных в 50 и 290 м от мыса, были ниже, чем в предыдущем году: численность достигала 200 тыс. кл/см³, а биомасса — 48 мг/м³. На глубоководном участке ОЧБ была примерно одинаковой, 142—170 тыс. кл/см³, во всех слоях, за исключением 2—12-сантиметрового. Биомасса, по сравнению с 2007 г., была ниже, максимальная — 41 мг/м³ (рис. 2, е).

Автотрофный пикопланктон. Мельчайшие фототрофные организмы были представлены цианопрокариотами родов *Synechococcus* и *Cyanobium*, а также зелеными хлорококковыми водорослями. Среди первых отмечали палочковидные, эллипсоидные и коккоидные морфотипы размером 1,0—1,5 мкм, пиководоросли были сферической формы диаметром около 2 мкм. В большинстве проб доминировали пикопланктонные цианопрокариоты (ПЦП). Они найдены как в виде одиночных клеток и колоний, так и в составе пеллет ракообразных (рис. 1, б—г). Коккоидные морфотипы были фикозитрин-доминирующими, а палочковидные — фикоцианин-доминирую-



1. Морфологическое разнообразие организмов в ядрах льда: *a* — различные морфотипы одиночных и агрегированных (стрелки) бактерий; *б, в* — пеллета ракообразных с бактериями и пикопланктонными цианопрокариотами: *б* — окраска DAPI (ультрафиолетовый фильтр); *в* — автофлуоресценция пикоцианопрокариот (зеленый фильтр); *г* — пеллета ракообразных с крупными водорослями и бактериями; *д* — актиномицеты; *е* — палочковидные бактерии; *ж* — коккоидные агрегированные и одиночные палочковидные бактерии; *з* — *Anabaena* sp.; *и* — клетки *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Ska-bitsch. с флуоресцирующими хлоропластами, окраска DAPI (ультрафиолетовый фильтр); *к* — клетки *Synedra acus* и чешуйки золотистых водорослей; *л* — *Cyclotella minuta* Antipova, *Stephanodiscus* sp. (стрелка); *м* — нить *Aulacoseira* sp. с разрушенными и целыми створками; *н* — *Nitzschia* sp.; *о* — *Cocconeis placentula* Ehrenberg; *п* — чешуйки и шипы *Spiniferomonas trioralis* f. *cuspidate* Balonov. *a–в, и* — флуоресцентная микроскопия, *г–з, к–п* — сканирующая электронная микроскопия.

щими. Разнообразие ПЦП во льду было ниже, чем в планктоне. Эндемичный планктонный вид *Synechocystis limnetica* в ядрах не выявлен. Единичные клетки нитчатых цианопрокариот родов *Anabaena* (рис. 1, *з*) и *Oscillatoria* встречали только в прибрежных пробах. Клетки ПЦП в ядрах были жизнеспособны, что наблюдалось при микроскопировании по флуоресцен-



2. Количественные характеристики обитателей льда оз. Байкал: 1 — бактерии; 2 — водоросли; а—в — станции в литорали (а — в 50 м от м. Березового, 28 марта 2007 г., б — в 290 м от м. Березового, 28 марта 2007 г., в — в 50 м от м. Березового, 18 апреля 2007 г.); г—е — станция в пелагиали, в 4 км от м. Березового (г — 22 марта 2007 г.; д — 28 марта 2007 г.; е — 18 марта 2008 г.).

ции пигментов и присутствию делящихся клеток. Дальнейшее культивирование подтвердило жизнеспособность ПЦП и водорослей во льду. В верхнем слое кернов наблюдали в основном разрушенные клетки.

В 2007 г. численность ПЦП в кернах побережья варьировала от 0,7 до 43 тыс. кл/см³, максимум выявлен в середине кернов. В глубоководной части озера концентрация была ниже на порядок, 0,9—4,9 тыс. кл/см³, здесь наибольшее количество ПЦП наблюдали в нижней части кернов. Максимальная численность пиководорослей (1,2 тыс. кл/см³) также выявлена в слое 40—55 см. В 2008 г. количество ПЦП и водорослей в кернах было ниже на всех станциях.

Ледовые водоросли. Основными обитателями льда в 2007 г. были планктонные диатомовые *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica* и *Synedra acus* (рис. 1, *u*, *k*, *m*). Найдены не только вегетативные стадии, но и споры *A. islandica*, и прорастающие из аукоспор короткие нити *A. baicalensis*. Среди бентосных преобладала *Gomphonema ventricosum*, присутствовали виды родов *Cocconeis*, *Cymbella*, *Navicula* и *Nitzschia* (рис. 1, *n*, *o*). Из зеленых отмечены виды рода *Monoraphidium* и *Koliella longiseta*, золотистые представлены *Dinobryon cylindricum*, *Mallomonas vannigera*, *Synura petersenii* и *Spiniferomonas trioralis* (рис. 1, *n*), динофитовые — *Gymnodinium baicalense* var. *minor*, *Peridinium baicalense* и бесцветным представителем рода *Glenodinium*. Клетки *A. baicalensis* сохранялись в хорошем состоянии, а *A. islandica* часто были деформированы (сжаты), так же как и домики *D. cylindricum*. Жизнеспособность водорослей подтверждалась автофлуоресценцией фотосинтетических пигментов (рис. 1, *u*), хотя во всех пробах, особенно в верхних слоях кернов, присутствовали разрушенные панцири диатомовых (рис. 1, *k*, *l*, *o*) и динофитовых, а также чешуйки и шипы золотистых (рис. 1, *k*, *n*).

Концентрация водорослей в марте 2007 г. была максимальной на 50-метровой станции, по мере удаления от берега она незначительно снижалась (рис. 2, *a*, *b*). В побережье доминировала как по численности, так и по биомассе *Synedra acus*. На станции в 290 м от берега по численности доминировала *S. acus*, а по биомассе — *A. islandica*. Наибольшие количества *A. baicalensis* и *A. islandica* на обеих станциях отмечены в приводных слоях льда, а *S. acus* — в срединных. На прибрежной станции отмечено также незначительное количество золотистых водорослей, единично присутствовали динофитовые и криптофитовые, а величины биомассы были в 2—4 раза больше, чем на станции в 290 м от берега.

В 4 км от мыса общее количество водорослей в кернах ниже, чем в прибрежных, но их вертикальное распределение аналогично (рис. 2, *г—e*). В апреле, когда лед уже имел рыхлую структуру и был пропитан водой, во льду побережья значительно сократилось количество *S. acus*, «выпавшей» в толщу воды, но увеличилось количество динофитовых. Общая численность осталась на том же уровне (рис. 2, *в*). В керне глубоководной станции присутствовали только диатомовые, их количество снизилось в 2—3 раза, и наибольшая численность отмечена в приводной фракции.

В марте 2008 г. основным обитателем льда в 4 км от берега была планктонная диатомовая водоросль *Cyclotella minuta* (рис. 1, *л*), с максимальной численностью в верхнем слое керна (0,8 тыс. кл/дм³). Здесь же присутствовали бентосные диатомовые *Hannaea baicalensis*, *Gomphonema ventricosum*, виды родов *Cocconeis*, *Cymbella*, *Navicula*, *Achnanthes* и *Nitzschia*. По всей

длине керна в незначительных количествах (0,2 тыс. кл/дм³) отмечен *Gymnodinium baicalense* var. *minor*, а в верхнем слое и *Peridinium baicalense* (0,2 тыс. кл/дм³). В верхнем и срединных слоях найдены криптофитовые роды *Rhodomonas* и *Cryptomonas*, а в нижних — цисты золотистой *Dinobryon cylindricum*.

Водоросли были представлены как планктонными, так и бентосными формами, значительные количества которых отмечены не только в кернах прибрежья. На основании видового состава криофилов можно сделать заключение о месте формирования льда. Присутствие донных форм в пелагической зоне озера, особенно наличие в верхней части ледового керна, можно объяснить их выносом во время штормов осенью, либо дрейфом прибрежной льдины на ранней стадии ледостава. Это предположение подтверждается наличием во всех образцах 2008 г. терригенных частиц разного размера и формы, остатков панцирей диатомовых и цист золотистых водорослей.

Состав и количественные характеристики организмов в кернах менялись по годам, а их пространственное распределение было неравномерным как по вертикали, так и по горизонтали. Максимальное количество приходилось на керны, отобранные в прибрежье озера. По длине кернов организмы также распределены неравномерно. Сравнивая количественный состав обитателей льда, следует отметить, что в 2008 г., по сравнению с 2007 г., выявлены низкие значения численности бактерий, ПЦП, водорослей, но при этом зарегистрировано большое количество терригенных частиц и pellets ракообразных, что свидетельствует о разном режиме ледостава в сравниваемые годы. Численность микроводорослей льда в 5 раз, а биомасса в 10 раз были выше в 2007 г., что отразилось и на количественных характеристиках планктона. Продуктивность весеннего фитопланктона в 2007 г. была в 4—5 раз выше, чем в 2008 г. Количество организмов в кернах в 2007 г. падало от марта к апрелю, когда нарушалась структура льда и организмы выходили в толщу воды, повышая ее продуктивность.

Суммируя результаты двухлетнего исследования, можно отметить следующее. Талая вода ледяных кернов являлась слабокислой, пресной, преимущественно гидрокарбонатного или сульфатного класса, группы кальция. В отдельных слоях на фоне общей низкой минерализации была отмечена повышенная концентрация ионов аммония и нитратов, в первую очередь свидетельствующая о деструкции организмов, населяющих интерстициальную воду ледяного покрова, и влекущие изменение класса и группы вод. Снижение до аналитического нуля концентрации биогенных соединений указывает на активное продуцирование сообществ льда. Максимальная численность водорослей наблюдалась в слоях с низкой суммой ионов и минимальными значениями рН (5,4—5,9). Расчёт коэффициентов корреляции между суммой ионов и биомассой водорослей и бактерий выявил значительную обратную зависимость этих параметров только на прибрежной станции, $r = -0,7$ ($n = 17$, $p = 0,05$). Для других кернов отмечена слабая отрицательная связь. Нахождение в кернах делящихся организмов и разных жизненных стадий водорослей (вегетативных клеток, спор, аукоспор, стадий покоя) также является доказательством активности организмов во льду. В планктонных про-

бах перед становлением ледяного покрова регистрировались только вегетативные клетки.

Несмотря на то, что организмы большей части экосистем Земли постоянно или периодически находятся в условиях низких температур и не только выживают здесь, но и процветают, о механизмах, помогающих психрофилам, до настоящего времени известно не так много. Считается, что одним из условий успешного функционирования сообществ льда является ассоциация гетеро- и фототрофов: только в консорциуме психрофилы могут пережить экстремальные условия кратковременно существующей, достаточно короткой, но активной пищевой цепи ледовой интерстициали [18], что мы наблюдали и в своих исследованиях. Гетеротрофы реминерализуют органическое вещество, продуцируя материал для дальнейшей активной деятельности продуцентов. Ледовые бактерии вовлечены в деструкцию белков с освобождением аминокислот. Анализ растворённых свободных аминокислот, продуцентами которых являются водоросли, в кернах озёрного льда в Антарктиде показал, что их максимальное количество приходится на середину кернов, где они хранятся и служат ресурсом биогенов для водорослей и микроорганизмов [37]. Ещё одним из условий выживания эукариотических водорослей и цианобактерий полярных льдов является поддержание функциональности мембранных липидов их клеток за счёт усиления синтеза полиненасыщенных жирных кислот (ПЖК) [35, 36]. Исследование психрофилов оз. Байкала показало, что они также содержат высокие концентрации (более 75%) ненасыщенных жирных кислот, в первую очередь линолевой, эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) [32]. Выяснено также, что полисахаридная слизь, которую обильно выделяют клетки психрофилов, не только играет важную роль в круговороте углерода в пищевой цепи ледовой интерстициали. Она предохраняет организмы и создаёт достаточное для их обитания пространство внутри льда [28]. Основная роль в жизнедеятельности психрофилов отводится белкам-криопротекторам, которые контролируют равновесие между средой обитания и организмами, вывод продуктов обмена, поступление питательных элементов и другие процессы [17, 27]. Водоросли, обитающие в ледовой интерстициали оз. Байкал, также синтезируют белки-криопротекторы — аквапорины [33].

Есть и другие черты сходства байкальских интерстициальных сообществ психрофилов с морскими и пресноводными. Оказалось, что именно водоросли, обитающие в интерстициальной ледовой воде — важные первичные продуценты не только в полярных океанах [24—26], но и в ультрапресном озере Байкал. Так же как в морских [19, 24, 30, 31, 34] и речных пресных льдах [14, 22], в покрове оз. Байкал доминируют диатомовые. Обычные обитатели морских льдов и покрова альпийских озер Европы [21] динофитовые, а также криptomonады присутствуют и в байкальском льду. Особенность психрофильного сообщества Байкала связана с сезонностью ледового периода: из трех компонентов первичных продуцентов морского покрова здесь присутствуют только водоросли, активно растущие на внутренней поверхности льда и специализированный альгоценоз в толще сезонного, но отсутствует сообщество многолетнего льда.

Заклучение

Озеро Байкал длительное время (до 5 мес) покрыто льдом. Как считалось ранее, в ультрапресных монокристаллических льдах, подобных льду оз. Байкал, жизнь невозможна. Комплексные гидрохимические и гидробиологические исследования показали, что покров озера — среда с высоким биоразнообразием и высокой биологической активностью. Талая вода кернов, как и вода Байкала, являлась, в основном, гидрокарбонатно-кальциевой, но ледовые обитатели значительно влияли на ее состав. Максимальная численность организмов, в первую очередь водорослей, наблюдалась в слоях с низкой суммой ионов и минимальными величинами рН (5,4—5,9). В процессе жизнедеятельности низшие растения льда снижали до аналитического нуля концентрацию биогенных соединений, в первую очередь фосфора. Разрушение организмов способствовало повышению концентрации аммония в ледовых кернах. Состав и количественные характеристики организмов в кернах менялись в межгодовом масштабе, а их пространственное распределение было неравномерным. Максимальное количество приходилось на ледовые керны, отобранные в прибрежье озера. По длине кернов организмы также были распределены неравномерно. Количество организмов в кернах падало от марта к апрелю, когда нарушалась структура льда и они выходили в толщу воды, существенно повышая ее продуктивность.

**

Наведено результати комплексних досліджень льдових кернів, відібраних в 2007—2008 рр. у прибережній і відкритій частинах південної улоговини оз. Байкал. Біорізноманітність досліджуваного біотопа була високою. Були знайдені бактерії, актиноміцети, джгутикові і водорості. Склад і кількісні характеристики організмів у кернах змінювалися за роками і по акваторії озера. У озерному покриві високою була і біологічна активність: гідрохімічний і гідробіологічний аналіз показав, що в шарах кернів з підвищеним вмістом організмів різко мінялася концентрація кремнію, фосфору і нітратів, а руйнування організмів спричинювало збільшення концентрації амонію в товщі льоду.

**

An analysis of ice cores obtained in a shallow and deep water site, Southern Baikal, in March — April 2007—2008 was presented. Examination of the heterotrophic and phototrophic constituents of the ice communities shows that most conspicuous organisms inhabiting its ultrapure ice cover, as well as sea and river ice, are diatoms. Thriving under freezing conditions, the organisms preserve high activity. Baikal ice algae exhibit more than an order of magnitude decrease of silica, phosphorus and nitrate concentrations during their life cycle. Destruction of ice inhabitants contributes to enhanced ammonium concentration.

**

1. Алексин О.А. Основы гидрохимии. — Л.: Гидрометеоздат, 1970. — 444 с.
2. Бордонский Г.С., Бонгаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А. Ледовые сообщества Байкала // Природа. — 2003. — № 7. — С. 22—24.
3. Верещагин Г.Ю., Харкеевич Л.Ф. Ледовой покров Байкала в районе истока Ангары // Тр. Байкал. лимнол. ст. — 1939. — Т. IX. — С. 45—69.
4. Вотинцев К.К., Мещерякова А.И. Химический состав льда озера Байкал // Докл. АН СССР. — 1961. — Т. 136, № 5. — С. 1205—1208.

5. Грачев М.А., Домышева В.М., Ходжер Т.В. и др. Глубинная вода оз. Байкал — природный стандарт пресной воды // Химия в интересах устойчивого развития. — 2004. — Т. 12, № 4. — С. 417—429.
6. Заворуев В.В. Распределение планктона в районах фронтальных зон водных экосистем: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Красноярск, 2004. — 48 с.
7. Киселёв И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — Т. 4, ч. 1. — С. 140—416.
8. Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. — 1970. — Т. 55, № 10. — С. 1488—1494.
9. Мельников И.А. Экосистема арктического дрейфующего льда // Биология Центрального Арктического региона. — М.: Наука, 1980. — С. 61—97.
10. Оболкина Л.А., Бонгаренко Н.А., Дорощенко Л.Ф. и др. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // ДАН. — 2000. — Т. 371, № 6. — С. 815—817.
11. Семенов А.Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. — Л.: Гидрометеиздат, 1977. — 542 с.
12. Тимошкин О.А., Бонгаренко Н.А., Мельник Н.Г. и др. Пелагические и донные сообщества Байкала: существует ли взаимосвязанная цикличность в их развитии? // Третья Верещагинская Байкал. конф.: Тез. докл., Иркутск, 22—27 августа 2000 г. — Иркутск, 2000. — С. 232—235.
13. Шкундина Ф.Б. Подледные и ледовые сообщества водорослей // Гидробиол. журн. — 1988. — Т. 24, № 6. — С. 15—18.
14. Юрьев Д.Н., Лебедев Ю.М. Развитие ледового перифитона р. Амур в связи со световым фактором // Ботан. журн. — 1988. — Т. 73, № 11. — С. 1546—1551.
15. Belykh O.I., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Fedotov A.P. Abundance, morphological diversity, and spatial distribution of autotrophic picoplankton in Lake Hovsgol (Mongolia) // Aquatic Ecosystem Health & Management. — 2005. — N 4. — P. 461—473.
16. Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Roepstorf P., Melnik N.G. The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis*, a principal Lake Baikal alga // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568 (S). — P. 107—109.
17. D'Amico S., Collins T., Marx J.C. et al. Psychrophilic microorganisms: challenges for life // EMBO Reports. — 2006. — N 7. — P. 385—389.
18. David L.G., Cornelius W.S., Stephen F.A. Sea ice microbial communities in Antarctica // Bioscience. — 1986. — Vol. 36. — P. 243—250.
19. Dunbar M.J. Biological production in the Gulf of St. Lawrence // Marine production mechanisms. — Cambridge: Cambridge Univer. press, 1979. — P. 151—158.
20. Falk-Petersen S., Hop H., Budgell W.P. et al. Physical and ecological processes in the marginal ice zone of the northern Barents Sea during the summer melt period // J. Mar. Systems. — 2000. — Vol. 27. — P. 131—159.
21. Filip M., Sattler B., Psenner R., Catalan J. Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes // AEM. — 1995. — Vol. 61, N 6. — P. 2394—2401.

22. Frenette J.-J., Thibeault P., Lapierre J.-F., Hamilton P. Presence of algae in freshwater ice cover of fluvial Lac Saint-Pierre (St. Lawrence river, Canada) // J. Phycology. — 2008. — Vol. 44. — P. 284—291.
23. Hegseth E.N. Primary production in the northern Barents Sea // Polar Res. — 1998. — Vol. 17. — P. 113—123.
24. Horner R.A. Sea ice organism // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1976. — Vol. 14. — P. 167—182.
25. Horner R.A. A history of ice algal investigations // Sea ice biota. — CRC Press, 1985. — P. 1—19.
26. Horner R.A. Ecology of sea ice microalgae // Ibid. — P. 83—103.
27. Janech M.G., Krell A., Mock T. et al. Ice-binding proteins from sea ice diatoms (Bacillariophyceae) // J. Phycology. — 2006. — Vol. 42. — P. 410—416.
28. Krembs C., Deming J.W., Eicken H. Can microorganisms, especially *Melosira arctica*, significantly alter the physical properties of sea ice and to what biological advantage? / Abstract Book 53rd Arctic Science Conf., connecting northern waters. American Association for the Advancement of Science, Arctic Division, September 18—21, Fairbanks, Alaska. — 2002. — P. 153.
29. Manual for sampling and chemical analysis. EMEP/CCC-Report 1/95/0-7726/ June 1995. — 176 p.
30. McRoy C.P., Goering J.J., Shiels W.E. Studies of primary production in the Eastern Bering Sea // Biological Oceanography of the North Pacific Ocean / Ed. by A.Y. Takenouti. — 1972. — P. 199—216.
31. McRoy C.P., Goering J.J. The influence of ice on the Primary productivity of the Bering Sea // The Oceanography of the Bering Sea / Ed. by Hood D., Kelley E. — Institute of Marine Science, University of Alaska, 1974. — P. 403—421.
32. Osipova S., Dudareva L., Bondarenko N. et al. Temporal variation in fatty acid composition of *Ulothrix zonata* (Chlorophyta) from ice and benthic communities of Lake Baikal // Phycologia. — 2009. — Vol. 48, N 2. — P. 130—135.
33. Osipova S.V., Bondarenko N.A., Obolkina L.A. et al. Communities in the ultrapure ice of Lake Baikal: distinctive characteristics and adaptive strategies of ice inhabitants // Proc. the 20th IAHR International Symposium on Ice, 14—17 June 2010, Lahti, Finland (ISBN 978-952-10-5979-7), paper N 40. — 12 p.
34. Satoh H., Yamaguchi Y., Watanabe K. et al. Photosynthetic nature of ice algae and their contribution to the primary production in lagoon Saroma Ko, Hokkaido, Japan // Polar Biol. — 1989. — Vol. 2, N 1—8. — P. 1—8.
35. Thomas D.N., Dieckman G.S. Antarctic sea ice — a habitat for extremophiles // Science. — 2002. — Vol. 295. — P. 641—644.
36. Wada H., Gombos Z., Murata N. Enhancement of chilling tolerance of a cyanobacterium by genetic manipulation of fatty acid desaturation // Nature. — 1990. — Vol. 347. — P. 200—203.
37. Yang H. Distributions of free amino acids in sea and lake ice cores from Antarctica with special reference to ice biota // Polar Biol. — 1995. — Vol. 8. — P. 114—125.