

ФОТОГРАНУЛЫ, СФОРМИРОВАННЫЕ НИТЧАТЫМИ ЦИАНОБАКТЕРИЯМИ И ВОДОРΟΣЛЯМИ РОДА *SPIROGYRA* LINK, В ПРИБРЕЖЬЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ*

Е.А. Волкова, Е.Г. Сорокикова, О.И. Белых, И.В. Тихонова, Н.А. Бондаренко
Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация

Информация о статье

Дата поступления
14 января 2020 г.

Дата принятия к печати
6 марта 2020 г.

Дата онлайн-размещения
25 марта 2020 г.

Ключевые слова

Биопленки; фотогранулы;
нитчатые цианобактерии;
водоросли; *Spirogyra*;
оз. Байкал

Финансирование

Определение
таксономического
состава водорослей
выполнено в рамках
государственного задания
по теме № 0279-2019-0003
(AAAA-A19-119070190033-0).
Таксономический
состав цианобактерий
определен в рамках
государственного задания
по теме № 0345-2019-0003
(AAAA-A16-116122110061-6).
Статья подготовлена при
финансовой поддержке РФФИ
и правительства Иркутской
области в рамках научного
проекта № 20-44-380014 p_a

Аннотация

Биологические агрегации, в частности фотогранулы, встречаются в разных средах как один из способов существования микроорганизмов и водорослей, а также мелких беспозвоночных. Они являются системами, где одновременно отдельными звеньями осуществляется множество экологических функций, и считаются перспективным объектом для использования в очистке сточных вод. В данной работе приводится описание и состав фотогранул, впервые в массе обнаруженных в октябре 2015 г. в заливе Лиственничный оз. Байкал в 2,5 м от уреза воды. Фотогранулы были свободноплавающими, диаметром от 0,5 до 1,5 см, имели темно-бордовый цвет, не были полыми. Их основу составляли радиально расходящиеся нити осцилляториевых цианобактерий с доминированием представителей рода *Symplocastrum*. В фотогранулах диаметром менее 1 см было большое количество водорослей *Spirogyra* sp. ster., которые в последние годы получили широкое распространение в литорали Байкала и Ангаре. Кроме того, присутствовали обрывки нитей зеленых водорослей, а также клетки диатомовых водорослей с доминированием *Didymosphenia* spp. Выявленные таксоны типичны для каменистого побережья озера на глубинах от 0 до 3 м. Фотогрануляция в Байкале может являться результатом гиперпродукции донных сообществ водорослей и цианобактерий в условиях повышенной антропогенной нагрузки на мелководную зону. Вероятно, в Байкале фотогранулы могут выступать в качестве одного из механизмов, выполняющих функции естественного самоочищения.

PHOTOGRANULES FORMED BY FILAMENTOUS CYANOBACTERIA AND ALGAE OF THE GENUS *SPIROGYRA* LINK IN THE COASTAL ZONE OF LAKE BAIKAL

Ekaterina A. Volkova, Ekaterina G. Sorokovikova, Olga I. Belykh, Irina V. Tikhonova,
Nina A. Bondarenko
Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation

Article info

Received
January 14, 2020

Abstract

Biological aggregations, in particular photogranules, can be found in different environments as one of the forms of existence of microor-

* Выражаем благодарность А.В. Нижегородцевой, кандидату биологических наук Е.Н. Кузевановой за сбор материалов, кандидату биологических наук Г.В. Помазкиной за уточнение видового состава диатомовых водорослей и доктору биологических наук, профессору Е.В. Лихошвай за помощь в организации работы. Особенно благодарим рецензентов за продуктивную дискуссию.

Accepted
March 6, 2020 г.

Available online
March 25, 2020

Keywords

Biofilms; photogranules;
filamentous cyanobacteria; algae;
Spirogyra; Lake Baikal

Acknowledgements

The taxonomic composition analysis of algae was carried out as State Assignment no. 0279-2019-0003 (AAAA-A19-119070190033-0). The taxonomic composition analysis of cyanobacteria was performed as part of State Assignment no. 0345-2019-0003 (AAAA-A16-116122110061-6). The article was prepared with the financial support from the Russian Foundation for Basic Research and from the government of the Irkutsk region as part of the scientific project No. 20-44-380014 r_a

ganisms, algae and small invertebrates. As far as they are systems, in which multiple ecological functions are performed by different elements simultaneously, they are considered a promising means for use in wastewater treatment. This paper provides description and composition of photogranules for the first time discovered in mass, 2,5 m away from the water edge in Listvennichnyi Bay of Lake Baikal in October 2015. The photogranules were maroon, free-floating, with a diameter of 0,5 to 1,5 cm, and were not hollow. Their main component was radially divergent filaments of oscillatorian cyanobacteria dominated by the members of the genus *Symplocastrum*. Photogranules with a diameter of less than 1 cm contained a large number of filaments of *Spirogyra* sp. ster., which in recent years have become widespread in the littoral of Lake Baikal and in the Angara River. In addition, there were fragments of numerous filamentous green algae, as well as diatom cells with *Didymosphenia* spp. dominance. The identified taxa are typical for the stony littoral zone of the lake at the depths from 0 to 3 m. Photogranulation in Baikal may be the result of overproduction of bottom communities of algae and cyanobacteria under conditions of increased anthropogenic load in the shallow water zone. Probably, photogranules can act as one of the mechanisms that perform the functions of natural self-purification in Baikal.

Введение

Формирование биологических агрегатов — водорослевых матов, биопленок или гранул — является одной из стратегий, позволяющих микроорганизмам и водорослям поддерживать свое существование в среде [1]. Гранулы, или сферы, включающие, помимо гетеротрофов и минеральных частиц, фототрофные организмы, такие как эукариотические водоросли [2; 3], цианобактерии [4; 5] или пурпурные серные бактерии [6], называют фотогранулами. Фотогранулы обладают способностью к циркадной регуляции плавучести [7]. Их удельный вес позволяет им осесть на дно водоема и сохраняться в экосистеме [7; 8]. Кроме того, поддержание структуры может служить конкурентным преимуществом организмов в фотогранулах по сравнению с другими, прикрепленными или свободноплавающими [8].

Фотогранулы представляют собой системы, где одновременно за счет отдельных их звеньев, как фототрофных, так и гетеротрофных, осуществляется множество экологических функций: фиксация углерода и азота, выработка кислорода, минерализация органических соединений. Поэтому они считаются перспективным объектом биотехнологии, обеспечивающим более эффективное и экологически устойчивое функционирование систем очистки сточных вод [8–11].

В естественных условиях фотогранулы встречаются в самых разных средах, включая моря [5; 12; 13], криокониты [14; 15], высокогорные озера [2; 3] и северные олиготрофные озера умеренных широт [4]. Состав таких сообществ может различаться в зависимости от места обитания, однако важным компонентом для их формирования и существования являются нитчатые цианобактерии и водоросли [8; 10].

В данной работе приводится описание фотогранул, впервые обнаруженных в литоральной зоне оз. Байкал, в заливе Лиственничный, и таксономический состав формирующих их цианобактерий и водорослей.

Материалы и методы

Массовые скопления сферических образований были обнаружены сотрудниками Байкальского музея ИНЦ СО РАН в октябре 2015 г. в заливе Лиственничный оз. Байкал. В научно-популярном издании было опубликовано сообщение об этом явлении, а также представлены фотографии с места отбора проб [16]. Материалом исследования послужили образцы фотогранул из качественных проб, собранных напротив Байкальского музея (51.868146°N, 104.829839°E) сачком из мелкочейистого капрона в 2,5 м от уреза воды. Температура поверхности воды состав-

ляла 3 °C. В лабораторных условиях образцы анализировали под световым микроскопом Olympus CX 21 с использованием цифровой фотокамеры TourView 3.7 при увеличениях от $\times 40$ до $\times 400$. Виды идентифицировали с использованием определителей [17–20].

Для сканирующей электронной микроскопии образцы фиксировали глутаровым альдегидом (1%-ная конечная концентрация) и обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации. После высушивания в критической точке (Balzers CPD 030, Лихтенштейн) препараты напыляли золотом (Balzers SCD 004, Лихтенштейн) и наблюдали в сканирующий электронный микроскоп Quanta 200 (FEI Company, США) в центре коллективного пользования ЛИИ СО РАН «Ультрамикрoанализ».

Результаты

Исследованные фотогранулы были свободноплавающими, имели темно-бордовый цвет, не были полыми, их основу составляли радиально расходящиеся нити цианобактерий. Диаметр гранул варьировал от 0,5 до 1,5 см (рис., а). Фотогранулы состояли преимущественно из осцилляториевых цианобактерий, доминирующими из которых являлись представители рода *Symplocastrum* (Gom.) Kirchn. ex Engler et Prantl с подвижными (ползающими) трихомами розоватого цвета, заключенные по 1–8 шт. в плотные слизистые чехлы (рис., б). В небольшом количестве отмечены нити *Oscillatoria curviceps* C. Agardh ex Gom. Единственным представителем ностоковых цианобактерий среди доминирующих видов в составе фотогранул был *Tolypothrix distorta* Kütz. ex Bornet et Flahault. Его кустистые колонии состояли из фиолетово-коричневых трихомов, заключенных во влагалища, с базальными гетероцистами в местах ветвлений (рис., в). Цианобактерии *Pseudanabaena galeata* Böcher и *Pseudanabaena mucicola* (Naumann et Huber-Pestalozzi) Schwabe встречались единично, последняя отмечена в колонииальной слизи *Aphanocapsa parasitica* (Kütz.) Kom. et Anagn. Анализ образцов с использованием световой и электронной микроскопии выявил на трихомах *T. distorta* эпифитный вид цианобактерий *Leibleinia epiphytica* (Hieronymus) Compere (рис., г).

Большинство фотогранул, диаметр которых не превышал 1 см, имели в своем составе нити водорослей рода *Spirogyra* Link. Последние достигали 2,0–2,5 см в длину и были либо закручены внутри гранулы, частью которой являлись, либо существенно

выдавались за ее пределы (см. рис., а). В исследуемых образцах отсутствовали стадии размножения, необходимые для видовой идентификации водорослей этого рода. Наиболее часто встречающимся морфотипом спирогиры, т.е. типом стерильных нитей, не имеющих органов размножения, был морфотип с конденсированными хлоропластами, или с 3–5 хлоропластами, гладкими септами, 34,0–47,5 мкм шириной, 84,0–284,0 мкм длиной (рис., д). Единично был отмечен морфотип спирогиры с 1 хлоропластом, гладкими септами, 27,4–33,7 мкм шириной, 52,0–72,0 мкм длиной.

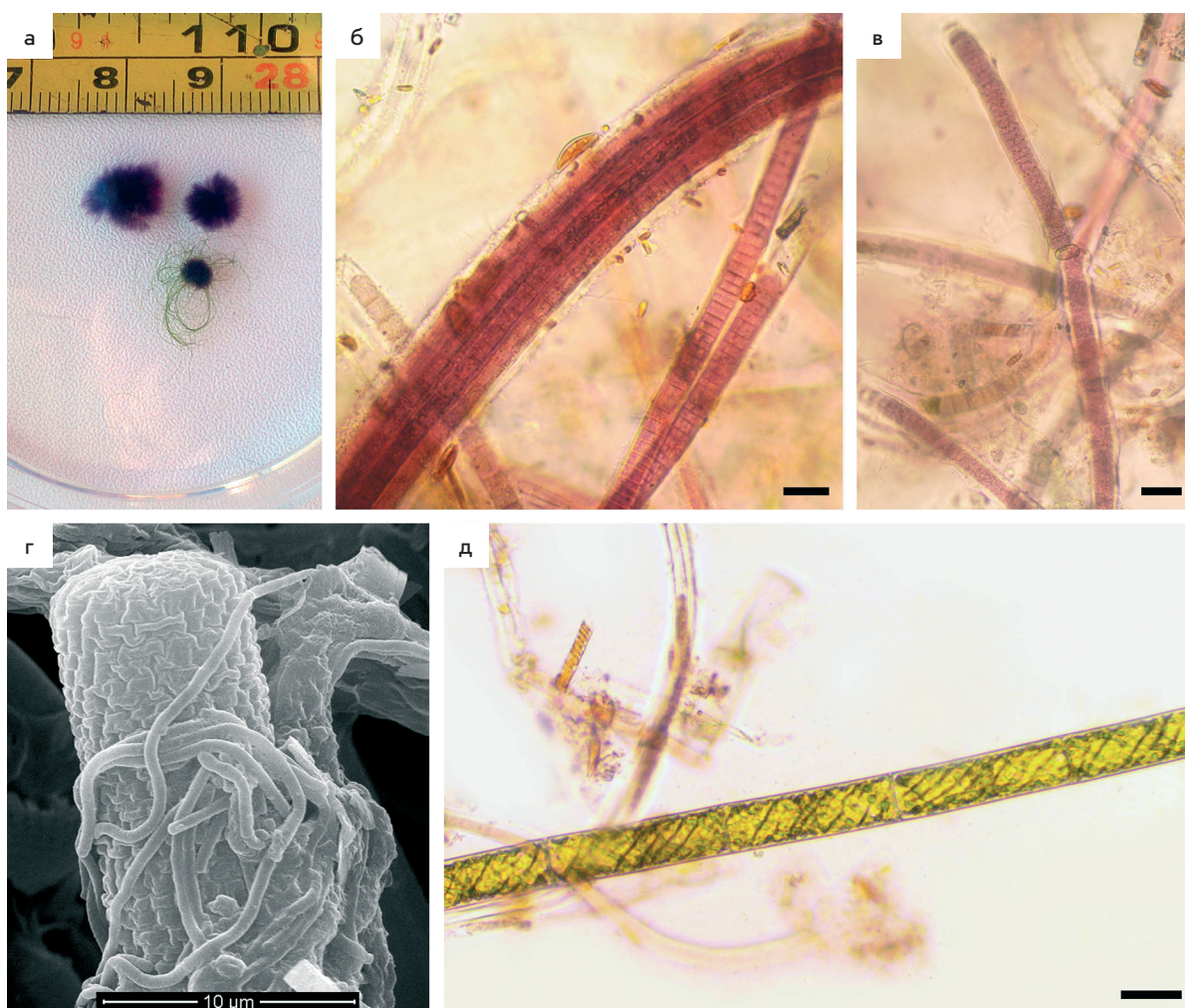
Помимо спирогиры в составе фотогранул в небольшом количестве или единично были обрывки нитей, в основном состоящих из нескольких клеток, принадлежащих зеленым водорослям *Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kütz., *Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kütz., *Cladophora glomerata* (L.) Kütz., *Cladophora* cf. *floccosa* C. Meyer, *Rhizoclonium* sp. и *Oedogonium* sp. ster. Как и в случае со спирогирой, видовая идентификация представителей рода *Oedogonium* Link не представлялась возможной ввиду отсутствия органов размножения у этих водорослей в исследуемых образцах фотогранул.

Диатомовые водоросли в фотогранулах главным образом были представлены видами рода *Didymosphenia* M. Schmidt. Наряду с ними присутствовали *Navicula tripunctata* (O.F. Mueller) Bory, *N. cryptocephala* Kütz., *N. radiosa* Kütz. В небольшом количестве были отмечены представители родов *Fragilaria* Lyngb., *Cymbella* C. Agardh, *Encyonema* Krammer, *Cocconeis* Ehrenberg. Также были встречены *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Grun. и *N. fonticola* Grun. На нитях цианобактерий присутствовали эпифитные представители родов *Cymbella* и *Amphora* Ehrenberg ex Kütz.

В фотогранулах отмечены нематоды и турбеллярии, а также инфузории рода *Vorticella* L.

Обсуждение

Фотогранулы, обнаруженные в заливе Лиственничный, представляют собой интересное и новое для оз. Байкал явление. При этом найденные в их составе представители цианобактерий и водорослей известны для каменистого побережья озера, обитают на глубинах от 0 до 3 м, некоторые встречаются на глубинах до 35 м [18; 21; 22]. Так, *Stigeoclonium tenue* развивается на камнях в мелководной зоне Байкала в осенний и позд-неосенний период [18], постепенно замещая



Морфология и видовой состав фотогранул из залива Лиственничный оз. Байкал по данным световой (а–в, д) и сканирующей (г) электронной микроскопии: а — общий вид гранул, макрофото съемка; б — цианобактерия *Symplocastrum* sp.; в — цианобактерия *Tolypothrix distorta*; г — эпифитная цианобактерия *Leibleinia epiphytica* на верхушке трихома *T. distorta*; д — водоросль *Spirogyra* sp. морфотип 1. Масштаб: б, в — 20 мкм, д — 50 мкм

Ulothrix zonata на глубинах до 1,5 м [23]. Широко распространенные таксоны родов *Didymosphenia* и *Navicula* Bory в Байкале определяют структуру донных сообществ диатомей литоральной зоны [22].

Основа в структуре фотогранул принадлежала цианобактериям *Symplocastrum* sp. В последние годы *Symplocastrum* sp. массово развивается на каменистых субстратах в прибрежной зоне Байкала, а с 2015 г. он был зафиксирован на губках [24]. Иногда колонии *Symplocastrum* sp. покрывают все тело губки. Морфологические характеристики, такие как ширина и цвет трихомов, форма конечной клетки, отличают их от всех видов, описанных ранее [18; 20]. Исследование гена 16S рРНК показало низкую гомологию (94 %) с имеющимися в базе данных GenBank последовательностями [25]. Мы предполагаем, что *Symplocastrum* sp. представляет собой

новый для науки вид, и собираем данные для его описания.

Большинство из выявленных таксонов являются обрастателями и вне фотогранул в Байкале существуют либо в виде водорослевых матов, состоящих из индивидуальных нитей или клеток, прикрепленных к субстрату (представители родов *Spirogyra*, *Stigeoclonium* Kütz., *Didymosphenia*, *Ulothrix zonata*, *Cladophora glomerata*, *Rhizoclonium* sp., *Oedogonium* sp. ster.), либо в виде дерновинок — множества нитей, объединенных в сферические моновидовые образования, которые прикреплены к субстрату в течение основной части жизненного цикла формирующих их водорослей (*Cladophora* cf. *floccosa*), или цианобактерий (*Tolypothrix distorta*). Представители осцилляториевых цианобактерий родов *Oscillatoria* Vauch. ex Gom., *Phormidium* Kütz. ex Gom., *Tychonema*

Anagn. et Kom. и *Kamptonema* Strunecký, Kom. et Smarda встречаются в Байкале в виде плотных пленок на твердом субстрате, губках [24], на нитях ветвящихся талломов макроскопических водорослей [18] либо образуют скопления внутри дерновинок других видов цианобактерий и водорослей [18; 21]. Представители рода *Symplocastrum* формируют длинные (до нескольких сантиметров длиной) кустиковидные колонии на твердых субстратах и губках [24].

По составу фотогранулы бывают моновидами, как, например, «маримо» — водорослевые шары, состоящие главным образом из *Aegagropila linnaei* Kütz. [2; 26]. Также они могут иметь сложную структуру, объединяя несколько видов водорослей и микроорганизмов [8; 27]. Структура обнаруженных нами фотогранул, в которых преобладают таксоны, как правило ведущие прикрепленный образ жизни, делает их сходными с водорослевыми шарами типа «маримо», образующимися в результате ветро-волновой деятельности из водорослевых матов [12; 13; 28; 29]. В большинстве известных нам литературных источников сообщается о моновидовом составе таких водорослевых шаров [2; 3; 12; 13; 29]. Байкальские фотогранулы имели сложную структуру, если учитывать число таксонов, выявленных в их составе. По этому параметру они более сходны с поливидовыми криоконитными гранулами [14; 15; 30]. Другой особенностью, которая роднит фотогранулы, обнаруженные в Байкале, с криоконитными фотогранулами, а кроме того, с теми, что формируются в активном иле и имеют большие перспективы использования в биотехнологических системах очистки сточных вод, является то, что во всех них доминирующий компонент — нитчатые цианобактерии. Вероятно, именно наличие осцилляториевых нитчатых цианобактерий, обладающих специфической способностью к движению (осцилляция и ползание) [31], выступает определяющим фактором формирования и поддержания структуры фотогранул вне зависимости от типа среды и таксономического состава сообщества [8; 10; 11]. В частности, в лабораторных условиях была продемонстрирована способность ряда видов цианобактерий к формированию гранул в статических условиях, т.е. без дополнительной стимуляции в виде волнового воздействия [8; 32]. Было показано, что способность к движению нитей связана с концентрацией полисахаридов в окружающем их внеклеточном матриксе [11; 32]. Таким образом, кажущаяся на первый взгляд

наиболее очевидной причина формирования этих гранул — активный гидродинамический режим — не является основным или, по крайней мере, единственным фактором. Тем не менее ветро-волновое движение водных масс также способствует скатыванию фотогранул в природных условиях, как было продемонстрировано в некоторых исследованиях, например в [29]. В условиях Байкала роль этого фактора, очевидно, тоже значительна — в составе фотогранул присутствовали таксоны, существование которых сосредоточено на глубинах, где динамика волн выражена наиболее сильно, и которые в наибольшей степени могли быть подвержены механическому воздействию, в частности скатыванию в гранулы.

В фотогранулах диаметром менее 1 см доля водорослей рода *Spirogyra* была выше, чем в более крупных. Это могло быть связано с тем, что нитчатые водоросли в большей степени способствовали формированию фотогранул на первых этапах, спутываясь друг с другом, подготавливая основу для нитчатых цианобактерий. Так, эксперименты показали, что доля зеленых водорослей по отношению к цианобактериям выше в начале формирования фотогранул, чем в дальнейшем по ходу их роста [11]. Морфотипы спирогиры, которые были обнаружены в фотогранулах, отмечены в разных районах озера и в Ангаре [33]. С недавних пор эти водоросли стали новым и ценотически очень активным компонентом донных сообществ Байкала [23; 33], и в частности в заливе Лиственничный, где на некоторых глубинах они заменили эндемичные виды [34]. Наиболее массовое развитие спирогиры приходится на осенний период [23; 33]. По-видимому, в результате гиперпродукции роль спирогиры в формировании фотогранул, обнаруженных в литорали Лиственничного залива в октябре, была определяющей по отношению к остальным таксонам водорослей. Помимо развития спирогиры, для разных участков Байкала также сообщалось об увеличении численности нитчатых цианобактерий в прибрежье озера [24; 35]. Так, цианобактерии *Symplocastrum* sp. и *Tolypothrix distorta* в 2015 г. являлись доминирующими видами в обрастаниях каменистых субстратов и губок в Южном Байкале [24]. Мы полагаем, что наблюдаемое явление фотогрануляции в Байкале, с одной стороны, стало результатом гиперпродукции донных сообществ водорослей и цианобактерий в условиях повышенной антропогенной нагрузки на мелководную зону [35; 36]. Косвенным подтверждением этого

может служить выявленная связь между превращением в фотогранулярную биомассу активного ила в системах очистки сточных вод с резким увеличением в нем численности нитчатых цианобактерий [8]. С другой стороны, вероятно, как и в активном иле, фотогранулы являются одним из механизмов,

которые выполняют в прибрежье Байкала функции естественного самоочищения. В этой связи приобретают актуальность исследования причин формирования фотогранул и выполняемых ими функций в природных водоемах, и в частности в оз. Байкал, в условиях возрастающей антропогенной нагрузки.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Guerrero R. Microbial Mats and the Search for Minimal Ecosystems / R. Guerrero, M. Piqueras, M. Berlanga. — DOI: 10.1007/s10123-002-0094-8 // International Microbiology. — 2002. — Vol. 5, № 4. — P. 177–188.
2. Global Decline of and Threats to *Aegagropila Linnaei*, with Special Reference to the Lake Ball Habit / C. Boedeker, A. Eggert, A. Immers, E. Smets. — DOI: 10.1525/bio.2010.60.3.5 // BioScience. — 2010. — Vol. 60, № 3. — P. 187–198.
3. Togashi T. Geometrical Approach Explains Lake Ball (Marimo) Formations in the Green Alga, *Aegagropila Linnaei* / T. Togashi, H. Sasaki, J. Yoshimura. — DOI: 10.1038/srep03761 // Scientific Reports. — 2014. — Vol. 4. — URL: https://www.researchgate.net/publication/259807787_A_geometrical_approach_explains_Lake_Ball_Marimo_formations_in_the_green_alga_Aegagropila_linnaei.
4. Møller C.L. Comparative Growth and Metabolism of Gelatinous Colonies of Three Cyanobacteria, *Nostoc Commune*, *Nostoc Pruniforme* and *Nostoc Zetterstedtii*, at Different Temperatures / C.L. Møller, M.T. Vangsøe, K. Sand-Jensen. — DOI: 10.1111/fwb.12421 // Freshwater Biology. — 2014. — Vol. 59, iss. 10. — P. 2183–2193.
5. Aerobic and Anaerobic Nitrogen Transformation Processes in N₂-Fixing Cyanobacterial Aggregates / I. Klawonn, S. Bonaglia, V. Brüchert, H. Ploug. — DOI: 10.1038/ismej.2014.232 // Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology. — 2015. — Vol. 9, № 6. — P. 1456–1466.
6. Microscale Sulfur Cycling in the Phototrophic Pink Berry Consortia of the Sippewissett Salt Marsh / E.G. Wilbanks, U. Jaekel, V. Salman [et al.]. — DOI: 10.1111/1462-2920.12388 // Environmental Microbiology. — 2014. — Vol. 16, № 11. — P. 3398–3415.
7. Photosynthesis and Circadian Rhythms Regulate the Buoyancy of Marimo Lake Balls / D.L. Cano-Ramirez, T.S. Fraine, O.G. Griffiths, A.N. Dodd. — DOI: 10.1016/j.cub.2018.07.027 // Current Biology. — 2018. — Vol. 28, № 16. — P. R847–R870.
8. The Importance of Filamentous Cyanobacteria in the Development of Oxygenic Photogranules / K. Milferstedt, W.C. Kuo-Dahab, C.S. Butler [et al.]. — DOI: 10.1038/s41598-017-16614-9 // Scientific Reports. — 2017. — Vol. 7, № 1. — P. 1–15.
9. Effect of Algae Growth on Aerobic Granulation and Nutrients Removal from Synthetic Wastewater by Using Sequencing Batch Reactors / W. Huang, B. Li, Z. Zhang, C. Zhang. — DOI: 10.1016/j.biortech.2014.12.024 // Bioresource Technology. — 2015. — Vol. 179. — P. 187–192.
10. Overcoming Microalgae Harvesting Barrier by Activated Algae Granules / O. Tiron, C. Bumbac, E. Manea [et al.]. — DOI: 10.1038/s41598-017-05027-3 // Scientific Reports. — 2017. — Vol. 7, № 1. — P. 1–11.
11. Growth Progression of Oxygenic Photogranules and its Impact on Bioactivity for Aeration-Free Wastewater Treatment / A.S. Abouhend, K. Milferstedt, J. Hamelin [et al.]. — DOI: 10.1021/acs.est.9b04745 // Environmental Science and Technology. — 2020. — Vol. 54, № 1. — P. 486–496.
12. Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса у берегов Караларской степи (Крым, Азовское море) / С.Е. Садогурский // Заповідна справа в Україні. — 2007. — Т. 13, вып. 1–2. — С. 46–51.
13. Бабич Е.И. Фауна водорослевых шаров юго-восточного Сиваша / Е.И. Бабич, В.Е. Заика // Гидробиологический журнал. — 2011. — Т. 47, № 5. — С. 111–114.
14. Takeuchi N. Effect of Cryoconite and Snow Algal Communities on Surface Albedo on Maritime Glaciers in South Alaska / N. Takeuchi, S. Kohshima, T. Segawa // Bulletin of Glaciological Research. — 2003. — Vol. 20. — P. 21–27.
15. The Microstructure and Biogeochemistry of Arctic Cryoconite Granules / H. Langford, A. Hodson, A. Banwart, C.E. Bøggild. — DOI: 10.3189/172756411795932083 // The Annals of Glaciology. — 2010. — Vol. 51, № 56. — P. 87–94.
16. Экологический кризис на Байкале: новый эпизод / материал подгот. Е.А. Волкова [и др.] // Наука из первых рук. — 2016. — 29 янв. — URL: <https://scfh.ru/news/ekologicheskij-krizis-na-baykale-novyy-epizod>.
17. Рундина Л.А. Зигнемовые водоросли России / Л.А. Рундина. — Санкт-Петербург : Наука, 1998. — 351 с.
18. Ижболдина Л.А. Атлас и определитель бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии / Л.А. Ижболдина. — Новосибирск : Наука-Центр, 2007. — 248 с.
19. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал : атлас-определитель / Г.И. Поповская, С.И. Генкал, Е.В. Лихошвай ; под ред. И.В. Макаровой, И.С. Трифионовой. — Новосибирск : Наука, 2002. — 168 с.
20. Komárek J. Cyanoprokaryota (2): Oscillatoriales / J. Komárek, K. Anagnostidis // Süßwasserflora von Mitteleuropa (19/2) / ed. B. Büdel [et al.]. — Heidelberg : Elsevier/Spektrum, 2005. — 759 p.
21. Таксономический список макроводорослей прибрежной зоны бухты Большие Коты и залива Лиственничный (Южный Байкал) / В.С. Вишняков, О.А. Тимошкин, Л.А. Ижболдина [и др.] // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. — 2012. — Т. 5, № 3. — С. 147–159.
22. Помазкина Г.В. Бентосные Bacillariophyta в Южном Байкале (Россия) / Г.В. Помазкина, Е.В. Родионова // Альгология. — 2004. — Т. 14, № 1. — С. 62–72.

23. Mass Development of Green Filamentous Algae of the Genera *Spirogyra* and *Stigeoclonium* (Chlorophyta) in the Littoral Zone of the Southern Part of Lake Baikal / O.A. Timoshkin, N.A. Bondarenko, E.A. Volkova [et al.] // *Hydrological Journal*. — 2015. — Vol. 52, iss. 1. — P. 13–23.
24. Microcystins in Cyanobacterial Biofilms from the Littoral Zone of Lake Baikal / O.I. Belykh, G.A. Fedorova, A.V. Kuzmin [et al.]. — DOI: 10.3103/S0096392517040022 // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. — 2017. — Vol. 72, № 4. — P. 225–231.
25. First Data on Cyanobacterial Biodiversity in Benthic Biofilms During Mass Mortality of Endemic Sponges in Lake Baikal / E. Sorokovikova, O. Belykh, A. Krasnopeev [et al.]. — DOI: 10.1016/j.jglr.2019.10.017 // *Journal of Great Lakes Research*. — 2020. — Vol. 46, № 1. — P. 75–84.
26. Kurogi M.E. Lake Ball «Marimo» in Lake Akan / M.E. Kurogi // *Japanese Journal of Phycology*. — 1980. — Vol. 28. — P. 168–169.
27. Ballantine D.L. Multi-Species Algal Balls and Potentially Imprisoned Fauna: an Unusual Benthic Assemblage / D.L. Ballantine, N.E. Aponte, G. Holmqvist. — DOI: 10.1016/0304-3770(94)90083-3 // *Aquatic Botany*. — 1994. — Vol. 48, iss. 2. — P. 167–174.
28. The Unusual Occurrence of Green Algal Balls of *Chaetomorpha Linum* on a Beach in Sydney, Australia / J. Cooke, R. Lanfear, A. Downing [et al.]. — DOI: 10.1515/bot-2015-0061 // *Botanica Marina*. — 2015. — Vol. 58, № 5. — P. 401–407.
29. Tsutsui I. Ecological and Morphological Profile of Floating Spherical *Cladophora Socialis* Aggregations in Central Thailand / I. Tsutsui, T. Miyoshi, H. Sukchai [et al.]. — DOI: 10.1371/journal.pone.0124997 // *PLoS ONE*. — 2015. — Vol. 10, № 4. — URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124997>.
30. The Microorganisms of Cryoconite Holes (Algae, Archaea, Bacteria, Cyanobacteria, Fungi, and Protista): a review / L. Kaczmarek, N. Jakubowska, S. Celewicz-Godyn, K. Zawierucha. — DOI: 10.1017/S0032247415000637 // *Polar Record*. — Vol. 52, iss. 2. — P. 1–28.
31. Hoiczky E. The Junctional Pore Complex, a Prokaryotic Secretion Organelle, is the Molecular Motor Underlying Gliding Motility in Cyanobacteria / E. Hoiczky, W. Baumeister. — DOI: 10.1016/s0960-9822(07)00487-3 // *Current Biology*. — 1998. — Vol. 8, № 21. — P. 1161–1168.
32. Investigation of the Fate and Dynamics of Extracellular Polymeric Substances (EPS) During Sludge-Based Photogranulation under Hydrostatic Conditions / W.C. Kuo-Dahab, K. Stauch-White, C.S. Butler, J. Gikonyo. — DOI: 10.1021/acs.est.8b03033 // *Environmental Science & Technology*. — 2018. — Vol. 52, № 18. — P. 10462–10471.
33. Volkova E.A. Morphotaxonomy, Distribution and Abundance of *Spirogyra* (Zygnemataphyceae, Charophyta) in Lake Baikal, East Siberia / E.A. Volkova, N.A. Bondarenko, O.A. Timoshkin. — DOI: 10.2216/17-69.1 // *Phycologia*. — 2018. — Vol. 57, № 3. — P. 298–308.
34. Nearshore Benthic Blooms of Filamentous Green Algae in Lake Baikal / L.S. Kravtsova, L.A. Izhboldina, I.V. Khanaev [et al.]. — DOI: 10.1016/j.jglr.2014.02.019 // *Journal of Great Lakes Research*. — 2014. — Vol. 40, № 2. — P. 441–448.
35. Rapid Ecological Change in the Coastal Zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the Site of the World's Greatest Freshwater Biodiversity in Danger? / O.A. Timoshkin, D.P. Samsonov, M. Yamamuro [et al.]. — DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011 // *Journal of Great Lakes Research*. — 2016. — Vol. 42, № 3. — P. 487–497.
36. Current Chemical Composition of Lake Baikal Water / T.V. Khodzher, V.M. Domysheva, L.M. Sorokovikova [et al.]. — DOI: 10.1080/20442041.2017.1329982 // *Inland Waters*. — 2017. — Vol. 7, № 3. — P. 250–258.

REFERENCES

1. Guerrero R., Piqueras M., Berlanga M. Microbial Mats and the Search for Minimal Ecosystems. *International Microbiology*, 2002, vol. 5, no. 4, pp. 177–188. DOI: 10.1007/s10123-002-0094-8.
2. Boedeker C., Eggert A., Immers A., Smets E. Global Decline of and Threats to *Aegagropila Linnaei*, with Special Reference to the Lake Ball Habit. *BioScience*, 2010, vol. 60, no. 3, pp. 187–198. DOI: 10.1525/bio.2010.60.3.5.
3. Togashi T., Sasaki H., Yoshimura J. A Geometrical Approach Explains Lake Ball (Marimo) Formations in the Green Alga, *Aegagropila Linnaei*. *Scientific Reports*, 2014, vol. 4. DOI: 10.1038/srep03761. Available at: https://www.researchgate.net/publication/259807787_A_geometrical_approach_explains_Lake_Ball_Marimo_ formations_in_the_green_alga_Aegagropila_linnaei.
4. Møller C.L., Vangsøe M.T., Sand-Jensen K. Comparative Growth and Metabolism of Gelatinous Colonies of Three Cyanobacteria, *Nostoc Commune*, *Nostoc Pruniforme* and *Nostoc Zetterstedtii*, at Different Temperatures. *Freshwater Biology*, 2014, vol. 59, iss. 10, pp. 2183–2193. DOI: 10.1111/fwb.12421.
5. Klawonn I., Bonaglia S., Brüchert V., Ploug H. Aerobic and Anaerobic Nitrogen Transformation Processes in N₂-Fixing Cyanobacterial Aggregates. *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2015, vol. 9, no. 6, pp. 1456–1466. DOI: 10.1038/ismej.2014.232.
6. Wilbanks E.G., Jaekel U., Salman V., Humphrey P.T., Eisen J.A. Microscale Sulfur Cycling in the Phototrophic Pink Berry Consortia of the Sippewissett Salt Marsh. *Environmental Microbiology*, 2014, vol. 16, no. 11, pp. 3398–3415. DOI: 10.1111/1462-2920.12388.
7. Cano-Ramirez D.L., Fraine T.S., Griffiths O.G., Dodd A.N. Photosynthesis and Circadian Rhythms Regulate the Buoyancy of Marimo Lake Balls. *Current Biology*, 2018, vol. 28, no. 16, pp. R847–R870. DOI: 10.1016/j.cub.2018.07.027.
8. Milferstedt K., Kuo-Dahab W.C., Butler C.S., Hamelin J., Abouhend A.S. The Importance of Filamentous Cyanobacteria in the Development of Oxygenic Photogranules. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, no. 1, pp. 1–15. DOI: 10.1038/s41598-017-16614-9.

9. Huang W., Li B., Zhang Z., Zhang C. Effect of Algae Growth on Aerobic Granulation and Nutrients Removal from Synthetic Wastewater by Using Sequencing Batch Reactors. *Bioresource Technology*, 2015, vol. 179, pp. 187–192. DOI: 10.1016/j.biortech.2014.12.024.
10. Tiron O., Bumbac C., Manea E., Stefanescu M., Nita L.M. Overcoming Microalgae Harvesting Barrier by Activated Algae Granules. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, no. 1, pp. 1–11. DOI: 10.1038/s41598-017-05027-3.
11. Abouhend A.S., Milferstedt K., Hamelin J., Ansari A.A., Butler C. Growth Progression of Oxygenic Photogranules and its Impact on Bioactivity for Aeration-Free Wastewater Treatment. *Environmental Science and Technology*, 2020, vol. 54, no. 1, pp. 486–496. DOI: 10.1021/acs.est.9b04745.
12. Sadogursky S.E. To the Study of Macrophytobenthos at the Coasts of Karalarska Steppe (the Crimea, Azov Sea). *Zapovidna sprava v Ukraïni = Nature Reserves in Ukraine*, 2007, vol. 13, iss. 1-2, pp. 46–51. (In Russian).
13. Babich E.I., Zaika V.E. Fauna of the Algal Balls of the South-Eastern Sivash Bay. *Gidrobiologicheskii zhurnal = Hydrobiological Journal*, 2011, vol. 47, no. 5, pp. 111–114. (In Russian).
14. Takeuchi N., Kohshima S., Segawa T. Effect of Cryoconite and Snow Algal Communities on Surface Albedo on Maritime Glaciers in South Alaska. *Bulletin of Glaciological Research*, 2003, vol. 20, pp. 21–27.
15. Langford H., Hodson A., Banwart A., Bøggild C.E. The Microstructure and Biogeochemistry of Arctic Cryoconite Granules. *The Annals of Glaciology*, 2010, vol. 51, no. 56, pp. 87–94. DOI: 10.3189/172756411795932083.
16. Volkova E.A., Tikhonova I.V., Pomazkina G.V., Bondarenko N.A., Khanaev I.V. (eds.). Ecological Crisis on Lake Baikal: New Episode. *Nauka iz pervykh ruk = Science First Hand*, 2016, January 29. Available at: <https://scfh.ru/news/ekologicheskyy-krisis-na-baykale-novyy-epizod>. (In Russian).
17. Rundina L.A. *Zigmomoye vodorosli Rossii* [The Zygnematales of Russia: (Chlophyta: Zygnematophyceae, Zygnematales)]. Saint-Petersburg, Nauka Publ., 1998. 351 p.
18. Izhboldina L.A. *Atlas i opredelitel' bentosa i perifitona ozera Baikal (meio- i makrofity) s kratkimi ocherkami po ikh ekologii* [Guide and Key to Benthonic and Periphyton Algae of Lake Baikal (Meio- and Macrophytes) with Short Notes on Their Ecology]. Novosibirsk, Nauka-Tsentrl Publ., 2007. 248 p.
19. Popovskaya G.I., Genkal S.I., Likhoshvai E.V., Makarova I.V., Trifonova I.S. (eds.). *Diatomoye vodorosli planktona ozera Baikal* [Diatoms of the Plankton of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2002. 168 p.
20. Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota (2): Oscillatoriales. In Büdel B., Krienitz L., Gärtner G., Schagerl M. (eds.). *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (19/2). Heidelberg, Elsevier/Spektrum, 2005. 759 p.
21. Vishnyakov V.S., Timoshkin O.A., Izhboldina L.A., Volkova E.A., Zaitseva E.P. A Taxonomic List of Macroalgae in the Near-Shore Zone of Bol'shoye Koty and Listvenichny Bays (Southern Baikal). *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya. Ekologiya = The Bulletin of Irkutsk State University. Series: Biologie. Ekologie*, 2012, vol. 5, no. 3, pp. 147–159. (In Russian).
22. Pomazkina G.V., Rodionova E.V. Benthic Bacillariophyta in Southern Baikal (Russia). *Al'gologiya = Algologia*, 2004, vol. 14, no. 1, pp. 62–72. (In Russian).
23. Timoshkin O.A., Bondarenko N.A., Volkova E.A., Tomberg I.V., Vishnyakov V.S., Malnik V.V. Mass Development of Green Filamentous Algae of the Genera Spirogyra and Stigeoclonium (Chlorophyta) in the Littoral Zone of the Southern Part of Lake Baikal. *Hydrological Journal*, 2015, vol. 52, iss. 1, pp. 13–23.
24. Belykh O.I., Fedorova G.A., Kuzmin A.V., Tikhonova I.V., Timoshkin O.A., Sorokovikova E.G. Microcystins in Cyanobacterial Biofilms from the Littoral Zone of Lake Baikal. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2017, vol. 72, no. 4, pp. 225–231. DOI: 10.3103/S0096392517040022.
25. Sorokovikova E., Belykh O., Krasnopeev A., Potapov S., Tikhonova I. First Data on Cyanobacterial Biodiversity in Benthic Biofilms During Mass Mortality of Endemic Sponges in Lake Baikal. *Journal of Great Lakes Research*, 2020, vol. 46, no. 1, pp. 75–84. DOI: 10.1016/j.jglr.2019.10.017.
26. Kurogi M.E. Lake Ball «Marimo» in Lake Akan. *Japanese Journal of Phycology*, 1980, vol. 28, pp. 168–169.
27. Ballantine D.L., Aponte N.E., Holmqvist G., Ballantine D.L. Multi-Species Algal Balls and Potentially Imprisoned Fauna: an Unusual Benthic Assemblage. *Aquatic Botany*, 1994, vol. 48, iss. 2, pp. 167–174. DOI: 10.1016/0304-3770(94)90083-3.
28. Cooke J., Lanfear R., Downing A., Gillings M.R., Poore Alistair G.B. The Unusual Occurrence of Green Algal Balls of Chaetomorpha Linum on a Beach in Sydney, Australia. *Botanica Marina*, 2015, vol. 58, no. 5, pp. 401–407. DOI: 10.1515/bot-2015-0061.
29. Tsutsui I., Miyoshi T., Sukchai H., Hamano K., Pinphoo P., Aueumneoy D. Ecological and Morphological Profile of Floating Spherical Cladophora Socialis Aggregations in Central Thailand. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 4. DOI: 10.1371/journal.pone.0124997. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124997>.
30. Kaczmarek L., Jakubowska N., Celewicz-Godyn S., Zawierucha K. The Microorganisms of Cryoconite Holes (Algae, Archaea, Bacteria, Cyanobacteria, Fungi, and Protista). *Polar Record*, vol. 52, iss. 2, pp. 1–28. DOI: 10.1017/S0032247415000637.
31. Hoiczuk E., Baumeister W. The Junctional Pore Complex, a Prokaryotic Secretion Organelle, is the Molecular Motor Underlying Gliding Motility in Cyanobacteria. *Current Biology*, 1998, vol. 8, no. 21, pp. 1161–1168. DOI: 10.1016/S0960-9822(07)00487-3.
32. Kuo-Dahab W.C., Stauch-White K., Butler C.S., Gikonyo J. Investigation of the Fate and Dynamics of Extracellular Polymeric Substances (EPS) During Sludge-Based Photogranulation under Hydrostatic Conditions. *Science & Technology*, 2018, vol. 52, no. 18, pp. 10462–10471. DOI: 10.1021/acs.est.8b03033.
33. Volkova E.A., Bondarenko N.A., Timoshkin O.A. Morphotaxonomy, Distribution and Abundance of Spirogyra (Zygnematophyceae, Charophyta) in Lake Baikal, East Siberia. *Phycologia*, 2018, vol. 57, no. 3, pp. 298–308. DOI: 10.2216/17-69.1.

34. Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V., Pomazkina G.V., Rodionova E.V. Nearshore Benthic Blooms of Filamentous Green Algae in Lake Baikal. *Journal of Great Lakes Research*, 2014, vol. 40, no. 2, pp. 441–448. DOI: 10.1016/j.jglr.2014.02.019.

35. Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. Rapid Ecological Change in the Coastal Zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the Site of the World's Greatest Freshwater Biodiversity in Danger? *Journal of Great Lakes Research*, 2016, vol. 42, no. 3, pp. 487–497. DOI: 10.1016/j.jglr.2016.02.011.

36. Khodzher T.V., Domyшева V.M., Sorokovikova L.M., Sakirko M.V., Tomberg I.V. Current Chemical Composition of Lake Baikal Water. *Inland Waters*, 2017, vol. 7, no. 3, pp. 250–258. DOI: 10.1080/20442041.2017.1329982.

Информация об авторах

Волкова Екатерина Александровна — научный сотрудник, лаборатория эколого-экономических исследований и технологий, Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация, e-mail: cathvolkova@mail.ru.

Сорокикова Екатерина Георгиевна — кандидат биологических наук, научный сотрудник, лаборатория водной микробиологии, Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация, e-mail: katrin@lin.irk.ru.

Белых Ольга Ивановна — кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник, лаборатория водной микробиологии, Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация, e-mail: belykh@lin.irk.ru.

Тихонова Ирина Васильевна — кандидат биологических наук, научный сотрудник, лаборатория водной микробиологии, Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация, e-mail: iren@lin.irk.ru.

Бондаренко Нина Александровна — доктор биологических наук, главный научный сотрудник, лаборатория биологии водных беспозвоночных, Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Российская Федерация, e-mail: nina@lin.irk.ru.

Для цитирования

Фотогранулы, сформированные нитчатыми цианобактериями и водорослями рода *Spirogyra* Link, в прибрежье озера Байкал / Е.А. Волкова, Е.Г. Сорокикова, О.И. Белых, И.В. Тихонова, Н.А. Бондаренко. — DOI: 10.17150/2500-2759.2020.30(1).14-22 // Известия Байкальского государственного университета. — 2020. — Т. 30, № 1. — С. 14–22.

Authors

Ekaterina A. Volkova — Researcher, Laboratory of Environmental and Economic Research and Technology, Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation, e-mail: cathvolkova@mail.ru.

Ekaterina G. Sorokovikova — Ph.D. in Biology, Researcher, Laboratory of Aquatic Microbiology, Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation, e-mail: katrin@lin.irk.ru.

Olga I. Belykh — Ph.D. in Biology, Associate Professor, Leading Researcher, Laboratory of Aquatic Microbiology, Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation, e-mail: belykh@lin.irk.ru.

Irina V. Tikhonova — Ph.D. in Biology, Researcher, Laboratory of Aquatic Microbiology, Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation, e-mail: iren@lin.irk.ru.

Nina A. Bondarenko — D.Sc. in Biology, Chief Researcher, Laboratory of Biology of Aquatic Invertebrates, Limnological Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, the Russian Federation, e-mail: nina@lin.irk.ru.

For Citation

Volkova E.A., Sorokovikova E.G., Belykh O.I., Tikhonova I.V., Bondarenko N.A. Photogranules Formed by Filamentous Cyanobacteria and Algae of the Genus *Spirogyra* Link in the Coastal Zone of Lake Baikal. *Izvestiya Baikal' skogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Baikal State University*, 2020, vol. 30, no. 1, pp. 14–22. DOI: 10.17150/2500-2759.2020.30(1).14-22. (In Russian).