

Остров
Бугабош
Китя

В.М. ГОРЛЕНКО, Д.А. СТАРЫНИН, Г.А. ДУБИНИНА
и Б.Б. НАМСАРАЕВ
(Институт микробиологии РАН)

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ГЕОХИМИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МИКРОБНЫХ МАТОВ МЕЛКОВОДНЫХ ОКЕАНИЧЕСКИХ ГИДРОТЕРМ

Исследования последних лет показали, что наиболее древними являются бентосные цианобактериальные сообщества - цианобактериальные маты [12]. Эти высокопродуктивные системы в геологическом прошлом играли большую роль как биогеохимические агенты, участвуя в образовании высокоуглеродистых биолитогенных пород, начиная с докембрия, формировали кремнистые, алюмосиликатные, карбонатные и фосфоритовые строматолиты и обогащенные металлами породы [10, 12, 14]. Очевидно, деятельность цианобактериальных матов способствовала формированию атмосферы Земли и поддержанию ее стабильности. Цианобактериальные маты развиваются в литоральной зоне морей и океанов. Непременным условием их существования является достаточное количество световой энергии, что ограничивает их распространение мелководными участками водоемов. В высокосульфидных системах цианобактерии редко являются главными компонентами мата. Примером тому служит микробный мат гиперсолёного озера Solar Lake, находящегося на Синайском полуострове [11].

При наличии значительных количеств сульфида фототрофным

325

с ними оазисы более высокоорганизованной жизни приурочены к районам Мирового океана с повышенной тектонической или вулканической активностью.

В.Г. Тарасовым с соавторами [8] было обнаружено, что в прибрежных океанических водах в зонах активной вулканической деятельности также существуют локальные сообщества, круговорот вещества и энергии которых находятся под влиянием выделений вулканических продуктов. Вокруг подводных источников и в местах просачивания гидротермальных растворов, несущих сульфид, происходит развитие микробных матов.

Существует мнение, что ранний океан был мелководным, имел горячее дно с контрастными температурами. Под влиянием вулканической активности находилась значительная часть океанской территории [9]. Очевидно, что изучение биогеохимических процессов в районах современного мелководного вулканизма важно для расшифровки ранней истории Земли.

326

отрофные пур-
одать на неско-
ях источниках
не температур-
лей и сульфид-
родными моде-
ниями органиче-

юстью к пер-
ют хемолито-
как аэробные
, так и анаэ-
редуцирующие
штабная роль в
дена на суще-
стен интерес к
робным матам
ютерм. Основ-
нитчатые серо-
е бактерии и
измы развива-
к температура
бактерий про-
ний, выбрасы-

углекислотой
осуществляет
но, что этот
исов жизни на
и, но и некото-
ли энергетиче-

Целью настоящего сообщения является обобщение результатов по исследованию условий формирования, видовой структуры и продукционной активности разнообразных микробных матов в районах подводного мелководного вулканизма Тихого океана. Фактический материал был собран в трех экспедициях на научно-исследовательских судах "Академик Опарин" (1986 г.), "Богоров" (1989 г.) и "Академик Несмеянов" (1990 г.). Комплексные экспедиции были организованы Институтом биологии моря Дальневосточного отделения РАН.

Работа проводилась в следующих районах: Курильские о-ва; о-в Ушишир; бухта Кратерная; Новая Зеландия; о-ва Уэйл и Уайт; залив Пленти; о-ва Новая Британия; бухта Матупи Харбор.

Пробы отбирались на небольших глубинах, доступных для водолазов в легком снаряжении. Методы микробиологических и биогеохимических исследований подробно изложены в отдельных публикациях [6, 7, 15].

Все исследованные районы характеризовались рядом общих черт, что предопределяло распространение в зонах подводного мелководного вулканизма близких по видовому составу бентосных микробных сообществ. Как правило, гидротермальный раствор имел общую минерализацию, близкую к океанической воде. В составе газов преобладала углекислота (до 88%), а также сероводород, аммиак и в меньших количествах - водород и метан. Эти соединения являются источниками энергии или углерода для жизнедеятельности хемолитоавтотрофных и метанокисляющих бактерий. Содержание растворенного сульфида в поступающих растворах колебалось от следовых количеств до нескольких десятков миллиграммов на литр.

Температура подводных источников колебалась от 85 до 15°С. Однако высокие температуры фиксировались только непосредственно в местах выходов флюидов. Экстремальнотермофильные сообщества были узколокализированы и представлены метаногенами и сероредукторами рода *Thermosoccus* [4], а также зубактериями, участвующими в деструкции органических соединений, среди которых обнаружены бактерии родов *Thermotoga* и *Thermosyphon* [6]. Можно предположить, что экстремальнотермофильное микробное сообщество в местах контакта с океанической водой не играет существенной роли в круговоротах углерода и серы, но, вероятно, что она значительна в формировании состава поступающих гидротермальных растворов и газов. Можно также предположить, что на некоторой глубине в донных осадках находятся более обширные высокотемпературные зоны, где существуют исключительно термофильные сообщества. Однако экспериментальных доказательств этому еще не имеется.

Смешиваясь с океанической водой, гидротермальные растворы быстро охлаждаются, и ассоциированные с ними микробные маты развиваются при умеренных температурах. Отмечено три основных типа микробных матов.

327

компонентом бентосных разрастаний являются фототрофные пурпурные и зеленые серобактерии, что можно наблюдать на некоторых участках морской литорали и в сульфидных источниках [1, 2]. Эти маты развиваются в широком диапазоне температурных условий, pH, при различной концентрации солей и сульфида, поэтому такие системы являются хорошими природными моделями, имитирующими жесткие условия существования органического мира в докембрийскую эпоху.

Кроме фотосинтезирующих организмов способностью к первичному синтезу органического вещества обладают хемолитоавтотрофные бактерии [3]. Среди них имеются как аэробные (тионовые, водородные, нитрифицирующие и др.), так и анаэробные (метанообразующие, ацетогенные, сульфатредуцирующие и серуредуцирующие) бактерии. Их возможная масштабная роль в качестве первичных продуцентов еще не подтверждена на существующих ныне экосистемах. В этой связи понятен интерес к сравнительно недавно обнаруженным обширным микробным матам вблизи выходов глубоководных океанических гидротерм. Основными компонентами этих матов были бесцветные нитчатые серобактерии родов *Beggiatoa* и *Thiothrix*, тионовые бактерии и метилотрофы. Выделенные в культуру микроорганизмы развивались при низких температурах (3-23°C), тогда как температура на выходе вент достигала 360°C. Развитие серобактерий происходило за счет рассеянных сульфидных соединений, выбрасываемых из гидротерм [13].

Эксперименты *in situ* с меченной по C-14 углекислотой показали, что мат, сложенный серобактериями, осуществляет хемосинтез и, таким образом, было установлено, что этот процесс может быть причиной возникновения оазисов жизни на дне океана, представленной не только бактериями, но и некоторыми животными. Сульфид и отчасти метан были энергетическими инициаторами жизни в этих сообществах.

Глубоководные микробные маты и связанные с ними оазисы более высокоорганизованной жизни приурочены к районам Мирового океана с повышенной тектонической или вулканической активностью.

В.Г. Тарасовым с соавторами [8] было обнаружено, что в прибрежных океанических водах в зонах активной вулканической деятельности также существуют локальные сообщества, круговорот вещества и энергии которых находятся под влиянием выделений вулканических продуктов. Вокруг подводных источников и в местах просачивания гидротермальных растворов, несущих сульфид, происходит развитие микробных матов.

Существует мнение, что ранний океан был мелководным, имел горячее дно с контрастными температурами. Под влиянием вулканической активности находилась значительная часть океанской территории [9]. Очевидно, что изучение биогеохимических процессов в районах современного мелководного вулканизма важно для расшифровки ранней истории Земли.

Целью настоящего сообщения является обобщение результатов по исследованию условий формирования, видовой структуры и продукционной активности разнообразных микробных матов в районах подводного мелководного вулканизма Тихого океана. Фактический материал был собран в трех экспедициях на научно-исследовательских судах "Академик Опарин" (1986 г.), "Богоров" (1989 г.) и "Академик Несмеянов" (1990 г.). Комплексные экспедиции были организованы Институтом биологии моря Дальневосточного отделения РАН.

Работа проводилась в следующих районах: Курильские о-ва; о-в Ушишир; бухта Кратерная; Новая Зеландия; о-ва Уэйл и Уайт; залив Пленти; о-ва Новая Британия; бухта Матупи Харбор.

Пробы отбирались на небольших глубинах, доступных для водолазов в легком снаряжении. Методы микробиологических и биогеохимических исследований подробно изложены в отдельных публикациях [6, 7, 15].

Все исследованные районы характеризовались рядом общих черт, что предопределяло распространение в зонах подводного мелководного вулканизма близких по видовому составу бентосных микробных сообществ. Как правило, гидротермальный раствор имел общую минерализацию, близкую к океанической воде. В составе газов преобладала углекислота (до 88%), а также сероводород, аммиак и в меньших количествах - водород и метан. Эти соединения являются источниками энергии или углерода для жизнедеятельности хемолитоавтотрофных и метанокисляющих бактерий. Содержание растворенного сульфида в поступающих растворах колебалось от следовых количеств до нескольких десятков миллиграммов на литр.

Температура подводных источников колебалась от 85 до 15°C. Однако высокие температуры фиксировались только непосредственно в местах выходов флюидов. Экстремальнотермофильные сообщества были узлокализированы и представлены метаногенами и сероредукторами рода *Thermosoccus* [4], а также зубактериями, участвующими в деструкции органических соединений, среди которых обнаружены бактерии родов *Thermotoga* и *Thermosyphon* [6]. Можно предположить, что экстремальнотермофильное микробное сообщество в местах контакта с океанической водой не играет существенной роли в круговоротах углерода и серы, но, вероятно, что она значительна в формировании состава поступающих гидротермальных растворов и газов. Можно также предположить, что на некоторой глубине в донных осадках находятся более обширные высокотемпературные зоны, где существуют исключительно термофильные сообщества. Однако экспериментальных доказательств этому еще не имеется.

Смешиваясь с океанической водой, гидротермальные растворы быстро охлаждаются, и ассоциированные с ними микробные маты развиваются при умеренных температурах. Отмечено три основных типа микробных матов.

Серно-пурпурный мат развивался локально в приливно-отливной зоне непосредственно возле выходов серных грифонов. Он обнаружен в юго-восточной части бухты Кратерной и в заливе Пленги. Этот мат представляет собой массу коллоидной серы, окрашенную в розовый цвет пурпурными бактериями. Основными фототрофами этого мата были пурпурные серобактерии *Thiocystis violaceae* и *Thiocapsa roseopersicina*, несерные пурпурные бактерии *Rhodobacter* sp., зеленые серобактерии *Prosthecochloris aestuarii* и тионовые бактерии. Для местообитания серно-пурпурного мата характерно высокое содержание сульфида (более 10 мг/л) и температура 20-40 °С (табл. 1).

Второй тип мата - серно-диатомовый. Это обширный прибрежный мат, простирающийся до глубин 4,5-8 м в зависимости от прозрачности воды. Серно-диатомовый мат формируется на площадях просачивания через гравий теплого гидротермального раствора с небольшим содержанием сульфида и представляет собой желто-бурый слой толщиной в несколько миллиметров, состоящий из диатомовых водорослей, пурпурных бактерий родов *Thiocystis* и *Rhodobacter*, тионовых бактерий и иногда бесцветных серобактерий рода *Thiothrix*. Развитие *Thiothrix* наблюдалось также в эпифитных сообществах на нитчатых зеленых водорослях, обрастающих бурые водоросли фукусы. Серно-диатомовый мат обнаружен в бухте Кратерной и в заливе Пленги (см. табл. 1).

Для третьего типа мелководно-гидротермального мата характерно доминирование бесцветной серобактерии *Thiodendron*.

Мат имеет рыхлую, нежную консистенцию, образует крупные сферические белые макроколонии. Его толщина может достигать нескольких сантиметров. Мат *Thiodendron* наиболее глубоко-водный, он формируется до глубины 25 м на мягком илистом грунте при следовых количествах сульфида при температурах 12-45 °С и нередко занимает обширные пространства. Микроорганизм был исследован Г.А. Дубининой в чистой культуре лишь недавно; было установлено, что эта бактерия является синтрофной ассоциацией анаэробных спирохет и сульфидогенов, которая активно окисляет сульфид, поступающий из гидротермальных растворов и образуемый сульфидогенами, до элементной серы за счет перекисного механизма. Сопутствующими видами могут быть бесцветные серобактерии родов *Thiovolum* и *Beggiatoa*, а также тионовые бактерии. При достаточной освещенности в мате *Thiodendron* обнаруживается значительное количество фототрофных микроорганизмов: диатомей, цианобактерий, пурпурных и зеленых бактерий (табл. 2).

Важной характеристикой микробного мата является его продуктивность (см. табл. 1 и 2). Как уже отмечалось ранее, цианобактериальные бентосные сообщества наиболее продуктивные. За счет их деятельности может синтезироваться более 10

Таблица

Микробные маты с преобладанием фотосинтезирующих микроорганизмов

Местонахождение мата	Тип мата, глубина в м	Доминирующие (сопутствующие виды)	H ₂ S, мг/л	Т°	Фиксация CO ₂ , г/м ² в сутки		
					кислородный фотосинтез	темновая	хемосинтез
Бухта Кратерная о. Улишир Курьильские о-ва	Серно-пурпурный	Пурпурные <i>Thiocystis</i> , <i>Rhodobacter</i> , зеленые <i>Prosthecochloris</i> , тионо- вые, диатомей)	6-20	20-40	0,77	1,77	0,23
	Серно-диатомовый	Диатомей, пурпурные <i>Thiocystis</i> , тионовые <i>Thiothrix</i>	6,7	23	0	1,0	0,56
	0,1 0,5-1 1,5-2 4,5		0,12-1,0 1,4	15 15	0,2 0	0	0,6 0,14
Залив Пленги о-в Уэйл	Серно-диатомовый	Диатомей пурпурные <i>Thiocystis</i> тионовые	1,2	21,5	0,62	0,03	0,21
	4,0 7-8		следы	28,0	0,28	0	0,07

Микробные маты с преобладанием серобактерий рода *Thiodendron*

Местонахождение мата (глубина в м)	Сопутствующие виды	Тип мата (толщина)	Т°	H ₂ S	Фиксация CO ₂ , г/м ² в сутки		
					хемосинтез	кислородный фотосинтез	темновая бактериальный фотосинтез
Бухта Крайерная о. Ушишир Курильские о-ва 10	Тионовые, пурпурные <i>Rhodobacter</i>	Шаровидные скопления 2 см	12-30	следы	0,078	нет	нет
15	<i>Beggiatoa</i>	Тонкий, перфорированный	12-40	-	-	-	0,1
20	<i>Beggiatoa</i>	Шаровидные скопления 2 см	12-30	0,4-12	0,046	нет	нет
Бухта Матулин-Харбор Папуа Новая Гвинея 0,5-1,0	Тионовые, <i>Thiovolum Beggiatoa</i>	Рыхлый 0,2 см	30-40	нет	0,29	нет	нет
3	<i>Oscillatoria Thiocystis Rhodobacter Prothoeochloris</i> тионовые	Сплошной толстый 1-1,5 см	30-45	-	0,03	0,24	0,11
4	<i>Oscillatoria Beggiatoa Thiovolum</i>	Рыхлый 0,8-1 см	30-45	-	0,11	0,15	нет
Залив Пленги Новая Зеландия 4-7-8 м	Диатомовые <i>Beggiatoa Thiovolum Rhodobacter</i>	Рыхлый 0,1-0,4 см	21-28	следы	0	0,28-0,62	0,03
							0,07-0,21

г органического углерода на квадратный метр. Наши данные показали, что фотосинтез не является единственным продукционным процессом в изученных мелководных гидротермальных матах. Скорость фотосинтеза была значительной (1,94-0,15 г·С/м² в сутки) в серно-пурпурном, серно-диатомовом и *Thiodendron* матах, содержащих как окисленные, так и аноксигенные фототрофы. Интенсивность фотосинтеза зависела в основном от световых условий. Наряду с фотосинтезом были зарегистрированы высокие величины хемосинтеза, осуществляемого, главным образом, тионовыми бактериями родов *Thiomicrospira* и *Thiobacillus*. Можно предположить также участие в хемосинтетической продукции бесцветных серобактерий родов *Beggiatoa*, *Thiothrix* и *Thiovolum*. Величины хемосинтеза варьировали в широких пределах - от 0,56 до 0,03 г·С/м² в сутки. В наиболее мелководных матах *Thiodendron* хемосинтез был единственным продукционным процессом, ответственным за который были тионовые бактерии. Его величины не превышали 0,078 г·С/м² в сутки, что подтверждает неспособность к автотрофной фиксации углекислоты матаобразующей серобактерии. Очевидно, что скорость хемосинтеза зависела от интенсивности поступления сульфида и численности автотрофных тионовых бактерий. Тионовые бактерии вносили основной вклад в хемосинтез в водной толще бухты Крайерной [7] в районах наибольших гидротермальных проявлений, тогда как нитрифицирующие бактерии в большей мере участвовали в продукционных процессах в остальных частях акватории бухты и в поверхностном слое ила.

Тионовые и бесцветные серобактерии активно участвуют в круговороте серы, окисляя сульфид, тиосульфат и элементарную серу до сульфата или тетрагидрата. Показано, что *Thiodendron*, будучи гетеротрофом, окислял до 0,2 г·S/м² в сутки. Учитывая величины хемосинтетической фиксации углекислоты, можно заключить, что вклад тионовых бактерий в окисление серных соединений может быть значительно выше.

В заключение следует отметить, что в различных удаленных друг от друга районах Тихого океана на мелководе в местах проявления активной вулканической деятельности за счет поступления восстановленных соединений серы формируются специфические микробные сообщества, которые могут служить природными модельными системами, имитирующими условия существования органического мира в древнем океане. Характерно тесное соседство высокотемпературных и низкотемпературных сообществ, проявление окисленного и аноксигенного фотосинтеза и значительный вклад хемосинтеза в первичное продуцирование органического вещества. Во всех типах микробных матов биогеохимические процессы были сопряжены с интенсивными циклами серы и углерода. Учитывая, что гидротермальные растворы выносят повышенные концентрации солей железа, марганца, цинка, никеля, кремния, фосфора и других элементов, можно предположить важную роль планктонных и бентосных микробных сообществ в концентрации и рассивании этих элементов.