

CYANOBACTERIA IN THE BIOSPHERE

B. V. GROMOV

Data on the structure, physiology, and ecology of cyanobacteria are presented. Cyanobacteria appeared in the biosphere when life was emerging on the Earth. Being oxygen-producing organisms, cyanobacteria created oxygenic atmosphere in which plants and animals could appear; cyanobacteria were precursors to the chloroplasts of plant cell. The role of cyanobacteria in the life of modern biosphere is important as well.

Приведены данные о строении, физиологии и экологии цианобактерий. Цианобактерии появились в биосфере на заре развития жизни. Осуществляя оксигенный фотосинтез, цианобактерии создали атмосферу, содержащую кислород, что предопределило возможность появления растений и животных, они явились предшественниками хлоропластов растений. Значительна роль цианобактерий и в жизни современной биосферы.

ЦИАНОБАКТЕРИИ В БИОСФЕРЕ

Б. В. ГРОМОВ

Санкт-Петербургский государственный университет

Любые организмы, живущие на Земле, занимают определенное и уникальное место в составе биоценозов, незаменимы и заслуживают тщательного изучения. Однако роль некоторых групп в эволюции и существовании биосферы представляется особенно значительной. Такой группой, по данным современной науки, несомненно, являются цианобактерии, что и оправдывает появление настоящей статьи.

Цианобактерий раньше называли синезелеными водорослями. Это название широко используется и в настоящее время, особенно в ботанической литературе, где они рассматриваются как таксон высокого ранга – Отдел или Тип в системе низших растений. Впрочем, еще в прошлом веке и в начале нашего столетия некоторые ученые обращали внимание на несомненное сходство синезеленых водорослей и бактерий. Одним из значительнейших достижений биологии второй половины двадцатого столетия является установление того факта, что все живые организмы, имеющие клеточное строение, могут быть разделены на две четко различающиеся группы (надцарства) в соответствии с особенностями организации их клеток: прокариоты – безъядерные клетки (более древние и примитивные) и эукариоты, клетки которых устроены более сложно. Прокариотическая клетка лишена органелл, то есть хлоропластов и митохондрий, лишена окруженного оболочкой ядра, вообще дифференцированных внутриклеточных мембранных систем, вакуолей, лишена цитоскелета и митотического аппарата, ее хромосома устроена проще хромосом эукариот. К прокариотам относят бактерий и архей.

Синезеленые водоросли по характеру их клеточной организации вполне соответствуют грамотрицательным бактериям и представляют самостоятельную ветвь их эволюции, для цианобактерий характерна высокая морфологическая сложность и способность к осуществлению фотосинтеза с выделением молекулярного кислорода. Таким образом, термин “цианобактерии” вполне оправдан. Хотя цианобактерии с точки зрения формальной систематики не могут рассматриваться в качестве таксона высокого ранга, в эволюции жизни на Земле они сыграли особую роль, большое значение они имеют и в функционировании современной биосферы. Описано более 1500 видов синезеленых водорослей, среди них есть формы одноклеточные, размножающиеся делением, почкованием (рис. 1а) или дроблением клетки на ряд дочерних клеток (рис. 1б), формы колониальные и формы нитчатые (рис. 1г). Нити могут быть простые или ветвящиеся. Размеры клеток значительно варьируют: их диаметр у некоторых

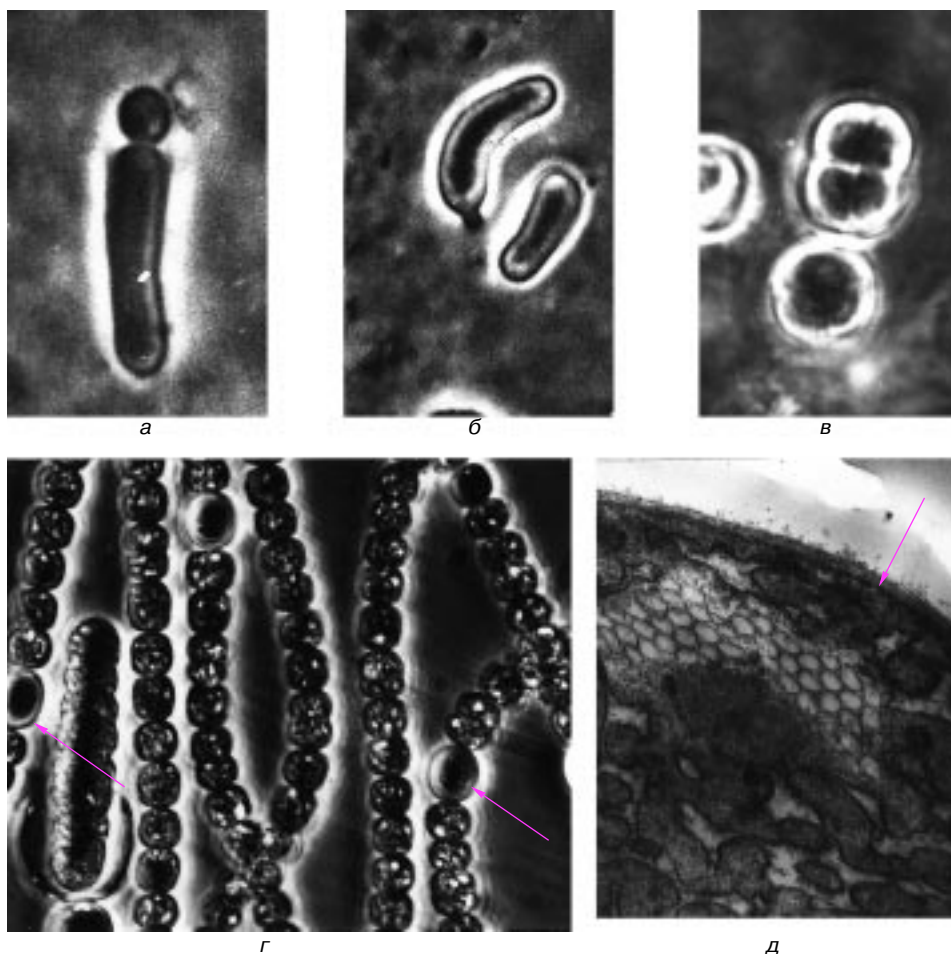


Рис. 1. Морфология и строение некоторых цианобактерий:

а – почкующаяся клетка *Chamaesiphon* sp. Фазово-контрастный микроскоп, $\times 1000$; *б* – клетки *Chaemosiphon* sp., у верхней клетки виден слизистый прикрепительный стебелек. Фазово-контрастный микроскоп, $\times 1000$; *в* – дробящаяся клетка *Mucosarcina*. Фазово-контрастный микроскоп, $\times 1000$; *г* – планктонная азотфиксирующая цианобактерия *Anabaena karakumica*. В клетках видны скопления газовых везикул (светлые точки), стрелкой обозначены гетероцисты, слева виден проросток, выходящий из остатка оболочки акинеты. Фазово-контрастный микроскоп, $\times 1000$; *д* – фотография ультратонкого среза клетки *A. karakumica*. Видны скопления газовых везикул и мембраны тилакоидов. Стрелкой показан плотный слой клеточной стенки. Электронный микроскоп, $\times 40000$.

видов может составлять доли микрометра, тогда как у других – десятки микрометров. Колонии цианобактерий или дерновинки, образованные нитчатыми формами, могут быть макроскопических размеров. Отдельные клетки или нити у некоторых цианобактерий способны ползать по плотному субстрату.

Клетка цианобактерии – типичная прокариотическая клетка. Она окружена клеточной стенкой грамотрицательного типа, то есть между двумя мембранами – плазмалеммой и внешней мембраной – находится слой плотного полимера (рис. 1д). Клеточные органеллы и ядро отсутствуют, нити ДНК расположены ближе к центру клетки в участках, выглядящих светлыми на срезах клеток (рис. 2). Фотосинтетический аппарат представлен двоянными

мембранами (рис. 2), их называют тилакоидами. Количество тилакоидов и характер их расположения в клетке различны у разных видов. На поверхности тилакоидов расположены фикобилисомы – структуры, улавливающие фотоны и передающие их реакционным центрам фотосинтетического аппарата. Клетка содержит также полиэдральные тела или карбоксисомы (рис. 2), образованные молекулами ключевого фермента фотосинтеза рибулозодифосфаткарбоксилазы. В клетках цианобактерий, живущих в воде в планктоне, обычно присутствуют газовые везикулы. Они выглядят как шестигранники на поперечном срезе (рис. 1д), а на продольном имеют вид ромба. Газовые везикулы образуют более или менее крупные скопления (рис. 1д), в световом

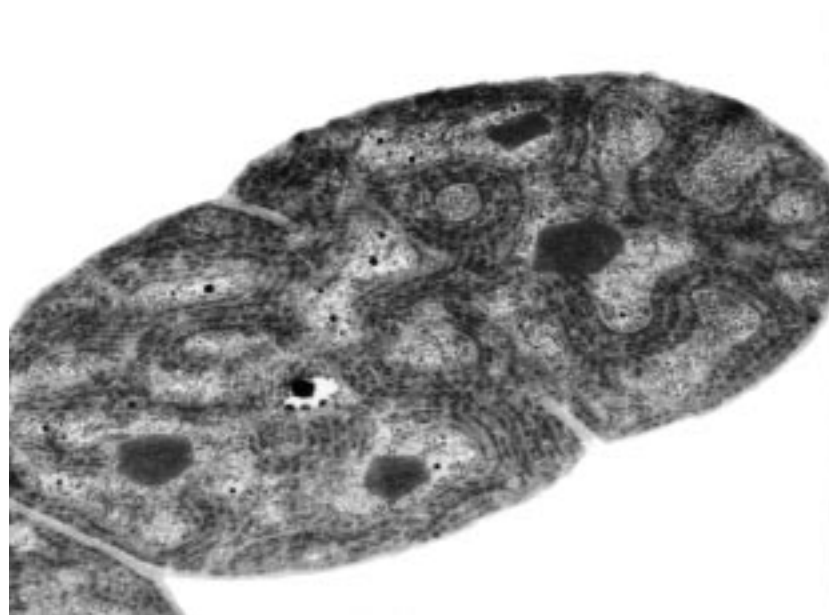


Рис. 2. Фотография ультратонкого среза клетки *Nostoc* sp. Видны тилакоиды – мембраны фотосинтетического аппарата с находящимися на их поверхности фикобилисомами. Электронный микроскоп, $\times 20000$.

микроскопе они выглядят как светлые сверкающие зерна (рис. 1з). Газовые везикулы содержат газ и придают клеткам лучшую плавучесть. Следует отметить, что газовые везикулы обнаруживаются только у прокариот.

Некоторые цианобактерии способны к клеточной дифференцировке – образованию специализированных клеток. Это могут быть акинеты, представляющие собой крупные покоящиеся клетки с утолщенной оболочкой. Акинеты образуют многие планктонные нитчатые цианобактерии. В условиях умеренного климата некоторые планктонные цианобактерии при похолодании образуют акинеты, которые опускаются на дно водоемов, где перезимовывают, а весной прорастают, и молодые снабженные газовыми везикулами клетки всплывают к поверхности водоема, к свету. Впрочем, акинеты – не только средство перезимовки, они предназначены для сохранения организма в различных неблагоприятных условиях.

Цианобактерии – фототрофные прокариоты, использующие для своей жизнедеятельности энергию света, причем они осуществляют кислородный фотосинтез, то есть синтезируют органическое вещество из углекислого газа и воды, при этом освобождается молекулярный кислород. Это единственные прокариоты, способные к кислородному фотосинтезу. Цианобактерии содержат хлорофилл *a* растительного типа и водорастворимые фикобилиновые пигменты: голубые – фикоцианины и красные – фикоэритрины. Эти пигменты находятся в фикобилисомах.

Большинство цианобактерий – облигатные фототрофы, неспособные к жизни в темноте за счет

органического субстрата, хотя есть и исключения. Среди цианобактерий много форм, способных к азотфиксации. Под азотфиксацией понимают возможность использования организмом молекулярного азота, который содержится в огромном количестве в атмосфере. Почему-то никакие эукариоты не обладают способностью к азотфиксации, это привилегия некоторых прокариот. Азотфиксация связана с активностью ферментного комплекса нитрогеназы. При этом происходит восстановление азота до аммиака, затем образуются азотсодержащие органические молекулы. Это сугубо восстановительный процесс, в присутствии молекулярного кислорода нитрогеназа инактивируется. Между тем, цианобактерии живут в присутствии молекулярного кислорода, более того, они его образуют. Поэтому формы цианобактерий, способные к азотфиксации, должны как-то защитить свой фермент от кислорода. Некоторые виды решают эту проблему таким образом, что фиксация азота у них происходит при отсутствии фотосинтеза, в ночное время, или существует эндогенный ритм чередования фотосинтеза и азотфиксации. Так обстоит дело, например, у морской планктонной цианобактерии *Trichodesmium*, массы которой населяют теплые моря и океаны и фиксация азота которой имеет огромное значение для жизни океана. У других цианобактерий азотфиксация происходит в специализированных клетках – гетероцистах. Гетероцисты обладают дополнительными слоями оболочки, защищающими их от проникновения кислорода извне. В гетероцистах не идет процесс фотосинтеза с образованием кислорода, зато активно идет процесс азотфиксации. Образующиеся соединения

связанного азота передаются соседним вегетативным клеткам через микроплазмодесмы, а от них поступает органический субстрат, необходимый для фиксации азота. Гетероцисты обычно неспособны к росту и делению и со временем отмирают, их единственная функция — фиксация азота. Таким образом, это единственный пример прокариотического многоклеточного организма, так как происходит разделение функций между разными клетками. Это тоже уникальная особенность цианобактерий.

Различные виды цианобактерий обладают разнообразными адаптационными механизмами, определяющими успешное развитие их в тех или иных условиях окружающей среды. Некоторые формы *Scytonema*, например, образуют пигмент, концентрирующийся на поверхности клетки и эффективно защищающий ее от ультрафиолетовых лучей, что определяет возможность развития этой цианобактерии при прямом солнечном освещении.

Некоторые цианобактерии синтезируют сидерофоры — вещества, связывающие ионы железа и делающие их доступными для бактерии. Другие, развивающиеся в прибрежной зоне водоемов, синтезируют сурфактанты — поверхностно-активные соединения. При волнении вода у берега становится мутной за счет взвешенных частиц песка и детрита. В присутствии сурфактанта частички слипаются и оседают на дно, вода становится прозрачной и цианобактерии получают достаточно света. Многие цианобактерии синтезируют биологически активные вещества. Это могут быть антибиотики с гербицидной активностью, препятствующие росту других цианобактерий, водорослей и высших растений (рис. 3). Значение способности к синтезу таких веществ при конкуренции в природе очевидна. Было бы крайне желательным производство таких гербицидов промышленностью, поскольку они экологически безопасны и не токсичны для человека и животных. Реже цианобактерии образуют антибиотики, активные против грибов и гетеротрофных бактерий (рис. 4). Приспособительное значение таких антибиотиков менее очевидно, но следует отметить, что существуют грибы и бактерии, паразитирующие на цианобактериях.

К сожалению, довольно многочисленные цианобактерии образуют токсины, губительные для животных и человека. Это представители родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria* и др. Способность к образованию яда не видовой признак, а свойство штамма или клона, то есть здесь наблюдаются внутривидовые различия. Яды образуют главным образом планктонные формы. Токсины бывают двух типов — нейротоксины или гепатотоксины. Первые представляют собой алкалоиды, действующие на нервную систему. Цианобактерии, образующие нейротоксины, встречаются относительно редко. Гепатотоксины — это циклические гепто- или пентапептиды (то есть ко-



Рис. 3. Угнетение роста зеленых водорослей на поверхности среды в чашке Петри гербицидом, образованным цианобактерией (гербицидом пропитана бумага, положенная на поверхность среды).



Рис. 4. Угнетение грибка и рост зеленых водорослей на поверхности среды вокруг бумаги, пропитанной антибиотиком, образованным цианобактерией.

роткие цепи белковой природы, составленные пятью или шестью аминокислотами), содержащие необычные аминокислоты. К настоящему времени описано множество разновидностей таких пептидов, различающихся структурой и степенью токсичности. Гепатотоксин, попавший в организм животного, вызывает разрушение печени, и через несколько часов наступает смерть. Низкие дозы яда вызывают развитие рака. Случаи гибели людей от гепатоток-

синов цианобактерий в литературе не описаны, но представляется совершенно очевидным, что некоторые люди, умершие от рака печени, убиты цианобактериями. Токсины находятся в клетках цианобактерий и только после их разрушения выходят в воду. Они весьма устойчивы и не разрушаются при хлорировании воды, токсины сохраняются и в сухих клетках. Если вы вынуждены иметь дело с водой, содержащей взвесь цианобактерий, лучше не контактировать с такой водой, особенно нужно избегать попадания воды в глаза. Для питья необходимо использовать только отфильтрованную и тщательно прокипяченную воду. При кипячении яды разрушаются.

Среди цианобактерий есть формы, способные к участию в симбиотических ассоциациях. Около 8% лишайников содержат в качестве фикобионта цианобактерии, которые могут иметь различное систематическое положение. Цианобактерии поставляют грибу, входящему в состав лишайника, продукты фотосинтеза и, если это азотфиксирующие формы, — соединения связанного азота, так что смысл ассоциации для гриба понятен. Какую пользу извлекают из симбиоза цианобактерии, непонятно.

Азотфиксирующие представители родов *Nostoc* и *Anabaena* могут быть симбионтами некоторых мхов, имеющих на листьях наполненные слизью полости, в которые цианобактерии проникают и там поселяются. Известен единственный случай симбиоза цианобактерий с папоротником — это тропический папоротник *Azolla* и цианобактерия *Anabaena*, которая поселяется в специальных полостях на листьях папоротника и за счет азотфиксации может обеспечить азотом как свое развитие, так и рост папоротника. Цианобактерии из родов *Nostoc* или *Anabaena* образуют клубеньки на корнях некоторых цикадовых, причем клубеньки образуются только около поверхности земли, так что цианобактерии могут осуществлять фотосинтез. *Nostoc* образует клубеньки на листьях или стеблях некоторых видов *Gunnera* — покрытосеменного растения, обитающего в южном полушарии. В данном случае развитие цианобактерий происходит внутри клеток растения-хозяина. В морской среде известны случаи симбиоза цианобактерий и губок или асцидий. Цианобактерии живут внутри клеток некоторых водорослей и жгутиконосцев. В этом случае симбиоз может быть облигатным, то есть обязательным, цианобактерии уже не могут жить самостоятельно, и тогда их называют цианеллами. Цианелла — это нечто среднее между цианобактерией и клеточной органеллой. В эволюции биосферы способность цианобактерий к симбиозу имела чрезвычайно большое значение.

Как принято считать, прокариоты, в том числе и цианобактерии, появились на Земле в самом начале существования биосферы. Никто не знает, от кого произошли бактерии, поэтому создаются разные

мифы, например, что бактерии занесены на Землю разумными существами для эксперимента, или что бактерии разносятся кометами и т.п. Но большинство ученых считают, что бактерии произошли от более примитивных организмов, природа которых пока неизвестна. Большое значение для формирования наших представлений об эволюции жизни на Земле имели успехи палеомикробиологии, развитие которой началось в 50-е годы нашего столетия. Давно было известно, что в осадочных породах можно обнаружить окаменевшие остатки древних растений и животных, однако клетки прокариот даже если там и присутствуют, достоверно не могут быть идентифицированы. Это действительно справедливо для известняков, песчаников, каменного угля и т.п. Но оказалось, что мумифицированные клетки прокариот можно обнаружить в теле осадочной породы кремня. Для этого нужно изготовить очень тонкую и потому прозрачную пластинку кремня, что не представляет особых затруднений. При микроскопировании таких пластинок можно обнаружить колонии и нити, совершенно идентичные колониям и нитям современных цианобактерий. Остатки цианобактерий обнаружены в кремнях, взятых на разных континентах и имеющих разный возраст. Наиболее древними были кремни из Австралии, возраст которых около 3500 миллионов лет, более древние осадочные породы просто не были найдены. В этих кремнях присутствуют 7 различных морфологических типов (видов) прокариот, то есть уже тогда существовали разнообразные, с довольно сложной морфологией прокариоты, похожие на цианобактерии. Ископаемые цианобактерии найдены и в кремнях, взятых на Урале и в других районах страны. Присутствие цианобактерий в древнейших отложениях само по себе удивительно, но это еще означает, что в то время в земной атмосфере уже присутствовал кислород. Существование цианобактерий в докембрии подтверждается и другого типа ископаемыми. Это строматолиты. В наше время строматолиты образуют сообщества нитчатых цианобактерий, развивающиеся в толстых пленках — матах в условиях солонowodных мелководий, например на побережье Австралии. На пленке постепенно нарастает слой кальцита, нити бактерий отмирают или переползают наверх. Постепенно образуется слоистая структура — строматолит. Строматолиты имеют характерное строение и форму, иногда кальцит здесь замещается кремнем. Подобные строматолиты обнаруживают и в докембрийских отложениях. То, что цианобактерии образовывали кислород уже в самые начальные периоды развития жизни на Земле, представляется спорным. Не подлежит, однако, сомнению, что именно деятельность цианобактерий постепенно обеспечила формирование кислородной атмосферы, в условиях которой стало возможным возникновение растений и животных. Считают, что прокариоты появились на Земле 3 — 4 млрд. лет тому назад, тогда как эукариоты, по раз-

ным расчетам, только 2,5 – 1,5 млрд. лет тому назад. Приблизительно к этому времени (1,2 – 1,4 млрд. лет тому назад) за счет деятельности цианобактерий содержание кислорода в атмосфере достигло примерно 0,2% (в современной атмосфере 21%). В дальнейшем кислород накапливался за счет активности не только цианобактерий, но и появившихся к этому времени растений; около 440 млн. лет тому назад в нижнем силуре в атмосфере было уже около 2% кислорода, что определило вспышку эволюции аэробных эукариот. Роль цианобактерий, однако, не исчерпывается их влиянием на состав атмосферы, они явились предшественниками хлоропластов растений. Данные молекулярной биологии с несомненностью свидетельствуют о том, что при возникновении эукариотической клетки большое значение имело превращение симбиотических прокариот в клеточные органеллы. Получено много доказательств того, что хлоропласты растительных клеток образовались из симбионтов – древних цианобактерий. Таким образом, в процессе эволюции биосферы цианобактерии не только создали условия, необходимые для возникновения и жизни эукариот – кислородную атмосферу, но также явились предками хлоропластов растений, а без растений не возникли бы и животные, в том числе и человек. Поэтому утверждение об исключительности цианобактерий как группы живых организмов, высказанное в начале статьи, представляется вполне оправданным.

Вероятно, каждый человек когда-нибудь обращал внимание на слизистые темно-зеленые, иногда почти черные, налеты или корочки на поверхности влажной земли, на поверхности камней и т.п., так же, как и на появление синезеленой или бурой взвеси частиц в озерной воде. Но мало кто знает, что это массы цианобактерий. Цианобактерии в современной биосфере распространены повсеместно. Они отсутствуют только в очень кислых средах, на моховых болотах, в кислых сернистых источниках, хотя некоторые формы могут жить даже при pH4. Конечно, как правило, их присутствие нельзя определить невооруженным глазом. Цианобактерии являются пионерами при освоении минерального субстрата, например лавы после извержения вулкана, или просто поверхности скал. Осуществляя фотосинтез, они обогащают субстрат органическим веществом, а за счет азотфиксации накапливают соединения связанного азота, необходимого для роста растений. Некоторые редкие формы могут жить в пещерах при ничтожном освещении, иногда вокруг их нитей откладывается кальцит и тогда образуются своеобразные живые сталактиты. Цианобактерии участвуют в почвообразовательном процессе и составляют обязательный компонент сообщества почвенных микроорганизмов. Особенно много цианобактерий бывает в почвах рисовников. Азотфиксирующие виды обогащают почву азотом и делают ее более плодородной.

Любые пресные или солоноводные водоемы населены цианобактериями. Цианобактерии находятся на поверхности донных отложений, на поверхности растений и в планктоне. Цианобактерии служат пищей для водных животных и таким образом вносят свой вклад в продуктивность водоемов. Азотфиксирующие виды обогащают воду связанным азотом. При создании определенных условий, однако, происходит массовое развитие цианобактерий – цветение водоема. Накапливается огромная биомасса цианобактерий, которые скоро отмирают и начинается их гниение. Из воды исчезает кислород, появляются продукты гниения и среда становится непригодной для жизни водных организмов, в том числе и рыб.

По данным мировой статистики, примерно в 40 – 50% случаев цветения происходит развитие токсигенных цианобактерий и в воде присутствуют токсины, природа которых уже была описана. Такая вода опасна для животных. Еще в 1878 году в журнале “Nature” была опубликована статья, в которой сообщалось о гибели лошадей, свиней, собак из-за потребления воды из водоема, в котором наблюдалось массовое развитие синезеленых водорослей. В дальнейшем подобные случаи наблюдали время от времени, но теперь развитие токсигенных цианобактерий приобретает глобальный характер, что связано с усилением антропогенного загрязнения водоемов. В качестве национальной проблемы рассматривают токсичные цветения озер в Англии, Финляндии, Норвегии; здесь созданы специальные центры для их изучения и контроля. Мы наблюдали развитие токсигенных цианобактерий в ряде озер Карелии и в Невской Губе. Один миллиграмм биомассы цианобактерий из красивейшего карельского озера оказался смертельным для белой мыши при парентеральном введении. По нашим наблюдениям, количество цианобактерий в воде Ладожского озера уже велико и все более увеличивается. Пока нет данных о развитии здесь токсигенных форм, однако такая возможность реальна. Цветение Ладожского озера, связанное с развитием токсигенных цианобактерий, сильно затруднило бы снабжение Санкт-Петербурга питьевой водой. Опасность массового развития токсигенных цианобактерий здесь вполне реальна.

Среди пресноводных цианобактерий есть формы термофильные, то есть растущие при высоких температурах. Верхний температурный предел для них +74°C. Термофильные цианобактерии обитают в горячих источниках, которые имеются на всех континентах, в особенности в районах вулканической активности. У нас много горячих источников на Дальнем Востоке, здесь можно обнаружить обильное развитие цианобактерий, образующих мощные темно-зеленые налеты. Среди термофильных цианобактерий есть одноклеточные и нитчатые. Цианобактерии населяют моря и океаны. Они развиваются в планктоне, особенно в наннопланктоне, то

есть среди самых мелких форм. Мелкие одноклеточные, окрашенные в красноватый цвет и способные к эффективному использованию зеленого света цианобактерии встречаются на значительных глубинах. Их активность – важный элемент, обеспечивающий продуктивность океана. В тропических районах нередко наблюдается массовое развитие азотфиксирующей нитчатой цианобактерии *Trichodesmium*. В условиях северных морей происходит массовое развитие другой нитчатой цианобактерии – *Nodularia spumigena*. Эта цианобактерия также фиксирует азот, но, кроме того, она образует гепатотоксин, поэтому ее массовое развитие в Балтийском море вызывает большое беспокойство в странах Балтии. В условиях морской среды цианобактерии развиваются также на дне, на поверхности различных предметов и организмов. Существуют эндолитические виды, пробуравливающие отверстия в известняках или в раковинах моллюсков и живущие в образующихся норках.

Цианобактерии характеризуются исключительной высокой приспособляемостью, в том числе и к крайне неблагоприятным условиям существования. В засушливых районах цианобактерии, прежде всего виды *Nostoc*, при наличии минимума влаги образуют налеты на поверхности почвы, после подсыхания в виде хрупких корочек они сохраняются длительное время, вновь оживая при увлажнении. Но особенно интересны цианобактерии, развивающиеся в так называемых криптоэндолитических сообществах (“крипто” – “скрытый”). Криптоэндолитические сообщества обнаружены как в холодных сухих пустынях Антарктиды, так и в горячих сухих пустынях, например в пустыне Негев в Израиле. В этом случае развитие организмов происходит в порах пористой породы или в полостях, образовавшихся в плотной породе в результате процессов выветривания. Поверхность камня покрыта тонкой минеральной пленкой, образовавшейся в результате физико-химических процессов. Полости, в которых оказываются микроорганизмы, также имеют микроскопические размеры, они полностью или почти полностью изолированы от окружающей среды. Микроорганизмы оказываются защищенными от внешних не-

благоприятных факторов, но, вместе с тем, они изолированы и от источников пищи. Энергетически такие сообщества зависят от солнечного света, круговорот элементов в них может быть почти замкнут, обмен с окружающей средой минимален. Жизнь здесь едва теплится. В состав криптоэндолитических сообществ входят лишайники и цианобактерии.

Цианобактерии должны рассматриваться как важнейший элемент биосферы. Они были связаны с биосферой уже на самых начальных этапах ее развития, оказали решающее влияние на эволюцию земной атмосферы и эволюцию живых организмов, они обнаруживаются и у того предела, где жизнь кончается. В современной биосфере цианобактерии распространены повсеместно. Развиваясь в составе наземных, пресноводных или морских сообществ, цианобактерии увеличивают уровень их продуктивности. Вместе с тем, массовое развитие цианобактерий может представлять угрозу для жизни животных и человека, поскольку некоторые формы способны к образованию сильных ядов, а постоянно возрастающее антропогенное загрязнение природы способствует массовому развитию таких форм.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М.: Советская наука, 1953.
2. Громов Б.В. Ультраструктура синезеленых водорослей. Л.: Наука, 1976.
3. Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии. М.: Наука, 1979.

* * *

Борис Васильевич Громов, член-корреспондент РАН, профессор, зав. кафедрой микробиологии Санкт-Петербургского университета. Автор более 200 работ, в том числе 2 монографий и 3 учебных пособий. Круг интересов – биология и экология микроорганизмов, преимущественно фототрофных.