

СВ
ИВВВ

**БИОЛОГИЯ
И
СИСТЕМАТИКА
НИЗШИХ
ОРГАНИЗМОВ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ТРУДЫ, вып. 35 (38)

БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА НИЗШИХ ОРГАНИЗМОВ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

АН СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
СИСТЕМАТИКА

Книга содержит статьи сотрудников Лаборатории биологии низших организмов Института биологии внутренних вод АН СССР. Вместе с недавно вышедшими из печати сборниками „Влияние фенола на гидробионтов“, „Антропогенные факторы в жизни водоемов“, „Биология, морфология и систематика водных организмов“ она дает представление о направлении работы лаборатории.

Как и в предыдущих сборниках, в издании нашло отражение стремление сочетать методы полевых исследований с экспериментами в лаборатории. Большое внимание уделяется систематическому составу изученных организмов. При этом широко используются электронно-микроскопические исследования.

Сборник рассчитан на гидробиологов, экологов, биологов широкого профиля.

Ответственный редактор

М.М. КАМШИЛОВ

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ БЕСЦВЕТНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ ОТРЯДА VICOSOECIDA GRASSÉ ET DEFLANDRE (ZOOMASTIGOPHOREA, PROTOZOA)

Организмы, входящие в эту группу, обладают своеобразным черт, резко отличающих их от других зоофлагеллят. Хотя число видов, известных на сегодня, невелико (примерно 30), особенности этих жгутиконосцев позволяют выделить их в отряд.

Vicosoecida – живущие в домиках бесцветные жгутиконосцы, с двумя жгутиками, один из которых прикрепляет организм ко дну домика, другой свободен. Оба жгутика сократимы. На переднем конце тела протоплазматический губовидный вырост, воспринимающий пищу. Особенность группы заключается прежде всего в существовании жгутикового аппарата, характерного для *Bodonidea* Holl. Домики напоминают таковые хризифитовых водорослей (конвергенция?) или *Choanoflagellida* Kent. Известны как пресноводные, так и морские формы.

Среди *Vicosoecida* есть формы одиночные и колониальные, свободноплавающие и прикрепленные, с домиками прозрачными, бесцветными или окрашенными, с четкими кольцевыми структурами. Ряд авторов [14, 26], используя эти признаки, выделяет в отряде четыре рода 1) *Vicosoeca* (Clark) Stein – одиночные прикрепленные организмы, с прозрачными и тонкостенными домиками; 2) *Codomonas* Lackey – одиночные свободноплавающие планктонные жгутиконосцы, стенки домиков толстые, часто с кольцевыми структурами, окрашенные; 3) *Poteriodendron* Stein – колониальные древовидной формы организмы, прикрепленные; 4) *Stephanocodon* Pascher – колониальные свободноплавающие жгутиконосцы, колонии лучевидной формы. Однако при более близком знакомстве с данной группой организмов обнаруживается, что перечисленные признаки непостоянны. Так, могут возникать временные колонии, а если брать за основной родовой признак структуру домика, как это делает Фотт [11], то неясностей возникает еще больше. Домик бывает окрашенным и бесцветным, что, очевидно, связано с присутствием солей железа в воде. Кольцевые структуры разной степени выраженности. В работе Кристиансена [17] по ультраструктуре домика *V. crystallina* показано, что даже форма с совершенно прозрачным и однородным домиком при

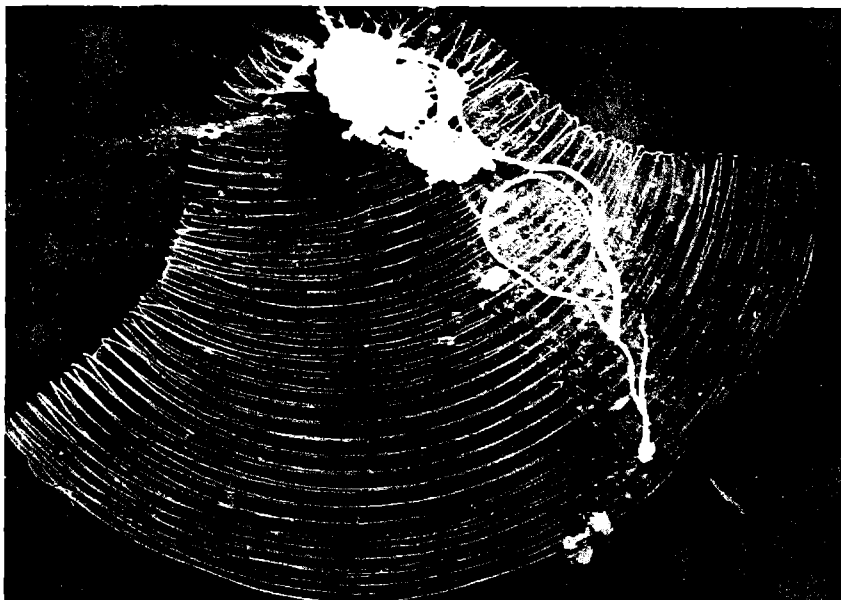


Рис. 1. Структура домика *Bicosoeca crystallina*, $\times 3200$ (по Кристиансену).

наблюдении в световом микроскопе имеет четкие кольцевые структуры (рис. 1, 2). То же обнаружил Миньон [24] у *B. kerneri* и *B. lacustris*. Все представители отряда, возможно, обладают подобными структурами, но неодинаково развитыми. В настоящее время мы еще очень мало знаем об индивидуальной изменчивости домиков и их экологических вариациях. При всем их разнообразии строение самих клеток у всех указанных форм чрезвычайно единообразно.

На основании вышеизложенного мы считаем, как и Буррелли [5], целесообразным сохранить все известные формы в одном роде *Bicosoeca*.

Буррелли предлагает выделить в роде четыре секции, не вкладывая в них какого-либо систематического смысла: 1) *Eubicosoeca* — одиночные прикрепленные формы; 2) *Codomonas* — одиночные свободноплавающие формы; 3) *Stephanocodon* — колониальные планктонные формы; 4) *Poteriodendron* — колониальные прикрепленные формы.

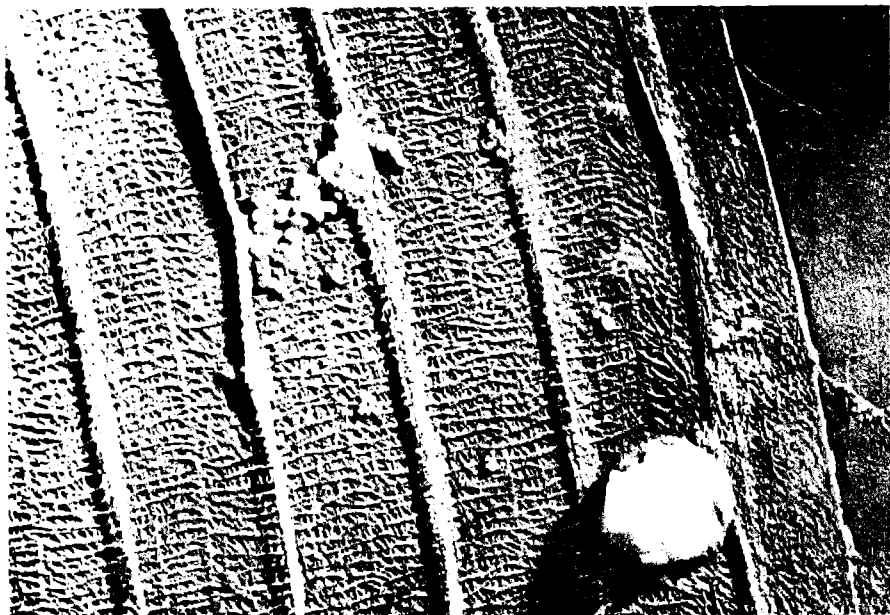


Рис. 2. Ультраструктура стенки домика *Bicosoeca crystallina*, $\times 37000$. (по Кристиансену).

Род *Bicosoeca* (Clark) Stein, 1878.

Clark, 1868:309 (*Bikosoeca*); Stein, 1878, taf. XI, fig. 12-21 (*Bicosoeca*), taf. LIV, fig. 6-9 (*Poteriodendron*); Lackey, 1939:140 (*Codomonas*); Pascher, 1942:107 (*Stephanocodon*, *Codonodendron*).

Бесцветные жгутиконосцы, сидящие в домиках, разной формы — одиночные или колониальные, свободноплавающие или прикрепленные. Клетка имеет два сократимых жгутика. Задний или фиксирующий жгутик прикрепляет тело ко дну домика, передний (апикальный) несет двигательную функцию. Домики прозрачные или окрашенные в желтовато-коричневый цвет. У целого ряда представителей они с четко выраженной кольцевой исчерченностью, хорошо видимой в световой микроскоп. У прикрепленных форм домики со стебельком или без него. Апикальный жгутик обычно длинный. Для всех жгутиконосцев характерно постоянное образование протоплазматической губы, принимающей участие в питании. Бактериотрофы, не исключена возможность, осмотротрофного питания. Размножаются продольным делением надвое. Цисты известны только для одного вида — *B. mitra*. Пресноводные и морские организмы.

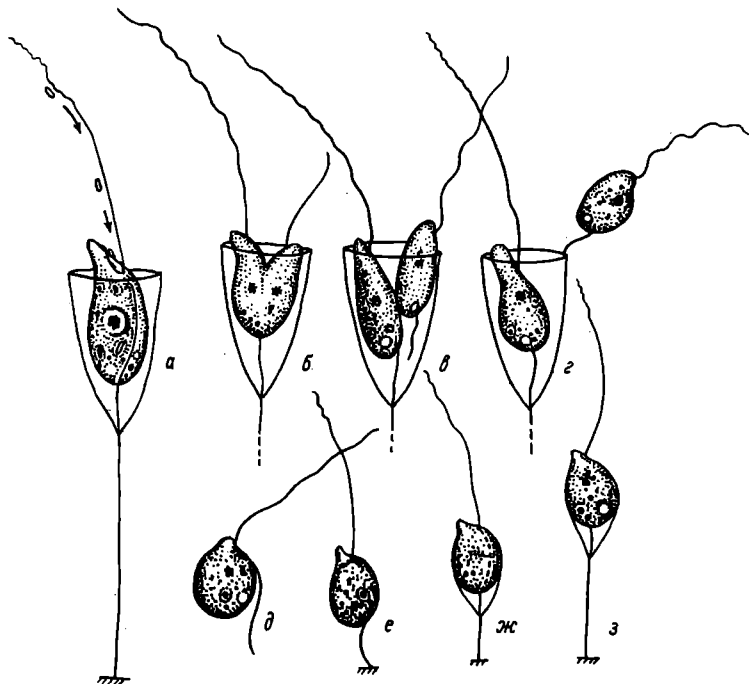


Рис. 3. *Bicosoecca conica*.

а - взрослая питающаяся особь, б - начало деления, в - завершение деления, г - выход дочерней клетки из домика, д - плавающая особь, е - клетка, прикрепившаяся к субстрату (через 30 мин. после выхода из домика), ж, з - фазы формирования домика (через 1-1.5 ч после прикрепления к субстрату).

Представители этого рода имеют всесветное распространение, отмечены во многих водоемах Зап. Европы [5, 7, 8, 25], Сев. Америки [18, 19], Австралии [29], в Тихом и Атлантическом океанах [19], в Черном море [35]. Пресноводные виды предпочитают олиго- β -мезосапробные водоемы, из них прикрепленные используют часто в качестве субстрата диатомовые водоросли, высшую водную растительность, встречаются на детрите и представителях зоопланктона. В Советском Союзе первое указание о нахождении данных организмов и одновременно первое и единственное описание нового вида *B. planctonica* в 1931 г. принадлежит И.А. Киселеву [16]. Вид обнаружен в прудах Петергофа и Бухары. В последующие годы эта группа простейших не изучалась. Несколько лет назад такие работы были предприняты Лабораторией биологии низших организмов Института биологии внутренних вод АН СССР. Обследовались водохранилища Волги от Калинина до

Астрахани, Кама, водоемы Ярославской обл. Во всех этих водоемах представители *Vicosoeca* оказались среди зоофлагеллят планктона одной из ведущих групп [1, 2]. В некоторые сезоны, особенно осенью, они достигают значительной численности, до 500 тыс. экз./л, с биомассой 0.037 мг/л, что в процентном отношении составляет почти половину всех зоофлагеллят планктона (данные для Иваньковского водохранилища).

Более детально строение *Vicosoeca* можно рассмотреть на примере *V. conica* Lemm., одном из обычных обитателей стоячих водоемов и аквариумов, часто встречающемся в обрастаниях (рис. 3).

Яйцевидное или овальное тело жгутиконосца находится в коническом, прозрачном, с нежными стенками домике, сидящем на длинном, несократимом стебельке. Тело клетки прикреплено ко дну домика сократимым жгутиком. Двигательный жгутик в несколько раз длиннее клетки. Оба жгутика начинаются вблизи ядра и выходят слегка дорсально от апикальной части клетки. Задний жгутик плотно прилегает к телу по всей длине и расположен в клеточной борозде. При раздражении фиксирующий жгутик сокращается и вытягивает клетку из домика, сама клетка при этом также сокращается. В спокойном состоянии жгутики распрямляются, тело жгутиконосца приближается к устью домика и образует на переднем конце протоплазматическую губу, часто высовывающуюся из домика. В таком состоянии апикальная часть клетки и губа выглядят заметно светлее остального тела, протоплазма здесь однородная и почти негранулированная. Ядро с крупным ядрышком в центре клетки, сократительная вакуоль в ее базальной части. В протоплазме, особенно в нижней половине клетки, расположены пищеварительные вакуоли и гранулярные включения.

Питается жгутиконосец бактериями, являясь своего рода седиментатором. Двигательный жгутик создает ток воды, подгоняющий пищу к апикальной части клетки. Губа вытянута в направлении тока воды. Приносимые бактерии прилипают к этому образованию и переводятся внутрь клетки. Сразу же начинает образовываться пищеварительная вакуоль, опускающаяся в нижний участок клетки.

Размножается *V. conica* продольным делением надвое. Процесс ядерного деления и цитологической перестройки клетки не изучен. Обычно (рис. 3) перед началом деления в апикальной части клетки намечается легкое раздвоение тела. Затем образуется клетка с двумя верхними концами, несущими жгутики. Постепенно разделение продвигается к базальной части клетки и довольно быстро завершается. Весь процесс длится около часа. Одна из особей остается в домике, другая его покидает. Иногда особь, покидающая домик, некоторое время остается прикрепленной к его краю задним жгутиком (таким путем, видимо, идет и образование колоний). Голая монада плавает медленно, прямолинейно, вращаясь вокруг продольной оси, и имеет вид *Bodo* или *Pseudobodo*. Довольно быстро она садится на субстрат, прикрепляясь жгутиком, и начина-

ет питаться и строить домик. Сам процесс его построения проследить трудно, он начинается в месте контакта базальной части тела и фиксирующего жгутика. Через 1–1.5 часа после прикрепления уже заметен небольшой прозрачный конус у основания клетки. Фиксирующий жгутик принимает участие в формировании стебелька домика. Ясно видно, что он увеличивается в длину, но часть его, оставшаяся снаружи, теряет способность сокращаться и превращается в довольно жесткую трубчатую структуру.

Предлагаемый определитель составлен на основании данных световой микроскопии. Недавние первые работы по ультратонкой структуре *Vicosoeca* [4, 17, 24] принесли новые сведения по строению некоторых видов, но в настоящее время они еще не могут быть использованы ни для уточнения системы этих организмов, ни для создания определителей. Безусловно, расширение электронномикроскопических исследований в СССР со световой микроскопией, а также изучение изменчивости *Vicosoecida* внесут дополнения и изменения в систему и позволят решить проблему их родства с другими флагеллятами.

Определительная таблица видов

- | | |
|---|---|
| 1. Одиночные организмы | 2 |
| - Клетки собраны в колонии | 22 |
| 2. Свободноплавающие | 3 |
| - Прикрепленные (на водорослях, высших водных растениях и т.п.) | 15 |
| 3. Домик без видимых структур | 4 |
| - Домик с четкой кольцевой поперечной исчерченностью, бесцветный или коричневый | 9 |
| 4. Домик бесцветный или желтоватый, часто с приклеившимися к стенкам посторонними частицами | 5 |
| - Домик темно-коричневый, в виде амфоры, с сильно раздутой средней частью и суженным в шейку устьем, 9–12 мкм длины | 1. <u><i>B. urceolata</i></u> (стр. 10) |
| 5. Домик цилиндрический или близкой формы | 6 |
| - Домик иной формы | 7 |
| 6. Домик цилиндрический, с основанием, сходящим на конус, 15–16 (20) мкм длины, 7–8 мкм ширины | 2. <u><i>B. cylindrica</i></u> (стр. 11) |
| - Основание закруглено, устье слегка раскрыто, 28 мкм длины; морской вид | 3. <u><i>B. pontica</i></u> (стр. 11) |
| 7. Домик в виде конической воронки, с широко раскрытым устьем, 20–40 мкм длины, 19–57 мкм ширины | 4. <u><i>B. crystallina</i></u> (стр. 11) |
| - Домик колокольчиковидный или чашевидный | 8 |
| 8. Домик колокольчиковидный, с расширенным устьем, 25–35 мкм длины, ширина 11–15 мкм, в средней части – 11–21 мкм | |

- 5. B. campanulata (стр. 13)
- Домик в виде неправильной чашечки, с широко раскрытым устьем, с волнистыми краями, длины 7-8 мкм, ширина в базальной части 5-6 мкм, в устье - 8-10 мкм 6. B. paropsis (стр. 13)
 - 9. Домик колокольчиковидный или в виде конической воронки ... 10
 - Домик иной формы 11
 - 10. Домик коричневатого цвета, 11-14 мкм длины, стенки истонченные. Сократительная вакуоль в базальной части клетки 7. B. planctonica (стр. 15)
 - Домик бесцветный, с нежной кольцевой исчерченностью, 14-17 мкм длины. Сократительная вакуоль в передней части клетки 8. B. annulata (стр. 15)
 - 11. Домик цилиндрический, колпаковидный или близкой формы .. 12
 - Домик в виде амфоры или близкой формы 14
 - 12. Домик в виде неправильного цилиндра, с волнистым контуром стенок и скошенным задним концом, 13-14 мкм длины, 7-7.5 мкм ширины 9. B. fotti (стр. 16)
 - Домик в виде колпака или трубы 13
 - 13. Домик в виде колпака, с более или менее заостренным основанием, 14-25 мкм длины, 10-15 мкм ширины 10. B. mitra (стр. 16)
 - Домик в виде трубы, с широко развернутым устьем, 24-42 мкм длины, ширина в цилиндрической части 5-9.5 мкм, устье 17-23 (38) мкм ширины 11. B. tubiformis (стр. 16)
 - 14. Домик в виде амфоры, с заостренным основанием, 15-20 мкм длины, 9-15.5 мкм ширины, диаметр устья 7-11.5 мкм 12. B. turrigerä (стр. 17)
 - Домик в виде короткой амфоры, с закругленным основанием, расширенный в средней части, 11-14 мкм длины, 11-15 мкм ширины 13. B. depucquesiana (стр. 17)
 - 15. Домик без стебелька или с очень коротким стебельком 16
 - Домик со стебельком 19
 - 16. Домик эллипсоидный, яйцевидный или овальный 17
 - Домик цилиндрический или в виде узкой вазы 18
 - 17. Домик эллипсоидный или яйцевидный, с заостренным основанием, 8-12 мкм длины, 4-5.5 мкм ширины 14. B. lacustris (стр. 18)
 - Домик овальный, с короткой и толстой ножкой, 10-12 мкм длины 15. B. ovata (стр. 18)
 - 18. Домик цилиндрический, с заостренным основанием, 8-10 мкм длины; морской вид 16. B. griessmanni (стр. 19)
 - Домик в виде узкой вазы, заостренной в основании, устье расширено, 11-13 мкм длины, 4-6 мкм ширины; эпобионт B. planctonica. 17. B. synoica (стр. 19)
 - 19. Домик конической или близкой формы, с длинным стебельком, длина домика (без стебелька) 15-25 мкм 18. B. conica (стр. 19)

- Домик иной формы 20
- 20. Домик цилиндрический, пальцевидный, с коротким стебельком. 12 мкм длины, 5 мкм ширины; морской вид 19. B. mediterranea (стр. 21)
- Домик эллипсоидный, овальный или яйцевидный 21
- 21. Домик эллипсоидный или в виде вазы, с заостренным нижним концом, в устье слегка сужен, стебелек длинный, длина домика 13-15 мкм 20. B. exilis (стр. 21)
- Домик овальный или яйцевидный, стебелек короче домика, тело монады прочно связано с устьем домика, длина 14-15 мкм 21. B. kerneri (стр. 22)
- 22. Колонии свободноплавающие 23
- Колонии прикрепленные, древовидные 25
- 23. Колонии звездчатые, с радиальным строением, правильные, домики 20-25 мкм длины, колбовидные 22. B. socialis (стр. 22)
- Колонии звездчатые, чаще всего неправильные 24
- 24. Домики цилиндрические, нижняя часть закруглена, 24-30 мкм длины, 7-8 мкм ширины 23. B. stellata (стр. 23)
- Домики в виде колбы, с коническим основанием и суженным верхом, 12-14 мкм длины 24. B. irregularis (стр. 23)
- 25. Домики со стебельками, прикрепленными с их помощью к материнским, кубковидные, 10-12 мкм длины 25. B. petiolata (стр. 23)
- Домики без стебелька, соединены с материнскими непосредственно заостренным базальным концом, 15-19 мкм длины 26. B. dinobryoidea (стр. 25)

1. *B. urceolata* Fott, 1941 (табл. I, 1a-1в).

Fott, 1941 : 63-64, fig. 10-13; Bourrelly, 1951 : 77, fig. 4.

Домик в виде короткой амфоры, в средней части сильно раздут, к устью сужен, образуя своего рода горлышко. Нижняя половина домика коническая, основание округлое или прямо срезанное. Стенки толстые, коричневые, шероховатые, без видимых структур, с неравномерной источенностью. Длина 9-10 мкм, ширина средней части 7-10 мкм. Форма домика сильно изменчива. Клетка овальная, 4.5-5 мкм длины. Передний жгут в 2-3 раза длиннее тела.

Встречается в эвтрофированных водоемах. Чехословакия, Франция [5, 9].

2. *B. cylindrica* (Lackey) Bourr., 1951 (табл. I, 2).

Lackey, 1939 : 140, fig. 37-38 (*Domatomonas*); Bourrelly, 1951 : 79.

Домик цилиндрический, в основании сужен и заострен. Стенки прозрачные, без видимых структур, обычно с прилипшими посторонними частицами. Длина 15-20 мкм, ширина 7-8 мкм. Одна-две сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Часто встречается в загрязненных водах. Сев. Америка, Франция, Польша [5, 18, 34]. В СССР отмечен впервые в августе 1975 г. в Каме, район г. Березники. pH - 7.38, O₂ - 6.18 мг/л.

3. *B. pontica* Valk., 1970 (табл. I, 3а-3б).

Valkanov, 1970 : 276, fig. 40.

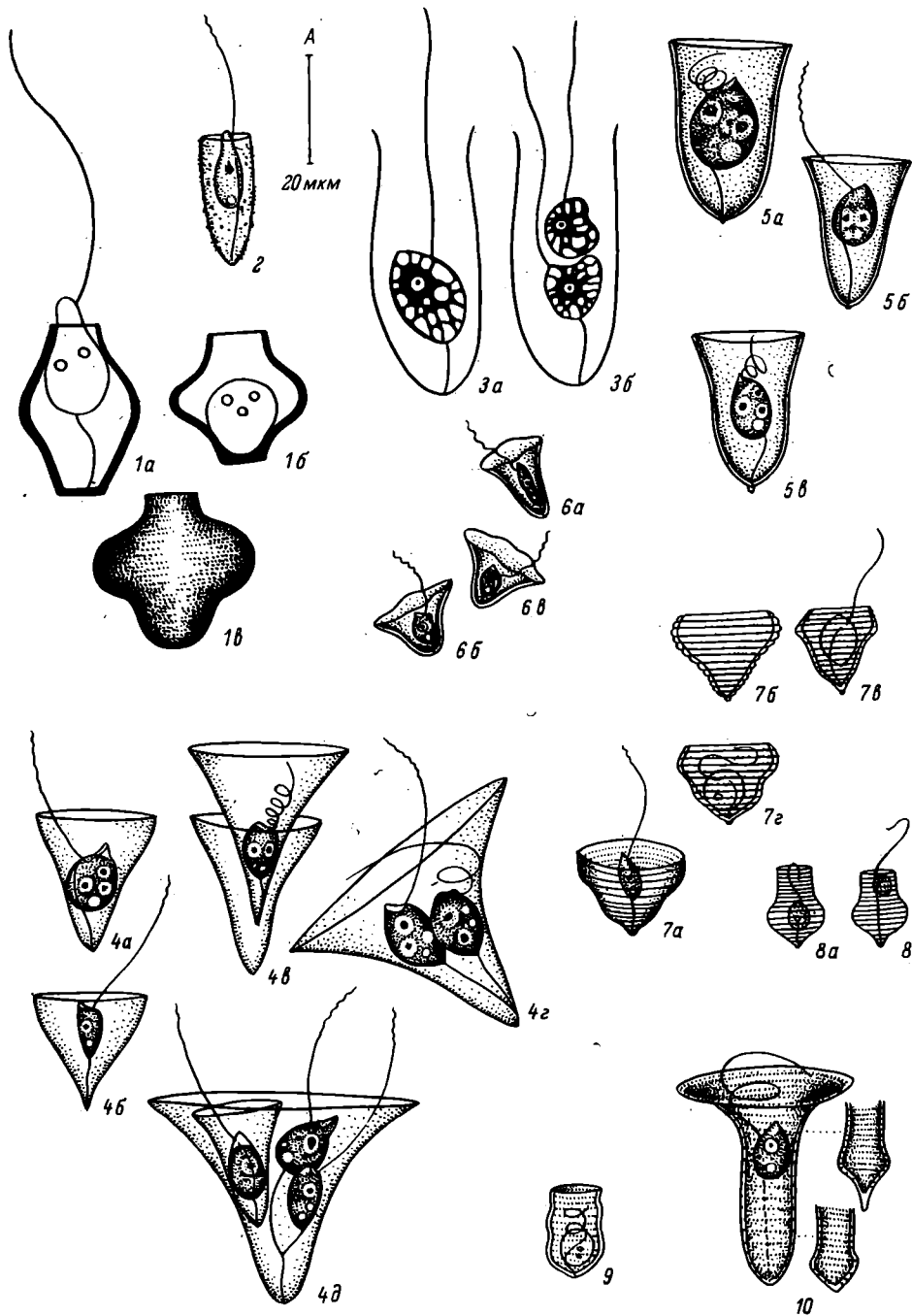
Домик цилиндрический или удлинненно-бокаловидный, с закругленным основанием и слегка развернутым устьем. Прозрачный, 28 мкм длины. Клетка овальная, примерно 8 мкм длины. Ядро в передней части клетки. Сократительная вакуоль неизвестна. Двигательный жгутик в 3 раза длиннее клетки. Черное море, соленость 7-15%. Особенно обильно развивается в культурах с гниющими подоросями [36].

4. *B. crystallina* (Lackey) Skuja, 1956
(табл. I, 4а-4д).

Lackey, 1942 : 196, fig. 2, a-b (*Domatomonas campanulata*); Bourrelly, 1953 : 533-534, fig. 1-2 (*B. campanulata*); Skuja, 1956 : 306, taf. LIV, fig. 1-5.

Домик в виде конической воронки, с широко раскрытым устьем, с боков более или менее вогнут, редко слегка выпуклый, основание заострено или закруглено. Длина 20-40 мкм, ширина 19-57 мкм. Стенки домика тонкие, нежные и прозрачные. Клетка медовидной или овальной формы, 8-12 мкм длины, 4-10 мкм ширины, передний конец скошен. Двигательный жгутик в 2-3 раза длиннее тела. Две сократительные вакуоли в нижней половине клетки. Ядро медиально. Обе дочерние клетки иногда не покидают материнского домика, одна из них формирует новый домик внутри материнского. Таким образом образуются временные колонии из вставленных друг в друга домиков (обычно из двух).

Встречается чаще всего в весеннем и осеннем планктоне. Сев. Америка, Швеция [19, 33]. Впервые в СССР обнару-



жен в Рыбинском водохранилище в мае 1975 г., t^0 воды 19.5°.

5. *B. campanulata* (Lackey) Bourr. em Skuja, 1956 (табл. I, 5а-5в).

Lackey, 1942 : 196-199, fig. 2, a-b (*Domatomonas*); Bourrelly, 1953 : 533-534, fig. 1-2; Skuja, 1956 : 304, taf. LIII, fig. 33-35.

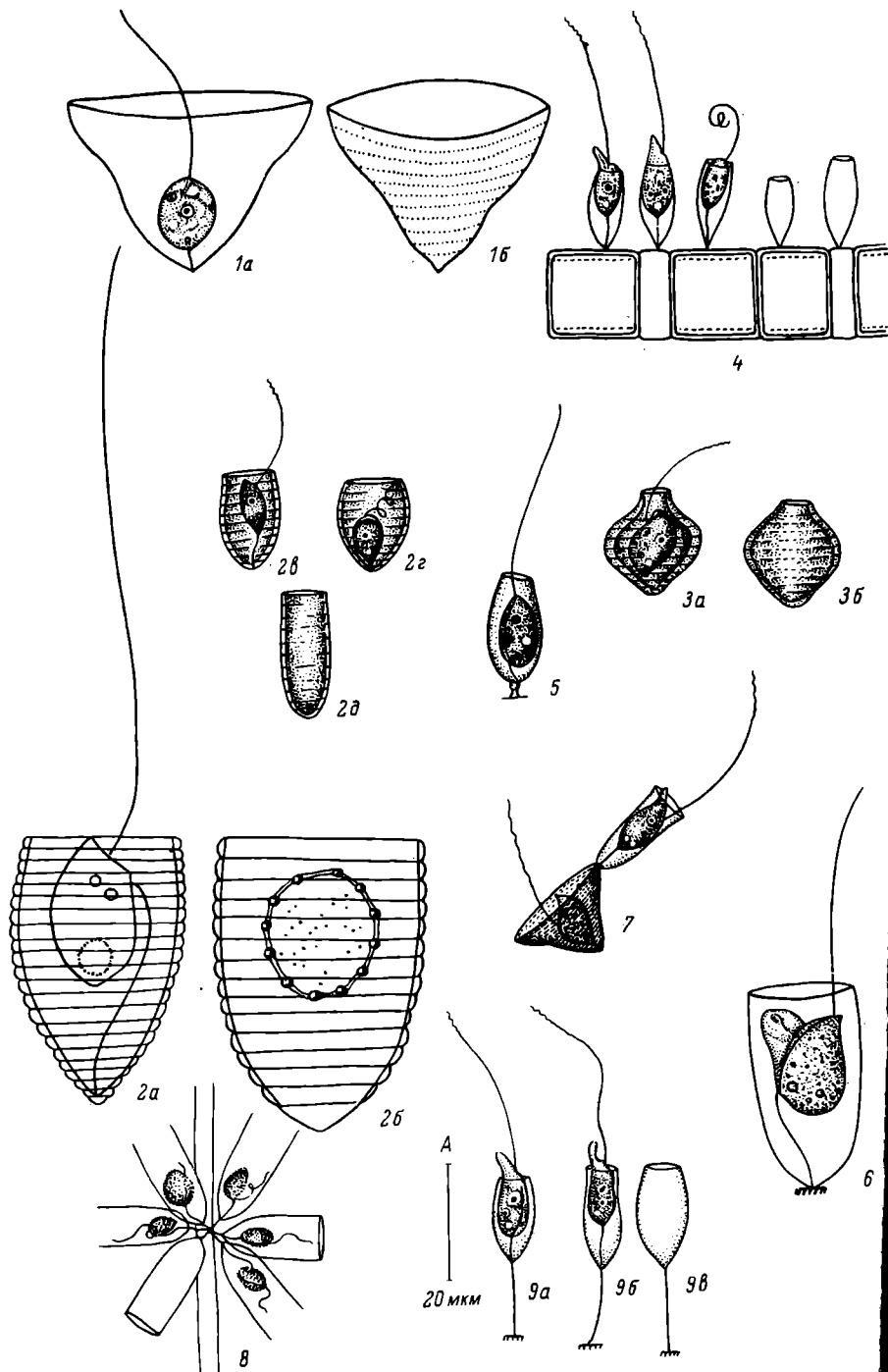
Домик колокольчиковидный, устье расширено, основание закруглено, часто с коротким выступом. Длина 25-36 мкм, ширина в средней части 11-15 мкм, диаметр устья 17-21 мкм. Стенки домика тонкие и прозрачные, бесцветные или желтоватые, гладкие или шероховатые. Иногда просматриваются очень тонкие кольцевые структуры. Клетка круглая или яйцевидная, 9-15 мкм длины, 6-11 мкм ширины. Двигательный жгутик у молодых особей может быть в 4 раза длиннее тела, у старых - в 1.5-2 раза. Одна-две сократительные вакуоли в базальной части тела. Ядро почти центрально. Встречается в Швеции, весенний планктон [33].

6. *B. paropsis* Skuja, 1956 (табл. I, 6а-6в).

Skuja, 1956 : 305, taf. LIII, fig. 37-39.

Домик в виде неправильной чашечки, с широко раскрытым с волнистыми краями устьем. Нижняя часть домика оттянута и закруглена. Стенки тонкие, бесцветные или золотисто-коричневые, гладкие или слегка морщинистые. Длина домика 7-10 мкм, ширина в базальной части 5-6 мкм, в устье - 8-10 мкм. Клетка оваль-

Табл. 1. 1а-1в - *Bicosoeca urceolata* Fott (Fott, 1941); 2 - *B. cylindrica* (Lackey) Bourr. (оригинал); 3а-3б - *B. pontica* Valk., $\times 1500$ (по: Valkanov, 1970); 4а-4д - *B. crystallina* (Lackey) Skuja, $\times 670$ (по: Skuja, 1956); 5а-5в - *B. campanulata* (Lackey) Bourr. em Skuja, $\times 800$ (по: Skuja, 1956); 6а-6в - *B. paropsis* Skuja, $\times 800$ (по: Skuja, 1956); 7а-7г - *B. planctonica* Kiss. (а - оригинал, б-г - разные формы домиков (по: Bourrelly, 1951); 8а-8б - *B. turrigera* Nyg., $\times 800$ (по: Nygaard, 1949); 9 - *B. fotti* Bourr. (по: Bourrelly, 1951); 10 - *B. tubiformis* Skuja, $\times 800$ (По: Skuja, 1956). Размеры рис. 2 и 7а-7г соответствуют шкале А.



ная, 3-4 мкм длины, передний конец срезан. Двигательный жгутик в 2-3 раза длиннее тела. Вид описан из весеннего планктона, Швеция [33].

7. *B. planctonica* Kiss., 1931 (табл. I, 7a-7r).

Kisselw, 1931 : 235-236, 238, fig. 1, a-e;
Skuja, 1948 : 298-299, taf. XXXIV, fig. 6-11
(*B. multiannulata*); Bourrelly, 1951 : 76
(*B. planctonica* var. *multiannulata*).

Домик конический или колокольчиковидный, желтоватый или коричневатый, реже бесцветный, с выступом (сосочком) в основании. Стенки домика в средней части могут быть вогнуты, вблизи устья расположены параллельно или устье слегка сужено. Домик имеет четкую кольцевую исчерченность, 10-12 и более колец, источен. Длина 11-14 мкм, в самой широкой части до 13-14 мкм. Клетка овальная, 3-5 мкм длины. Двигательный жгутик может быть в 3-4 раза длиннее тела. Одна сократительная вакуоль в базальной части клетки. Встречается в прудах и реках, β -мезосапроб. СССР (пруды Петергофа, Бухары) [16], Рыбинское водохранилище [2]. Швеция [32, 33].

8. *B. annulata* (Lackey) Bourr., 1951 (табл. II, 1a-16).

Lackey, 1939 : 140, fig. 31-36 (*Codomonas*); Bourrelly, 1951 : 76.

Домик колокольчиковидный, бесцветный, с нежной поперечной кольцевой исчерченностью. Длина 14-17 мкм. Клетка овальная.

Табл. II. 1a-16 - *Bicosoeca annulata* (Lackey) Bourr. (по: Lackey, 1939); 2a-2d - *B. mitra* Fott (a, б - по: Fott, 1945, б - цисты внутри домика; в-д - вариации из пресных вод Швеции, $\times 1000$; по: Skuja, 1956); 3a-3б - *B. depusquamata* Bourr., $\times 1000$ (по: Skuja, 1956); 4 - *B. laevis*, особи, сидящие на *Melosira* (оригинал); 5 - *B. ovalis* Lemm (по: Lemmermann, 1914); 6 - *B. griessmanni* (Griess.) Bourr., $\times 2000$ (по: Griessmann, 1914); 7 - *B. mynolca*, сидящая на *B. planctonica*, $\times 1000$ (по: Skuja, 1956); 8 - *B. mediterranea* Pavil., особи сидящие на нити *Skeletonema* (по: Pavillard, 1916); 9a-9в - *B. mynolca* Pen. (оригинал). Размеры рис. 4 и 9a-9в соответствуют шкале А.

Двигательный жгутик в 3 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль в передней части клетки.

Встречается в чистых водоемах. Сев. Америка [18].

9. *B. fotti* Bourr., 1951 (табл. I, 9).

Bourrelly, 1951 : 78-80, fig. 23.

Домик в виде неправильного цилиндра, с 1-2 волнистыми изгибами по бокам, косо срезанное основание заканчивается сосочком. Кольцевые структуры с малозаметной источенностью. Домик светло-желтого цвета, 13-14 мкм длины, 7-8 мкм ширины. Клетка овальная. Две медиальные сократительные вакуоли. Жгутик в 2 раза длиннее домика.

Встречается в осеннем планктоне. Франция [5].

10. *B. mitra* Fott, 1945 (табл. II, 2а-2д).

Fott, 1945 : 5-7, fig. 3, a-d; Skuja, 1956 : 303, taf. LIII, fig. 27-30 (*B. mitra* var. *suecica*).

Домик в виде колпака, бесцветный, с поперечной кольцевой исчерченностью. Длина 14-15 мкм, ширина 10-15 мкм. Клетка овальная, передний конец косо срезан. Двигательный жгутик в 3-4 раза длиннее клетки. Сократительная вакуоль в нижней части тела. Цисты шаровидные, с толстой бородавчатой оболочкой.

Буррелли [5] отмечает, что у старых особей домик желтоватый, у наблюдаемых им экземпляров жгутик в 1.5-2 раза длиннее тела. Скуйя [33] описал вариацию этого вида, отличающуюся закругленным основанием желтоватого домика, принимающего иногда форму цилиндра. Одна-две сократительные вакуоли в базальной части тела. Длина домика 9-20 мкм, ширина 9-11 мкм (табл. II, 2в-2д).

Встречается в сравнительно чистых водоемах, β -мезосапроб. Чехословакия, Франция, Швеция, Польша [5, 10, 33, 34].

11. *B. tubiformis* Skuja, 1956 (табл. I, 10).

Skuja, 1956 : 305, taf. LIII, fig. 36.

Домик в виде трубы, с широко развернутым устьем. Базальная часть округло-заостренная, иногда слегка расширена, с коротко заостренным концом. В этом случае в плане она имеет вид ромба. Длина 24-42 мкм, ширина в средней цилиндрической части 5-9.5 мкм, диаметр устья 17-38 мкм. Стенки домика чаще всего

бесцветные, реже слегка желтоватые, с тонкой кольцевой исчерченностью, примерно 5-7 колец на 10 мкм. Клетка овальная, 8-12 мкм длины, 5-7 мкм ширины, передний конец косо срезан. Две сократительные вакуоли в базальной части клетки. Двигательный жгутик в 3-4 раза длиннее клетки.

Встречается в весеннем планктоне, реже летом. Швеция [33]. В СССР впервые отмечен для Иваньковского водохранилища в мае 1975 г., t^0 воды 13.5°.

12. *B. turrigera* Nyg., 1949 (табл. I, 8a-86).

Nygard, 1949 : 176-177, fig. 107, a-k.

Домик в виде амфоры, с заостренной конической базальной частью. Верхняя часть домика чаще цилиндрическая, иногда слегка сходящая на конус, средняя - раздутая. На конце базальной части всегда имеется сосочек. Стенки домика чаще всего бесцветные, иногда бледно-желтые, плотные, с поперечной кольцевой исчерченностью, с легкой бугристостью, совпадающей с расположением кольцевых структур. Верхняя часть имеет 8-10 колец на 5 мкм, базальная - 5-6 на 5 мкм. Длина домика 15.5-20 мкм, ширина 9-15.5 мкм, диаметр устья 7-11.5 мкм. Клетка овальная или яйцевидная, 4-8 мкм длины. Ядро центральное. Сократительная вакуоль неизвестна. Двигательный жгутик примерно в 4 раза длиннее клетки, фиксирующий - в 2.2 раза.

Описан из пресных вод Дании, осенний планктон. Экология: t^0 воды - 13-15.6°, pH - 7.0-7.2, CaO - 63.3-68.6 мг/л, $PO_4 - P$ - 0.05-0.06 мг/л, $NH_3 - N$ - 0.15-0.3 мг/л.

13. *B. depucquesiana* Bourr., 1951 (табл. II, 3a-36).

Bourrelly, 1951 : 77-78, fig. 8-15.

Домик в виде короткой амфоры, расширенный в средней части, с низким горлышком, с вогнутыми стенками в верхней половине, нижняя половина округлая. Основание часто плоское, реже закруглено и имеет внутри хорошо заметный выступ, к которому прикрепляются жгутиконосоц. Стенки домика коричневые, с тонкой и плотной кольцевой исчерченностью, с источенностью по ходу колец. Число кольцевых структур 10-13 на 10 мкм. Длина домика 11-14 мкм, ширина 11-15 мкм, диаметр устья 4-6 мкм. Клетка овальная или шаровидная. Две медиальные сократительные вакуоли. Двигательный жгутик в 1.5-2 раза длиннее тела клетки.

Встречается в прудах и озерах, обилен в осеннем планктоне. Франция, Швеция [5, 33].

14. *B. lacustris* (Clark) Skuja, 1948 (табл. II, 4).

Clark, 1968 : 311-312, taf. IX, fig. 33, a-c (*Bicosoeca*); Zacharias, 1894 : 71-72, taf. I, fig. 5-5a (*B. oculata*); Skuja, 1948 : 279-298, taf. XXXIV, fig. 1-5.

Домик эллипсоидный или яйцевидный, с заостренным нижним концом и суженным устьем. Длина 9-12 мкм, ширина 4-5.5 мкм. Стенки домика тонкие, прозрачные, бесцветные, без видимых структур. Клетка чаще яйцевидная. Ядро медиальное. Сократительная вакуоль в нижней части тела. Двигательный жгутик в 2-3 раза длиннее клетки. Самый обычный представитель отряда, встречается во всех типах водоемов, в морской воде. Постоянно обнаруживается в течение всего летнего сезона, но максимум развития приходится на весну и осень. В качестве субстрата предпочитает диатомовые водоросли, встречается на высшей водной растительности и детрите. В Рыбинском и других волжских водохранилищах поселяется преимущественно на *Melosira*, *Asterionella* и *Stephanodiscus*. Отмечен для многих водоемов Зап. Европы, Сев. Америки, СССР [1-3, 13, 20, 22, 32].

Необходимо добавить, что, несмотря на обычность и повсеместную встречаемость этого вида, разные исследователи описывают его неоднозначно. Это объясняется, с одной стороны, недостаточно полным описанием Кларка [7], который, очевидно, описал не один а два вида под одним и тем же названием (его рис. 33a - *B. lacustris* в нашем понимании, рис. 33 - вероятно, форма, близкая к *B. exilis*). С другой стороны, организм, приведенный Леммерманом [22] как *B. lacustris*, взят из работы Бючли [6], хотя напоминает *B. lacustris*, но у Бючли это колониальный организм *Potериодendron*. Во избежание дальнейшей путаницы мы считаем целесообразным принять *B. lacustris* как вид, соответствующий описанию Скуйя [31]. Наша трактовка этого вида отличается лишь следующим. Скуйя считает, что *B. lacustris* чаще всего не имеет стебелька и непосредственно прикрепляется к субстрату основанием домика, но при поселении на студнеобразных субстратах может образовывать стебелек, проникающий внутрь студнеобразной массы. Мы же, в течение ряда лет наблюдавшие этот организм в водохранилищах Волги, подобного явления ни разу не смогли заметить. Впрочем и у Скуйя в норме домик *B. lacustris* стебелька не имеет.

15. *B. ovata* Lemm., 1914 (табл. II, 5).

Lemmermann, 1914 : 67, fig. 91.

Домик овальный, передний конец прямо срезан, основание закруглено, с короткой и толстой ножкой-стебельком, с кнопковидны-

ми утолщениями на концах. Стенки прозрачные, без видимых структур. Длина 8–7 мкм. Передний жгутик в 3 раза длиннее клетки. Сократительная вакуоль в нижней части клетки.

Встречается в стоячих водах. Зап. Европа [23]. В СССР отмечен для мелководной зоны Рыбинского водохранилища.

Фотт [12] приводит свой рисунок *B. ovata*, не давая описания. При общем сходстве с формой Леммерманна его форма отличается присутствием двух сократительных вакуолей – по одной в базальной и в апикальной частях клетки.

16. *B. griessmanni* (Griess.) Bourr., 1951
(табл. II, 6).

Griessmann, 1914 : 36–41, fig. 14–15
(*B. pocillum*); Bourrelly, 1951 : 81.

Домик цилиндрический, к основанию конусовидно сужен, бесцветный, без видимых структур, 8–10 мкм длины, прикреплен к субстрату непосредственно заостренным основанием. Клетка овальная, 4–5 мкм длины. Двигательный жгутик может достигать 20–25 мкм длины. Морской вид. В больших количествах обнаружен в культурах водорослей из Роскоффа, Зап. Европа [15].

17. *B. synoica* Skuja, 1956 (табл. II, 7).

Skuja, 1956 : 303, taf. LIII, fig. 24, b.

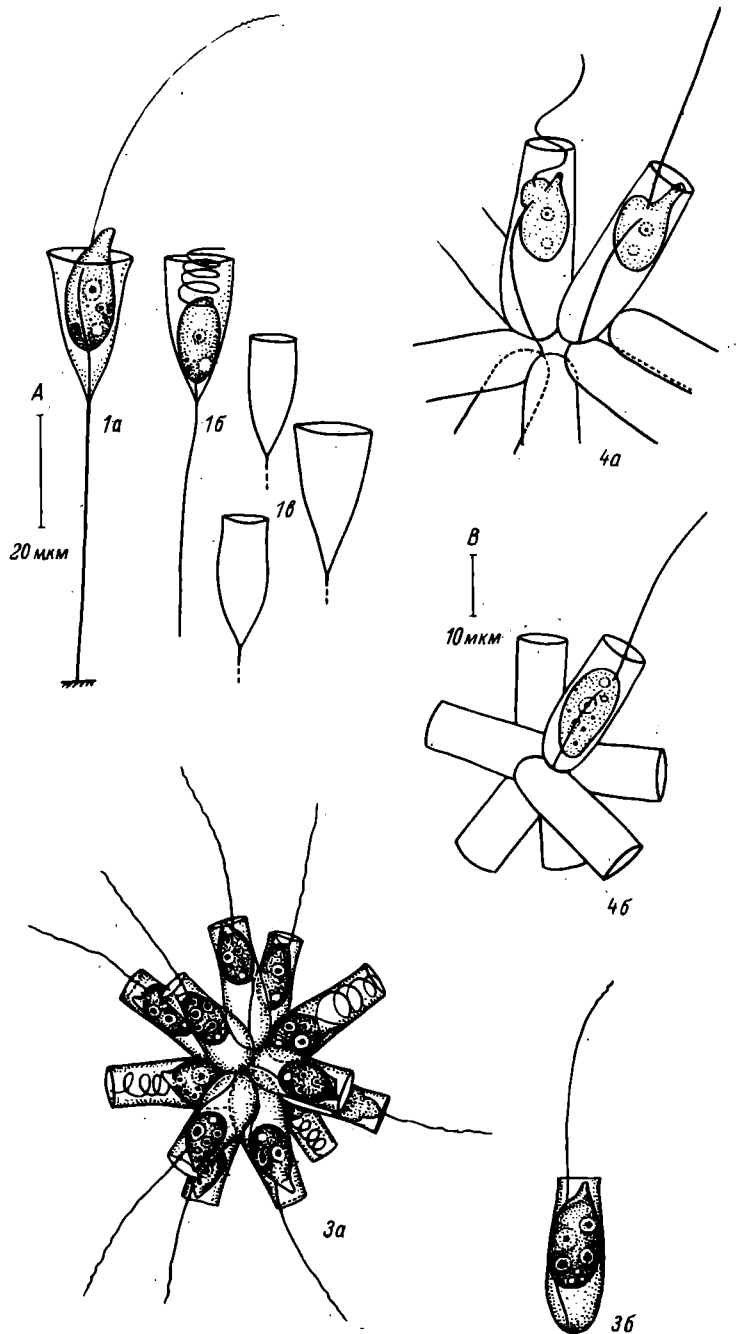
Домик в виде узкой вазы, заостренной в основании, устье расширено, стенки домика нежные, бесцветные. Длина 11–13 мкм, ширина 4–6 мкм, диаметр устья 6–8 мкм. Клетка овальная, передний конец косо срезан. Две сократительные вакуоли в базальной части клетки. Двигательный жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела.

Встречается в осеннем планктоне, эпибионт *B. planctonicus*, Швеция [13].

18. *B. conica* Lemm., 1914 (табл. III, 1a–1b).

Lemmermann, 1914 : 71, fig. 93.

Домик конический или близкой формы, иногда в виде неширокой вазы, сидящей на длинном стебельке. Стенки домика прозрачны, нежные, без видимых структур. Длина без стебелька 15–25 мкм, ширина 11–14 мкм, стебелек 30–60 мкм. Клетка овальной формы, с хорошо развитой протоплазматической губой, 9–14 мкм длины (без губы). Ядро медиальное. Одна сократительная вакуоль



в базальной части клетки. Двигательный жгутик у взрослых особей в 2.5-3.5 раза длиннее клетки.

Встречается в стоячих водах. Зап. Европа [23, 34]. В СССР впервые обнаружен в Рыбинском водохранилище и в прилегающих водоемах в мае 1975 г. Как отмечает Леммерманн, В. со-
nica - катароб. Мы же отмечаем массовое развитие этого жгутиконосца в аквариумах с содержанием фенола 4 мг/л.

19. *B. mediterranea* Pavil., 1916 (табл. II, 8).

Pavillard, 1916 : 67-68, fig. c.

Домик цилиндрический, пальцевидной формы, с коротким (очень редко до 12 мкм) стебельком. Домик 12 мкм длины, 5 мкм ширины и по размерам значительно превосходит клетку. Стенки прозрачные, без видимых структур. Стебельки оканчиваются своеобразной присоской, причем они могут отходить от одного диска-присоски, хотя в этом случае жгутиконосцы совершенно независимы друг от друга. Встречаются и одиночные домики. Клетка овальной или почковидной формы.

Очень обильна в летнем планктоне (Средиземное море) на нитях *Skeletonema costatum*, встречается на *Nitzschia seriata*, *Corataulina bergoni* и др. [27].

Вид описан по фиксированному материалу.

20. *B. exilis* Pen., 1921 (табл. II, 9а-9в).

Penard, 1921 : 105-168, pl. V, fig. 9-13.

Домик эллипсоидный или в виде вазы, с заостренным нижним концом, в устье сужен, 13-15 мкм длины. Стебелек примерно равен длине домика. Стенки прозрачные, без видимых структур. Ядро медиальное. Одна-две сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Табл. III. 1а-1в - *Bicosoeca conica* Lemm. (а - особь в спокойном состоянии, б - сократившаяся особь, в - различная форма домиков; оригинал); 2 - *B. kepneri* Reyn., х 2650 (по: Reynolds, 1927); 3а-3б - *B. socialis* (Lauterborn) Skuja, х 670 (а - колония, б - отдельная особь; по: Skuja, 1950); 4а-4б - *B. stellata* Bourr. (а - *B. stellata*, б - *B. stellata* fo; по: Bourrelly, 1951); 5а-5б - *B. irregularis* (Pascher) Bourr. (по: Pascher, 1942). Размеры рисунков 1а-1в соответствуют шкале А, 4а-4б - шкале В.

Встречается в прудах. Зап. Европа [28]. В СССР впервые отмечен в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в июне 1975 г. на нитчатых водорослях.

21. *B. kerneri* Reyn., 1927 (табл. III, 2).

Reynolds, 1927 : 54-59, pl. VII, fig. 1, a-b, 3, 5, 7 (*Bicosoeca*).

Домик овальный или яйцевидный, прозрачный, эластичный, без видимых структур. Стебелек обычно короче домика. Длина домика 15 мкм. Клетка грушевидной формы, 10 мкм длины, 6 мкм ширины. Сократительная вакуоль в базальной части тела. Двигательный жгутик примерно в 3 раза длиннее клетки.

Чаще всего поселяется на *Tribonema*, *Coelospherium*. Следует отметить, что форма домика *B. kerneri* близка к таковой *B. exilis* и *B. lacustris* (без стебелька). Резко же отличается данный вид от названных связью тела с устьем и эластичностью домика. При сокращении фиксирующего жгутика домик вслед за телом округляется и устье его почти закрывается. Далее, судя по рисунку Рейнольдса (1, в), сократимостью обладает и стебелек домика — факт, неизвестный для других прикрепленных *Bicosoeca*.

Встречается в пресных водах. Сев. Америка, Франция [5, 31].

22. *B. socialis* (Lautorbörn) Skuja, 1956
(табл. III, 3а-3б).

Lauterborn, 1898 : 8-12, taf. I, fig. 3-5;
Pascher, 1942 : 107, abb. 27, 28 (*Stephanocodon*);
Skuja, 1956 : 307, taf. LIV, fig. 10-12.

Домики соединяются основаниями и собраны в лучевидные звездчатые правильные колонии радиального строения. Количество организмов в колонии может колебаться от 6 до 30, диаметр ее от 40 до 60 мкм. Домик колбовидный, с закругленным нижним концом, без какого-либо выступа или стебелька. Длина домика 20-25 мкм, ширина 6-9 мкм. Его стенки тонкие, очень нежные, прозрачные, бесцветные. Клетка 8-13 мкм длины, 6-7 мкм ширины. Двигательный жгутик в 2-2.5 раза длиннее тела. Ядро медиальное. Одна-две сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах в различное время года, но чаще весной и осенью. Зап. Европа [21-33]. В СССР отмечен впервые в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в мае 1975 г., t° воды 14° .

23. *B. stellata* Bourr., 1951 (табл. III, 4a-46).

Bourrelly, 1951 : 80-81, fig. 24-27.

Колонии лучевидной формы, неправильные. Домики фиксируются своими основаниями, но места их прикрепления различаются. Число особей в колонии колеблется от 4 до 16. Домики гладкие, прозрачные, бесцветные, цилиндрические, с закругленным основанием, 24-30 мкм длины, 7-8 мкм ширины. Клетка 7-12 мкм. Двигательный жгутик примерно равен длине домика. Ядро медиальное, одна базальная сократительная вакуоль.

Описана Буррелли из оз. Сен-Мандэ (Франция) со щелочной реакцией, довольно часто встречается весной [5]. Он же приводит форму *B. stellata* (табл. III, 46) из лесной лужи с кислой реакцией. При этом сомневается, то ли это вариация систематического порядка, то ли экологическая раса. *B. stellata* fo отличается от типичной формы размером домика, 18-20 мкм длины, 7-8 мкм ширины и присутствием двух апикальных сократительных вакуолей. Если принять во внимание положение сократительных вакуолей и их число за важный признак, то эта форма должна быть выделена в новый вид.

24. *B. irregularis* (Pascher) Bourr., 1951
(табл. III, 5a-56), 1Y, 1a-16).

Pascher, 1942 : 107, fig. 29-30 (*Stephanocodon*); Bourrelly, 1951 : 82.

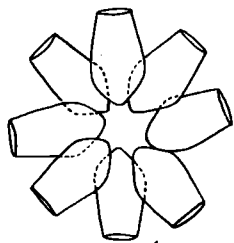
Колонии лучевидные, чаще всего неправильной формы. Редкие правильные колонии имеют звездчатую форму и состоят из домиков, расположенных в одной плоскости. Домики в виде колбы, с коническим основанием, с легким сужением к устью. Длина 12-14 мкм, стенки прозрачные, без видимых структур. Общий план строения клетки как у *B. socialis*.

Встречается в хорошо прогретых водах Зап. Европы.

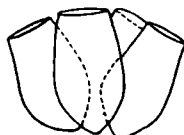
25. *B. petiolata* (Stein) Bourr., 1951 (табл. 1Y, 1a-16).

Stein, 1878, taf. XI, fig. 8-11 (*Poteriodendron petiolatum*); Pringsheim, 1946 : 331-337 (*P. petiolata*); Bourrelly, 1951 : 81; Skuja, 1956 : 307, taf. LIV, fig. 6-9.

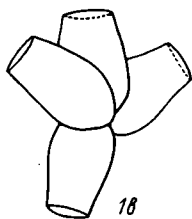
Колонии древовидные, дочерние домики прикрепляются к внутренним стенкам материнских с помощью стебельков. Домики кубко-



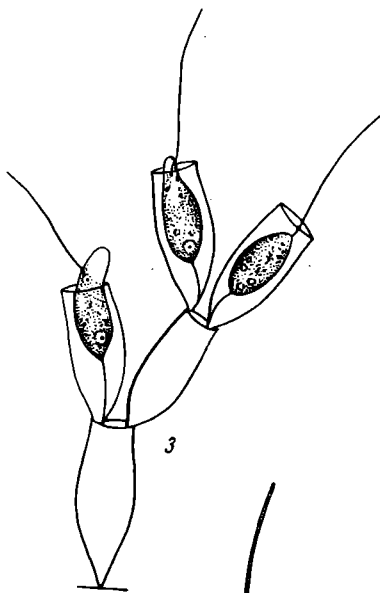
1a



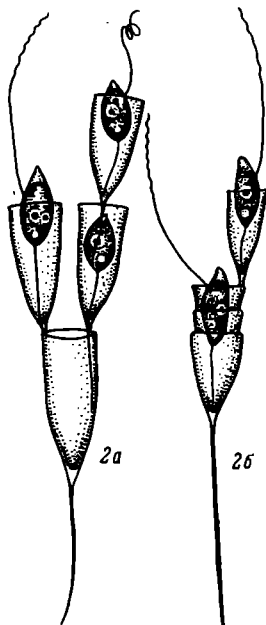
1b



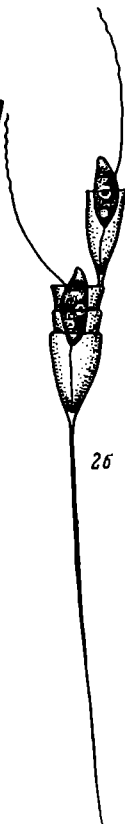
1c



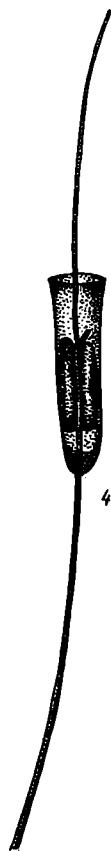
3



2a



2b



4

видной формы, со стебельчатой частью разной длины. Длина домика (без стебелька) 10–20 мкм, ширина 6–9 мкм, стебельки 10–60–100 мкм длины. Стенки домика толстые, бесцветные. Клетка 6–10 мкм длины, 5–8 мкм ширины, яйцевидной или овальной формы. Двигательный жгутик в 1.5–4 раза длиннее клетки. Ядро медиальное. Одна–две сократительных вакуоли в базальной части тела.

Встречается большей частью в чистых водоемах на различных растениях. ГДР и ФРГ, Швеция, Австралия [22, 29, 30, 33].

26. *B. dinobryoidea* Lemm., 1914 (табл. 1V, 3).

Lemmermann, 1914 : 71, fig. 94;

Pascher, 1942 : 107, fig. 31–33

(*Codonodendron*).

Колонии древовидные, как у *Dinobryon*. Дочерние домики прикрепляются своими основаниями к верхней части материнского. Домики в виде колбы, суженной в передней части и заостренной в основании. Стенки домика прозрачные, без видимых структур. Длина 15–19 (25) мкм. Двигательный жгутик примерно в 1.5 раз длиннее тела. Сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах на нитчатых водорослях и детритах. Олигосапроб или катароб. Зап. Европа [23].

В определительную таблицу из-за недостаточно полного описания не включен морской вид *B. gracilipes* Clark, 1868 : 100–311, pl. 1X, fig. 34–35. По форме домика близок к *B. conica* и *B. exilis*. Домик в виде узкой вазы или бокала, с расширенным устьем, сидящий на длинном стебельке. Стенки домика прозрачные (табл. 1V, 4).

Л и т е р а т у р а

- 1 Ж у к о в Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 6, с. 80–92.
- 2 Ж у к о в Б.Ф. К фауне зоофлагеллят оз. Байкал. – Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 26, с. 32–34.
- 3 Ж у к о в Б.Ф. Зоофлагелляты в планктоне волжских водохранилищ. – В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 91–102.

Табл. IV. 1а–1в – *Bicosoeca irregularis* (Pascher)
 Bourr., разные формы колоний (по: Pascher, 1942); 2а–2в –
B. reticulata (Stein) Bourr., х 670 (по: Skuja, 1956); 3 –
B. dinobryoidea Lemm. (по: Pascher, 1942); 4 – *B.*
gracilipes Clark (по: Clark, 1968).

4. Belcher J.H. The Fine Structure of the Loricata Colourless Flagellate *Bicosoeca planctonica* Kisselew. - Arch. Protistenkunde, 1975, Bd 117, p. 78-84.
5. Bourrelly P. Notes sur les Flagelles incolores. - Arch. zool. exptl. et gén., 1951, vol. 88, No 2, p. 73-84.
6. Bourrelly P. Flagelles incolores rares ou nouveaux. - Österr. bot. Z., 1953, vol. 100, No 4/5, p. 533-539.
7. Bütschli O. Beitrag zur Kenntniss der Flagellaten und verwandter Organismen. - Z. wiss. Zool. A, 1878, No 30, 205 S.
8. Clark J. On the spongia Ciliatae as Infusoria Flagellata. - Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 1968, vol.1, No 3, p. 305-340.
9. Fott B. Über einige neue Vertreter des Planktons eutropher Teicher. - Studia Bot. Čechica, 1941, vol. 4, No 2, S. 63-64.
10. Fott B. The planctonic species of the genus *Bicoeca*. - Mem. Soc. Roy. Lettr. Sci. Bohem, Cl. Sci., 1945, p. 1-7.
11. Fott B. Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter den Algen. - Preslia, 1960, vol. 32, S. 142-154.
12. Fott B. Algenkunde. Jena, 1971, 581 S.
13. France R. Der Organismus der Graspedomaden. Budapest, 1897. 400 S.
14. Grasse P.-P., Deflandre G. Ordre des Bicoecidea. - In: Traité de Zoologie. I. Paris, 1952, S. 599-602.
15. Griessmann K. Über marine Flagellaten. - Arch. Protistenk., 1914, vol. 32, No 1, S. 1-79.
16. Kisselew I.A. Zur Morphologie einiger neuer und seltener Vertreter des pflanzlichen Mikroplankton. - Arch. Protistenkunde, 1931, Bd 73, No 2, S. 235-250.
17. Kristiansen J. Structure and occurrence of *Bicosoeca crystallina*, with remarks on the Taxonomic position on the Bicosoecales. - J. Brit. phycol., 1972, No 7, p. 1-12.
18. Lackey J.B. Notes on plancton Flagellates from the Scioto River. - Lloydia, 1939, vol. 2, No 1, p. 128-143.

19. Lackey J.B. The plancton Algae and Protozoa of two Tennessee Rivers. - Amer. Midland, Naturalist, 1942, vol. 27, No 1, p. 196-199.
20. Lackey J.B., Lackey E.W. Microscope algae and protozoa in the waters near Plymouth in August 1962. - J. Marine Biol. Assoc. U.K., 1963, vol. 43, No 3, p. 797-805.
21. Lauterborn R. Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. - Habilitationsschrift, Univ. Heidelberg, 1898. 37 p.
22. Lemmermann E. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig, 1910. 712 S.
23. Lemmermann E. Flagellatae. - In: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena, 1914. 193 S.
24. Mignot J.P. Etudes ultrastructurales des Bicosoca, protistes flagellés. - Protistologica, 1974, vol. 10, No 4, S. 543-565.
25. Nygaard G. Hydrobiological studies on some Danish ponds and lakes. Part II. - Det. Kong. Danske vidensk. Selsk. Biol. Skr., 1949, vol. 7, No 1, 393 p.
26. Pascher A. Zur Klärung einiger gefärbter und farbloser Flagellaten und ihrer Einrichtungen zur Aufnahme animalischer Nahrung. - Arch. Protistenkunde, 1942, Bd 9, No 1, S. 76-108.
27. Pavillard J. Flagelés nouveaux; epiphytes des Diatomées pélagiques. - C.r. Acad. sci., 1916, vol. 163, p. 65-68.
28. Penard E. Studies on some Flagellata. - Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, 1921, vol. 73, No 1, p. 105-168.
29. Playfair G.I. Australian fresh-water Flagellates. - Proc. Linnean Soc. New South Wales, 1921, vol. 46, p. 99-158.
30. Pringsheim E.G. On iron Flagellates. - Philos. Trans. Roy. Soc. London A, 1946, ser. B, vol. 232, No 588, p. 311-342.
31. Reynolds B.D. Bicosoecca kepneri sp. n. - Trans. Amer. Microscop. Soc., 1927, No 6, p. 54-59.
32. Mikuja H. Taxonomic des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland Sweden. - Symb. Bot. Upsala, 1948, vol. 9, No 3. 386 S.

33. Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. - Nova acta Regiae soc. scient. upsaliensis, 1956, ser. IV, vol. 16, No 3. 404 S.
34. Starmach K. Flora sławkowodna Polski. Warszawa, 1968, vol. 5. 360 p.
35. Stein F. Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig, 1878, Teil 3, H. 1. 400 S.
36. Valkanov A. Beitrag zur kenntnis der Protozoen des Schwarzen Meers. - Zool. Anz., 1970, vol. 184, No 3-4, S. 241-290.
37. Zacharias O. Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. Berlin, 1894, Teil 2, 155 S.

БИОЛОГИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ БОДОНИД

Свободноживущие бесцветные жгутиконосцы по особенностям экологии — одна из интереснейших групп простейших. Представители семейства встречаются во всех типах водоемов, в почвах и в очистных сооружениях. Предпочитая воды с большим содержанием органических веществ, бодониды характеризуют мезосапробные водоемы, где имеет место активное окисление и разрушение органических веществ. Некоторые из них типичны для полисапробных водоемов, т.е. водоемов с чрезвычайно малым количеством кислорода и большим содержанием углекислого газа и азотсодержащих продуктов распада. Эта особенность экологии бодонид позволяет использовать их в качестве органоизмов-индикаторов загрязнения.

Распространение в природе и роль в экосистемах

Многочисленные литературные данные говорят о космополитизме бесцветных жгутиковых и их повсеместном распространении в природе: в морях, пресных водоемах, в грунтовых водах, в почвах. Этому способствуют мелкие размеры, высокая скорость размножения, а также способность некоторых видов к инцистированию.

Морские гидробиологи обнаруживают представителей семейства как в планктоне, так и в бентосе [30, 35, 36, 43, 46–48, 50]. Браруд [35, 36] отмечает постоянное присутствие в пробах Северного моря и Датского пролива жгутиконосца, описанного им как *Bodo marina*, и других мелких зоофлагеллят, численность которых на некоторых станциях достигает 3.4×10^3 экз./мл пробы.

Жгутиконосцы родов *Bodo* и *Rhynchomonas* доминируют в планктонных и бентосных пробах Тихого океана (в его юго-западной и восточной частях) и в заливе Пьюджет-Саунд, где их численность составляет 10^3 экз./мл и всегда больше у дна, чем в толще воды, а по горизонтали у берегов выше, чем в открытом море. Массовое развитие бодонид можно наблю-

дать в море на разлагающихся ракообразных, диатомовых водорослях, на поверхности раздела ила и воды и на мелководьях [45]. Представители родов *Bodo*, *Rhynchomonas*, *Pleuromonas*, *Dinomonas* встречаются в гипергалинных водоемах, в частности в озерах Крыма: Сасык-Сиваш при солености 130‰, Саки и Мойнаки, соленость рапы которых соответственно 76 и 83‰. В среднем численность активных форм бодонид в этих озерах достигает $0.7 \cdot 10^6$ кл./мл [11].

Необычайно разнообразны местообитания бодонид в пресных водах. В больших количествах они развиваются во временных скоплениях дождевой воды в виде лужиц, в старых колодцах, в заросших водоемах, в известняковых и грунтовых водах [40, 42, 52], постоянно присутствуют в прудах, реках, водохранилищах [13, 14, 16, 38]. В Рыбинском водохранилище, например, максимальная численность бодонид в летнее время достигает 3616 тыс. экз./л (биомасса 270 мг/л), в Волге — до 972 тыс. экз./л (максимальная биомасса 100 мг/л) [15].

В массовых количествах бодониды развиваются в очистных сооружениях. В аэротенках и отстойниках доминируют *B. globosus*, *B. caudatus*, *B. putrinus*, *B. saltans*, *B. minimus*, *B. angustatus*, *Pleuromonas jaculans* и др. [14, 39, 58]. Их обнаруживают в анаэробных слоях сточных вод, в сапропелях [39, 51] и вместе с серобактериями в присутствии свободного H_2S [58]. Почти все бодониды — ползающие и активно плавающие формы, тяготеют к субстрату, поэтому, вероятно, основная их масса относится к бентосным организмам. Они также являются представителями сестона [28]. В некоторых условиях при наличии спокойной поверхности воды в большом количестве появляются в нейстоне.

Многие виды семейства — постоянные сочлены почвенных микробиоценозов. Их обнаруживают во всех видах почв — в подзолах, черноземах, песчаных и засоленных почвах пустынь [2, 5, 23, 25, 31]. Глубже других простейших жгутиконосцы проникают в почву, менее других привязаны к ее механическому и химическому составу.

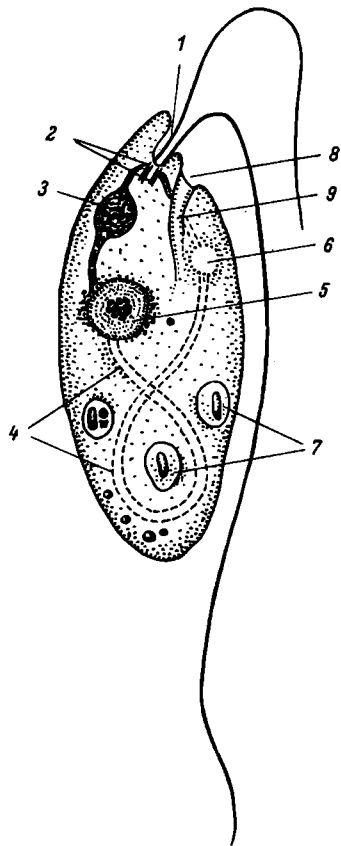
Бодониды отличаются исключительной эврибионтностью. Одни и те же виды характерны как для пресных водоемов различных частей света, так и для морей и океанов, а также для всех видов почв. Фактор, определяющий их появление в биотопах, — наличие органического вещества.

Морфология и размножение типичных видов

Представители семейства — мелкие (от 2 до 35 мкм) бесцветные жгутиконосцы с двумя жгутиками, отходящими обычно от передней части тела. Один из них при движении направлен вперед (плавательный), другой (рулевой) — назад. Плаватель-

Рис. 1. Схема строения жгутиконосца.

1 - околожгутиковый карман, 2 - базальные тела, 3 - кинетопласт, 4 - митохондрия, 5 - ядро с ядрышком, 6 - сократительная вакуоль, 7 - пищевые вакуоли, 8 - окологротовая полость, 9 - цитостом.



ный жгутик участвует в поступательном движении жгутиконосца, рулевой - пассивно волочится сзади и не принимает активного участия в передвижении, при его помощи клетка может прикрепиться к субстрату. У жгутиконосцев из родов *Rhynchomonas* и *Amastigomonas* жгутики могут быть редуцированы. Тело голое, подверженное метаболии.

Данные световой микроскопии в сочетании с электронномикроскопическими исследованиями [1, 37, 53, 54] позволяют представить картину детального строения клетки бодонид (рис. 1).

Жгутики выходят из околожгутикового углубления (околожгутикового кармана), в основании которого в цитоплазме расположены базальные тела. На переднем жгутике у *Bodo saltans* при электронном микроскопировании хорошо видны мастигономы, у *B. caudatus* их нет [37]. Проксимальные концы базальных телец находятся очень близко к поверхности феллгон-положительного тельца - кинетопласта. Наличие кинетопласта считается характерным систематическим признаком бодонид. Отсутствие этой органеллы у некоторых представителей семейства объясняется ее вторичной утратой [44]. Морфологически кинетопласт резко отличен от собственного ядра этих форм, он мельче и дает однородное окрашивание по Феллгену [20]. Электронномикроскопические исследования показали, что кинетопласт - специализированная часть единственной гигантской митохондрии, имеющая фибриллярную структуру [37, 53, 54]. У трипанозом эта органелла считается системой, содержащей генетическую информацию, необходимую для синтеза митохондриальных ферментов [59]. У бодонид функция ее не вы-

яснена. Предполагают, что единственная гигантская митохондрия продолжает оба конца от кинетопласта и описывает в клетке петлеобразную кривую [37, 53]. Ядро находится примерно в центре тела, ближе к брюшной стороне жгутиконосца, по периферии, непосредственно под ядерной оболочкой, — большое ядрышко и гранулы хроматина. Брокер [37] считает, что расположение ядра в клетке может служить у бодонид систематическим признаком. На переднем конце клетки одна сократительная вакуоль, одна или несколько пищевых вакуолей — на противоположном конце. Пищеварительная система жгутиконосцев представлена постоянными структурами — околоротовой полостью и цитостомом. У *B. saltans* эта система расположена антерио-вентриально, у *B. caudatus* — точно на переднем конце клетки.

Околоротовая полость и цитостом бесцветных жгутиконосцев обладают способностью значительно растягиваться при захвате простейшими бактерий или других крупных пищевых частиц. Впервые это отмечено Синтоном [56] для флагелляты *Prowazekia urinaria* (*Bodo urinarius*, Hassal). Наблюдаемые им жгутиконосцы *P. urinaria* (*B. urinarius*, Hassal) захватывали не только бактерий, но и красные кровяные тельца, при этом цитостом их значительно расширялся.

Электронномикроскопическое изучение *B. saltans* и *B. caudatus* показало, что околоротовая полость и цитостом выстланы системой микротрубочек [37, 53, 54] с наружным диаметром 20–25 нмкм. Большая часть их выходит от базальных тел и связана с цитостомом и околожгутиковым углублением, некоторые берут начало от околожгутикового углубления. Брокер [37] предполагает, что посредством такой системы микротрубочек и достигается эластичность околоротовой полости и цитостома.

В неблагоприятных условиях некоторые виды бодонид образуют цисты овальные или шаровидные, покрытые прозрачной оболочкой. Размножение в основном бесполое и происходит в свободном состоянии путем продольного деления надвое [33, 34]. Темп деления этих простейших можно характеризовать временем, требующимся для одного цикла деления, т.е. временем генерации. Расчеты его удобно производить по известной формуле

$$g = \frac{\lg 2 \cdot t}{\lg N_t - \lg N_0} ,$$

где g — время генерации, N_0 — исходная численность жгутиконосцев (в момент 0), N_t — конечная численность (к моменту t), t — промежуток времени, соответствующий экспоненциальному росту культуры простейших.

Время генерации жгутиконосцев значительно сокращается при наличии в среде растворенного органического вещества

(РОВ). В условиях лабораторных культур среднее время (час.) между двумя делениями при температуре 20–25° для некоторых изученных нами бесцветных жгутиконосцев следующее:

Вид жгутиконосца	На среде без РОВ	На среде с РОВ
<i>B. marina</i>	17.1	7.2
<i>B. maltans</i>	21.1	8.8
<i>B. caudatus</i>	24.2	10.0
<i>Pl. jaculans</i>	19.8	8.4

Эколого-физиологическая характеристика

Температура. Бодониды способны нормально существовать и размножаться в широком диапазоне температур. В природных условиях их обнаруживают в активном состоянии в водоомах с температурным режимом от 0 до 40° [36, 38]. Однако даже в пределах рода среди видов бодо наблюдаются различия. В лабораторных условиях на клонových культурах выведен жизненный диапазон температур для жгутиконосцев родов *Bodo* и *Pleuromonas* – *B. marina*, *B. caudatus*, *B. salinarum*, *Pl. jaculans*.

B. marina при неблагоприятных пищевых условиях может нормально существовать в интервале температур от 2 до 40° включительно и выдерживать переохлаждение до –15° с образованием льда. Оптимальная температура для его размножения – 20–25° (рис. 2, а). При низких температурах (–2°, +5°) отмечено увеличение размеров клеток до 5–6 мкм, т.е. почти двукратное. Размер клеток остается таким на протяжении всего периода культивирования в этом интервале температур. Холодостойкость зависит от предшествующего температурного режима культивирования. Жгутиконосцы из культуры, ведущейся постоянно при температуре 5°, после понижения ее до –2° выживают полностью. Длительное время (на протяжении нескольких месяцев) в культуре не наблюдается признаков депрессии.

Простейшие из линии, содержащейся ранее при температуре 20°, после понижения ее до –2° выживают на 59.1%. Выжившие клетки утрачивают подвижность, деления их не происходит. Численность бодо на протяжении 30 суток остается практически на одном уровне. После 5 суток переохлаждения до –15° с образованием льда выживаемость жгутиконосцев из линии, ведущейся в течение почти 5 лет при температуре 5°, в среднем 40.4%, а у бодо из линии при 20–16%. И в том и в другом случаях после оттаивания среды восстанавливается нормальная жизнедеятельность простейших. При резком повышении температуры до 40° у *B. marina* наблюдается явление теплового шока, которое заключается в полной остановке движения жгутиков

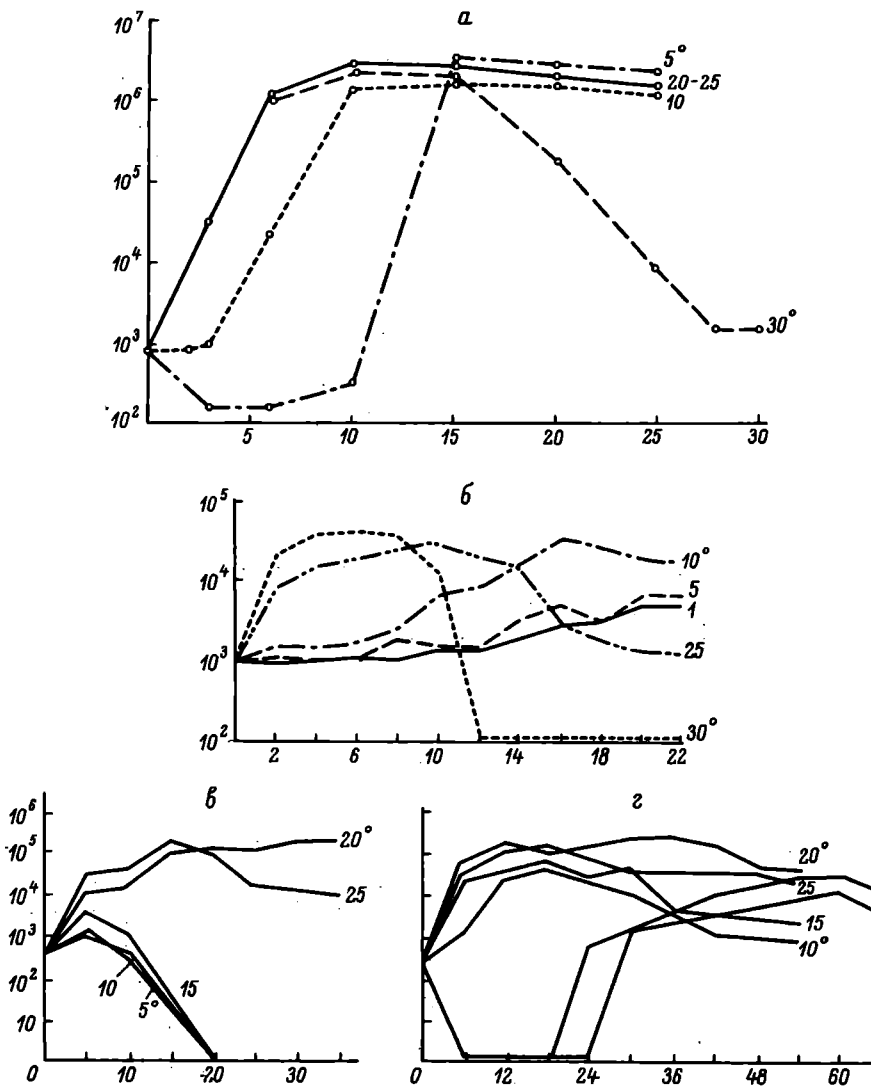


Рис. 2. Размножение жгутиконосцев при различном температурном режиме.

а - *Bodo marina*, б - *B. caudatus*, в - *B. saltans*, г - *Pleuromonas jaculans*. По оси ординат - численность простейших, шкала логарифмическая; по оси абсцисс - дни культивирования.

и ядрах клеток; жгутики выпрямляются и оба направлены вперед, клетки кажутся темными. Явление шока исчезает примерно через 18 час. [9].

Pl. caudatus размножается в интервале температур от 1 до 30° (рис. 2, б). Чем выше температура, тем больше скорость размножения жгутиконосца. Оптимальная температура для размножения этого вида в пределах 10–25°. При ее понижении до 1–5° клетки увеличиваются в размерах.

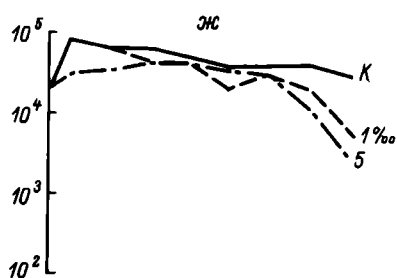
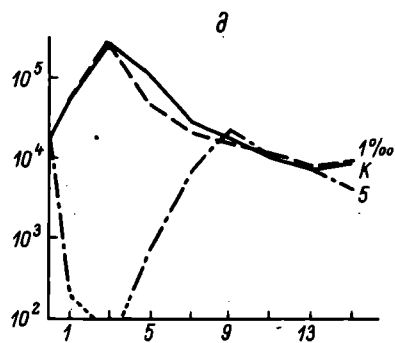
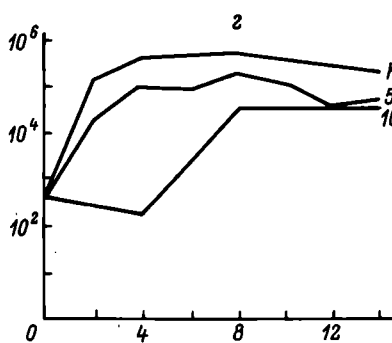
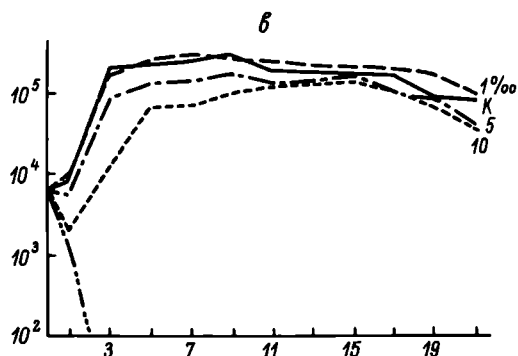
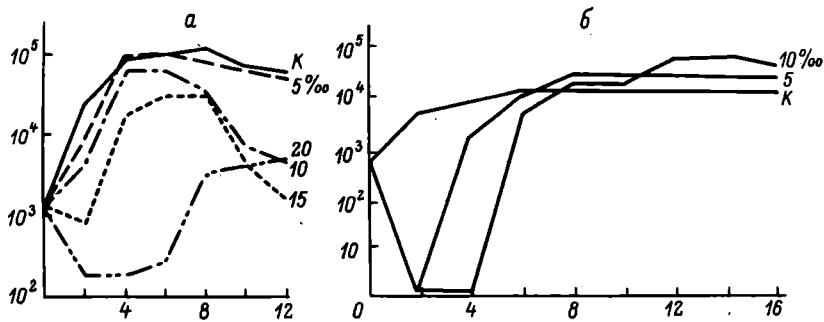
Развитие *B. saltans* возможно при температурах от 5 до 20° с оптимальным ростом при 20–25° (рис. 2, в). При 15–25° жгутиконосцы морфологически не различаются. При понижении температуры до 5° появляются формы в 1,5–2 раза крупнее обычных. При 1 и 30° *B. saltans* не размножается [16].

Оптимальная температура для развития *Pl. jaculans* 20–25° (рис. 2, г). При 30° деление прекращается, особи погибают через несколько дней. По мере снижения температуры до 1° размножение значительно тормозится, но и в таких условиях простейшие продолжают жить. Размеры клеток плеуромонас при низких температурах крупнее обычных почти в 2 раза [16].

Таким образом, независимо от того, из каких мест обитания выделены жгутиконосцы, оптимальный рост их проходит при температуре 20–25°. Резкое понижение или повышение температуры окружающей среды простейшие лучше переносят при благоприятных пищевых условиях. На среде, обогащенной органическими компонентами, жгутиконосцы быстрее адаптируются к низким и высоким температурам. На „голодной“ среде жизненный диапазон температур бодонид резко сужается. Так, *B. taurina* при содержании на минеральной среде без органических добавок размножается только при температуре от 5 до 25°. Температуры выше 25° оказываются летальными.

Увеличение размеров клеток, наблюдаемое при понижении температуры до 5–1°, характерно для всех изученных нами видов жгутиконосцев и происходит, по-видимому, в результате функциональных изменений в клетках. Подобное явление отмечено в литературе для многих простейших, особенно для инфузорий [17, 27, 32]. Функциональные сдвиги в физиологическом состоянии носят, по-видимому, обратимый характер, так как после повышения температуры до 20° размножение жгутиконосцев происходит с обычным для этой температуры временем генерации. Размеры клеток возвращаются к исходным.

Наблюдения над лабораторными культурами показали, что бодониды реагируют изменением темпа деления на смену температурного режима.



5	43.9
10	18.5
20-25	7.0
30	10.2

Соленость и состав среды. Бодониды удивительно устойчивы к изменению солености и составу среды. Предполагают, что одни и те же виды встречаются в морской и пресной воде, в различных почвах [12, 25, 57]. Жгутиконосцы, обитающие в пресных водах, в экспериментальных условиях могут выдерживать прямое перенесение в растворы хлористого натрия высокой концентрации или в морскую воду и размножаться. Устойчивость среди пресноводных бодонид к повышению солености неодинакова. *Bodo rostratus* и *B. parvulus* способны размножаться в растворе NaCl соленостью 30% и выше, а *B. edax* - в 75%-м растворе NaCl [55]. Этот же автор отмечает способность *B. caudatus* развиваться при солености среды 30%. Очевидно, жизненный диапазон солености может варьировать среди видов, выделенных из разных географических мест.

В наших экспериментах *B. caudatus* размножается на культуральной среде, соленостью 20% (рис. 3, а). При прямом переносе из среды Прата [4] в среду соленостью 20% выжило примерно 14% засеянных клеток. Выжившие клетки начинают размножаться на 8-й день. После двух месяцев культивирования в среде соленостью 20% жгутиконосец может успешно развиваться на среде соленостью 23%.

Резистентность к дальнейшему повышению солености линии жгутиконосцев, адаптированной к 20%, оказывается выше неадаптированных. У таких простейших путем многократных пересовов можно повысить устойчивость к солености до 35%.

Кроме перечисленных пресноводных видов, среди бодонид достаточно высокой солеустойчивостью обладают *Pleuromonas jaculans*, *Taumatomonas lauterbornii* и *Bodo saltans* [16]. *Pl. jaculans* и *T. lauterbornii* в условиях лабораторного культивирования размножаются на среде соленостью

Рис. 3. Размножение некоторых пресноводных жгутиконосцев на средах различной солености.

а - *Bodo caudatus*, б - *Pleuromonas jaculans*, в - *Taumatomonas lauterbornii*, г - *Bodo saltans*, д - *Cercobodo longicauda*, е - *C. piriformis*, ж - *Cercobodo* sp. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

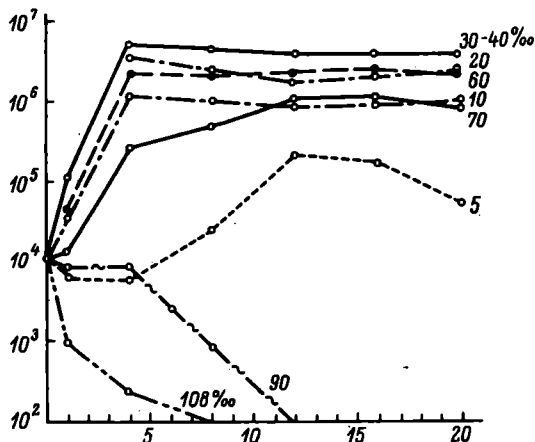


Рис. 4. Размножение морского жгутиконосца *Bodo marina* на средах различной солености.

Обозначения те же, что на рис. 3.

10‰ (рис. 3, б, в). После некоторого периода адаптации к 15‰ плеуромонас дает высокую максимальную численность, практически не отличающуюся от таковой на среде Прата, на которой обычно культивируют пресноводных бодонид в лаборатории. *B. saltans* может развиваться при солености 10‰ (рис. 3, г).

Постепенно повышая концентрацию солей в среде, можно добиться увеличения солеустойчивости жгутиконосцев. Так, Финлеу [41] удалось в результате адаптации к прогрессивно повышающейся солености среды добиться способности *Pl. jacculans* и *B. uncinatus* размножаться в морской воде нормальной солености. Среди бодонид есть виды, для которых пороговая соленость находится в пределах критической. Все изученные виды рода *Cercobodo* (*C. longicauda*, *C. piriformis*, *Cercolodo* sp.) и один представитель рода *Bodo* (*B. minimus*) не выдерживают повышения солености выше 5‰. На среде соленостью 5‰ их размножение подавляется, замедляется движение особей (рис. 3, д-ж). Морской вид *B. marina*, выделенный из Баренцева моря, при благоприятных пищевых условиях размножается без предварительной адаптации в диапазоне солености внешней среды от 5 до 70‰ включительно с оптимальным ростом при 20-40‰ (рис. 4). На оптимальных соленостях жгутиконосцы достигают на 4-й день культивирования численности в среднем 4.2-5.1 млн кл./мл, на 10 и 60‰ — соот-

количество 1,04 и 2,1 млн кл./мл. На распресненной до 5‰ среде размножение простейших в первом пассаже начинается после длительной лаг-фазы. При этом максимальная плотность культуры оказывается в 20 раз ниже, чем на среде оптимальной солености. После периода размножения происходит деградация культуры и гибель ее к 40-му дню культивирования [9].

Жгутиконосцы, предварительно адаптированные в течение 10-12 дней к среде соленостью 5‰, при повторном засеве на среду с той же соленостью размножаются без лаг-фазы и дают максимальную численность уже в 8 раз меньшую, чем на среде соленостью 30‰. Однако адаптация к 5‰ носит временный характер. Простейшие погибают через 35-40 дней. Вероятно, соленость 5‰ для *V. marina*, как и для других животных, является критической. Временно бодониды выдерживают распреснение среды до 1,5‰ и повышение солености до 108‰. При распреснении среды до 2,5 и 1,5‰ клетки полностью утрачивают подвижность, замедляется работа плавательного жгутика, размножения не происходит. Такое резкое распреснение среды жгутиконосцы выдерживают без предварительной адаптации соответственно до 11 и 5 дней. Выживаемость их через трое суток на среде соленостью 2,5‰ была 41%, на 1,5‰ - 24%. Функциональные нарушения полностью исчезают при перенесении жгутиконосцев снова в среду соленостью 36‰. Простейшие, предварительно адаптированные в течение 10-12 дней к солености 5‰, более устойчивы к дальнейшему распреснению среды до 2,5 и 1,5‰, временная граница их выживания отодвигается, процент выживших клотков увеличивается. Морфологические изменения отмечаются начиная с солености 90‰. Появляются клетки в 2-4 раза крупнее обычных, состоящие из 2-4 дочерних элементов, что свидетельствует о физиологических изменениях в клетках *V. marina*, приводящих к замедлению цитокинеза. Процесс деления не заканчивается. На среде соленостью 108‰ простейшие выживают до 25 дней, постепенно утрачивая подвижность. Изменения физиологического порядка на средах с высокой соленостью обратимы. После возвращения жгутиконосцев в среду нормальной солености двигательная активность и размножение их нормализуются, крупные клетки исчезают. Нарушение развития при повышении солености до определенного предела наблюдается и у опоснованных бодонид. На среде повышенной солености (10‰) *V. saltans* образует более крупные формы: до 13-14 мкм против 8 мкм в контроле, при этом они сильно вытянуты продольно (рис. 5). В культуре *Pl. jaculans* на среде соленостью 10-15‰ появляются шаровидные клетки, крупнее обычных в 2 раза, и клетки, сильно вытянутые продольно (рис. 6). Наблюдается нарушение цитокинеза, которое проявляется в том, что последующее деление начинается раньше, чем заканчивается предыдущее, в результате чего образуются "колонии" из 4-5 клеток. Задерживаются заключительные фазы деления жгутико-

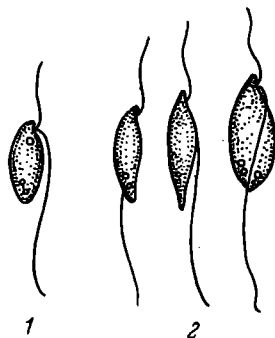


Рис. 5. *Bodo saltans*.

1 - обычный индивидуум, 2 - формы, наблюдаемые в среде соленостью 10‰.

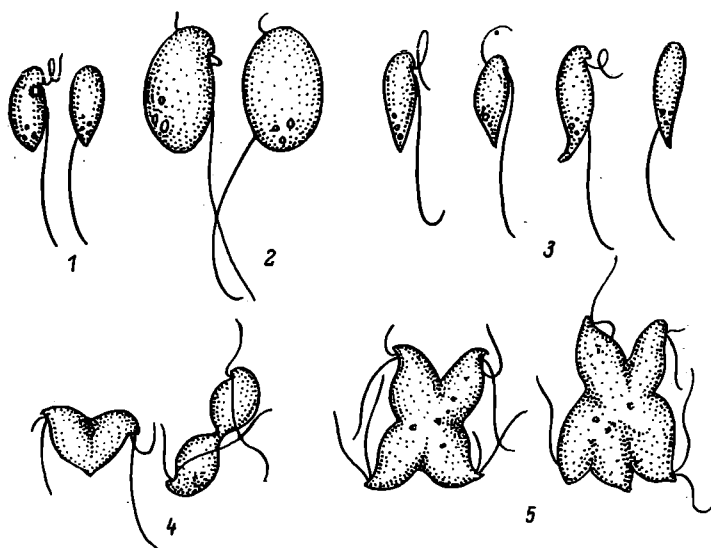


Рис. 6. *Pleuromonas jaculans*.

1 - обычный индивидуум, 2-3 - формы, наблюдаемые в среде соленостью 10-15‰, 4 - нормальное деление жгутиконосца, 5 - отклонения от нормального хода деления при высоких соленостях.

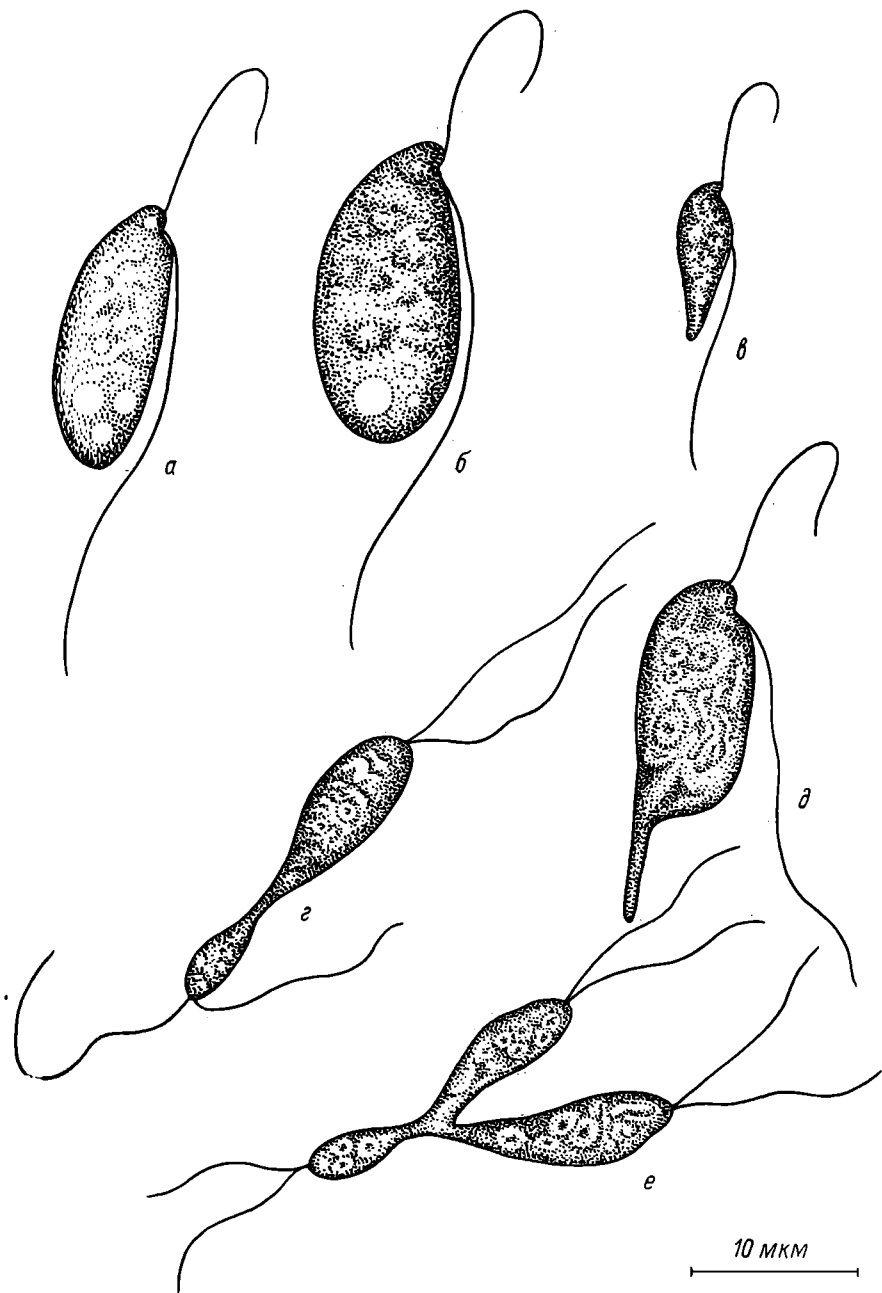


Рис. 7. *Bodo caudatus*.

а - обычный индивидуум, б-е - формы, наблюдаемые при высокой солености.

носцев, *U. B. caudatus* функциональные изменения появляются при повышении солености среды до 10–20‰: неравное деление и неполное разделение дочерних клеток; образуются аномальные клетки с 6 жгутами (рис. 7). У жгутиконосцев родов *Cercobodo*, *Rhynchomonas* и *Taumatomonas* при повышении солености до 5‰ отмечаются уменьшение клеток в размерах, нарушение их двигательной активности, практически не происходит образования псевдоподий, исчезают сократительные вакуоли, значительно замедляется фагоцитоз.

Приведенные материалы говорят о способности бодонид быстро адаптироваться к изменению солености среды. Следует отметить, однако, что адаптация их к прогрессивно увеличивающейся солености возможна только в случае обогащения культуральной среды органическими добавками – спиртами, пептоном и др. На голодной среде резко снижается устойчивость всех изученных видов к повышению солености среды и ее распреснению. Размножение жгутиконосцев происходит в более узком диапазоне солености, функциональные нарушения, вызванные резким ее изменением, носят необратимый характер.

Размножение морского вида *U. marina* на минеральной среде без добавления органических компонентов возможно лишь в интервале солености 10–50‰. При резком распреснении среды до 1,5‰ или повышении солености до 108‰ простейшие быстро погибают [9]. Пресноводные жгутиконосцы *U. saltans*, *U. caudatus* и *Pl. jaculans* на среде, не обогащенной растворенными органическими веществами, развиваются соответственно только на средах с соленостью, не превышающей 5, 10 и 15‰ [16].

Все изученные бодониды устойчивы и к изменению качественного состава среды. Жгутиконосцы, выделенные из пресных вод, размножаются в первом пассаже на стерильной дистиллированной среде. Бодониды индифферентны к солям железа, исключение его из среды не влияет на их жизнедеятельность [12, 16].

Пресноводные жгутиконосцы могут нормально размножаться на среде, не содержащей солей магния [16]. Длительное время существуют на среде без $MgSO_4$ морские виды бодонид. Полное исключение из состава среды солей магния ($MgCl_2$ и $MgSO_4$) тормозит их развитие. Отсутствие в среде солей кальция и кальция морские жгутиконосцы выдерживают до 7–10 дней [10]. Лимитируют ли минеральные биогены размножение бодонид? В условиях эксперимента у них не снижается скорость размножения на средах без минерального азота. При повышении уровня нитратного азота в форме KNO_3 до 250 мг N/л или аммонийного азота в форме NH_4SO_4 до 60 мг N/л не наблюдается ни морфологических изменений, ни изменений скорости размножения. Отсутствие или дефицит минерального фосфора тормозит размножение бодонид, ограничивает их численность [10, 16]. Исследования зависимости размножения бодонид от

содержания в среде минерального фосфора в условиях двучленной культуры бодо+бактерии одного вида показали следующее. При моноксеничном культивировании содержание минерального фосфора в форме K_2HPO_4 влияет на размножение бодо косвенно через бактериальное звено. Дефицит фосфора или его отсутствие в среде лимитируют размножение бактерий сопутствующего вида и тем самым существенно ограничивают плотность популяции простейших. Жгутиконосцы достигают высокой численности при концентрации в среде минерального фосфора 5.0–10.0 мг Р/л – оптимальная концентрация для роста бактерий сопутствующего вида [10].

Устойчивостью бодонид в экспериментальных условиях к высоким концентрациям минеральных солей фосфора и азота можно объяснить их способность к размножению в естественных сильно загрязненных водах. Известно, например, что пресноводные хризомонады *Dinobryon divergens* и *Urogeena americana*, представители олиготрофных водоемов, в экспериментальных условиях проявляют высокую чувствительность к содержанию минерального фосфора в среде. Концентрация 2 мкг PO_4 – летальна для этих организмов, а *Chlamidomonas towsonii*, встречающийся в загрязненных водах, в эксперименте устойчив к довольно высоким концентрациям аммонийного азота – до 0.1% [49].

Такие микроэлементы как $CoCl_2$, $CuSO_4$ и смесь микроэлементов, применяемая для культивирования водорослей [2], не оказывают существенного влияния на рост жгутиконосцев в культуре [10].

Значительно активируют культуры бодонид различные органические добавки.

Экспериментально установлено, что витамины кобаламин и биотин в концентрациях 0.01 и 0.001 мкг/мл соответственно – факторы, стимулирующие размножение *Bodo marina* [8]. Добавление к культуральной среде метилового, бутилового или этилового спирта в концентрациях от 10 до 1000 мг/л вызывает интенсивный рост жгутиконосцев. Такой же эффект вызывают добавленные к основной среде ацетат натрия в концентрациях 100 и 1000 мг/л и рыбо-пептонный бульон, приготовленные из судака по прописи [6] в конечной концентрации 0.01–1.0%. Хорошо активируют культуру бодонид дрожжевой экстракт, убито бактерии сопутствующего вида, стерильное молоко [7, 9, 12]. Однако такая группа органических веществ как простые сахара незначительно улучшает рост культуры жгутиконосцев.

А к т и в н а я р е а к ц и я с р е д ы . Бодониды обитают в водоемах с различной реакцией среды. *Bodo globosus*, *B. minimus*, *B. causatus* встречаются в водах с активной реакцией среды, близкой к нейтральной и до 9.5 [38]. В болотах, где преобладает кислая реакция, обитает

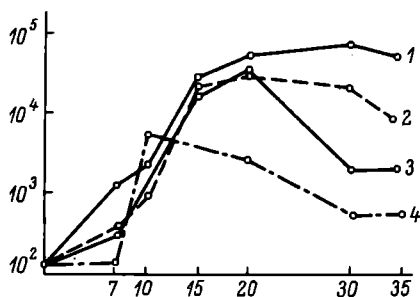


Рис. 8. Рост культуры жгутиконосцев *Bodo marina* при различном световом режиме.

1 — полная темнота или освещенность до 100 лк, 2 — 1000 лк, 3 — 5000 лк, 4 — 25000 лк. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

B. repens [3], в сточных водах с pH 2.2 — *Pleuromonas jaculans* [46].

В условиях лабораторных культур пресноводные представители бодонид могут развиваться в средах с pH от 4 до 10 включительно. *B. saltans* и *B. caudatus* размножаются в диапазоне pH среды от 4 до 9 с оптимальным ростом соответственно при 7–8 и 6–7. Жизненный диапазон pH для *Pl. jaculans* в экспериментальных условиях колеблется от 4 до 10 при оптимальном значении 8–9 [16].

Морские виды развиваются в более узком диапазоне значений pH (от 6.4 до 8.5) с оптимальным ростом в нейтральной среде [9].

О с в е щ е н н о с т ь . В экспериментальных условиях бодониды выдерживают освещенность до 25 000 лк (рис. 8). Однако сильная освещенность угнетает культуру простейших. Для световых серий, кроме слабой освещенности (200 лк), характерно резкое снижение численности простейших сразу же после экспоненциальной фазы роста. Причем, чем сильнее освещенность, тем раньше и интенсивнее происходит отмирание клеток. При 25 000 лк клетки уменьшаются в размерах в 1.5–2 раза, нарушается их двигательная активность. Оптимальные условия для размножения жгутиконосцев — полная темнота или слабая освещенность [9].

У л ь т р а ф и о л е т о в ы й с в е т . Бодониды примерно в 100 раз более устойчивы к облучению коротковолновым ультрафиолетом, чем самые резистентные простейшие, и в 10 раз более резистентны, чем споры гриба *Aspergillus niger* [19].

Морской вид *Bodo marina*, специально не адаптированный, выдерживает однократное облучение дозой $1.12 \cdot 10^5$ эрг/мм² или ежедневное облучение $4 \cdot 10^4$ эрг/мм². Для пресноводных видов *B. caudatus*, *B. saltans* максимально переносимая однократная доза ультрафиолета составляет $0.73 \cdot 10^5$, для *Pl. jaculans* — $0.16 \cdot 10^5$ эрг/мм². Жгутиконосцы могут размножаться, несмотря на ежедневное облучение в течение несколь-

ких лет значительными дозами УФ-света спектральной линии 253.7 нм. После повторяющихся облучений большими дозами они адаптируются к прямому действию коротковолнового УФ-света, который постепенно из фактора подавляющего превращается в фактор стимулирующий. В результате отбора на устойчивость к деструктивному воздействию УФ-света возникают линии жгутиконосцев, отличающиеся от исходных большей скоростью размножения и способностью достигать большей плотности и без облучения [18-20].

Токсические вещества. В очистных сооружениях на разных ступенях очистки бытовых и сточных вод, а также в почвах после обработки ее различными гербицидами наряду с бактериями в массовых количествах развиваются жгутиковые сем. *Bodonidae*. Обычно доминируют *B. globosus*, *B. caudatus*, *B. saltans*, *B. putrinus*, *B. minimus*, *B. angustatus*, *Pl. jaculans* и др. [12, 39, 58].

В экспериментах, проводимых в нашей лаборатории по изучению деструкции фенола в модельных биоценозах, бодониды развивались во всех опытных водоемах (аквариумах и садках). Высокая численность жгутиконосцев (до $0.5 \cdot 10^6$ кл./мл) характерна для аквариумов, в которых происходит интенсивное разрушение фенола. Наиболее часто встречаются те же виды, что и в природных загрязненных водах: *B. saltans*, *B. caudatus*, *B. minimus*, *B. repens*, *Pl. jaculans* [21, 22]. В специальных экспериментах определена устойчивость некоторых доминирующих видов к таким токсикантам, как перхлорат аммония, медь, фенол, а также к гербицидам - атразину и монурону.

Действие перхлората аммония в концентрациях от 30 до 1000 мг/л проверялось на *B. caudatus*, *B. saltans* и *Pl. jaculans*. Первые 6-9 дней культуры жгутиконосцев интенсивно растут при всех концентрациях токсиканта, кроме 1000 мг/л. Затем происходит медленное отравление простейших в результате кумулятивного действия перхлората аммония [12]: замедляется двигательная активность, форма тела округляется, нарушается цитокинез, культуры жгутиконосцев быстро деградируют. Нормальное развитие *B. caudatus* возможно при концентрации перхлората аммония 60 мг/л, а *B. saltans* и *Pl. jaculans* - при 30 мг/л. При этих концентрациях нет отклонений в двигательной активности простейших, скорость размножения и максимальная плотность культур не отличаются от контроля.

Токсическое действие меди (сульфата меди) на бесцветных жгутиковых проявляется при концентрации в среде выше 0,01 мг/л Cu^{++} . При 0,02 мг/л Cu^{++} гибель наступает на вторые сутки. Токсическое действие меди отличается от такового перхлората аммония тем, что угнетение размножения и гибель не сопровождаются отклонениями в поведении и морфологии.

Жгутиконосцы проявляют высокую устойчивость к фенолу, монурону и атразину. *B. caudatus* - типичный полисапроб, ин-

тенсивно размножается в среде при концентрации фенола 1000 мг/л [21]. Токсическое его действие на *B. marina* проявляется при концентрации, превышающей 100 мг/л. Дозы фенола 500 и 1000 мг/л мгновенно вызывают потерю двигательной активности жгутиконосца. Через сутки при концентрации фенола 1000 мг/л выживает 50% простейших.

Жгутиконосцы нормально размножаются на средах с монуном при концентрации до 100 мг/л. Резкое угнетение скорости размножения происходит при дозе 500 мг/л – простейшие постепенно утрачивают подвижность. При последующем увеличении концентрации монурона до 1000 мг/л размножения жгутиконосцев не происходит, культуры простейших постепенно деградируют к 10-му дню.

Выявлена очень низкая чувствительность жгутиконосцев к атразину. Скорость размножения и плотность популяции снижаются лишь при концентрации в 1000 мг/л. морфологических изменений, нарушения подвижности и гибели клеток не происходит [9].

Изменчивость. Как показывают специально проведенные экспериментальные исследования [9, 13, 24], жгутиконосцы обладают большой индивидуальной изменчивостью. Форма и размеры бодонид, их способность к метаболизму и двигательная активность могут значительно варьировать в зависимости от физико-химических параметров среды. При повышении температуры до 30–40° клетки уменьшаются в размерах, а при относительно низких температурах (1–5°) наблюдается замедление двигательной активности и увеличение размера клеток в 1.5–2 раза. Доведение общей концентрации солей до пороговых значений вызывает потерю двигательной активности, а также укрупнение клеток, наступающее в результате замедления процесса деления протоплазмы между дочерними элементами. У некоторых видов при резком увеличении солености появляются уродливые формы с псевдоподиальными и каплевидными выростами [24]. Изменения в поведении и форме тела происходят после облучения коротковолновым ультрафиолетом. Тело жгутиконосцев уменьшается в размерах и округляется до шарообразной формы, что связано, вероятно, с дегидратацией. В результате облучения ползающие формы жгутиконосцев начинают активно плавать [12].

Шаровидная форма клеток наблюдается у бодонид и при перенесении в щелочную среду (рН 8–9) или при добавлении токсикантов, например перхлората аммония до 100–1000 мг/л [24]. В норме размеры и форма клеток могут варьировать в зависимости от фазы роста популяции [13, 24].

Выявление характера морфологической изменчивости жгутиконосцев весьма существенно для определения принадлежности того или иного организма к данному виду.

1. А н и к у ш и н Н.Ф. Особенности ультраструктуры митохондрия жгутиконосцев подотряда *Bodonina*. - Цитол., 1975, т. 17, вып. 1, с. 94-95.
2. Б р о д с к и й А.Л. Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах. - Бюл. САГУ, 1935, вып. 20, № 3, с. 84.
3. В е р м е н ь Е.И. К фауне жгутиковых Лушинского болота. - Тр. Звенигородск. гидрофиз. ст. Ин-та эксперим. биол. ГИНЗа, 1928, с. 399-403.
4. В л а д и м и р о в а М.Г., С е м е н е н к о В.Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., 1963. 18 с.
5. Г е л ь ц е р Ю.Г. Простейшие почв поймы р. Клязьмы и методы их идентификации и количественного учета. - В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1970, с. 178-199.
6. Г о н ч а р о в Г.Д. Лабораторная диагностика болезней рыб. М., 1973. 116 с.
7. Г о р я ч е в а Н.В. Культивирование бесцветного морского жгутиконосца *Bodo marina*. - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, № 11, с. 25-28.
8. Г о р я ч е в а Н.В. Реакция бесцветных жгутиконосцев на добавление в среду витаминов группы В. Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, № 12, с. 22-26.
9. Г о р я ч е в а Н.В. Биология *Bodo marina* Brearud (*Zoomastigophorea*, *Protozoa*). Автореф. канд. дис. Иркутск, 1975. 16 с.
10. Г о р я ч е в а Н.В. Влияние минерального состава среды на размножение бесцветных жгутиконосцев. - В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 149-157.
11. Г о р я ч е в а Н.В., Ж у к о в Б.Ф. Зоофлагелляты соленых озер. - Тез. докл. Всесоюз. съезда протозоол., Киев, 1976, с. 39.
12. Ж у к о в Б.Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Hall (*Protozoa*). - Автореф. канд. дис. Л., 1970. 18 с.
13. Ж у к о в Б.Ф. Об изменчивости *Pleuromonas jacculans* Perty (*Bodonina*, *Protozoa*). - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, № 11, с. 28-30.
14. Ж у к о в Б.Ф. О роли бесцветных жгутиконосцев в биологии водоемов. - В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1973, с. 153-154.
15. Ж у к о в Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. ж., 1973, т. 9, вып. 6, с. 28-31.

16. Ж у к о в Б.Ф. К биологии зоофлагеллят. - В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 139-149.
17. И р л и н а И.С. Некоторые физиологические и цитохимические особенности *Paramecium caudatum*, адаптированных к разным температурам. - Цитол., 1963, т. 5, вып. 2, с. 183-189.
18. К а м ш и л о в М.М. Влияние УФ-лучей на микробиоценозы морских простейших. - ДАН СССР, 1963, т. 150, № 6, с. 1363-1365.
19. К а м ш и л о в М.М. Влияние УФ-света на бесцветных жгутиконосцев. - В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.-Л., 1965, с. 255-300.
20. К а м ш и л о в М.М. Адаптация бесцветных жгутиковых к бактерицидному УФ-свету. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с. 254-263.
21. К а м ш и л о в М.М., К о с т я е в В.Я., Л а п т е в а Н.А. и др. Изучение деструкции фенола в модельных биоценозах. - В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с. 184-199.
22. Л а п т е в а Н.А., М и к р я к о в а Т.Ф., Б а р о н к и н а и др. Распад фенола в искусственных водоемах (опыты 1970 г.). - В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с. 159-166.
23. Л е п и н и с А.П. Экология простейших в эродлируемой почве северо-восточной Литвы. - Тр. АН ЛитССР, Вильнюс, 1963, сер. В, вып. 1 (30), с. 87-97.
24. М ы л ь н и к о в А.П. Об изменчивости размеров и формы тела *Bodo caudatus* (Duj.) Stein (*Bodonina*, *Protozoa*). - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1977, № 33, с. 20-25.
25. Н и к о л ю к В.Ф. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана. Ташкент, 1956. 172 с.
26. Н о в и к о в М.М. К вопросу о простейших животных, обитающих в почве. - Арх. русск. протистол. о-ва, 1922, т. 1, с. 141-147.
27. П о л я н с к и й Ю.И. Температурные адаптации инфузорий. II. Изменение теплоустойчивости и холодоустойчивости *Paramecium caudatum* при культивировании в низких температурах. - Цитол., 1959, т. 1, вып. 6, с. 715-727.
28. Р а й к о в И.Б. Кариология простейших. Л., 1967. 256 с.
29. С к а д о в с к и й С.Н. Микроценозы сестона и донных отложений реки. - В кн.: Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя. М., 1961. 151 с.
30. С о р о к и н Ю.И. Вертикальная структура и продукция сообщества микропланктона в Японском море в летний период. - Океанол., 1974, т. 14, № 2, с. 327-332.

31. Стрелков А.А. О почвенных простейших в опыте высушивания пара. - Тр. Ин-та с.-х. микробиол., 1930, т. 4, вып. 1, с. 177.
32. Суханова К.М. Температурные адаптации у простейших. Л., 1968. 267 с.
33. Alexieff A. Notes sur les Flagelles. - Arch. zool. extr., et gen., 1911, vol. 46, p. 27.
34. Bêlâr K. Protozoenstudien. I. - Arch. Protistenkunde, 1916, Bd 36, p. 1-46.
35. Braarud T. The "Øsf" expedition to the Denmark strait 1929. Hvatradets strifter. - Scient. results marina biolog. res. Oslo, 1935, No 10, 143 p.
36. Braarud T. The marine and fresh-water phytoplankton of the Dransfiord and the adjacent part of the Oslofjord March-December., 1951. - Det. Norske viden. Acad. Oslo, 1958, vol. 43, p. 28-34.
37. Brooker B.E. Fine structure of Bodo saltans and B. caudatus (Zoomastigophora; Protozoa) and their affinities with the trypanosomidae. - Bull. Brit. Mus. London, 1971, vol. 22, No 3, p. 87-102.
38. Cairns J. The Chemical environment of common fresh-water Protozoa. - Natulae natural, 1964, No 365, p. 1-60.
39. Calaway W., Lackey J.B. Waste treatment protozoa (flagellata). Florida eng. ser., 1962, No 3. 40 p.
40. Calkins G.N. The biology of the Protozoa. Philadelphia-New York, 1933. 607 p.
41. Finley H.E. Toleration of fresh water Protozoa to increased salinity. - Ecology, 1930, vol. 11, p. 337-346.
42. Gittleson S.M., Ferguson T. Temperature-related occurrence of Protozoa. - Hydrobiol., 1971, vol. 37, No 1, p. 49-54.
43. Griesmann K. Über marine Flagellaten. - Arch. Protistenkunde, 1914, Bd 32, 42 p.
44. Honigberg B.M. A contribution to systematics of the nonpigmented flagellates. - Progress. Protozool., 1963, Proc. 1, p. 56-58.
45. Johannes R.E. Influence of marine Protozoa on nutrient regeneration. - Limnol. a. Oceanogr., 1965, vol. 10, No 3, p. 434-442.
46. Lackey J.B. A study of some ecologic factors affecting the distribution of Protozoa. - Ecol. Monogr., 1938, vol. 8, p. 501-527.
47. Lighthart B. Planktonic and benthic bacteriophilous protozoa at eleven stations in Puget Sound

- and adjacent Pacific Ocean. - J. Fisk. Res. Board Canada, 1969, vol. 26, No 2, p. 299-304.
48. Lohmann H. Die Bevölkerung des Ozeans mit plankton nach den Ergebnissen der Zentrifungenfänge während der Ausreise der „Deutschland“ 1911. - Arch. Protistenkunde, 1920, Bd 4, H. 3, p. 48-50.
 49. Lwoff A. Metabolism of Trypanosomidae and Bodonidae. - Biochem. a. physiol. Protozoa, 1951, vol. 1, p. 178-234.
 50. Mare M.F. A study of marine benthic community with special reference to the microorganisms. - J. Marine Biol. Assoc. U.K., vol. 25, p. 517-554.
 51. Noland L.E., Gojdics M. Ecology of free living Protozoa. - Res. Protozool., 1967, p. 215-26
 52. Pascher A. Von der merkwürdigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. - Biol. Zbl., 1917, Bd 37, S. 241-429.
 53. Pitelka D. Electron-microscopic structure of Protozoa. Oxford, 1963, p. 87-93.
 54. Pitelka D. Fibrillar system in Protozoa. - Res. Protozool., 1968, vol. 3, p. 282-373.
 55. Ruinen J. Notizen über Salzflagellaten. - Arch. Protistenkunde, 1938, Bd 90, H. 2, S. 3-5.
 56. Sinton J.A. Some observations on the morphology and biology of *Prowazekia urinaria* (*Bodo urinarius*, Hassall). - Ann. Trop. Med. a. Parasitol., 1912, No 6, p. 245-269.
 57. Skuja H. Beitrag zur algeflora. - Acta Horti. Bot. Univ. Latv., 1939, No 11/12, S. 41-169.
 58. Sládeček V. Vier metasaprobe Assoziationen der farblose Flagellaten. - Arch. Protistenkunde, 1972, Bd 114, S. 245-248.
 59. Vickerman K. Polymorphism and mitochondrial activity in sleeping sickness trypanosomes. - Nature, 1965, vol. 208, p. 762-766.

БИОМАССА И СТРУКТУРА
ПЛАНКТОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Участок Волги до образования водохранилища обследовался в 1913–1915 гг. специальной комиссией по изысканию новых источников водоснабжения Москвы. Наряду с общими вопросами санитарной оценки вод, исследовался фитопланктон [33, 34]. В первые два года после образования Иваньковского водохранилища (1937–1938 гг.) его планктон довольно подробно был изучен Е.С. Неизвестной-Жадиной [30]. После рекогносцировочного рейса, проведенного в конце августа 1953 г. К.А. Гусевой [7], с 1954 г. фитопланктон этого водоема исследовался Институтом биологии внутренних вод АН СССР [2, 8–12, 21, 26, 27]. Некоторые краткие сведения содержатся в работах других авторов [1, 29].

Имеющиеся данные позволяют проследить основные этапы смены и формирования фитопланктона в этом водохранилище.

В реке до зарегулирования [34] основной фон фитопланктона весной и осенью создавали диатомовые и зеленые водоросли, среди которых преобладали *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *Asterionella gracillima* (Hantzsch.) Heib., *Fragilaria virescens* Ralfs, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Pediastrum duplex* Meyen, *P. boryanum* (Turp.) Menegh. и др. В летний период по-прежнему доминировали диатомовые, но уже в сопровождении синезеленых, основная масса которых поступала из Верхневолжского водохранилища при сбросах в результате проведения судов через пороги. Однако их численность уже к устью р. Шоши заметно снижалась. Ниже по течению, на глубоководном участке, формировался новый планктонный фитоценоз.

Основной фон фитопланктона Волги от Калинина (бывший г. Тверь) до с. Савелова создавали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb. и виды рода *Anabaena*, численность которых к концу участка увеличивалась особенно заметно.

Фитопланктон р. Шоши по численности был много беднее волжского, но не уступал ему по разнообразию (103 и 106 видов и разновидностей соответственно). Основное отличие заключалось в наборе доминирующих видов. Весной преобладали *Synedra acus* Kütz., *Dinobryon divergens* Imhof, *Asterionella gracillima*, *Synura uvella* Ehr., летом - *Dinobryon divergens*, *Pandorina morum* (Müll.) Bory, *Eudorina elegans* Ehr., *Oscillatoria limosa* Ag., *O. lacustris* (Kleb.) Geitl. и виды *Anabaena*. Осенью зеленые и синезеленые водоросли сократили обилие, в заметном количестве встречались только золотистые (*Synura uvella*, *Dinobryon divergens*) и диатомовые (*Fragilaria virescens*, *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr., *Melosira varians* Ag.).

В первый же год после зарегулирования (1937 г.) началась мощная перестройка планктона по всему водохранилищу. По видовому составу, набору доминирующих видов и обилию водорослей резко обособились 3 плеса: Волжский (от Калинина до бывшего устья р. Шоши), Ивановский (от Шоши до плотины) и Шошинский (по долинам рек Шоши и Ламы).

Если ранее участку Волги до устья р. Шоши был свойствен диатомовый планктон даже в период сброса цветущей синезелеными водорослями воды из Верхневолжского водохранилища, то после зарегулирования в течение всего летнего периода стали преобладать зеленые и синезеленые.

Еще более существенная перестройка произошла в Ивановском плесе, где развитие *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. вызывало цветение воды. Помимо этого здесь резко возросло обилие диатомовых водорослей, в то время как количество зеленых существенно снизилось.

Фитопланктон Шошинского плеса изменился в меньшей степени. Численное развитие всех групп водорослей было по-прежнему невелико, но на общем фоне малообильных синезеленых и диатомовых несколько возросла роль пиропитовых (*Glenodinium*), эвгленовых (*Trachelomonas*) и золотистых (*Dinobryon*) водорослей.

По водохранилищу в целом в первые два года его существования на первом месте по численному развитию стояли синезеленые, из которых в цветении воды принимали участие 5 видов: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. spiroides* Kleb., *A. inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah. Однако мощность цветения, судя по численности клеток, была небольшой [30].

Проведенные Л.Г. Буториной на 17-19-м году существования водохранилища (1954-1956 гг.) исследования показали, что общая продуктивность его значительно возросла (биомасса в

период летнего максимума достигала 20–45 г/м³), а разнообразие зеленых водорослей увеличилось с 89 до 109 таксонов. Причем особенно заметно увеличились число видов и обилие представителей порядка *Chlorococcales*, свидетельствующих о начальных этапах эвтрофирования водохранилища. В планктоне стали обильнее развиваться ранее не встречавшиеся или встречавшиеся единично такие виды, как *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *St. binderanus* (Kütz.) Krieg., *Nitzschia acicularis* W. Sm., *Aphanothece clathrata* W. et G. West., *Lyngbia limnetica* Lemm. и некоторые другие, что свидетельствует об избыточном поступлении в водоем растворенного органического вещества. Помимо этого резко обозначилась индивидуальность плесов, причем в Шосинском началось летнее цветение воды синезелеными.

Материал и методика

Исследование фитопланктона Иваньковского водохранилища проводилось нами в 1970 (29–30 мая, 12–14 сентября), в 1972 (8–9 мая, 10–14 июня, 29–31 июля, 9–11 сентября, 19–21 октября) и в 1975 гг. (28–30 июня). Кроме того, обработаны пробы из 1958 г. (17–21 мая, 8–14 июня, 12–15 июля, 10–13 августа, 13–14 сентября), любезно предоставленные Л.Г. Буториной.

Методы сбора и обработки проб фитопланктона описаны ранее [22]. В 1958 г. рассчитывалась средняя биомасса для 3-метрового поверхностного слоя, а в последующие годы – для всего столба воды от поверхности до дна.

Граница между Волжским и Иваньковским плесами проводится нами, так же как Д.А. Ласточкиным [28] и Е.С. Неизвестновой-Жадиной [30], по устью р. Шоши.

Результаты наблюдений

В 1958 г. в сравнении с 1954–1956 гг. в структуре и продуктивности планктонных фитоценозов существенных отличий не наблюдалось.

В весенний период (середина мая) фитопланктон водохранилища был довольно богат (табл. 1) в основном за счет диатомовых, среди которых в Волжском плесе преобладали *Synedra ulna* (1.6 г/м³), *Melosira italica* (0.6 г/м³) и *Stephanodiscus hantzschii* (0.4 г/м³). В Шосинском плесе планктонные фитоценозы были структурно сложнее, с преобладанием на разных станциях *St. hantzschii* (4.9 г/м³), *Melosira italica* (3.6 г/м³), *Synedra ulna* (2.2 г/м³), *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. (1.2 г/м³), *Asterionella formosa* Hass. (0.4 г/м³). Обильнее здесь

Т а б л и ц а 1
Биомасса фитопланктона в 1958 г., г/м³

Плес	Месяц	Синезе- леные	Золоти- стые	Диато- мовые	Пирофи- товые	Эвглено- вые	Зеленые	Общий со- став
Волжский	V	0	0	2.030	0	0.013	0.012	2.055
	VI	0.003	0	0.951	0.037	0.026	0.112	1.129
	VII	0.004	0.001	0.553	0.059	0.001	0.163	0.781
	VIII	0.007	0	4.449	0.027	0.008	0.213	4.704
	IX	0.002	0	0.216	0.004	0.007	0.058	0.287
Средняя за сезон	V-IX	0.003	0	1.640	0.025	0.011	0.112	1.791
Шошинский	V	0	0	6.411	0.097	0.075	0.179	6.762
	VI	0.351	0.013	1.504	0.166	0.046	0.140	2.220
	VII	2.337	0	2.155	0.438	0.029	0.375	5.394
	VIII	1.931	0	5.639	0.223	0.074	0.358	8.225
	IX	0.113	0	5.650	0.059	0.020	0.236	6.078
Средняя за сезон	V-IX	0.946	0.003	4.272	0.197	0.049	0.258	5.725
Иваньковский	V	0.001	0	3.556	0.072	0.016	0.030	3.675
	VI	0.021	0	6.658	0.371	0.055	0.132	7.237
	VII	0.041	0	3.529	0.027	0.009	0.275	3.881
	VIII	0.195	0.005	3.411	0.102	0.041	0.410	4.164
	IX	0.032	0	6.263	0.097	0.015	0.156	6.563

развивались зеленые, пиррофитовые и эвгленовые водоросли (табл. 1).

Планктон Иваньковского плеса, особенно в верхней части, был схож с таковым Шошинского, однако перед плотиной приобретал черты индивидуальности. Основными видами весеннего планктона являлись *Asterionella formosa* (2.9 г/м³), *Melosira italica* (2.4 г/м³) и *Stephanodiscus hantzschii* (2.1 г/м³).

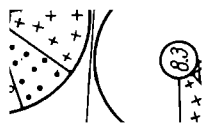
В конце весеннего периода (середина июня) биомасса фитопланктона в Волжском и Шошинском плесах снизилась (табл. 1), а видовое разнообразие возросло. Особенно заметно это проявилось в мелководном быстро прогреваемом Шошинском плесе. Здесь наряду со все еще обильной *Melosira italica* (2.4 г/м³) стали встречаться синезеленые водоросли: *Anabaena scheremetievi* Elenk. (0.37 г/м³), *A. hassalii* (Kütz.) Wittr. (0.14 г/м³), *A. flos-aquae* (0.12 г/м³).

В Иваньковском плесе, где водная масса не успела трансформироваться, продолжалась вегетация диатомей, достигших в развитии апогея. Из приведенных выше доминирующих видов майского планктона в июне не встречались только *Stephanodiscus hantzschii*, зато появились *St. astraea* (1.5 г/м³) и *Diatoma elongatum* (Lungh.) Ag. (1.8 г/м³), а биомасса *Melosira italica* возросла до 12.6 г/м³.

В летний период (июль, август) биомасса фитопланктона в Волжском и Шошинском плесах достигла своих высших значений, а в Иваньковском – снизилась. Видовое разнообразие планктона по водохранилищу в целом становится максимальным, однако представители синезеленых водорослей обильно развивались лишь в Шошинском плесе (табл. 1), причем только два вида – *Aphanizomenon flos-aquae* (2.99 г/м³) и *Anabaena scheremetievi* (1.68 г/м³) – можно отнести к преобладающим. В Иваньковском же плесе встречался только *A. scheremetievi* с биомассой всего в 0.51 г/м³. Основу же биомассы здесь и в летний период продолжали составлять диатомовые водоросли (*Melosira italica* – 0.5–9.2 г/м³, *Stephanodiscus binderanus* – 0.4–1.67 г/м³ и др.) в сопровождении зеленых (*Pandorina morum* (Müll.) Bory – 0.35 г/м³) и пиррофитовых (*Glenodinium gymnodinium* Perand – 0.87 г/м³, *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh – 0.59 г/м³).

Осенью (середина сентября) представители всех отделов водорослей, исключая диатомовых, резко сократили численность, планктонные фитоценозы по всей акватории водохранилища стали монодоминантными (*Melosira italica* до 10.6 г/м³). Общая биомасса фитопланктона в Волжском и Шошинском плесах снизилась, а в Иваньковском – увеличилась (табл. 1).

В 1970 г. проведены два рейса – весенний и осенний. Биомасса фитопланктона как на отдельных станциях, так и в пле-



сах в целом не претерпела существенных изменений (табл. 2) по сравнению с теми же периодами 1958 г. В видовом же составе произошла глубокая перестройка. Прежде всего необходимо отметить возросшую роль в планктоне зеленых водорослей (особенно *Chlorococcales*) с высоким видовым разнообразием. Наблюдалось обильное развитие видов рода *Stephanodiscus* (*St. hantzschii* var. *pusillus* Grun., *St. tenuis* Hust., *St. subtilis* (V. Goor) A. Cl., *St. alpinus* Hust., *St. invisitatus* Hohn et Hellerman), которые в 1958 г. встречались единично. Все эти виды, за исключением первого, являются новыми для флоры СССР [20, 23, 25].

Помимо увеличения видового разнообразия, которое коснулось всех отделов водорослей, произошли изменения и в структуре фитоценозов. Их особенности целесообразнее проанализировать на примере более подробной съемки 1972 г.

В начале мая 1972 г. в связи с теплой погодой (температура воды 12-13°) по всему водохранилищу уже наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона (рис. 1). В волжском потоке преобладали диатомеи (75-97% общего состава), в Шосинском плесе (ст. 7-13) наряду с ними в заметном количестве присутствовали представители других отделов, особенно из зеленых и пиропитовых водорослей.

Почти по всей акватории водохранилища безраздельно господствовал *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (2.67-6.32 г/м³) - показатель α -мезосапробных условий, и только в Шосинском плесе он несколько уступал численному развитию *Melosira italica* (4.8 г/м³) - представителю β -мезосапробности.

Наиболее интенсивное цветение воды отмечалось в Шосинском плесе (ст. 9-13) и на ст. 22 - в Ивановском. К плотине ГЭС биомасса фитопланктона существенно снижалась и в канал им. Москвы поступала вода, обедненная планктоном (рис. 1).

В конце весеннего периода (вторая декада июня) относительное обилие диатомовых водорослей на большинстве станций несколько сократилось за счет возросшей биомассы синезеленых и зеленых, при этом состав фитопланктона стал более многообразным (рис. 2). Наиболее существенная структурная перестройка сообщества произошла в верховье Волжского плеса (ст. 1, 2), где ценозообразующая роль от диатомовых перешла к пиро-

Рис. 1. Распределение средневзвешенной биомассы фитопланктона (г/м³) 6-8 мая 1972 г.

а - синезеленые, б - золотистые, в - диатомовые, г - пиропитовые, д - эвгленовые, е - зеленые, ж - отделы водорослей с малой биомассой. 1-26 - номера станций.

Т а б л и ц а 2

Биомасса фитопланктона в 1970 г., г/м³

Станция	Синезеленые		Золотистые		Диатомовые		Пирифитовые		Эвгленовые		Зеленые		Общий состав	
	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX	У	IX
Выше Ка- линина (ст. 1) ...	0	0	0.028	0	0.649	0.343	0.194	0.202	0.034	0	0.138	0.114	1.043	0.659
Ниже Ка- линина (ст. 3)	0	0	0.005	0	0.845	0.517	0.170	0	0.034	0	0.315	0.125	1.169	0.842
Городня (ст. 5)	0.001	0.007	0.067	0.192	1.508	0.904	0.296	0.611	0	0.060	0.209	2.591	2.082	4.365
Шошинский плес (ст. 7)	0.185	0.943	0	0	1.876	3.696	0.007	0	0.017	1.358	0.415	0.363	2.500	6.360
Шошинский плес (ст. 9)	0.277	2.260	0	0	4.514	5.095	0.672	0.305	0.079	2.210	0.931	1.026	6.473	10.896
Кокаково (ст. 15) ...	0.007	0.370	0.017	0	14.390	2.908	0.073	1.129	0.151	0	0.086	2.338	14.724	6.745
Предплю- тинный плес (ст. 25) ...	0	0.089	0	0	9.079	4.549	1.367	0.752	0	0.132	0.233	0.613	10.679	6.045

Т а б л и ц а 3

Средневзвешенная биомасса фитопланктона в 1972 г., г/м³

Отдел	6-9 У	10-14 УІ	29-31 УІІ	9-11 ІХ	19-21 Х
Синезеленые ...	0.047	1.127	2.100	2.085	0.415
Золотистые	0.094	0.113	0.031	0.007	0.010
Диатомовые	5.192	5.772	5.556	2.830	1.355
Желтозеленые	0.003	0	0	0	0
Пирофитовые ...	0.278	0.574	0.371	0.149	0.014
Эвгленовые	0.149	0.120	0.180	0.142	0.041
Зеленые	0.453	0.847	1.450	0.899	0.204
Общий состав	6.216	8.553	9.688	6.112	2.039

фитовым (*Peridinium*, *Cryptomonas*), золотистым (*Synura*) и зеленым (*Chlamydomonas*) водорослям.

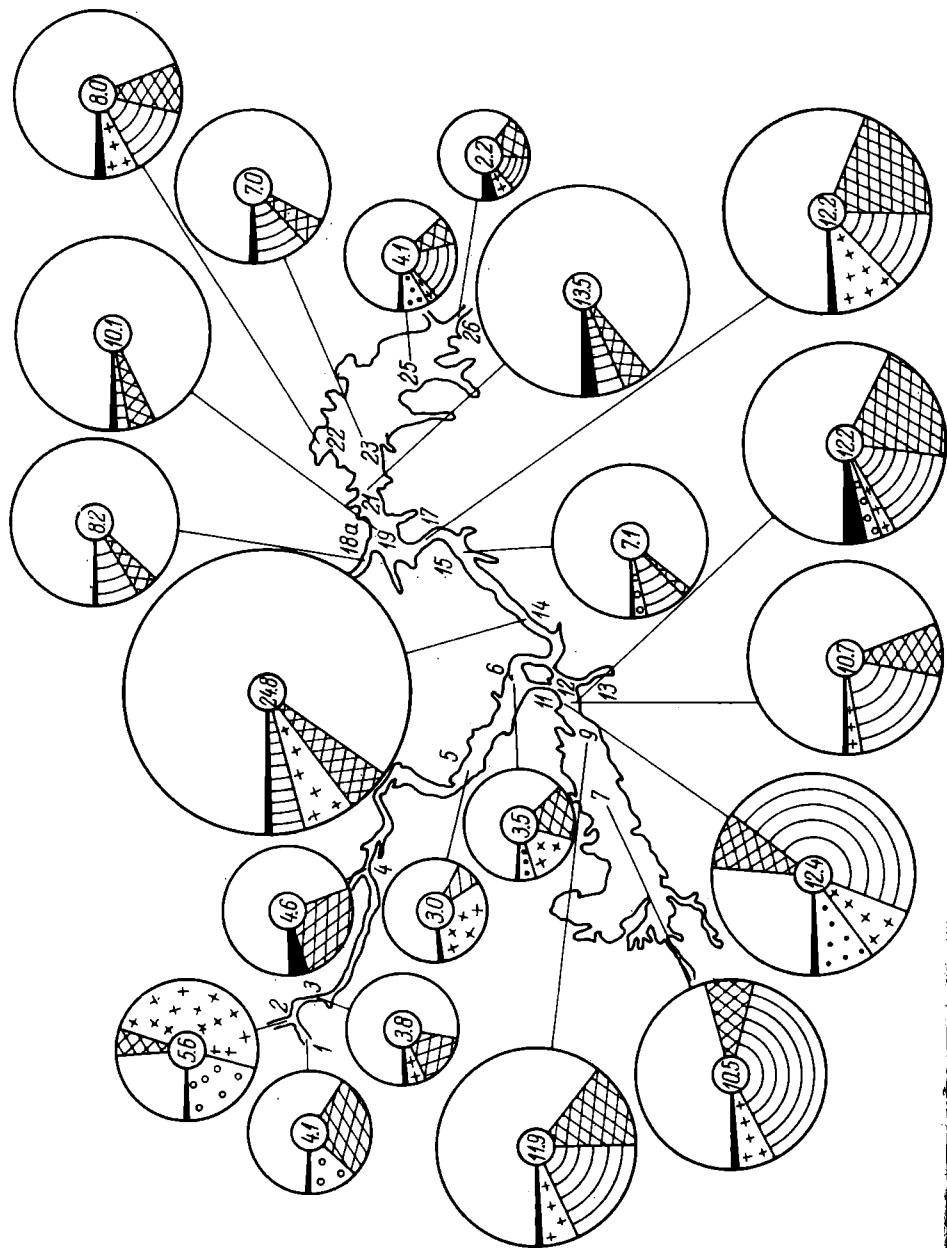
В мелководном и более теплом Шошинском плесе наряду с диатомеями *Melosira italica* (6.35 г/м³), *M. granulata* (Ehr.) Ralfs (1.04 г/м³), *Stephanodiscus tenuis* (0.53 г/м³) обильно развивались синезеленые, из которых в планктоне преобладали *Anabaena lemmermannii* P. Richt. (1.98 г/м³), *A. scheremetievi* (1.75 г/м³), *Aphanizomenon flos-aquae* (1.31 г/м³).

В Ивановском плесе, хотя разнообразие планктона и возросло, основную роль продолжали играть диатомовые, из которых в верхове плеса (рис. 2, ст. 14-17) преобладали *Melosira italica* (20.8 г/м³), *M. islandica* O. Müll. (1.3 г/м³) и *Stephanodiscus binderanus* (1.3 г/м³), а в предплотинной части водохранилища фитоценоз был представлен монодоминантным видом - *Melosira italica* (70-90% всей биомассы).

Биомасса как фитопланктона в целом, так и почти всех групп, его составляющих (исключая золотистые и эвгленовые водоросли), в конце весеннего периода увеличилась (табл. 3), однако „значительное“¹ цветение воды было зарегистрировано только на одной станции (ст. 14, у пос. Свердлово - 24.8 г/м³). По всей остальной акватории, включая и Шошинский плес, оно может быть квалифицировано как „умеренное“ (рис. 2).

В середине летнего периода (конец июля) диатомовые водоросли по-прежнему создавали основной аспект на большей

¹ На основе анализа литературных и собственных данных мы предлагаем следующую квалификационную таблицу цветения водоемов: очень слабое - 2-3 г/м³, слабое - 3-9, умеренное - 10-20, значительное - 21-50, сильное - 51-100, очень сильное - больше 100 г/м³.



части акватории водохранилища, причем биомасса их почти не изменилась в сравнении с предыдущими рейсами. Обилие золотистых и пиррофитовых несколько снизилось, а синезеленых и зеленых водорослей возросло почти вдвое (табл. 3).

В Волжском плесе планктон был представлен полидоминантным сообществом с преобладанием *Anabaena scheremetievi* (1.84 г/м^3), *Melosira italica* (1.13 г/м^3), *Stephanodiscus tenuis* (0.92 г/м^3), *St. hantzschii* var. *pusillus* (0.34 г/м^3) и др. Фитопланктон Иваньковского плеса отличается меньшим видовым разнообразием, монодоминантностью сообщества (*Melosira italica* составляла на разных станциях от 33 до 81% общего состава), большим обилием и что самое характерное – меньшей в сравнении с Волжским плесом биомассой синезеленых водорослей. Причина этого заключается в сбросах через бейшлот Верхневолжского водохранилища вод, богатых синезелеными, которые доходили до Калинина. В зоне выклинивания подпора они резко сокращали численность, а к устью Шошинского плеса почти полностью выпадали из планктона (рис. 3). Помимо *Melosira italica* в планктоне Иваньковского плеса были довольно обильны *Melosira granulata* (3.52 г/м^3), *Stephanodiscus tenuis* (1.1 г/м^3), *Pediastrum duplex* (1.20 г/м^3), *Microcystis viridis* (A. Br.) Elenk. (1.28 г/м^3).

Планктонные фитоценозы Шошинского плеса значительно разнообразнее вышерассмотренных. В них довольно богато были представлены почти все отделы планктонных водорослей, численное соотношение синезеленых и диатомовых примерно равное, существенно больше общая биомасса фитопланктона (рис. 3, табл. 3). В отличие от других плесов здесь выше ценообразующая роль синезеленых, среди которых преобладали *Microcystis viridis* (5.51 г/м^3) и *Coelosphaerium dubium* Grun. (5.28 г/м^3). Доминирующие комплексы диатомовых водорослей были представлены *Melosira italica* (6.26 г/м^3), *Stephanodiscus tenuis* (3.38 г/м^3), *Melosira granulata* (0.99 г/м^3), а из зеленых преобладали *Coelastrum microporum* Naeg. (2.32 г/м^3) и *Pandorina morum* (0.8 г/м^3).

В начале осеннего периода (9–11 сентября), несмотря на существенное снижение температуры воды с 23 до $15-16^\circ$, развитие синезеленых водорослей в целом по водохранилищу не изменилось (рис. 4, табл. 3). Резкое снижение биомассы этой группы произошло только на станциях Волжского плеса из-за прекращения сброса воды из Верхневолжского водохранилища,

Рис. 2. Распределение средневзвешенной биомассы фитопланктона (г/м^3) 10–14 июня 1972 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.



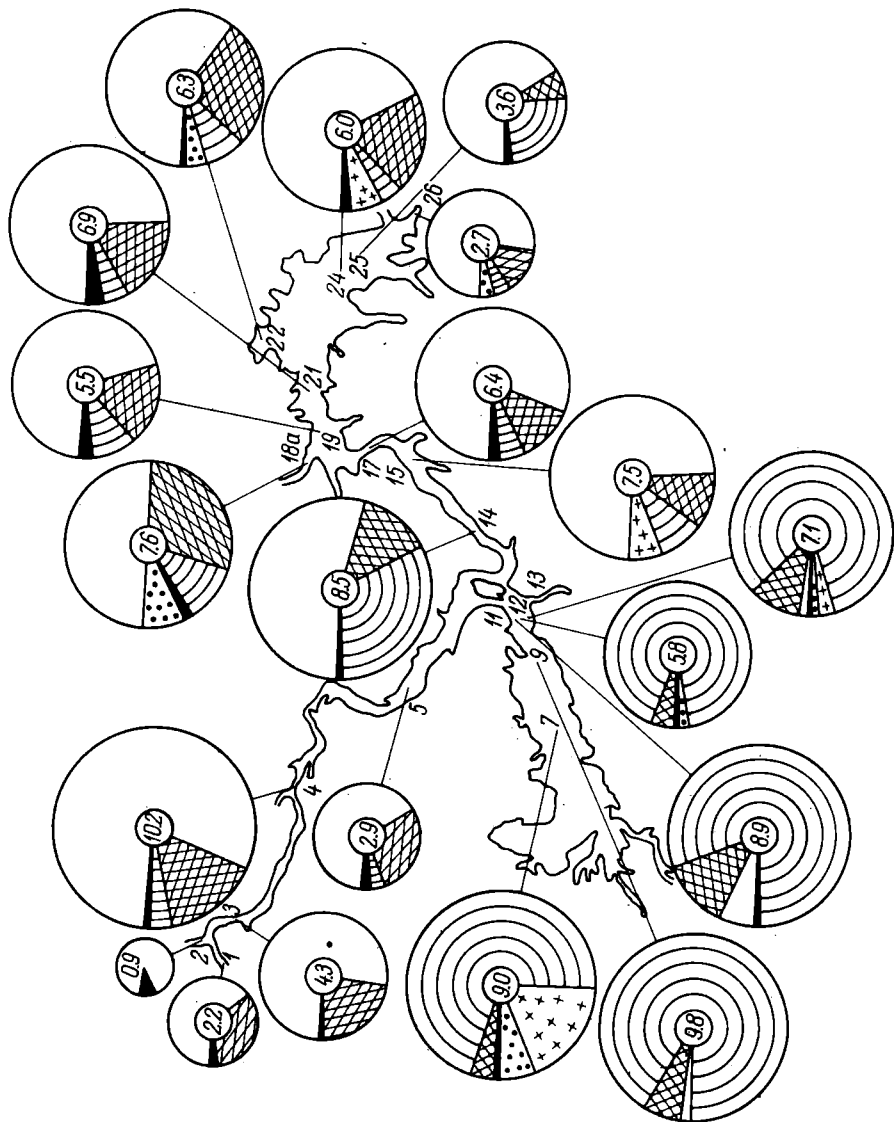
а в Шошинском и Ивановском плесах биомасса их даже несколько увеличилась. Численное развитие остальных групп фитопланктона, особенно диатомовых, существенно уменьшилось (табл. 3, рис. 4). Помимо этого произошла смена доминирующих видов. Так, в Волжском плесе лидирующее положение в планктоне перешло к *Stephanodiscus dibius* (Fricke) Hust. (3.0 г/м^3), *St. tenuis* (2.25 г/м^3), *St. hantzschii* var. *pusillus* (0.96 г/м^3) и *Melosira italica* (1.60 г/м^3). В Шошинском плесе преобладали *Microcystis viridis* (3.99 г/м^3), *Coelosphaerium dubium* (3.07 г/м^3), *Anabaena flos-aquae* (2.65 г/м^3). В Ивановском плесе основу биомассы фитопланктона составляли *Melosira italica* (4.5 г/м^3) *Stephanodiscus subtilis* (1.69 г/м^3), *Microcystis viridis* (1.43 г/м^3), *Stephanodiscus tenuis* (1.1 г/м^3).

Во второй половине октября со снижением температуры воды до $5-6^{\circ}$ синезеленые водоросли или полностью выпали из планктона, или резко сократили численность, и только в Шошинском плесе они все еще были многочисленны - 2.5 г/м^3 (рис. 5, ст. 9). Относительное обилие диатомовых водорослей в конце вегетации увеличилось до 80-98%, однако абсолютная их биомасса уменьшилась более чем в 2 раза (табл. 3). Видовая насыщенность планктонных фитоценозов в конце осенней вегетации в Волжском плесе падает. Фитопланктон представлен полидоминантным комплексом видов (*Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *St. astraea*, *Melosira italica*, *M. islandica*, *Synedra ulna* и др.). Планктон Ивановского плеса в это время монодоминантен (*Melosira italica* - 3.1 г/м^3) с высоким видовым разнообразием, особенно хлорококковых водорослей, и обилен. Разнообразие фитопланктона Шошинского плеса не уступает таковому Ивановского, но структура его фитоценозов сложнее. В планктоне примерно в равном соотношении развиваются *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis viridis*, *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *St. astraea*, *Microcystis aeruginosa*, *Mallomonas caudata* Iwan. и некоторые другие виды.

Таким образом, ход сезонного развития фитопланктона в разных плесах водохранилища (рис. 1-5) несколько отличен. Так, в Волжском плесе отмечались два небольших пика биомассы, приходящихся на июнь и сентябрь, а в Шошинском и Ивановском только один - летний, причем в Ивановском плесе он был обусловлен развитием диатомей, а в Шо-

Рис. 3. Распределение средневзвешенной биомассы фитопланктона (г/м^3) 29-31 июля 1972 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.



шинском совместной вегетацией синезеленых и диатомовых водорослей.

В среднем за вегетационный сезон 1972 г. по биомассе на первом месте стоял Шошинский плес, затем Ивановский и Волжский (табл. 4). Интенсивность цветения воды как в весенний, так и в летний период можно отнести к „умеренной“ и лишь на отдельных станциях к „значительной“.

Рейс, проведенный в конце июня 1975 г., показал типичное для Ивановковского водохранилища распределение фитопланктона (табл. 5). Так, в Волжском плесе основу биомассы создавали диатомовые водоросли, среди которых доминировали *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (1.44 г/м^3), *Melosira italica* (0.75 г/м^3), *Stephanodiscus tenuis* (0.61 г/м^3). Из других отделов преобладали криптонады (в основном *Cryptomonas ovata* Ehr.) и вольвоксовые (*Chlamydomonas*, *Pandorina*).

В Шошинском плесе началось цветение воды синезелеными водорослями (*Aphanizomenon flos-aquae* - 4.6 г/м^3 , *Microcystis aeruginosa* - 1.1 г/м^3 , *Anabaena schemetievi* - 0.87 г/м^3). При этом общее видовое разнообразие фитопланктона оставалось еще высоким (до 70 видов и разновидностей в пробе). Особенно разнообразны были зеленые водоросли, а обильны - пирифитовые (*Glenodinium penardii* Lemm. - 0.5 г/м^3 , *Cryptomonas ovata* - 0.46 г/м^3).

Фитопланктон хвостовой части Ивановковского плеса (от Свердловла до водозабора Конаковской ГРЭС) был представлен диатомовыми, поступающими из Волжского плеса, и видами синезеленых водорослей - из Шошинского. Ниже формировался свой планктон с преобладанием *Glenodinium penardii* - 1.39 г/м^3 , *Cryptomonas ovata* - 0.4 г/м^3 , *C. reflexa* (Marsson) Skuja - 0.37 г/м^3 , *Aphanizomenon flos-aquae* - 0.24 г/м^3 , *Melosira italica* - 0.21 г/м^3 , *Oscillatoria agardhii* Gom. - 0.2 г/м^3 , *Phacus longicauda* (Ehr.) Duj. - 0.1 г/м^3 .

Отмеченные в этом рейсе максимальные величины биомассы фитопланктона, находились в границах, характерных для плесов (табл. 6).

Рис. 4. Распределение средневзвешенной биомассы фитопланктона (г/м^3) 9-11 сентября 1972 г.

(Обозначения те же, что на рис. 1.

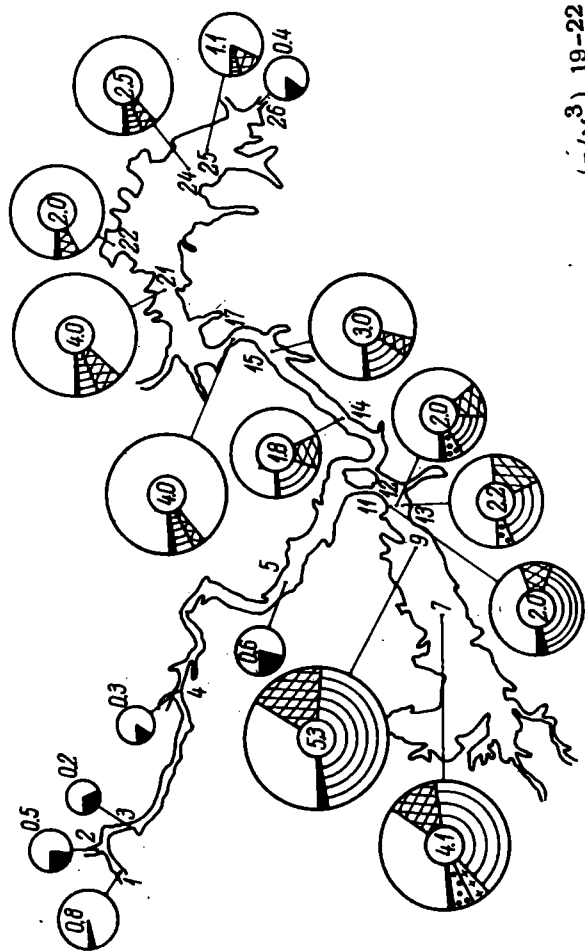


Рис. 5. Распределение средневзвешенной биомассы фитопланктона (г/м^3) 19-22 октября 1972 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

Т а б л и ц а 4

Средневзвешенная биомасса фитопланктона за вегетационный сезон 1972 г, г/м³

Плес	Синезеле- ные	Золоти- стые	Диадомо- вые	Пирофито- вые	Эвглено- вые	Зеленые	Общий со- став
Волжский	0.218	0.085	1.806	0.273	0.018	0.584	2.984
Шошинский ...	4.393	0.067	4.608	0.567	0.273	1.162	11.070
Иваньковский	0.508	0.019	5.358	0.187	0.114	0.845	7.031
Водохранили- ще в целом	1.351	0.050	4.165	0.301	0.125	0.846	6.838

Т а б л и ц а 5

Биомасса фитопланктона в июне 1975 г., г/м³

Станция	Синезе- леные	Зологи- стые	Диаго- мовые	Желтозе- леные	Пирофи- товые	Эвгле- новые	Зеленые	Общий состав
Выше Калинина (ст. 1)	0.023	0.002	0.237	0	0.113	0	0.120	0.495
Ниже Калинина (ст. 3)	0	0	1.644	0.003	0.406	0.028	0.263	2.344
Оршино (ст. 4)	0.012	0.021	2.044	0.003	0.311	0.036	0.672	3.099
Городня (ст. 5)	0.057	0.040	3.376	0.005	0.599	0.097	0.940	5.114
Горки (ст. 6)	0.093	0.010	3.282	0	0.368	0.122	0.309	4.184
Шошинский плес:								
перед 1-м мостом (ст. 12)	8.303	0.004	1.448	0	1.289	0.579	0.655	12.278
Свердлово (ст. 14)	1.564	0.007	2.474	0.004	0.555	0.206	0.316	5.126
Скрылево (ст. 16)	1.332	0	3.905	0	0.497	0.065	0.515	6.314
III разрез (ст. 19)	0.319	0.021	0.306	0.027	1.699	0.053	0.374	2.799
IY разрез (ст. 21)	0.714	0.013	0.321	0	0.311	0	0.277	1.636
V разрез (ст. 23)	0.671	0.016	0.498	0	2.250	0.235	0.694	4.304
Предплотинный плес (ст. 25)	0.021	0.010	0.005	0	0.850	0.049	0.092	1.027
Канал им. Москвы (ст. 26) ...	0.009	0.001	0.095	0	0.055	0.005	0.167	0.332

Предельная из зарегистрированных в разные годы
биомасса фитопланктона, г/м³

Плес	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1958 г.	1970 г.	1972 г.	1975 г.
Волжский	6.2	7.3	3.9	8.9	4.4	10.2	5.1
Шошин- ский ...	19.2	9.7	24.9	10.4	10.9	22.0	12.3
Иваньков- ский ...	45.0	15.1	22.2	14.9	14.7	24.8	6.3

Обсуждение результатов

Биомасса фитопланктона Волги до зарегулирования, рассчитанная по численности клеток (по: Строганов, Захаров [34]), была порядка 0.5–1.2 г/м³. В первые два года существования водохранилища (1937, 1938) она увеличилась незначительно. Так, вычисленная по данным Е.С. Неизвестной-Жадиной [30], средневзвешенная биомасса фитопланктона не превышала 5 г/м³, а в поверхностном 2-метровом слое – 15 г/м³. При этом биомасса синезеленых водорослей составляла около 30% от общей.

По аналогии с другими водоемами [19, 23] можно предположить, что в период экологической сукцессии наиболее продуктивным по биомассе синезеленых водорослей был не 2-й, а 3-й или 4-й год существования Иваньковского водохранилища. Затем началась стабилизация сообщества, приведшая к резкому снижению обилия синезеленых и возрастанию биомассы диатомовых водорослей. Правда, на одной станции приплотинного участка летом 1954 г. зарегистрирована биомасса в 45 г/м³, из которых 21 г/м³ приходилось на синезеленые [2]. Однако на других станциях эти водоросли были менее обильны (1.0–9.7 г/м³), и в последующие годы (1955, 1956, 1958) их биомасса не превышала 7 г/м³, составляя в среднем для водохранилища около 1 г/м³.

Исследования Л.Г. Буториной [2] и наши данные за 1958 г. показывают, что в этот период растительные сообщества планктона Иваньковского водохранилища находились в климаксной фазе развития. Об этом свидетельствуют факты:

1) продуктивность как отдельных плесов, так и водохранилища в целом за 4 года наблюдений, несмотря на различную водность и погодные условия, выражалась величинами одного порядка; 2) сходство в последовательности вступления в вегетацию представителей различных отделов водорослей и ход кри-

вой их сезонного развития; 3) совпадение в разные годы не только доминирующих видов, но и сопутствующих им.

К сожалению, сопоставление данных по обилию водорослей 1953-1958 гг. и за последующие годы нерационально, так как в 1970, 1972 и в 1975 гг. рассчитывалась средневзвешенная биомасса, в то время как в предыдущие годы - лишь для 2-метрового (в 1958 г. - 3-метрового) поверхностного горизонта. Методическое несовершенство обследования только одного горизонта показано нами ранее [19, 22, 24]. Здесь лишь укажем, что, например, биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте в течение суток может измениться в 10 раз. При отборе проб в дневные часы даже из 3-метрового поверхностного горизонта будет иметь место значительное завышение биомассы синезеленых водорослей (за счет их совершенного флотирования аппарата) и занижение биомассы диатомей, интенсивное развитие которых происходит, как правило, на глубине от 2 до 7 м. На интересный факт нахождения в Иваньковском водохранилище одноклеточных хлорококковых водорослей на глубине от 7 до 11 м с численностью до 1.3 млн кл./л указывает Е.В. Мейснер [32]. Однако в большинстве случаев разница в общей биомассе летнего фитопланктона, рассчитанной для 2-3-метрового слоя и для всего столба воды (средневзвешенная), не превышает 70%, а при вычислении средней за вегетационный сезон - 10%. Таким образом, проводить сравнение обилия фитопланктона в разные годы правомерно лишь по биомассе, средней для сезона.

Такие расчеты были сделаны нами для ряда лет. Оказалось, что средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища в последние годы не претерпела особых изменений: в 1955 г. - 4.2 г/м³, в 1956 г. - 7.6, в 1958 г. - 4.2, в 1970 г. - 5.6, в 1972 г. - 6.8 г/м³. Планктонные же фитоценозы, напротив, стали структурно иными. Прежде всего, обращает на себя внимание снижение относительного и абсолютного содержания синезеленых водорослей в планктоне Иваньковского плеса и увеличение - в Шошинском. В планктоне Волжского плеса синезеленые по-прежнему не развиваются, а поступившие в его хвостовую часть при сбросах воды из Верхневолжского водохранилища быстро элиминируют. Однако наблюдается явная тенденция к усилению развития в этом плесе криптононад, эвгленид и хламидомонад. В целом же для планктона водохранилища на современном этапе его развития характерно упрощение структуры: почти все фитоценозы моно- или олигодоминантны и лишь в период сезонных смен - полидоминантны.

Помимо этого, в наборе руководящих видов, особенно в их количественном соотношении, произошли существенные изменения. Так, олигомезотрофные виды (*Asterionella formosa*, *Fragilaria capucina*, *F. crotonensis*, *Tabellaria fenestrata*) в настоящее время встречаются много реже и не

входят в число доминирующих. Меньше стало по численности развития β -мезосапробных и β -мезосапробных видов, но увеличилось обилие α -мезосапробов. Основным доминирующим видом фитопланктона, развивающимся во все периоды вегетационного сезона, до сих пор остается *Melosira italica*, однако набор сопутствующих, а в некоторые периоды и преобладающих над ней видов диатомей изменился, причем олигомезотрофные виды заместились мезотрофными и эвтрофными: *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *St. tenuis*, *St. subtilis*, *St. astraea* et var. *minutulus* (Kütz.) Grun., *St. dubius*, *Melosira granulata*, *M. islandica* et subsp. *helvetica* O. Müll., *Cyclotella meneghiniana* Kütz. et formae, *Nitzschia holsatica*. Аналогичная картина произошла и среди синезеленых водорослей. Так, преобладающие в прошлом (1937-1958 гг.) азотфиксирующие *Aphanizomenon* и виды рода *Anabaena* стали замещаться видами *Microcystis* (*M. aeruginosa*, *M. viridis*), требующими для своего развития более высоких концентраций азота и легкоусвояемых органических соединений. Среди представителей других отделов водорослей обращает на себя внимание возросшая встречаемость высокоэвтрофных видов и обитателей альфа- и полисапробных вод: *Closterium acerosum* (Schrank) Ehr., *C. leibleinii* Kütz., *Phacus longicauda*, *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., *Gonium pectorale* Müll., *Cryptomonas erosa* Ehr., *Cr. ovata*, *Euglena proxima* Dang.

Таким образом, увеличение видового разнообразия во всех 7 отделах водорослей, представленных в планктоне Иваньковского водохранилища [26], перегруппировка в составе преобладающих форм, монодоминантность фитоценозов, возрастание обилия эвтрофных и появление высокоэвтрофных видов, усиление развития мелкоклеточных форм с коротким жизненным циклом указывают, что фитопланктонное сообщество водохранилища вышло из стадии климакса и вступило в новую фазу экзогенной сукцессии. Толчком к этому послужило нарушение равновесия между абиотическим и биотическим компонентами экосистемы. Так, химические исследования воды Иваньковского водохранилища до его образования и Волги [3-6, 13-18, 31, 35-39] свидетельствуют о возрастании в последние годы концентрации всех биогенных компонентов (особенно аммонийного и нитратного азота), увеличении pH и окисляемости, что связано с ростом численности населения, развитием промышленности и интенсификацией сельского хозяйства.

Заключение

Суммируя изложенные данные, можно заключить, что антропогенное эвтрофирование водохранилища вывело экосистему

из равновесия и планктонное сообщество вступило в фазу экзогенной сукцессии. Скорость и направленность сукцессионных смен будут зависеть от дальнейшей хозяйственной и культурной деятельности человека.

Было бы целесообразно провести ряд гидротехнических мероприятий в Шошинском плесе, направленных на поддержание постоянного уровня воды в зимний период с обязательной промывкой плеса водами половодья. Существующий режим, когда в зимний период сбрасывается основная масса воды и происходит вымерзание бентоса с последующей его деструкцией в весенне-летний период, способствует лишь обогащению плеса биогенными элементами.

В случае полной очистки сточных вод и предотвращения поступления биогенных соединений с площади водосбора экосистема водохранилища в целом перейдет в климаксную стадию развития и начнет двигаться в сторону олиготрофии. В противном случае интенсификация сельского хозяйства нечерноземной полосы и образование Ржевского водохранилища приведут к сильному цветению воды синезелеными водорослями и резкому ухудшению качества воды Иваньковского водохранилища.

Л и т е р а т у р а

1. Б а к л а н о в с к а я Т.Н. Фитопланктон судоходного канала им. Москвы, Учинского водохранилища и водопроводного канала. - Гидробиол. ж., 1969, т. 5, № 6, с. 17-27.
2. Б у т о р и н а Л.Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954-1956 гг. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 20-33.
3. Б ы л и н к и н а А.А. О времени и скорости оборота минерального фосфора в поверхностных водах. - Матер. к совещ. по прогнозированию содержания биоген. элементов и органич. вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969, с. 37-44.
4. Б ы л и н к и н а А.А. Скорость оборота минерального фосфора в Иваньковском водохранилище в весенний период. Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, № 16, с. 45-47.
5. Б ы л и н к и н а А.А. Режим фосфора в Иваньковском водохранилище в вегетационный период 1972 г. - В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 111-117.
6. В о р о н к о в П.П. Основные черты режима биогенных соединений водохранилищ Волжской системы в связи с их первичной продукцией. - Тр. Гидрол. ин-та, 1953, вып. 37 (91), с. 62-80.

7. Г у с е в а К.А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). – Тр. биол. ст. „Борок“, 1956, вып. 2, с. 5–23.
8. Д е в я т к и н В.Г. Изучение влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон Иваньковского водохранилища. – Тез. докл. конф. молодых ученых МГУ по проблемам мирового океана. М., 1969, с. 28.
9. Д е в я т к и н В.Г. Влияние термальных вод на фитопланктон приплотинного плеса Иваньковского водохранилища. – Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 2, с. 45–50.
10. Д е в я т к и н В.Г. Динамика фитопланктона в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. – Симп. по влиянию подогретых вод ТЭС на гидрологию и биологию водоемов. – Тез. докл., Борок, 1971, с. 14–15.
11. Д е в я т к и н В.Г. О влиянии загрязнений на развитие фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод Конаковской ГРЭС. – Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, № 17, с. 11–13.
12. Д е в я т к и н В.Г., Б а р и н о в а С.П. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на диатомовый фитопланктон Иваньковского водохранилища. – Гидробиол. ж., 1973, т. 9, № 5, с. 48–52.
13. Д р а ч е в С.М. Об антропогенных факторах формирования качества воды Верхней Волги. – Тез. докл. I конф. по изучению водоемов бас. Волги, Тольятти, 1968, с. 27–28.
14. Д р а ч е в С.М., К а л и н и н а Л.А. О влиянии бытовых и промышленных стоков на содержание связанного азота в водохранилищах Верхней Волги. – Матер. к совещ. по прогнозированию содержания биоген. элементов и органич. вещества водохранилищ, Рыбинск, 1969, с. 92–101.
15. Д р а ч е в С.М., Б ы л и н к и н а А.А., К а л и н и н а Л.А. Антропогенный фактор формирования качества воды и режима биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги. – Матер. I конф. по изучению водоемов бас. Волги. Куйбышев, 1971, с. 28–32.
16. Д р а ч е в С.М., Б ы л и н к и н а А.А., П е т у х о в а Л.А. Источники поступления и содержание фосфора в Иваньковском водохранилище. – Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, № 16, с. 48–51.
17. З а й ц е в а Е.А. Некоторые особенности гидрохимического режима Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ и рекомендации по отбору проб на полный химический анализ. – Сб. работ Горьковск., Волжск. и Рыбинск. гидрометеорол. обсерваторий, 1971, вып. 8, с. 102–118.
18. К у д р я в ц е в Д.Д. Сравнительная характеристика гидрохимического режима водохранилищ Верхней Волги: Иваньковского, Угличского и Рыбинского. – Тр. биол. ст. „Борок“, 1950, вып. 1, с. 80–96.

19. Кузьмин Г.В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. - Автореф. канд. дис., Л., 1971, 19 с.
20. Кузьмин Г.В. Списки видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Водоросли. - В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 304-311.
21. Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги. - Вторая конф. по изучению водоемов бас. Волги, Борок, 1974, с. 85-90.
22. Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73-87.
23. Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 3-60.
24. Кузьмин Г.В., Елизарова В.А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963-1965 гг. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 104-134.
25. Кузьмин Г.В., Макарова И.В., Волошкова Л.Н. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. - Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 3, с. 95-97.
26. Кузьмин Г.В., Девяткин В.Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища. - В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоема. Л., 1975, с. 7-38.
27. Курдина Т.Н., Девяткин В.Г. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на содержание кислорода и развитие фитопланктона в Иваньковском водохранилище в зимний период. - Гидробиол. ж., 1972, т. 8, № 4, с. 75-80.
28. Ласточкин Д.А. Общие сведения о Московском море. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., нов. сер., 1939, т. 48, вып. 4, с. 5.
29. Лаврентьева Г.М. Оценка степени стабилизации фитопланктона в водохранилищах Волжского каскада (на примере Иваньковского и Горьковского). - Изв. ГОСНИОРХ, т. 84, 1973, с. 184-189.
30. Неизвестнова - Жадина Е.С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937-1938 гг., - Тр. Зоол. ин-та, 1941, т. 7, вып. 1, с. 170-192.
31. Озеров С.А. Волга, Ока, Москва-река как источники водоснабжения г. Москвы. - Тр. комис. по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы, 1927, вып. 4, 163 с.
32. Себенцов Б.М., Биск Д.Н., Мейснер Е.В. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в пер-

вые два года его существования. - Тр. Воронежск. отд. ВНИИПРХ, 1940, т. 3, вып. 2, с. 9-114.

33. С т р о г а н о в С.Н. Отчет по биологическому обследованию рек Волги и Оки в августе-октябре 1913 г. - В кн.: Изыскание новых источников водоснабжения г. Москвы. М., 1914. 33 с.
34. С т р о г а н о в С.Н., З а х а р о в Н.Г. Тр. комис. по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы, 1927, вып. 3, 209 с.
35. Т р и ф о н о в а Н.А. О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского водохранилища. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 307-313.
36. Т р и ф о н о в а Н.А. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища. - Тр. совещ. ихтиол. комис., 1961, вып. 2, с. 76-79.
37. Т р и ф о н о в а Н.А. Гидрохимические материалы и характеристика санитарного состояния Верхней Волги. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1966, с. 49-62.
38. Ф о р т у н а т о в М.А. Цветность и прозрачность воды Верхне-Волжских водохранилищ. - В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 86-100.
39. Щ е р б а к о в А.П. Основные черты гидрохимического режима Московского моря. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1939, т. 48, № 4, с. 12-15.

ВИДЫ РОДА MALLOMONAS PERTY
(CHRYSORHUTA) В ВОДОЕМАХ
БАССЕЙНА ВОЛГИ

Ранее опубликованы результаты исследований с помощью электронного микроскопа нескольких видов рода *Mallomonas Perty*, обнаруженных в водохранилищах Волжского каскада [2-6].

Материалом для данной работы послужили пробы фитопланктона, собранные в 1973-1975 гг. на реках и озерах Ярославской, Калининской и Пермской областей. Кроме того, обработан архивный материал лаборатории из верховьев Волги, любезно представленный Г.В. Кузьминым.

Во всех экспедициях по мере возможности изучался живой материал. В лаборатории свежие пробы исследовались с помощью световых микроскопов МБИ-6 и МББ-1.

Для подготовки проб к электронномикроскопическому анализу применялись разработанные нами методики [1, 3]. Исследование клеток и фрагментов панцирей золотистых водорослей проводилось на чешских электронных микроскопах просвечивающего типа фирмы „Тесла“ - ВС-613 и ВС-242В.

Серия *Tripartitae* Harris et Bradley, 1960 : 752.

1. *Mallomonas cratis* Harris et Bradley, 1960 : 762-763 (fig. 18-20, pl. 3, fig. 18, 23, 24, 26, 27).

Клетка овальная, 17-33 x 12-20 мкм, покрытая слабо изогнутыми шипиками. Хроматофор двухлопастной. Крупное ядро расположено в передней части клетки, капли лейкозина и выделятельная вакуоль - в заднем ее конце. Базальное зерно крупное, блестящее. Жгутик на 1/3 короче длины клетки (рис. 1). Чешуйки узкие, 5.5-7 x 2.5-3 мкм. Купол с 4-6 концентрическими ребрами¹. Щит с 10-21 изогнутыми ребрами. V-фигура

¹ Русифицированные названия основных морфологических частей чешуек приведены ранее [5].

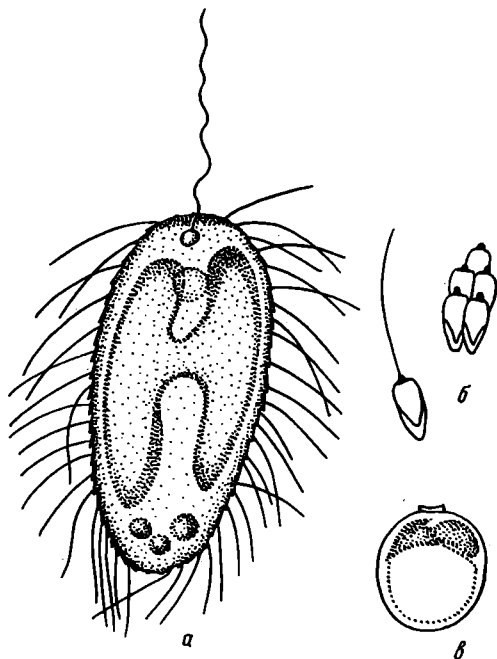


Рис. 1. *Mallomonas cratis* Harris et Bradley.

а - клетка, $\times 1800$, б - чешуйки, $\times 1800$, в - циста (по: Harris, Bradley, 1960).

хорошо развита, ее капюшон с 4-7 мелкими зубцами. Вся поверхность чешуйки мелко перфорирована (до 13 пор на 1 мкм). В углу V-фигуры 1-2 крупные поры, 0,1-0,2 мкм диаметром. Кромка чешуйки с 6-10 короткими радиальными ребрами с каждой стороны. На выростах фронтального края 5-9 ребер. Шипы 6-15 мкм длиной, слабо зазубренные, с утолщенной остью и гранями зубцов (табл. I). Циста овальная или почти шаровидная (20 \times 22 мкм), гладкая, иногда очень слабо исчерченная. Горлышко низкое. Передняя пора расположена в уплощенной области.

Местообитание: солоноватые лужи, лесные озера, реки, водохранилища.

Местонахождение: реки Вая, Чеснава (Ярославская обл.), Моложский плес Рыбинского водохранилища, Чусовский - Камского. Весной и осенью - единично.

Общее распространение: СССР [2]; Англия [20, 29].

2. *Mallomonas striata* Asmund var. *striata*,
1959: 38 (fig. 34-37).

Часто встречающаяся типичная форма этого вида (табл. II, III, а, б) подробно описана ранее [5]. Однако при дальнейшем исследовании были найдены новые места ее обитания.

М е с т о о б и т а н и е: болота, озера, каналы, реки, водохранилища.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Втябинское, Вышневолоцкое, Пестовское, Ивановское, Шекснинское, Рыбинское, Горьковское, Камское водохранилища и по трассе строительства Чебоксарского; озера Селигер, Волго, Белое (Вологодская обл.); реки Кама, Чусовая, Сытва, Княгиня, Ковжа-белозерская, Суножка, Рвянка, Тверца, Большая Коша и болота в районе Борка. Весной - часто, летом и осенью - редко.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: США (Аляска) [11], Япония [29, 30].

Var. *serrata* Harris et Bradley, 1960 : 761
(fig. 13-15, pl. 3, fig. 19, 20, pl. 4, fig. 29).

Клетка овальная, 12-19 x 9-10 мкм, с тупо закругленным передним концом. Хроматофоров два. Капля лейкозина в центральной части клетки, выделительные вакуоли в заднем ее конце. Жгутик равен длине клетки или несколько короче ее (рис. 2) Шипики 5-13 мкм длиной, покрывают всю клетку. В отличие от типа шипики с ребром в середине, уплощенные, мелко зазубренные. Чешуйки трехдольчатые, 3.0-4.5 x 1.5-3.0 мкм, с узкой кромкой и небольшим куполом. Орнаментация чешуек как у типа (табл. III, в, г). Цисты овальные, 16.5 x 9.5 мкм, без горлышка.

Имеются указания Харрис [23] о том, что жгутик на некоторых клетках окружен воротничком из 5 трехугольных чешуек. Вероятно, речь идет о неизвестных разновидностях *Mallomonas striata*.

М е с т о о б и т а н и е: на затопленном поле, в прудах с кислой водой, в каналах.

М е с т о н а х о ж д е н и е: канал у Борка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Весной - единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: СССР [2]; Англия [20, 23], Северная Исландия [15], США [33].

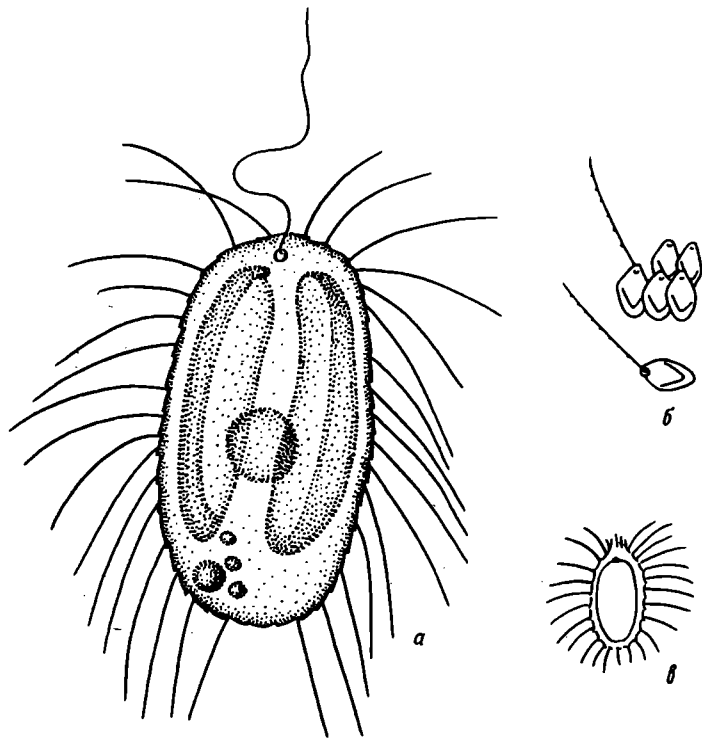


Рис. 2. *Mallomonas striata* var. *serrata* Harris et Bradley.

а - клетка, х 2500, б - чешуйки, х 2000, в - циста (по: Harris, Bradley, 1960).

3. *Mallomonas papillosa* (Harris et Bradley) Harris, 1967: 185 (fig. 1, 2, 4, pl. 1, fig. 1, 2).

Клетка овальная или широкоовальная, 10-18 х 7-12 мкм. Жгутик почти в 2 раза длиннее клетки. Хроматофор двухлопастной. Капля лейкозина крупная, хорошо заметна в нижней или средней части клетки, 2-3 выделительные вакуоли в заднем ее конце. Чешуйки трехдольчатые, эллиптические, 2.8-4.1 х 1.7-2.2 мкм, почти одинаковые по всей поверхности клетки (рис. 3). Щит покрыт более или менее правильно расположенными папиллами. Выросты фронтального края чешуйки с 3-8 ребрами. В основании V-фигуры 1-5 довольно крупных пор. Купол чешуйки мелко перфорирован, иногда с папиллами. Равномерно покрывающие всю клетку изогнутые шипы двух типов: слабо зазубренные (6.5-9.2 мкм длиной) и сильно зазубренные (7.9-12.4 мкм дли-

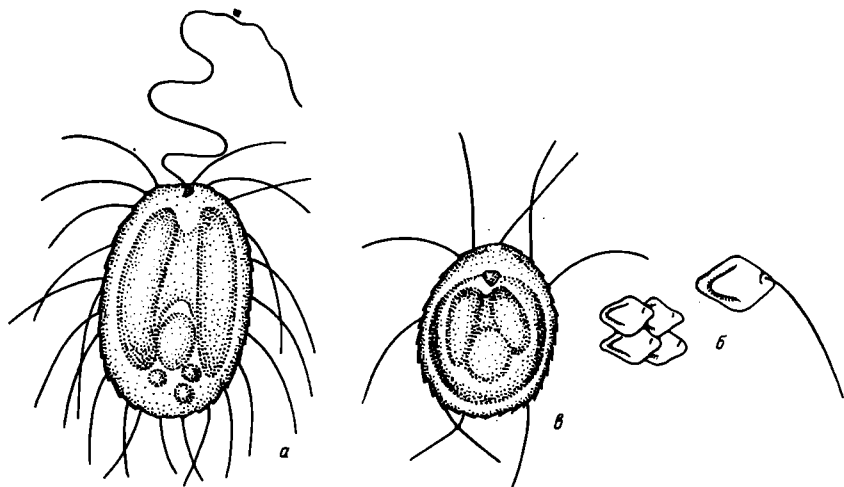


Рис. 3. *Mallomonas papillosa* (Harris et Bradley) Harris var. *papillosa*.

а - клетка, $\times 2500$, б - чешуйки, $\times 2000$, в - циста, $\times 1800$.

ной). Цисты гладкие, от овальных до почти шаровидных, $10-12 \times 8-10$ мкм, без воротничка.

Var. papillosa.

Щит чешуйки полностью покрыт рядами правильно расположенных папиллярных выростов. На куполе несколько папилл. Шипы $6.5-9.2$ мкм длиной, слабо зазубренные. Циста овальная или широкоовальная (табл. III, д-з).

М е с т о о б и т а н и е: лужи, пруды, слабопроточные озера, реки.

М е с т о н а х о ж д е н и е: реки Вая и Княгиня (Ярославская обл.). Весной - редко, осенью - единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: СССР [2]; Англия [13, 20, 22, 23], Дания [25], Шотландия [16], Исландия [15], Швеция [25], Япония [29].

Var. ellipsoidea Harris, 1967: 186 (pl. 3, fig. 6).

Шипы сильно зазубренные, $7.9-12.4$ мкм длиной. Папиллярных выростов на щите и куполе чешуек значительно меньше, чем у типа (табл. IV, а-в). Циста широкоовальная.

Местообитание: старицы, реки.

Местонахождение: реки Чеснава и Ильдъ (Ярославская обл.). Весной – единично.

Общее распространение: Англия [20, 23].

Разновидность приводится для СССР впервые.

• 4. *Mallomonas annulata* Harris, 1967: 188 (fig. 6-8, pl. 3, fig. 7-10, pl. 4, fig. 11).

Syn.: *M. papillosa* f. *annulata* Harris et Bradley, 1957: 44 (fig. h-m) – *M. papillosa* f. *annulata* Harris et Bradley, 1960: 764 (pl. 5, fig. 32, 35) – *M. papillosa* var. *annulata* Bradley, 1966: 144 (fig. 2, 4).

Клетка цилиндрическая или удлинненно-овальная, ювенильная – эллипсоидной формы (16,2–28 х 6–10 мкм). Передний и задний конец с гладкими, заостренными, слабоизогнутыми шипиками, 3–9 мкм длиной. Хроматофор двухлопастной, выделительная вакуоль и капли лейкозина в заднем конце клетки. Жгутик на 1/3 короче длины клетки, с хорошо заметным базальным зерном. Циста гладкая, почти шаровидная, 10–13 мкм диаметром, без горлышка (рис. 4). Чешуйки трех типов: 1) чешуйки переднего конца клетки, несущие шипы, асимметричные или неправильно ромбоидальные, 3,7–4,2 х 2,2–2,8 мкм, с куполом; 2) чешуйки средней части клетки ромбоидальные, но без купола, 3,0–4,1 х 2,0–2,1 мкм; 3) чешуйки задней части клетки с куполом, неправильно ромбоидальные, 4,0–4,2 х 2,2–2,4 мкм. Купол небольшой, с папиллярными выростами, иногда мелко перфорированный. Щит чешуйки покрыт тонкими ребрами, нередко образующими полигональную ячеистую сеть. Дистальная часть щита с крупными папиллами. Один ряд их проходит и по выростам фронтального края. Вся поверхность щита и кромки ареолированы порами (до 8 в 1 мкм), 0,03–0,05 мкм (табл. 1V, г–е, V, а–е).

Местообитание: лужи, пруды, ручьи, реки, водохранилища. Весной – нечасто, летом и осенью – единично.

Местонахождение: Втябинское, Иваньковское, Рыбинское, Куйбышевское, Саратовское, Камское водохранилища и по трассе строительства Чебоксарского. В притоках Волги (Вая, Тверца), Камы (Ива) и в Мотовилихинском пруду (Пермь).

Общее распространение: СССР [2]; Англия [20, 22, 23], Шотландия [16], Дания [20].

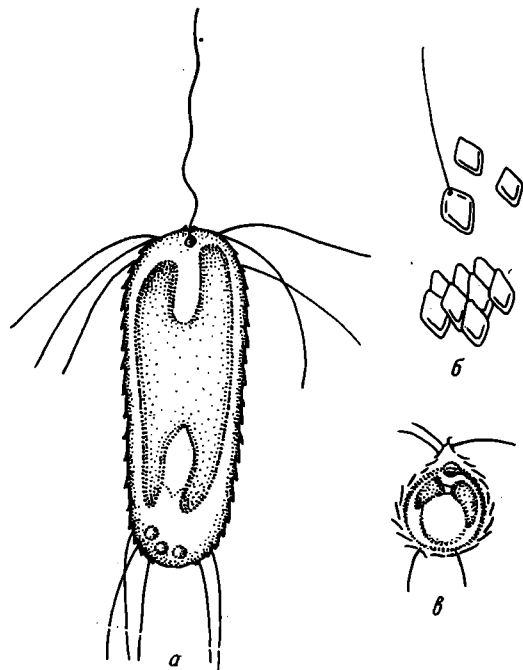


Рис. 4. *Mallomonas annulata* Harris.

а - клетка, $\times 2200$,
б - чешуйки, $\times 2000$,
в - циста, $\times 1000$.

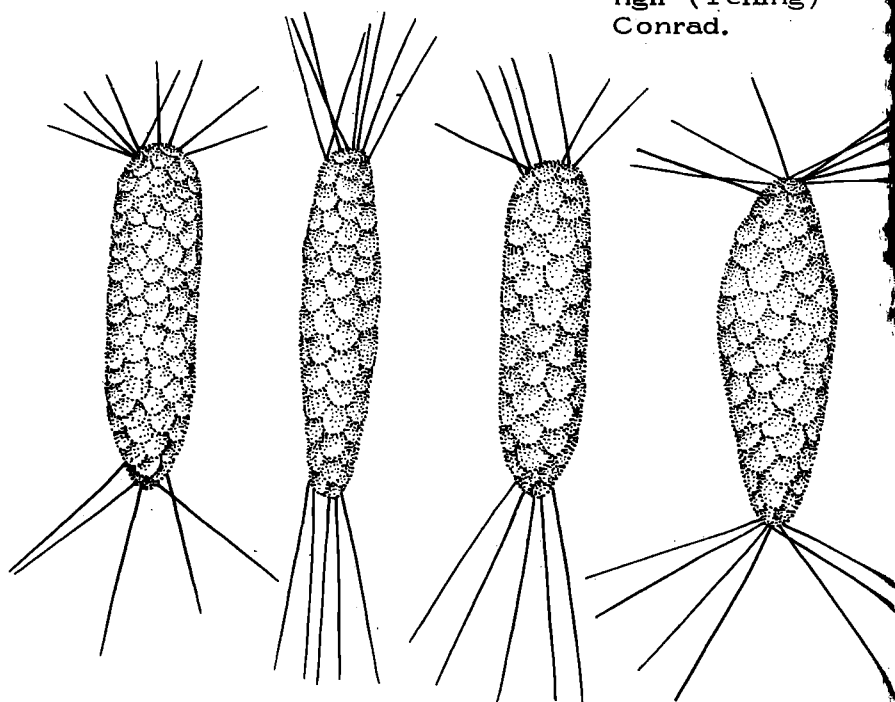


Рис. 5. Основные вариации формы клетки *Mallomonas teilingii* (Teiling) Conrad.

5. *Mallomonas teilingii* (Teiling) Conrad, 1927 : 465 (fig. 19).

Syn.: *M. litomesa* Stokes var. *major* Teiling, 1912 : 277 (text. 2) – *M. litomesa* Stokes var. *major* Teiling in Свиренко, 1924 : 180 (fig. 2-4).

Клетки цилиндрические, веретеновидные или широковеретеновидные (21–78 x 8–21 мкм), легко меняющие форму (рис. 5). Передний конец округлый, задний более или менее вытянутый. Жгутик равен длине клетки или несколько короче ее. Хроматофоры (два) пластинчатые, пристеночные, боковые, реже размещенные по спирали. Ядро крупное, шаровидное, расположено в передней части клетки. Крупная капля лейкозина и мелкие блестящие жировые капли в задней ее части. Пульсирующих вакуолей до 5 (рис. 6). Шипиконосные чешуйки неправильно яйцевидные (7.0–8.4 x 4.5–5.3 мкм), остальные овальные (4.8–7.8 x 5.1–7.0 мкм). Орнаментация состоит из пересекающихся извитых ребер, образующих полигональную сеть ячеек, более грубую на чешуйках с шипами. Иногда отмечаются папиллярные выросты. Ободок кромки узкий. Вся центральная часть базальной пластинки мелко перфорирована удлинненно-овальными порами, до 0.15 мкм длиной при ширине 0.02 мкм. Подобная форма пор из всех изученных нами видов свойственна лишь этому. Ближе к краю их постепенно сменяют поры неправильной формы, до 0.16 мкм. Шипы гладкие, постепенно сужающиеся к свободному концу, 12–52 мкм длиной, размещаются лишь на концах клетки: спереди 7–10 шипиков (12–37 мкм длиной), сзади – 5–7 (28–52 мкм длиной) (табл. У1, а–д). Циста округлая (до 25 мкм диаметром), с широким низким горлышком, толстостенная, с крупными тупыми шипами.

М е с т о о б и т а н и е : пруды, озера, водохранилища.

М е с т о н а х о ж д е н и е : Ивановское водохранилище. Весной – редко.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е : Харьковская обл. [8, 9]; Швеция [32], Германия [24], Дания [10], Румыния [27].

6. *Mallomonas hamata* Asmund, 1959 : 42, (fig. 38–41).

Клетка от удлинненно-овально-яйцевидной до удлинненно-обратно-яйцевидной, 20–35 x 8–12 мкм. Хроматофор двухлопастной, с узкой перепошкой. Жгутик почти равен длине тела, с харак-

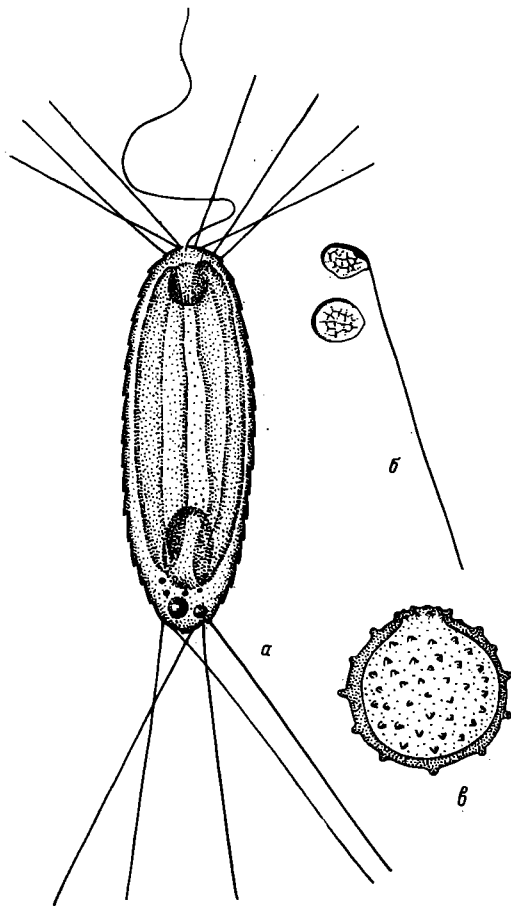


Рис. 6. *Mallomonas teilingii* (Teiling) Conrad.

а - клетка, $\times 1200$, б - чешуйки, $\times 1500$, в - циста, $\times 1500$.

терным базальным зерном. Ядро небольшое, в центральной части клетки. Две-три сократительные вакуоли в заднем ее конце (рис. 7). Чешуйки, покрывающие большую часть клетки, крупные, яйцевидные, тонкие, мелко перфорированные, $4.3-5.6 \times 3.0-3.7$ мкм. Ребер и V-фигуры нет. Купол маленький, гладкий, с тонко зазубренным дистальным концом. Ободок кромки загнут. Базальная пластинка с косыми рядами ареол, более крупными у проксимального конца (диаметром $0.04-0.02$ мкм), до 15 на 1 мкм. Чешуйки заднего конца клетки мелкие ($2.0-$

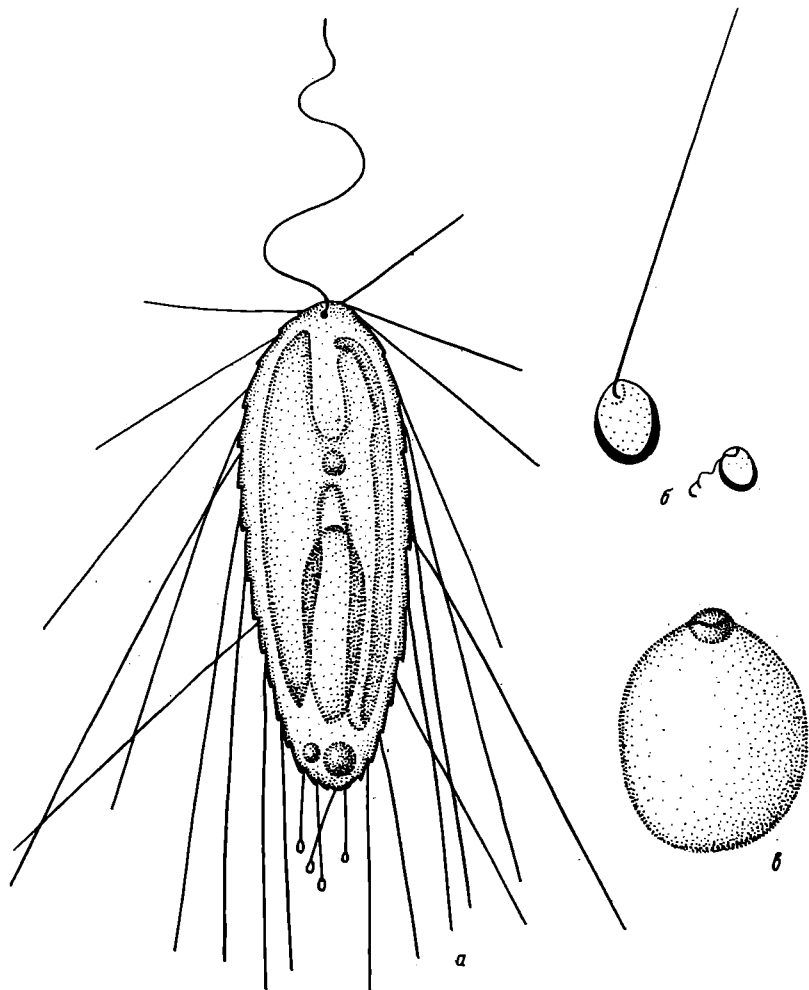


Рис. 7. *Mallomonas hamata* Asmund.

а. — клетка, $\times 2500$, б — чешуйки, $\times 2000$, в — циста, $\times 2000$,

3.5 \times 1.4–2.5 мкм), плоские, более тонкие, без купола и V-фигуры. Их дистальный конец с мелкими неправильно расположенными перфорациями (до 0.01 мкм), центральная и проксимальная части с более крупными порами (диаметром до 0.025 мкм). Клетку покрывают шипики двух типов: 1) игловидные, отходящие от куполов чешуек тела, 10–23 мкм длиной, с 2–4 зубцами на апикальном конце; 2) мелкие, крючковидные, легко сминающиеся при микроскопировании, 2.8–5.4 мкм длиной, отходящие

от чешуек заднего конца клетки. Одна из лопастей крючка тупо закруглена, другая – утолщена и зазубрена (табл. VI, е-и). Циста овальная, 16-17 x 12-13 мкм, со слабо исчерченной поверхностью и широкой порой, без горлышка.

М е с т о о б и т а н и е : озера.

М е с т о н а х о ж д е н и е : озера Черное и Гача (Калининская обл.). Летом – редко.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е : Дания [11], Англия [11].

Вид приводится для СССР впервые.

Озера Черное и Гача находятся на водосборной площади р. Мсты и не принадлежат к бассейну Волги. Однако мы считаем необходимым сообщить о нахождении здесь нового вида *M. hamata* из-за близости расположения этих водоемов к Волжской системе.

7. *Mallomonas pugio* Bradley, 1964 : 325 (fig. 3, 4, pl. 3, fig. 22-25).

Клетка широкоовальная, 12-20 x 10-16 мкм. Жгутик равен длине клетки или короче ее на 1/3. Хроматофор глубоко расчлененный, двухлопастной. Одна, реже 2 или 3 выделительные вакуоли расположены в заднем конце клетки. Капля лейкозина относительно небольшая (рис. 8). Чешуйки неправильно овальные, 3,9-5,5 x 2,5-3,5 мкм, тонкие, с крупными куполами. Дистальная часть щита чешуйки разделена ребрами на 2-3 области, от внешних границ которых к загнутому ободку кромки отходят радиальные ребра. Вся базальная пластинка равномерно перфорирована мелкими (0,024-0,033 мкм) порами, до 13 на 1 мкм. Купол с 3-8 ребрами. Шипы короткие, 5-6 мкм, остроконечные, с одним маленьким зубцом (табл. VII, а-в). Циста неизвестна.

М е с т о о б и т а н и е : лужи, озера.

М е с т о н а х о ж д е н и е : оз. Вашутино (Ярославская обл.). Весной – единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е : Сев. Исландия [14].

Вид приводится для СССР впервые.

Серия *Torquatae* Harris et Bradley, 1960 : 752.

8. *Mallomonas pumilio* Harris et Bradley, 1957 : 45 (pl. III, fig. 3, 4, fig. in textum 2 A-F).

Клетки от яйцевидных до продолговато-эллипсоидных, 10-20 x 6-8 мкм. Передний конец клетки с воротничком из 5 чешуек. Хроматофор двухлопастной. Выделительная вакуоль и капли

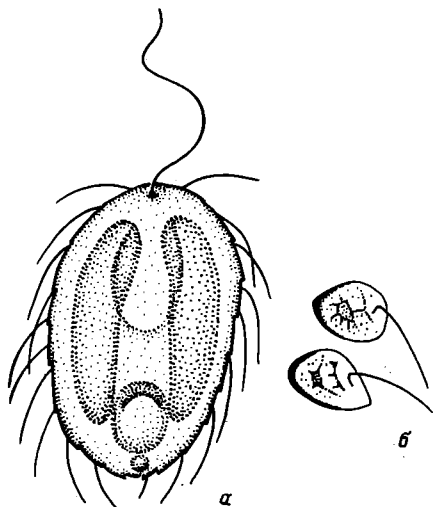


Рис. 8. *Mallomonas pugio* Bradley.

а - клетка, $\times 2500$, б - чешуйки, $\times 2500$.

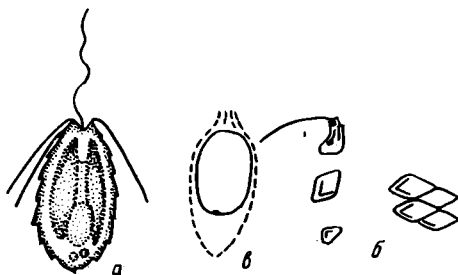


Рис. 9. *Mallomonas pumilio* Harris et Bradley.

а - клетка, $\times 1200$, б - чешуйки, $\times 2000$, в - циста (по: Harris, Bradley, 1957).

лейкозина в заднем конце клетки. Жгутик длиннее клетки, но не более, чем в 1.5 раза (рис. 9). Шипики 2-10 мкм длиной, гладкие, слабоизогнутые и расположены лишь на переднем конце клетки. Ростральные чешуйки (3.6-4 \times 3.0 мкм) с небольшими мелко перфорированными куполами. Чешуйки тела ромбовидные, 2-3 \times 2-3 мкм. V - фигура хорошо выражена. Фронтальный край узкий, ребристый, купола и иглы нет. Базальные чешуйки мелкие, асимметричные (1.0-1.6 \times 0.8-1.1 мкм), иногда с небольшой (до 0.3 мкм) иглой. Щит всех чешуек покрыт сетью пентагональных и гексагональных ячеек, в углах которых видны перфорации (табл. VII, г-з; VIII, а-в). Циста овально-цилиндрическая, гладкая, без горлышка (10-12 \times 8-9 мкм).

Местообитание: пруды, водохранилища, реки.

Местонахождение: Иваньковское, Рыбинское водохранилища и по трассе строительства Чебоксарского. Весной - единично.

Общее распространение: СССР [2]; Англия [21-23], Дания [11], Румыния [27], Шотландия [16].

9. *Mallomonas eoa* Takahashi, 1963 : 169
(tabl. I-II, fig. 1-13).

Этот вид описан нами ранее [6] и ошибочно отнесен к серии *Planae*. В настоящем сообщении приводится уточненный и дополненный диагноз вида, его новые местонахождения и подтверждается вывод Такахаши [31] о принадлежности *M. eoa* к серии *Torquatae*.

Клетка удлинненно-овальная, 16-31 x 4,5-9,0 мкм. Передний конец с воротничком из 5 чешуек, несущих шипы 6-14 мкм длиной. Задний конец клетки с 2-4 иглами (2,8-17,0 мкм длиной). Хроматофоров два, выделительная вакуоль в заднем конце клетки. Жгутик почти равен длине клетки, с блестящим хорошо заметным базальным зерном (рис. 10). Ростральные чешуйки панциря асимметричные (2,9-4,2 x 1,4-2,0 мкм), с небольшим куполом. Нижележащие чешуйки ромбовидные, с хорошо выраженной V-фигурой, 1,4-3,0 x 1,0-2,4 мкм. Фронтальный край узкий, ребристый, четко ограниченный от щита. На дистальном конце чешуек передней части панциря намечается небольшое возвышение, которое на чешуйках задней половины клетки вытягивается в маленькую иглу в виде звезды. Изредка 2-4 конечные чешуйки несут настоящие длинные иглы. Рисунок щита чешуек панциря состоит из тангенсально пересекающихся рядов круглых ячеек. Иногда на чешуйках, расположенных ближе к заднему концу клетки, эти ячейки переходят в полигональные. Базальная пластинка щита перфорирована мелкими порами. Конечные иглоносные чешуйки не орнаментированы, 1,4-2,0 x 1,0-1,4 мкм (табл. VIII, г-и; IX, а, б). Циста овальная, 7 x 12 мкм, очень слабо скульптурированная, с развитым горлышком.

М е с т о о б и т а н и е : канавы, пруды, реки, водохранилища.

М е с т о н а х о ж д е н и е : Ивановское, Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское водохранилища и трасса строительства Чебоксарского; реки Княгиня, Керженец. Весной и осенью - единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е : СССР [4, 6]; Япония [12, 30, 31], Швеция [18], Шотландия [16].

Изолированные виды Harris et Bradley, 1960 : 753.

10. *Mallomonas insignis* Penard, 1919 : 122-129
(fig. 1).

Syn.: *M. torulosa* Kisselew, 1931 : 239 (fig. 4) - *M. insignis* var. *lacustris* Bourrelly, 1954 : 393 (pl. VII, fig. 17, 18) - *M. mesolepis* Skuja, 1939 : 85 (tabl. IV, fig. 18).

Рис. 10. *Mallomonas eoa*
Takahashi.

а - клетка, $\times 2000$, б - че-
шуйки, $\times 2200$, в - циста,
 $\times 1500$.

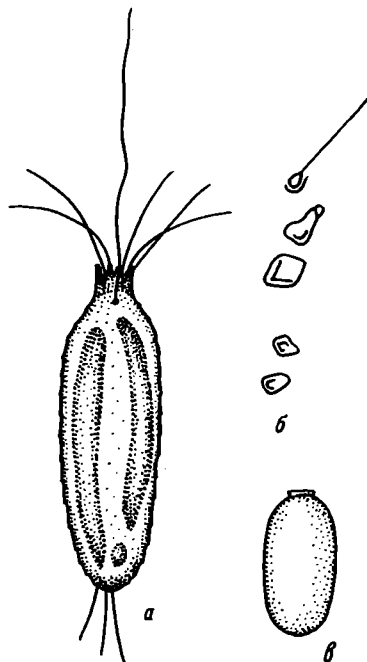
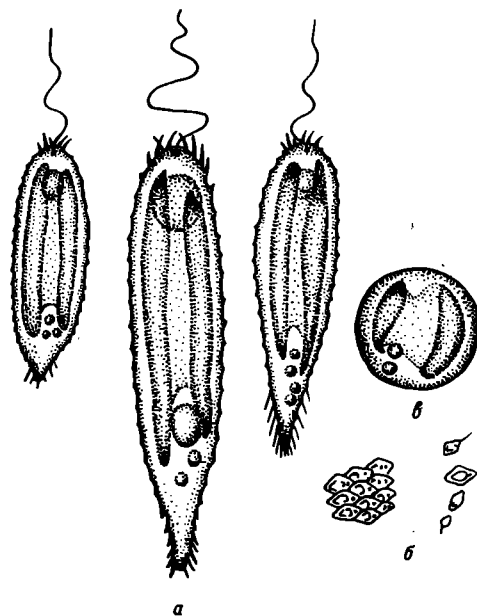


Рис. 11. *Mallomonas*
insignis Penard.

а - основные вариации фор-
мы клетки, $\times 800$, б - че-
шуйки, $\times 800$, в - циста,
 $\times 800$.



Клетки длинные, веретенообразные, сильно метаболирующие, 48.5–100 x 14.7–17.5 мкм. Передний конец тупо закруглен, задний несколько заострен и нередко образует хвост различной длины. Жгутик от 1/4 до 3/4 длины тела. Ядро большое, в передней части клетки. Капля лейкозина может находиться как сразу за ядром, так и в нижней части. Выделительные вакуоли в заднем конце клетки. Циста овальная или почти шаровидная, гладкая, 14–28 x 25–30 мкм. Горлышко низкое, иногда совсем отсутствует. Чешуйки очень грубые, лишенные шипов и купола (рис. 11). На направленных вперед небольших (4.6–5.2 x 3.5–4.0 мкм) чешуйках апикального конца клетки полая коническая игла, до 8 мкм длиной. Дистальный конец снабжен 1–3 рядами полигональных ячеек. Вдоль фронтального края ряды папиллярных выростов. Угол V-фигуры округлый. Кромка испещрена радиальными ребрами, которые нередко соединяются более тонкими поперечными. Ободок кромки широкий. Шит и остальная часть базальной пластинки перфорированы беспорядочно расположенными мелкими порами. Ниже, на лежащих, как обычно, поперек тела клетки чешуйках, игла уменьшается и исчезает, размеры чешуек увеличиваются до 8.4 x 6 мкм. Появляется углубление на кромке в основании угла V-фигуры. Постепенно чешуйки переходят в асимметричные, вновь несущие небольшую иглу. Направленные назад чешуйки хвоста клетки меньшего размера (4.8–7 x 3–5.0 мкм), но с длинной (до 9.5 мкм) иглой. Они лишены сети полигональных ячеек и папиллярной структуры. Радиальные ребра кромки тонкие, редкие, и углубление в основании V-фигуры отсутствует (табл. 1X, в-ж).

М е с т о о б и т а н и е : канавы, ямы, лужи, болота, пруды, заливные поля, реки, озера, водохранилища.

М е с т о н а х о ж д е н и е : Камское и Рыбинское водохранилища; Реки Чусовая (Пермская обл.), Шуморовка, Вая, Чеснава (Ярославская обл.). Ранней весной – нередко, летом и осенью – единично.

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е : в окрестностях Риги, Харькова и Ленинграда [7, 28]; Дания [11], Англия [19], Швеция [26], Франция [14].

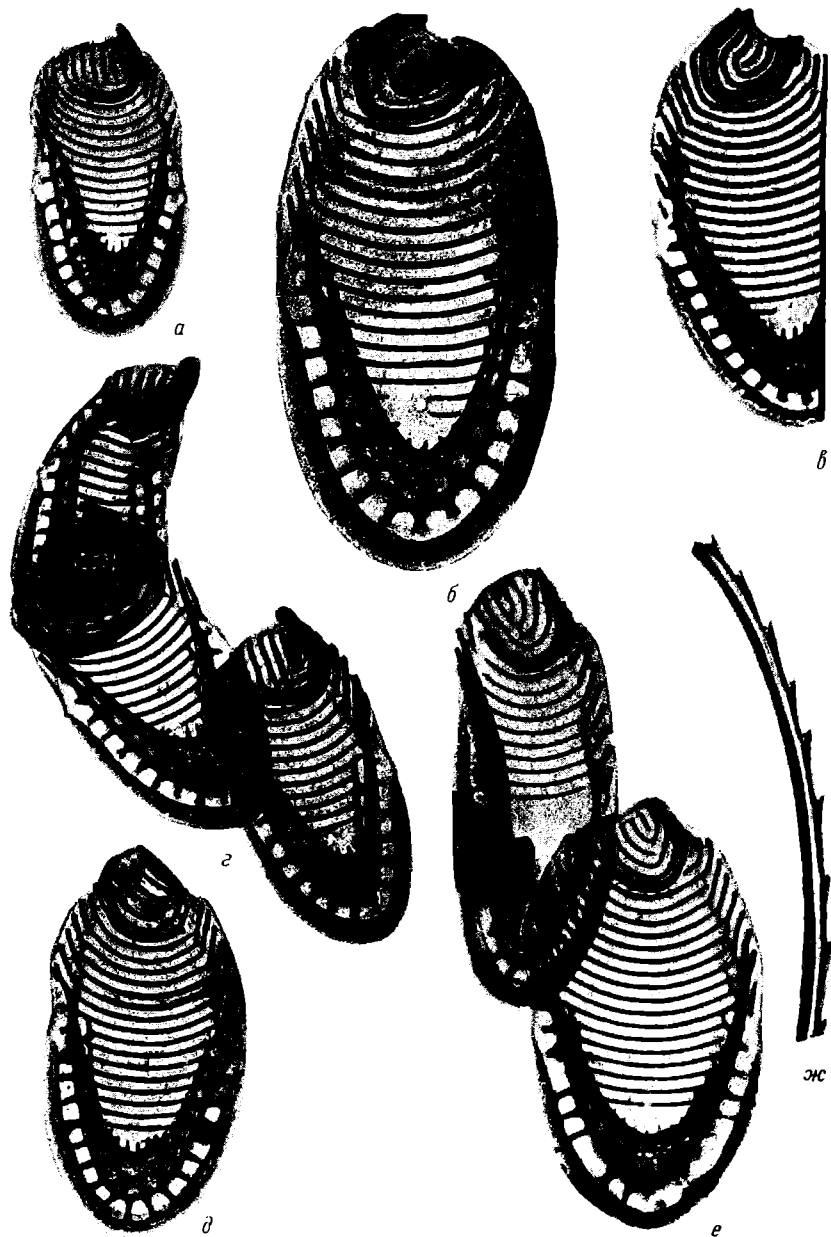


Табл. I. а-ж - *Mallomonas cratis* Harris et Bradley (а-в, д - отдельные чешуйки, г, е - фрагменты панциря, ж - шип). а, г - $\times 100\,000$, б - $\times 18\,000$, в, д, ж - $\times 12\,000$, е - $\times 15\,000$.

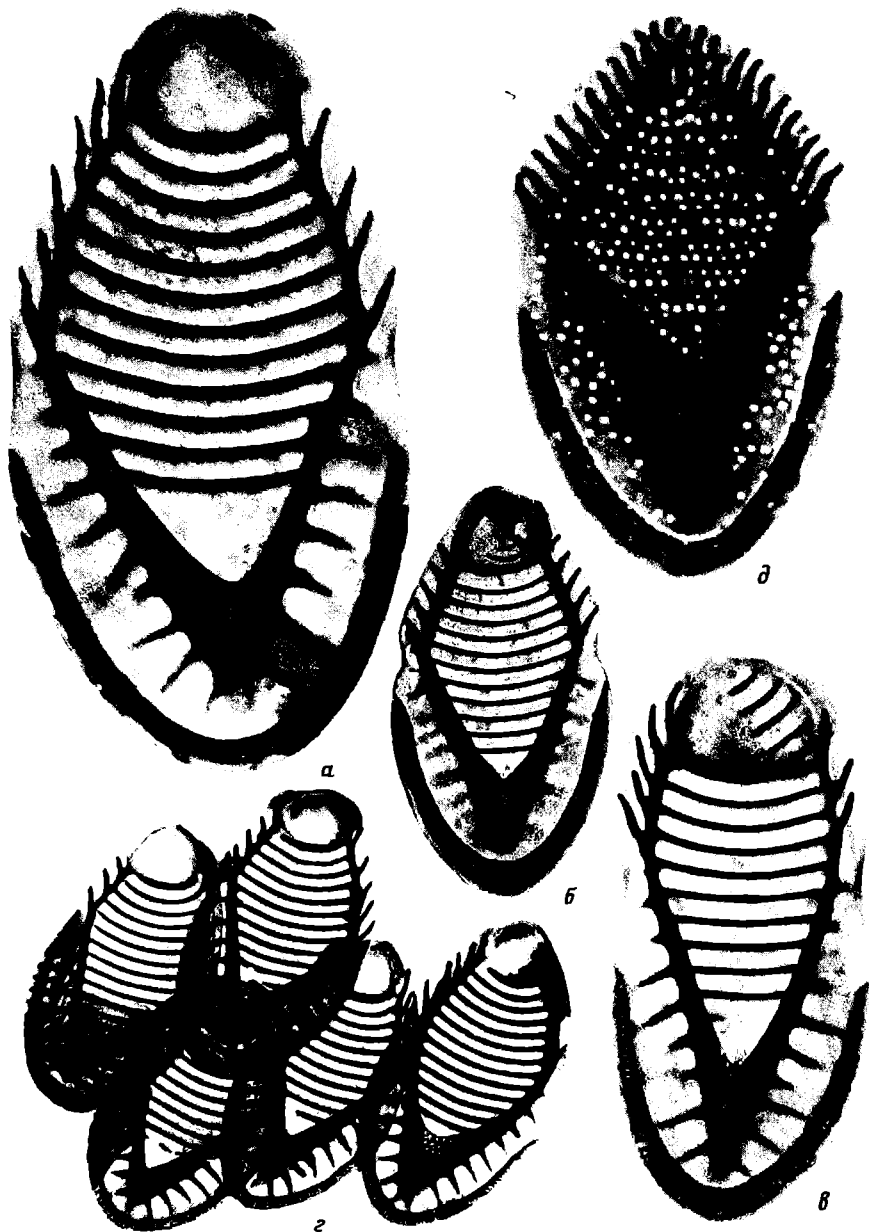


Табл. II. а-д - *Mallomonas striata* Asmund var. *striata*
 (а-в - чешуйки передней части клетки, г - фрагмент панциря,
 д - чешуйки задней части клетки). а, д - $\times 40\,000$, б - $\times 20\,000$,
 в - $\times 30\,000$, г - $\times 15\,000$.

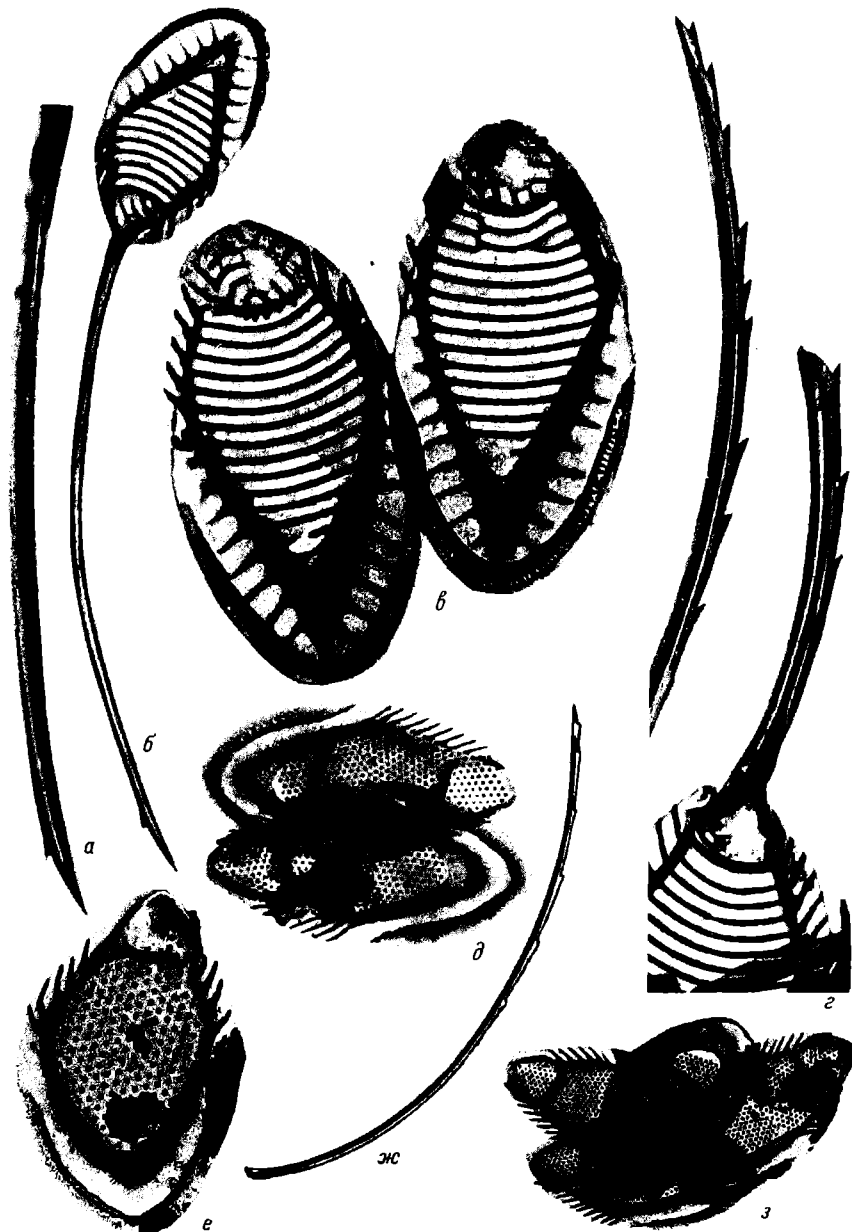


Табл. III. а-б - *Mallomonas striata* Asmund var. *striata*.
 в-г - *M. striata* var. *serrata* Harris et Bradley, д-ж -
M. papillosa (Harris et Bradley) Harris var. *papillosa*
 (а - шип, б - чешуйка, в - чешуйки, г - шипы, д, з - фрагмен-
 ты панциря, е - чешуйка, ж - шип). а, з - $\times 12\ 000$, б - $\times 30\ 000$,
 в - $\times 26\ 000$, г, е - $\times 20\ 000$, д, ж - $\times 17\ 000$.



Табл. IV. а-в - *Mallomonas papillosa* var. *ellipsoidea* Harris, г-е - *M. annulata* Harris (а, б - чешуйки, в - шип, г - панцирь, д - фрагмент панциря, е - шип). а - $\times 15\ 000$, б, е - $\times 18\ 000$, в - $\times 12\ 000$, г - $\times 4400$, д - $\times 10\ 000$.

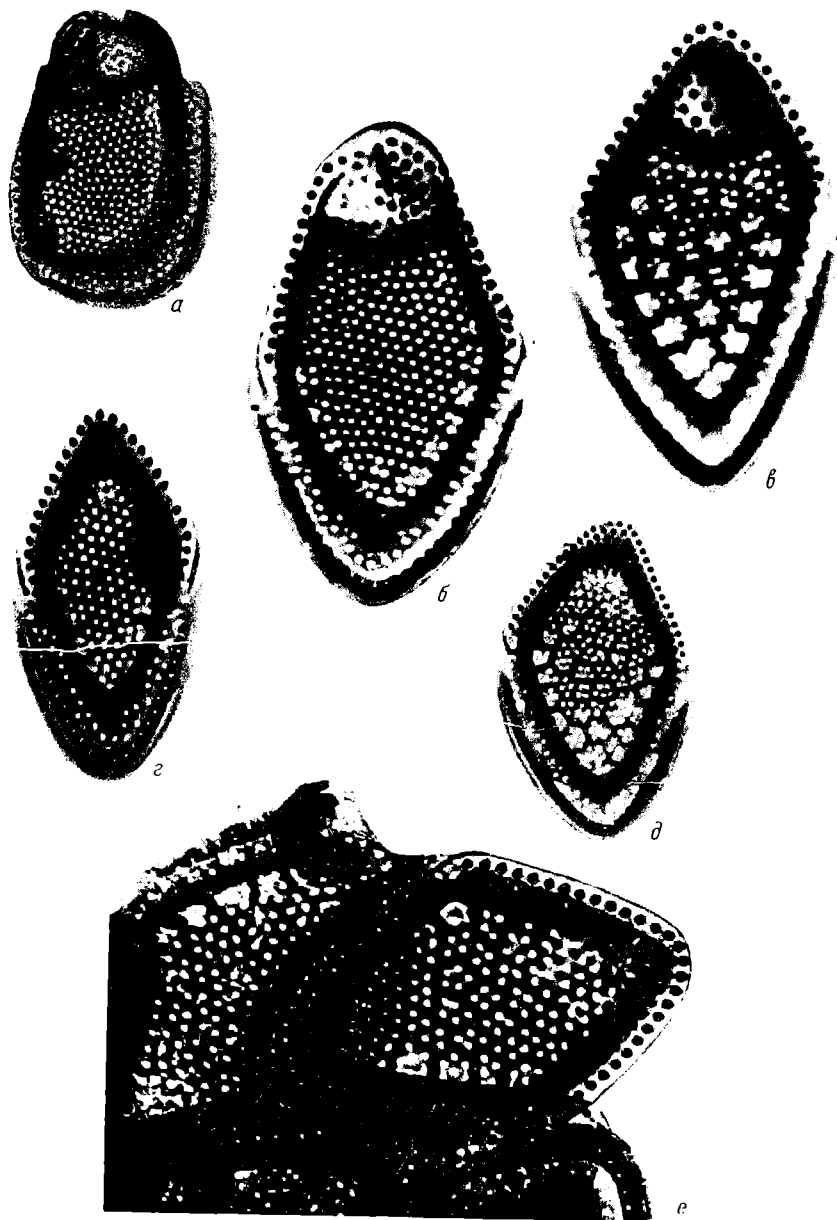


Табл. V. а-е - *Mallomonas annulata* Harris (а - куполоносная чешуйка переднего конца клетки, б, в - куполоносные чешуйки заднего конца клетки, г, д - чешуйки средней части панциря, е - фрагмент панциря). а - $\times 15\ 000$, б, в - $\times 22\ 000$, г, д - $\times 20\ 000$, е - $\times 25\ 000$.

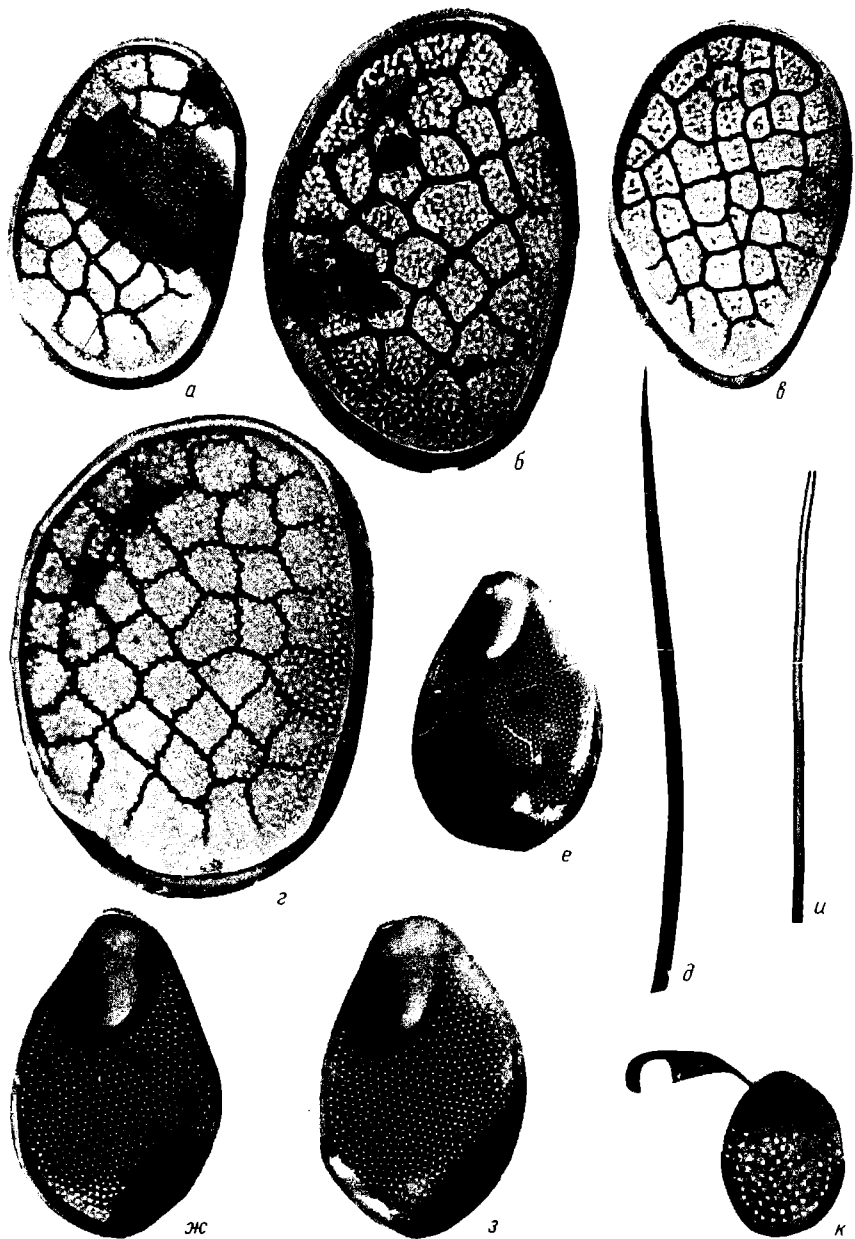


Табл. VI. а-д - *Mallomonas teilingii* (Teiling) Conrad, е-к - *M. hamata* Asmund (а - шипоносная чешуйка переднего конца клетки, б - то же заднего конца клетки, в, г - чешуйки средней части панциря, д - апикальный конец шипа, е-з - чешуйки, и - апикальный конец шипа, к - чешуйка и шип заднего конца клетки). а, и - $\times 10\ 000$, б, ж, з - $\times 13\ 000$, г д, к - $\times 15\ 000$, е - $\times 12\ 000$.

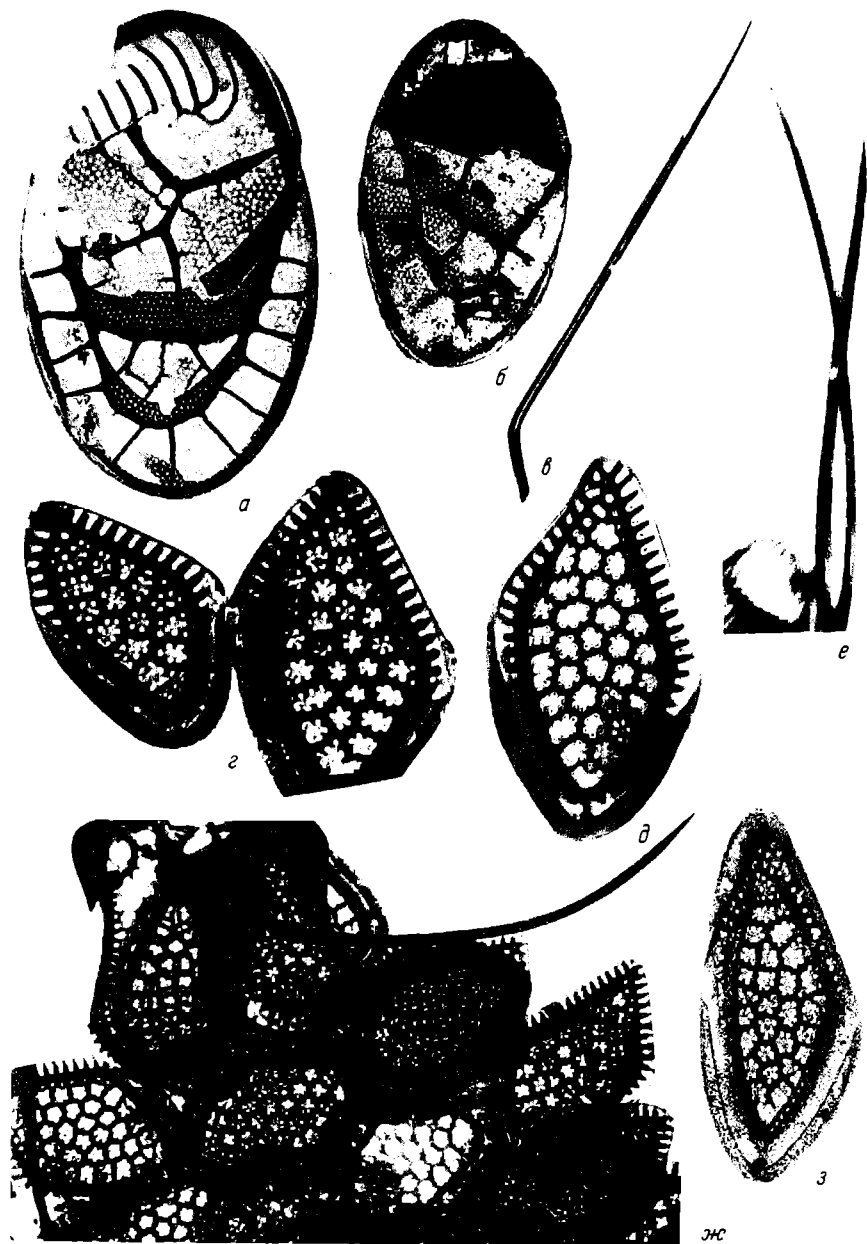


Табл. VII. а-в - *Mallomonas pugio* Bradley, г-з - *M. pusillio* Harris et Bradley (а, б - чешуйки, в - шип, г, д, з - чешуйки, е - шипы, ж - передний конец клетки). а, в - $\times 20\,000$, б, е, ж - $\times 15\,000$, г, д, з - $\times 22\,000$.

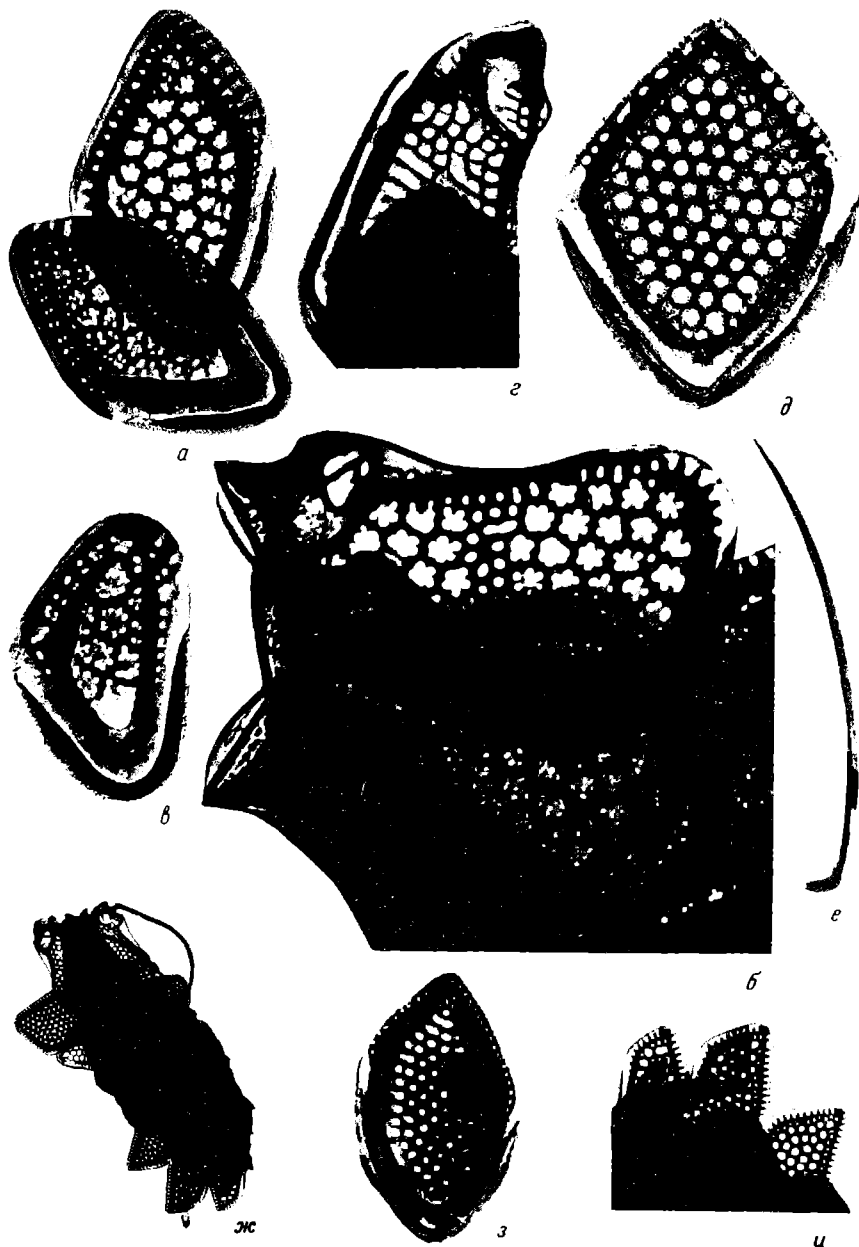


Табл. VIII. а-в - *Mallomonas pumilio* Harris et Bradley, 1961; г-д - *M. eoa* Takahashi (а - чешуйки средней части панциря, б - боковые чешуйки, в - чешуйки заднего конца клетки, г - рostrальная чешуйка, д, э - чешуйки средней части панциря, е - шип, ж - рostrальный панцирь, и - чешуйки заднего конца клетки). а, г - x 200; б, в - x 36 000, д - x 30 000, е, и - x 10 000, ж - x 5000, з - x 15 000.

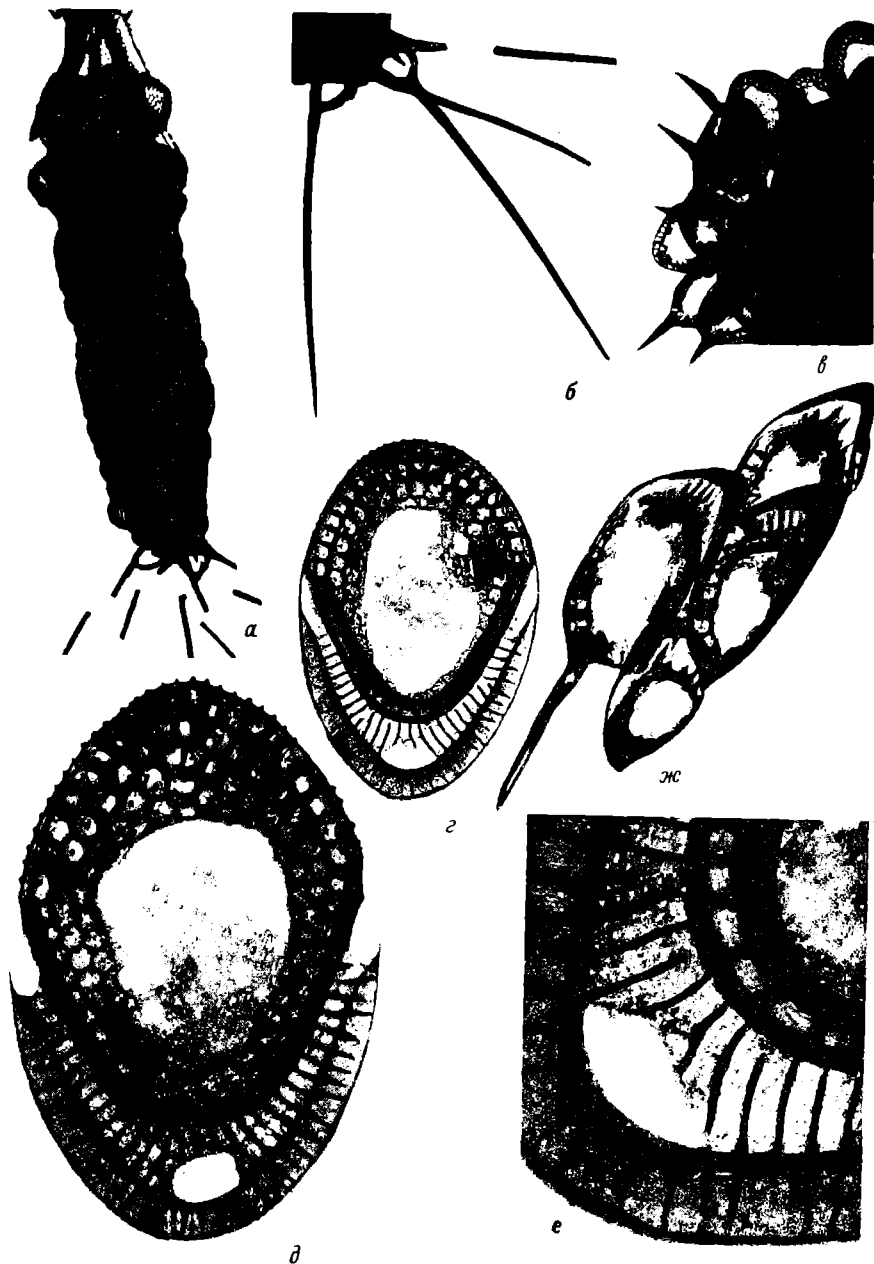


Табл. 1X. а-б - *Mallomonas eoa* Takahashi, в-ж - *M. insignis* Penard (а - клетка, б - конечные чешуйки, в - передний конец клетки, г, д - чешуйка средней части панциря, е - чешуйка заднего конца клетки, ж - проксимальный конец чешуйки). а - $\times 4700$, б - $\times 8000$, в - $\times 4000$, ж - $\times 10\,000$, д - $\times 15\,000$, е - $\times 40\,500$.

1. Б а л о н о в И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 87-90.
2. Б а л о н о в И.М. Виды сем. Synuraceae Lemm. (Chrysophyta) реки Волги и ее бассейна. - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод, 1976, 29, с. 16-19.
3. Б а л о н о в И.М. Род Synura Ehr. (Chrysophyta), биология, экология и систематика. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 61-81.
4. Б а л о н о в И.М., К у з ь м и н Г.В. К флоре Chrysophyta (сем. Synuraceae Lemm.) СССР. - Тез. докл. У конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана, Ашхабад, 1974, т. 1, с. 34-35.
5. Б а л о н о в И.М., К у з ь м и н Г.В. Электронно-микроскопическое изучение видов Mallomonas Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада. I. Series Tripartitae Harris et Bradley. - Бот. ж., 1975, т. 60, № 8, с. 1142-1146.
6. Б а л о н о в И.М., К у з ь м и н Г.В. Электронно-микроскопическое изучение видов Mallomonas Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада. II. Series Planae Harris et Bradley. - Бот. ж., 1975, т. 60, № 9, с. 1289-1296.
7. К и с е л е в И.А. (Kisselw J.A.) Zur Morphologie einiger neuer und seltener Vertreter des pflanzlichen Microplanktons. - Arch. Protistenkunde, 1931, vol. 73, No 2, S. 235-250.
8. М а т в и е н к о А.М. О редком виде зимнего планктона Mallomonas teilingi Conrad. - Укр. бот. ж., 1972, т. 29, № 2, с. 241-244.
9. С в и р е н к о Д.О. Альгологические наблюдения. II. О двух интересных Mallomonas в планктоне стоячих водоемов. - Русск. арх. протистол., 1924, т. 3, № 1-2, с. 179-181.
10. A s m u n d B. Electron microscope observations on Mallomonas species and remarks on their occurrence in some Danish ponds. II. - Bot. tidsskr., 1956, vol. 53, p. 75-86.
11. A s m u n d B. Electron microscope observations on Mallomonas species and remarks on their occurrence in some Danish ponds and lakes. III. - Dansk bot. arkiv, 1959, vol. 18, No 3, p. 50.
12. A s m u n d B., T a k a h a s h i E. Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Ala-

- ska, VIII. *Mallomonas* species examined with the electron microscope. II. - *Hydrobiol.*, 1969, vol. 34, No 3-4, p. 305-321.
13. Belcher J.H. Some remarks upon *Mallomonas papillosa* Harris and Bradley and *M. calceolus* Bradley. - *Nova Hedwigia*, 1969, vol. 18, No 2-4, p. 257-270.
 14. Bourrelly P. *Recherches sur les Chrysophycees: Morphologie, Phylogenie, Systematique.* - *Theses Pres. a la faculte des sci. de L'universite de Paris*, 1954, p. 412.
 15. Bradley D.E. A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. - *J. Gen. Microbiol.*, 1964, vol. 37, No 3, p. 321-333.
 16. Bradley D.E. Observations on some *Chrysomonads* from Scotland. - *J. Protozool.*, 1966, vol. 13, No 1, p. 143-154.
 17. Conrad W. *Essai d'une Monographie des genres Mallomonas Perty et Pseudomallomonas Chodat.* - *Arch. Protistenkunde*, 1927, Bd 59, S. 423-505.
 18. Cronberg G. Development of cysts in *Mallomonas ega* examined by scanning electron microscopy. - *Hydrobiol.*, 1973, vol. 43, No 1-2, p. 29-38.
 19. Harris K. A study of *Mallomonas insignis* and *Mallomonas akrokomos*. - *J. Gen. Microbiol.*, 1958, vol. 19, No 1, p. 55-64.
 20. Harris K. Variability in *Mallomonas*. - *J. Gen. Microbiol.*, 1967, vol. 46, No 2, p. 185-191.
 21. Harris K. Imperfect forms and the taxonomy of *Mallomonas*. - *J. Gen. Microbiol.*, 1970, vol. 61, No 1, p. 73-76.
 22. Harris K., Bradley D.E. An examination of the scales and bristles of *Mallomonas* in the electron microscope, using carbon replicas. - *J. Roy. Microscop. Soc.*, 1957, vol. 76, No 1-2, p. 37-46.
 23. Harris K., Bradley D.E. A taxonomic study of *Mallomonas*. - *J. Gen. Microbiol.*, 1960, vol. 22, No 3, p. 750-777.
 24. Krieger W. *Untersuchungen über Plankton-Chrysomonaden.* - *Bot. arch.*, 1932, vol. 29, S. 257-329.
 25. Kristiansen J. *Chrysosphaerella multispina* Bradley and some other remarkable *Chrysophyceae* from lake Stråken, Åneboda, Sweden. - *Österr. bot. Z.*, 1969, No 116, S. 70-84.

26. P e n a r d E. *Mallomonas insignis* spec. nov. - Bull. Soc. bot. Geneve, 1919, vol. 2, No 19, p. 122-129.
27. P e t e r f i L.St. Studies on the Rumanian Chrysophyceae. - Nova Hedwigia, 1966, vol. 13, p. 117-137.
28. S k u j a H. Beitrag zur Algenflora Lettlands. II. - Acta horti bot. Univ. Latviensis. XI/XII. Riga, 1939, S. 141-169.
29. T a k a h a s h i E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. I. - Bull. Yamagata Univ., 1959, vol. 3, No 1, p. 117-151.
30. T a k a h a s h i E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. II. - Bull. Yamagata Univ., 1960, vol. 3, No 2, p. 331-344.
31. T a k a h a s h i E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope. IV. On two new species of *Mallomonas* found in ditches at Tsuruoka in the North-East of Japan. - Bull. Yamagata Univ., 1963, vol. 4, No 2, p. 227-245.
32. T e i l i n g E. Schwedische Planktonalgen. I. Phytoplankton aus dem Rastasjön bei Stockholm. - Svensk bot. tidskr., 1912, vol. 6, No 2, S. 266-280.
33. W u j e k D.E., H a m i l t o n R., W e e J. Studies on Michigan Chrysophyceae. III. - Michigan Bot., 1975, vol. 14, No 2, p. 91-94.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Наши первые сообщения о составе и содержании пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище [3, 4] основаны на наблюдениях 1969 г. только в Главном плесе и в сопредельном ему расширенном участке Волжского плеса (стандартные ст. 1, 2, 5-7, 9). В настоящей работе приводятся данные 1970-1971 гг. для всей акватории. В 1970 г. к постоянным станциям были добавлены ст. 28, 33 в Шекснинском плесе и 22а, 20 - в Моложском. В 1971 г., кроме упомянутых, обследовались также ст. 39, 50-52 (рис. 1).

Основная часть материалов собиралась в период открытой воды (май-ноябрь), а в 1971 г. и зимой.

В безлюдный период пробы отбирали на всех станциях два раза в месяц, в зимнее время - лишь на стандартных станциях примерно один раз в месяц. Отбор производили плексигласовым батометром конструкции Францева или Элгморка в фотической зоне (0-2 м), в пределах которой брали одну интегрированную пробу. В 1970 г., кроме того, анализировали воду придонного горизонта.

Фитопланктон осаждали из 1 л воды (при помощи фильтровальной установки) на мембранный фильтр № 6. Этот фильтр не задерживает полностью мелкие формы водорослей первых порций фильтруемой воды. Более плотный фильтр № 5 быстро забивается при обильном содержании в воде общей взвеси. Чтобы избежать потерь фитопланктона, непосредственно перед фильтрацией покрывали фильтр слоем толченого стекла „пирекс” и мела (0.02 г на 1 см² фильтрующей поверхности). Мел необходим для предотвращения распада хлорофилла под действием клеточных кислот, стекло - для механического повреждения клеточных оболочек при размельчении осадка, что способствует лучшему извлечению пигментов.

Фильтр с осадком, высушенный на воздухе в темноте и помещенный в пакет из кальки, до анализа пигментов хранили 1-2 недели в затемненном эксикаторе с силикагелем в бытовом холодильнике.



Рис. 1. Расположение станций наблюдения в Рыбинском водохранилище.

Пигменты извлекали 90%-м ацетоном (5 мл) при 2-часовом настаивании в холодильнике. Предварительно осадок вместе с фильтром размельчали в течение 3 мин. при помощи магнитной мешалки типа ММ-2. После 1 часа настаивания растворитель сливали и заменяли новой порцией (5 мл).

Экстракт пигментов очищали фильтрованием через стеклянный фильтр № 4 производства „Дружная горка“, затем спектрофотометрировали на приборе СФ-4А. Для определения содержания продуктов распада хлорофилла „а“ – феопигментов [9] экстракт подкисляли 5 каплями (на 2-сантиметровую цилиндрическую кювету) 0.5 н. перегнанной соляной кислоты. Концентрацию хлорофиллов („а“, „b“, „с“) рассчитывали по формулам, рекомендованным рабочей группой № 17 SCOR – UNESCO [15], а растительных каротиноидов – по уравнению Парсонса и Стрикленда [12].

Абсолютные ошибки в результате определения пигментов в большинстве случаев сводились к следующим значениям: для хлорофилла „а“ – ± 0.45 мкг/л, „b“ – ± 0.90 , „с“ – ± 2.33 , для чистого хлорофилла „а“ – ± 1.67 , для феопигментов – ± 2.26 мкг/л, для каротиноидов – ± 0.31 мкг SPU /л¹.

¹ Специфическая пигментная единица, близкая к 1 мкг.

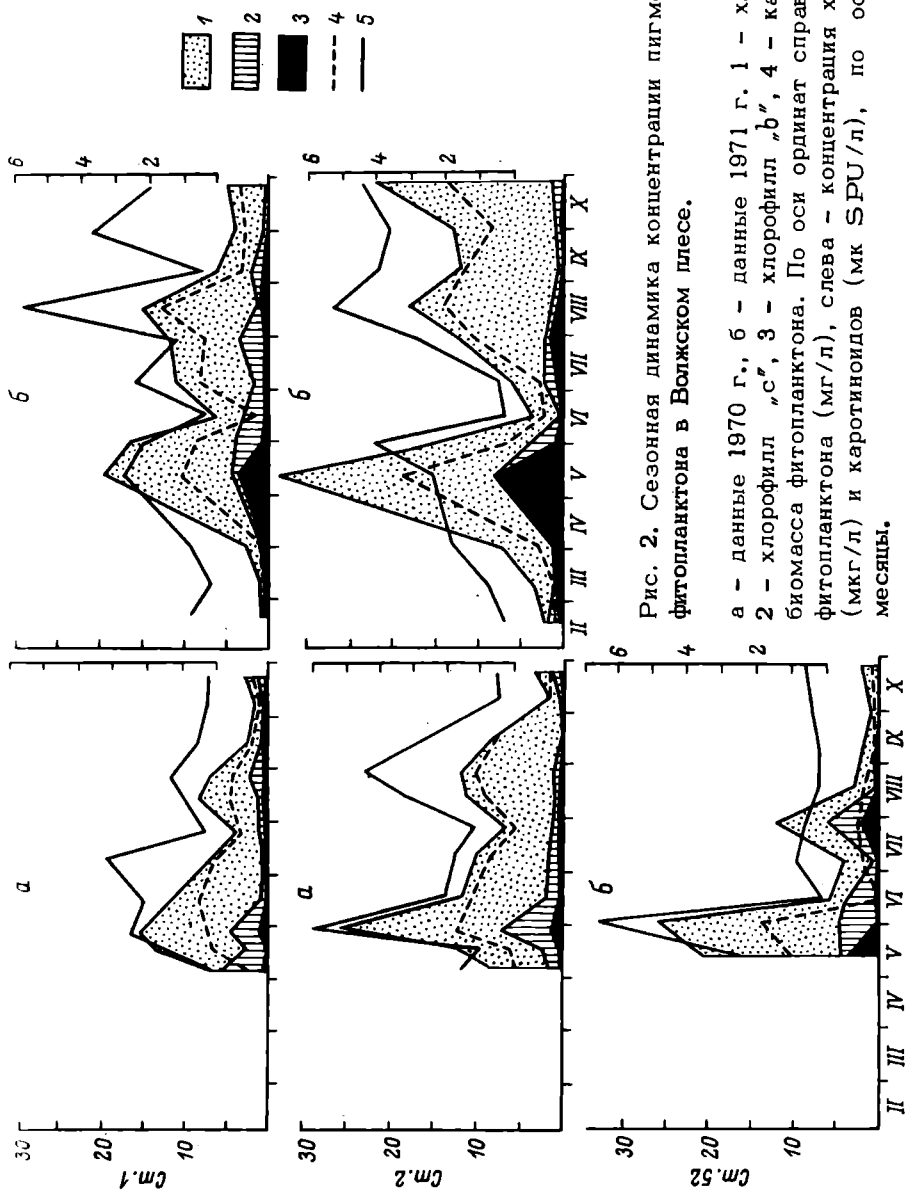


Рис. 2. Сезонная динамика концентрации пигментов фитопланктона в Волжском плесе.

а - данные 1970 г., б - данные 1971 г. 1 - хлорофилл "а", 2 - хлорофилл "с", 3 - хлорофилл "б", 4 - каротиноиды, 5 - биомасса фитопланктона. По оси ординат справа - биомасса фитопланктона (мг/л), слева - концентрация хлорофиллов (мкг/л) и каротиноидов (мк СПУ/л), по оси абсцисс - месяцы.

Коэффициент вариации хлорофилла „а“, %

Станции													
1	2	52	5	6	7	9	39	28	33	50	20	22а	51
1970 г.													
71	62	-	48	44	36	39	-	70	46	-	54	62	-
1971 г.													
58	68	118	54	36	97	54	105	67	54	55	58	38	38

Результаты анализа показали (рис. 2-5), что в фотической зоне водохранилища в период открытой воды содержится до 40 мкг/л хлорофилла „а“, до 10 мкг/л хлорофилла „b“ или „с“ и до 20 мк SPU/л каротиноидов.

Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище колеблется по сезонам (рис. 2-5). Коэффициент вариации для основного из них - хлорофилла „а“ - достаточно высок на большинстве станций, особенно из речных плесов (табл. 1).

В целом сезонные изменения концентраций всех пигментов описываются 3-вершинными кривыми. Поскольку эти кривые в большинстве случаев параллельны друг другу (рис. 2-5), подробно рассмотрим только динамику хлорофилла.

Первый, весенний, пик хлорофилла наблюдается повсеместно в середине или в конце мая. Самые многочисленные водоросли в это время диатомовые: *Melosira italica* subsp. subarctica O. Müll., *M. islandica* O. Müll., *Stephanodiscus hantzschii* var. pusillus Grun. Содержание пигмента на отдельных станциях колеблется от 5.5 до 50.4 мкг/л, но чаще составляет 10-12 или 21-26 мкг/л.

В Волжском плесе (рис. 2) весенний максимум хлорофилла постоянно преобладает над остальными. Это не всегда совпадает с биомассой фитопланктона, которая может быть самой высокой летом (август) во время „цветения“ воды синезелеными водорослями. Учет численности, а следовательно, и биомассы синезеленых, образующих слизистые колонии, весьма прибли-

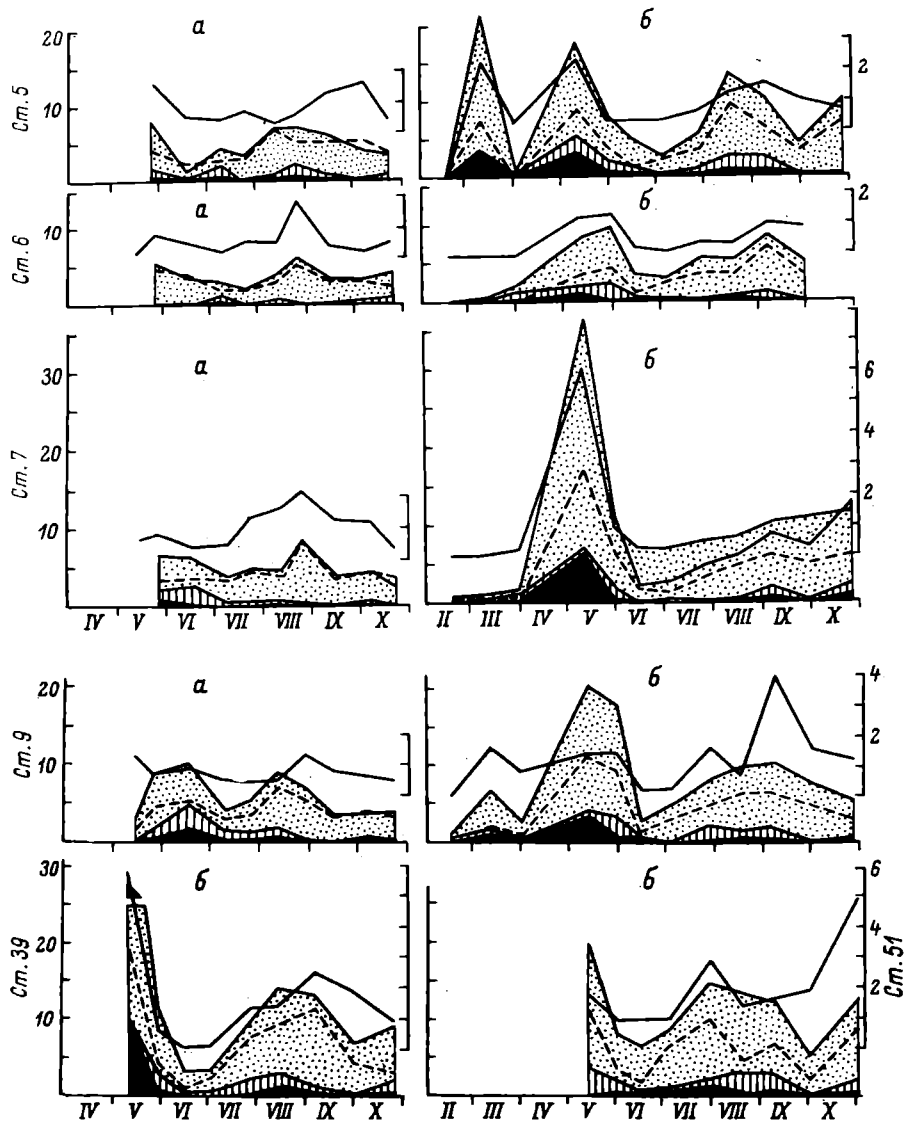


Рис. 3. Сезонная динамика концентрации пигментов фитопланктона в Главном плесе.

Обозначения те же, что на рис. 2.

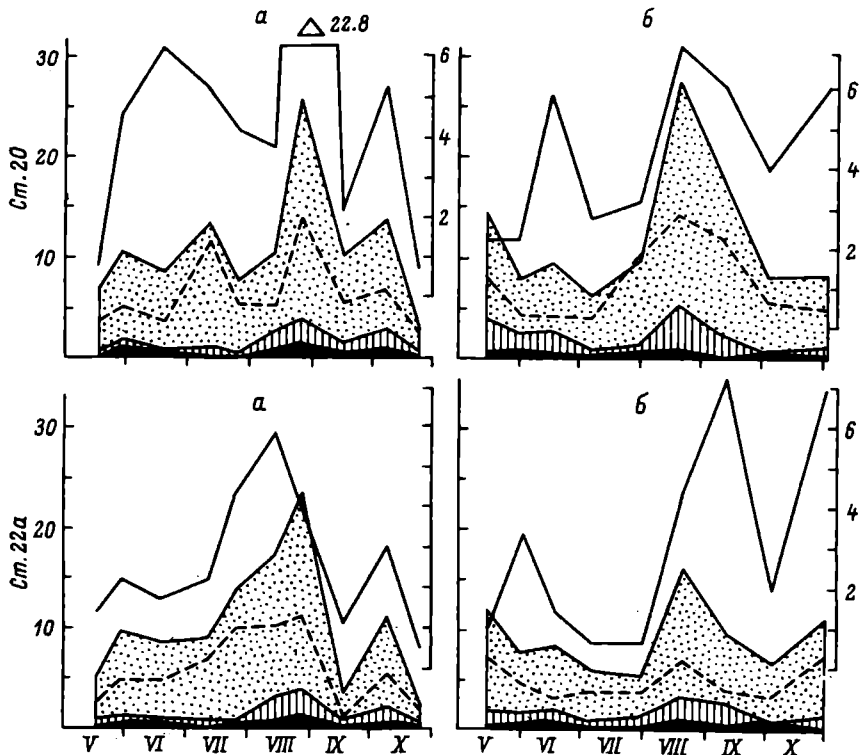


Рис. 4. Сезонная динамика концентрации пигментов фитопланктона в Моложском плесе.

Обозначения те же, что на рис. 2.

зителей. Поэтому в данном случае содержание хлорофилла, вероятно, лучше отражает степень развития фитопланктона, чем его биомасса. Превалирование весеннего максимума хлорофилла возможно в отдельные годы (1971 г.) и в Главном плесе, для Шекснинского и Моложского это не характерно (рис. 3-5).

В Волжском плесе самое высокое содержание хлорофилла в весеннем максимуме было всегда на ст. 2, что соответствует данным по биомассе фитопланктона. В Главном плесе на отдельных станциях оно мало различалось только в 1970 г. В 1971 г. исключительно богатой оказалась ст. 39. Среди стандартных станций в этом году выделялась и ст. 7. Здесь отме-

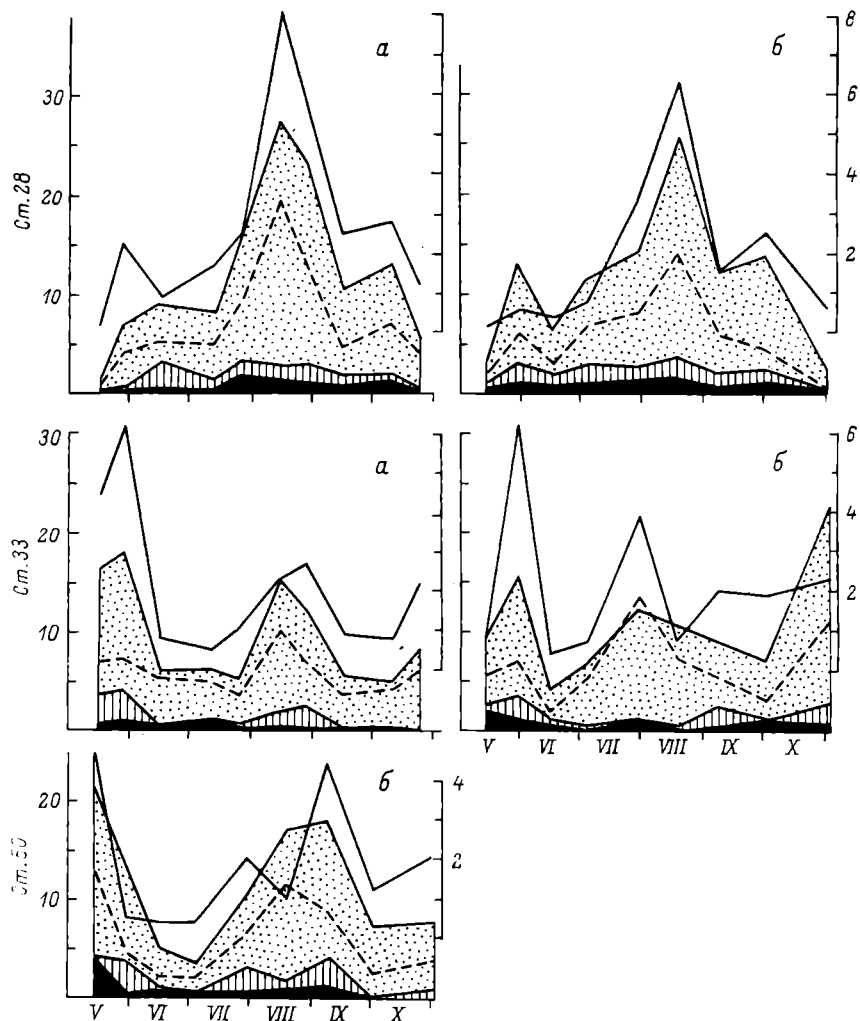


Рис. 5. Сезонная динамика концентрации пигментов фитопланктона в Шекснинском плесе.

Обозначения те же, что на рис. 2.

чилось значительное содержание хлорофилла „b” – дополнительного пигмента зеленых и эвгленовых. Эти водоросли на ст. 7 составляли ничтожную долю общей биомассы фитопланктона (0.1%), она почти целиком была представлена *St. hantzschii*

var. *pusillus*. Дополнительным хлорофиллом диатомей, как известно, является хлорофилл „с“. Однако в планктоне ст. 7 обнаружены лишь следы этого пигмента. Следует отметить, что в 1971 г. несоответствие между содержанием водорослей разных отделов и их специфических пигментов в Главном и Волжском плесах наблюдалось почти повсеместно. В планктоне же остальных плесов, как и следовало ожидать, среди добавочных хлорофиллов преобладал хлорофилл „с“, что отчасти можно связать с иным видовым составом диатомовых. Так, в Шекснинском плесе массовыми формами были *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. В Моложском плесе, так же как в Главном и Волжском, по численности и биомассе превалировала *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*. Весенний пик хлорофилла в Моложском плесе на обеих станциях одинаков, в Шекснинском он был выше на ст. 33, особенно в 1970 г. Наибольшая концентрация пигмента получена на ст. 50.

Второй, летний, подъем концентрации хлорофилла в водохранилище происходит в августе в период массового появления в фитопланктоне синезеленых водорослей: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *M. aeruginosa* f. *viridis* (A.Br.) Elenk., *Coelosphaerium dubium* Grun., *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. scheremetievi* Elenk., *A. spiroides* Kleb., *Oscillatoria agardhii* Gom. Исключение составляет ст. 52, расположенная в речном участке Волжского плеса, где небольшой пик хлорофилла (8.7 мкг/л) вызван диатомовыми водорослями, главным образом *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *M. granulata* (Ehr.) Ralfs. Содержание хлорофилла по всему водохранилищу в этот период составляло 6.0–27.8 мкг/л, но наиболее часто – 8–15 мкг/л.

Преобладание летнего максимума характерно только для Моложского и Шекснинского плесов, где из-за меньшего ветрового перемешивания водных масс создаются благоприятные условия для вегетирования синезеленых водорослей.

Распределение пигментов по акватории каждого плеса во время их летнего максимума примерно такое же, как и весной, но в 1971 г. в Главном плесе повышенным содержанием хлорофилла выделялись ст. 5, 39 и 51.

Третий, осенний, подъем концентрации хлорофилла в водохранилище отмечается в октябре в период вспышки развития диатомовых: *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. и *Melosira italica* subsp. *subarctica*. Содержание хлорофилла в это время колеблется в пределах 8.1–22.7 мкг/л, но наиболее часто – 10–15 мкг/л.

Осенний максимум хлорофилла постоянно четко выражен только в Моложском и Шекснинском плесах (рис. 4, 5). В ос-

Т а б л и ц а 2

Среднее за вегетационный период содержание хлорофиллов (мкг/л) и каротиноидов (мкг SPU /л) в верхнем 2-метровом слое воды Рыбинского водохранилища

Плес	Станция	Хлорофилл			Каротиноиды
		„а“	„b“	„с“	
1970 г.					
Волжский	1	4.2	0.3	1.1	3.5
	2	7.1	0.3	1.1	6.2
Среднее	-	5.6	0.3	1.1	4.8
Моложский	20	8.8	0.5	0.9	5.8
	22a	8.1	0.4	1.0	5.4
Среднее	-	8.4	0.4	1.0	5.6
Шекснинский	28	9.5	0.8	1.0	6.7
	33	7.2	0.4	0.6	5.3
Среднее	-	8.4	0.6	0.8	6.0
Главный	5	3.2	0.2	0.5	3.4
	7	3.6	0.1	0.4	3.6
	6	2.9	1.0	0.0	2.9
	9	4.1	0.5	0.6	3.7
Среднее	-	3.4	0.4	0.4	3.4
В целом по водохранилищу	-	4.5	-	-	-
1971 г.					
Волжский	1	7.1	0.6	1.3	5.2
	2	11.9	1.1	1.0	8.8
	52	4.8	0.4	1.1	3.6
Среднее	-	7.9	0.7	1.1	5.9
Моложский	20	9.4	0.5	1.0	4.6
	22a	6.7	0.4	1.2	4.3
	51	8.5	0.5	1.3	5.6
Среднее	-	8.2	0.5	1.2	4.8

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Плес	Станция	Хлорофилл			Кароти- ноиды
		"a"	"b"	"c"	
Шекснинский	28	9.5	0.8	1.3	5.8
	33	8.7	0.7	0.8	6.3
	50	8.7	0.7	1.2	4.4
Среднее	-	9.0	0.7	1.1	5.5
Главный	5	6.1	0.6	0.8	4.6
	7	7.1	0.8	0.5	4.8
	6	4.3	0.2	0.4	3.0
	9	7.3	0.6	0.8	5.0
	39	8.9	0.9	1.0	6.1
Среднее	-	6.7	0.6	0.7	4.7
В целом по водо- хранилищу	-	6.8	-	-	-

П р и м е ч а н и е . Расчет для всего водохранилища производился с учетом объема фотического слоя каждого плеса при среднем для вегетационного сезона уровне воды [1].

тальных плесах (рис. 2, 3) он заметен лишь на отдельных станциях: ст. 2 (1971 г.), ст. 7 (1970-1971 гг.), ст. 6 (1970 г.), ст. 5 (1971 г.), ст. 39 (1971 г.), ст. 51 (1971 г.). Осенний пик очень редко преобладает над остальными. За время наблюдений это отмечено лишь однажды (ст. 33 в 1971 г.). Содержание пигмента на отдельных станциях Главного и Моложского плесов мало различалось, в Волжском, как и в предыдущие периоды, наиболее высоким оно было на ст. 2.

Зимой (рис. 2, 3) содержание хлорофилла в водохранилище обычно низкое - 0.5-1.5 мкг/л. Оно соответствует биомассе фитопланктона, как правило, не превышающей десятых долей миллиграмма в 1 л воды и почти целиком за счет диатомей - *Melosira islandica* и *M. italica* (Ehr.) Kütz. Только 11 марта на ст. 5 биомасса водорослей составляла 2.3 мг/л, т.е. была близкой к наблюдаемому здесь весной максимуму фитопланктона. Биомассе соответствовала высокая концентрация хлорофилла - 20.8 мкг/л. Случаи подледного "цветения" отмечались и раньше [2], когда в поверхностном слое воды создаются благоприятные световые условия, стимулирующие развитие фитопланктона.

Среднее содержание хлорофилла „a“ (мкг/л)
в фотической зоне некоторых мезотрофных водоемов

Водоем	Хло- ро- филл	Время наблюде- ний	Метод	Литера- турный источ- ник
Волжские водохра- нилища:				
Рыбинское	6.6	V-X 1958	Фотометриче- ский* в соче- тании со спе- ктрофотометри- ческим (калиб- ровочная кри- вая)	[6]
	5.6	V 1969-X 1971	Спектрофотомет- рический	Данная работа
Куйбышевское ...	7.9	V-X 1958	Фотометрический в сочетании со спектрофото- метрическим (калибровочная кривая)	[6]
Озера Японии	5.2	IV 1958- X 1964	Спектрофотомет- рический	[14]
Мазурские озера (Польша):				
Мамры Пулноцнэ	4.4	VIII 1961, VIII 1962	Фотометрический	[8]
Даргин	8.4	VIII 1961, VIII 1962	"	[8]
Паратунские озера (Камчатка):				
Дальнее	4.8	VI 1962- XII 1965	Фотометричес- кий*	[5]
Ближнее	8.5	VI 1962- XII 1965	Фотометричес- кий*	[5]

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Водоем	Хло-ро-филл	Время наблюдений	Метод	Литературный источник
Великие озера:				
Онтарио (в месте поступления сточных вод)	5.8	У 1963- XII 1965	Спектрофотометрический	[10]
Онтарио	3.8- 20.3**	У1-У1 1967	Фотометрический	[11]
Мичиган	2.5	У-У1 1967	Спектрофотометрический	[13]

* Хлорофилл, близкий к суммарному, ** - пределы наблюдаемых концентраций.

За весь вегетационный период самыми богатыми по содержанию пигментов фитопланктона оказались Шекснинский и Моложский плесы (табл. 2): концентрация хлорофилла „α“ (средняя за время наблюдений) равнялась соответственно 8.7 и 8.3 мкг/л. В Волжском плесе она составляла 6.8 мкг/л, в Главном - 5.0 мкг/л. Эти различия статистически достоверны (по критерию Стьюдента) только для 1970 г. Особенно отличается по концентрации хлорофилла Главный плес.

В пределах плесов (табл. 2) содержание пигментов (среднее для каждой станции) довольно близкое, что подтверждается данными статистической обработки. Лишь в Волжском плесе повышенной концентрацией пигментов постоянно выделялась ст. 2. Иногда по содержанию пигментов здесь отмечались самые высокие показатели по водоему в целом. Это одна из наиболее богатых станций и по биомассе фитопланктона (рис. 2).

Средняя концентрация хлорофилла „α“ для всего водохранилища в 1970 г. составляла 4.5 мкг/л, в 1971 г. - 6.8 мкг/л (табл. 2). В 1958 г. [6] эта величина равнялась 6.6 мкг/л, в 1969 г. (наши данные) - 4.5 мкг/л. Такие колебания укладываются в пределы концентраций пигмента, характерных для мезотрофных водоемов (табл. 3).

Заметим, что средние величины биологических показателей для всего водохранилища в Институте биологии внутренних вод АН СССР принято вычислять по данным, полученным на стандартных станциях, расположенных в Главном (ст. 5-7, 9) и

Волжском (ст. 1, 2) плесах. Такой подход оправдан тем, что объем водных масс Моложского и Шекснинского плесов составляет небольшую долю, (2.9 и 9.9% соответственно) в общем объеме водохранилища. Но поскольку эти плесы оказались богаче пигментами, чем Главный и Волжский, то интересно было выяснить их влияние на среднюю по водоему концентрацию пигментов. Расчеты для хлорофилла „а“, по статистически достоверным данным 1970 г., показали, что если учитывать лишь стандартные станции, то средняя по водоему концентрация пигмента составляет в зависимости от уровня воды в водохранилище (минимального или максимального) 3.7 и 3.8 мкг/л. С учетом Моложского и Шекснинского плесов она равна 4.3 и 4.6 мкг/л, т.е. на 15 и 22% выше, чем при минимальном и максимальном уровне соответственно.

Содержание феопигментов за оба года наблюдений колеблется от 0 до 27.3 мкг/л. В среднем за это время повышенными величинами характеризуются речные плесы.

Плес	Феопигменты, мкг/л
Волжский (ст. 1, 2)	1.6
Главный (ст. 5-7, 9)	1.0
Моложский (ст. 20, 22а)	1.6
Шекснинский (ст. 28, 33)	1.6

Однако отдельные максимальные концентрации продуктов распада хлорофилла наблюдаются в Главном плесе, наиболее подверженном действию сильных ветров. Особенно много дериватов хлорофилла на ст. 5, расположенной в районе затопленных торфяников, интенсивно размывавшихся в штормовые дни.

Относительное содержание феопигментов (% от их суммы с чистым хлорофиллом) дает представление о доле хлорофилла, участвующего в продукционном процессе. Эти показатели сильно колеблются (от 0 до 87%) как по плесам, так и в отдельные сезонные периоды (табл. 4).

В Главном плесе и в расширенной части Волжского плеса относительное содержание феопигментов определяется главным образом перемешиванием водных масс, в процессе которого детрит из донных отложений попадает в толщу воды. Так, в ветреную весну 1971 г. количество дериватов хлорофилла в этих плесах доходило до 55%. В Моложском и Шекснинском плесах, воды которых менее подвержены ветровому перемешиванию, оно составляло не более 37%. В безветренную весну 1970 г. доля феопигментов была выше в речных плесах, где попадание детрита в фотический слой более вероятно. Кроме того, самое низкое содержание продуктов распада во все годы наблюдений повсеместно отмечалось в конце лета, когда обычно устанавливается штилевая погода.

Т а б л и ц а 4

Среднее за определенный сезон содержание феоигментов в разных пунктах Рыбинского водохранилища, % от их суммы с чистым хлорофиллом „С“

Плес	Стан- ция	Весна		Лето (начало)		Лето (конец)		Осень		Зима
		1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.	
Волжский	1	16	32	32	18	17	14	30	16	32
	2	16	55	18	30	4	13	13	12	22
	52	-	26	-	14	-	2	-	1	-
Главный	5	16	41	52	23	2	22	13	10	31
	7	9	35	12	56	2	13	16	28	27
	6	7	28	62	28	8	22	29	18	41
	9	6	26	14	19	8	16	29	22	32
	39	-	50	-	2	-	23	-	12	-
Моложский	20	23	17	26	13	16	14	16	9	-
	22а	20	8	36	54	19	6	23	13	-
	51	-	18	-	16	-	22	-	10	-
Шекснинский	28	22	13	19	16	16	23	24	2	-
	33	19	37	32	13	8	17	20	7	-
	50	-	21	-	22	-	23	-	12	-

Довольно много дериватов хлорофилла (около 30%) отмечается зимой. По мнению Йенча [16], накопление их в это время года связано с недостатком света, под действием которого они разрушаются.

Уровень феопигментов зависит также от физиологического состояния водорослей (табл. 5). Он заметно повышается у дна в начале лета и поздней осенью, когда идет оседание диатомовых после весеннего и осеннего максимумов их развития. Интересно, что перед весенним пиком фитопланктона картина распределения феопигментов обратная: гораздо богаче ими верхний слой. Можно предположить, что туда попадает детрит, смываемый с прибрежий во время интенсивного наполнения водохранилища в мае.

С точки зрения физиологического состояния водорослей любопытны данные по соотношению между желтыми и зелеными пигментами. Величины отношения каротиноиды/хлорофилл „А“ (к/хл), полученные для фитопланктона Рыбинского водохранилища, существенно различаются в зависимости от времени вегетации фитопланктона. Весной на большинстве станций они весьма близки и к тому же самые низкие – 0,6–0,7 при колебании от 0,5 до 0,9. В середине лета (июль), когда по всему водоему наблюдается спад в развитии фитопланктона, их значения обычно составляют 0,9–1,0 при колебании от 0,6 до 1,2. Возрастание к/хл свидетельствует об ухудшении физиологического состояния планктонных водорослей, связанным скорее всего с дефицитом питания. Осенью в период новой вспышки диатомей величина отношения между желтыми пигментами и хлорофиллом „А“ снова снижается – 0,6–0,8 при колебании от 0,4 до 1,4.

Намечается зависимость величин к/хл и от состава фитопланктона. Так, в конце лета на тех станциях, где вода „цветла“ синезелеными водорослями они обычно равняются 1,0–1,2. Фитопланктон в это время интенсивно развивается и, судя по низкому содержанию феопигментов, находится в хорошем состоянии. Повышение к/хл здесь может быть обусловлено не уменьшением содержания хлорофилла „А“ в клетках синезеленых, а характерным для них повышенным содержанием каротиноидов. Кроме того, следует иметь в виду, что уравнение Парсонса и Стрикленда [12] основано на специфических коэффициентах экстинкции фукоксантина и перидина, из которых первый – основной каротиноид диатомовых, второй – динофлагеллят. В связи с этим уравнение применимо главным образом к пробам фитопланктона, состоящего преимущественно из водорослей указанных отделов. При доминировании зеленых или синезеленых водорослей результат определения рекомендуется уменьшить в 2,5 раза. В настоящей работе это не делалось, так как зеленые водоросли, как правило, составляли ничтожную долю в общей биомассе фитопланктона, а пробы в период нарастания синезеленых имели значительный процент диатомей. Поэтому

Т а б л и ц а 5

Содержание феофигментов в верхнем (0-2 м) и придонном слоях воды Шекснинского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища в 1970 г., % от их суммы с чистым хлорофиллом „С“

Станция	Гори- зонт, м	16-17 У	28-29 У	16-19 У I	12 VII	26 VII	14-15 VIII	27-28 VIII	16-17 IX	9-10 X	24-25 X
28	0-2 У дна	15 0	26 17	26* 26	13 41	25 17	11* 24	21 19	20 24	27* -	24 52
33	0-2 У дна	18 12	22* 22	17 64	42 60	22 42	16* 25	0 3	14 24	35 26	13* 28
20	0-2 У дна	28 13	20* 19	22 22	8 13	44 28	15 12	18* 17	13 16	19* 23	16 37
22a	0-2 У дна	29 17	21* 25	11 0	17 23	55 30	20 1	18* 18	23 8	16* 15	29 61

* В максимуме развития фитопланктона.

концентрация каротиноидов, полученная нами во время „цветения“ воды синезелеными, может быть несколько завышена.

С физиологическим состоянием фитопланктона находится в тесной связи и другое соотношение пигментов – между хлорофиллом „С“ и хлорофиллом „А“.

Предполагается [7], что одной из причин возрастания отношения хлорофилл „С“/хлорофилл „А“ и ухудшения состояния водорослей может быть низкая обеспеченность воды биогенными элементами.

По данным анализа морского планктона, этот показатель довольно высок и часто превышает единицу. Для фитопланктона Рыбинского водохранилища (1971 г.) он намного меньше единицы

Плес	У	УІ	УІІ	VІІІ	ІХ	Х
Волжский (ст. 1, 2)	0.1	0.1	0.3	0.04	0.1	0.03
Главный (ст. 5-7, 9) ...	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.04
Моложский (ст. 20, 22а)	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.05
Шекснинский (ст. 28, 33)	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2	0.05

Большую часть вегетационного сезона значения хлорофилл „С“/хлорофилл „А“ равны 0.1-0.2, в октябре они еще ниже – 0.03-0.05. Показательно, что у культур диатомовых планктонных водорослей как пресноводных, так и морских, анализируемых обычно в экспоненциальной фазе роста, когда среда содержит достаточное количество питательных солей, это отношение также меньше единицы.

Таким образом, среднее по водохранилищу содержание хлорофилла „А“ в 1970 г. составляло 4.5 мкг/л, в 1971 г. – 6.8 мкг/л, что типично для мезотрофных водоемов.

Сезонная динамика пигментов в целом для водоема характеризуется тремя пиками (весенним, летним, осенним), которые совпадают с моментами интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей.

Самым высоким содержанием пигментов (в расчете на 1 л воды фотической зоны) выделяются Моложский и Шекснинский плесы.

Содержание феопигментов (продуктов распада хлорофилла „А“) колеблется от 0 до 87% их суммы с чистым хлорофиллом „А“ и связано главным образом с поступлением детрита со дна.

Отношение каротиноиды/хлорофилл „А“ меняется по сезонам и зависит от состава фитопланктона и его физиологического состояния. Для активно развивающегося фитопланктона из диатомовых характерны величины 0.6-0.7, из синезеленых – 0.8-1.3.

Отношение хлорофилл „С“/хлорофилл „А“, как правило, намного меньше единицы – 0.1-0.2.

1. Б а к у л и н К.А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биологические и гидробиологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968, с. 72-86.
2. Г у с е в а К.А., И л ь и н с к и й А.Л. О забивании рыболовных сетей диатомовой водорослью *Melosira italica* в период зимнего „цветения” Рыбинского водохранилища. - Тр. ВГБО, 1959, т. 9, с. 183-194.
3. Е л и з а р о в а В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, № 12, с. 9-14.
4. Е л и з а р о в а В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. ж., 1973, № 2, с. 23-33.
5. К р о х и н Е.М. Хлорофилл в воде Паратунских озер. - Изв. ТИНРО, 1968, № 64, с. 127-137.
6. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с. 249-270.
7. С у щ е н я Л.М., Ф и н е н к о З.З. К изучению продуктивности планктона тропической части Атлантического океана. Содержание пигментов в планктоне. - Океанол., 1964, т. 4, № 5, с. 866-872.
8. C z e c z u g a B. Pionowe rozmieszczenie chlofofilu w niektórych jeziorach mazurskich. - Polskie arch. Hydrobiol., 1964, vol. 12, No 1, p. 17-45.
9. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and phae-pigments: spectrophotometric equations. - Limnol. oceanogr., 1967, vol. 12, No 3, p. 343-346.
10. M a t h e s o n D.H., A n d e r s o n D.V. The temporal distribution of chlorophyll in lake Ontario at Hamilton, Ontario. - Great Lakes Res. Div. Inst. Sci. technology Univer. Michigan, Ann. Arbor., 1966, No 15, p. 90-97.
11. N i c h o l s o n H.F. The chlorophyll „a” content of the surface waters of lake Ontario, June to November, 1967. - Fish. Res. Board Canada, technical report, 1970, No 186, p. 3-10.
12. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plankt pigments with revised equations for ascertain-

ning chlorophylls and carotenoids. - J. Marine Res., 1963, vol. 21, No 3, p. 155-163.

13. Robertson A., Powers C., Rhee G. Y. Distribution of chlorophyll and its relation to particulate organic matter in the offshore waters of Lake Michigan. - Proc. 14th Conf. Great Lakes Res., Toronto, 1971, p.90-101.
14. Sacamoto M. The chlorophyll amount in the euphotic zone in some Japanese lakes. - Bot. Mag., 1966, vol. 79, p. 77-88.
15. SCOR-UNESCO. I. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. - In.: Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966, p. 9-19.
16. Yentsch C.S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean. - Deep-Sea res., 1965, No 5, p. 653-666.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ
НА РАЗМНОЖЕНИЕ, ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС,
АЗОТФИКСАЦИЮ И УЛЬТРАСТРУКТУРУ
СИНЕЗЕЛЕННОЙ ВОДОРОСЛИ
ANABAENA SPIROIDES KLEB.

Соли тяжелых металлов относятся к группе веществ, загрязняющих воду, распространение которых носит глобальный характер. Их действие довольно хорошо изучено на зеленых водорослях, хуже исследованы синезеленые.

В настоящей работе исследовалось влияние $PbCl_2$, $CuCl_2$ и $CdCl_2$ на размножение, пигментный комплекс, азотфиксацию и ультраструктуру синезеленой водоросли *Anabaena spiroides*, в массе развивающейся в различных водоемах.

Материал и методика

Альгологически чистая культура *A. spiroides* выделена из Рыбинского водохранилища. Водоросли культивировались на среде Чу № 10 в люминостате с освещенностью 5000 лк при температуре 20–22°. Опыты проводились в кварцевой посуде.

Для анализа содержания солей тяжелых металлов водоросли отфильтровывались на мембранный фильтр № 5 и промывались небольшими порциями слегка подкисленной дистиллированной воды. Фильтры с культурой озолялись мокрым способом – нагреванием с концентрированной азотной кислотой в тефлоновом стакане. Для анализа составов применяли атомно-абсорбционный метод [4]. Растворы распылялись в ацетиленово-воздушном пламени атомно-абсорбционного спектрофотометра фирмы „Хитачи“ (модель 207). Стандартные растворы готовились из солей определяемых элементов путем разведения деионизированной водой до определенных концентраций. В работе использовались $PbCl_2$, $CuCl_2$ и $CdCl_2$. Параллельно ставились опыты по выяснению процесса адсорбции солей металлов мертвыми клетками водорослей. Результаты анализов показали, что адсорбция водорослями металлов отсутствовала.

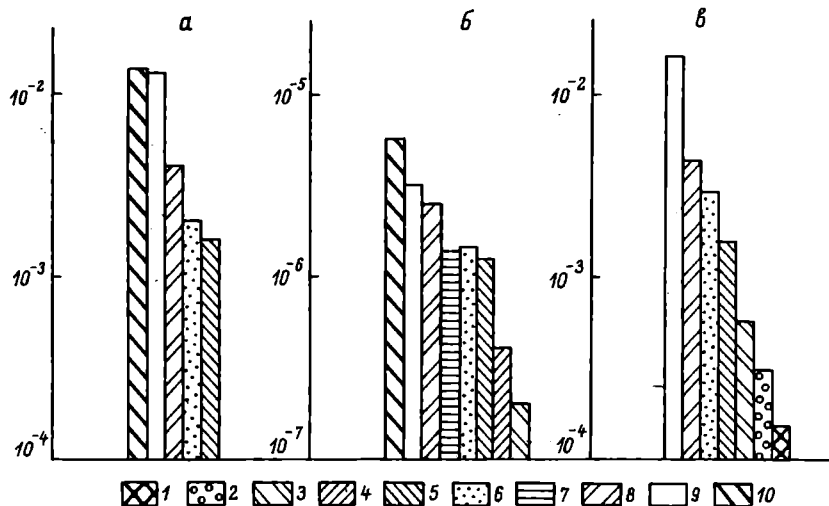


Рис. 1. Накопление водорослями тяжелых металлов на единицу сухого веса.

а - свинец, б - медь, в - кадмий. 1 - 0.05 мкг/л, 2 - 0.1, 3 - 1.0, 4 - 2.5, 5 - 5, 6 - 10, 7 - 25, 8 - 50, 9 - 100, 10 - 500 мкг/л. По оси ординат - концентрация металла, мкг/л.

При электронно-микроскопических исследованиях суспензия клеток собиралась центрифугированием или осаждением на фильтры, после чего проводилась фиксация 4%-м глютаральдегидом на фосфатном или какодилатном буфере при комнатной температуре или 0°, pH 7.0-7.2. За отмывкой в нескольких сменах буфера следовала постфиксация на том же буфере в течение 2-16 час. в OsO_4 . Затем материал обрабатывался 2%-м уранил-ацетатом в 25%-м спирте в течение 30 мин. Далее следовали заливка материала в агар и обезвоживание в серии спиртов возрастающей концентрации. Заливка в аралдит проводилась после пропитки материала смесью пропилена. Ультратонкие срезы готовились на ультрамикротоме LKB и после контрастирования цитратом свинца просматривались на электронном микроскопе „Тесла BS 613“.

Определение пигментов и фиксации молекулярного азота водорослями производилось по методике, описанной ранее [1].

1. Накопление водорослями солей тяжелых металлов было неравномерным. Наиболее интенсивно происходило накопление свинца и кадмия, значительно меньше - меди (рис. 1). С увеличением концентрации металла в среде содержание его в водорослях в пе-

Накопление водорослями тяжелых металлов
в зависимости от содержания их в среде, %

Исходное содержание металлов, мкг/л	Свинец	Кадмий	Медь
0.05	-	$3.8 \cdot 10^{-1}$	-
0.1	-	$4.9 \cdot 10^{-1}$	-
1.0	-	$7.7 \cdot 10^{-2}$	-
2.5	-	-	$2.5 \cdot 10^{-5}$
5.0	$4.2 \cdot 10^{-2}$	$4.2 \cdot 10^{-2}$	-
10.0	$3 \cdot 10^{-2}$	$4.8 \cdot 10^{-2}$	$1.7 \cdot 10^{-5}$
25.0	-	-	$6 \cdot 10^{-6}$
50.0	$1 \cdot 10^{-2}$	-	$8 \cdot 10^{-6}$
100.0	$1 \cdot 10^{-2}$	$2 \cdot 10^{-2}$	$5 \cdot 10^{-6}$
500.0	$2 \cdot 10^{-3}$	-	$2 \cdot 10^{-6}$

расчете на единицу сухого веса возрастало. Для свинца при концентрациях 500 и 100 мкг/л эта величина оказалась одинаковой - $1.3 \cdot 10^{-2}$ мкг/л. Минимальное его содержание в клетках обнаружилось при концентрации 5 мкг/л и равнялось 2.0×10^{-3} мкг/л. Аналогичные результаты получены и для кадмия. Содержание меди в водорослях значительно ниже: максимальная величина накопления составила (при концентрации 500 мкг/л) $7.5 \cdot 10^{-6}$ мкг/л.

При подсчете процентного содержания металлов в водорослях в зависимости от исходного их количества в среде обнаружилась интересная закономерность. Интенсивность накопления солей металлов составляла незначительную величину (не более 0.5%), при этом она была обратно пропорциональна исходной концентрации (см. таблицу). Наиболее интенсивно происходило накопление кадмия при содержании его в среде 0.05-0.1 мкг/л. Для меди процент накопления при всех исходных концентрациях составлял крайне малые величины, однако и в данном случае вышеуказанная закономерность сохранялась (см. таблицу).

2. Ч и с л е н н о с т ь и б и о м а с с а в о д о р о с л е й . Присутствие в среде свинца в концентрациях 0.005-0.01 мг/л на 2-е сутки опыта вызывало незначительную стимуляцию размножения водорослей. В последующие дни этот эффект не проявлялся. Характер действия свинца в концет

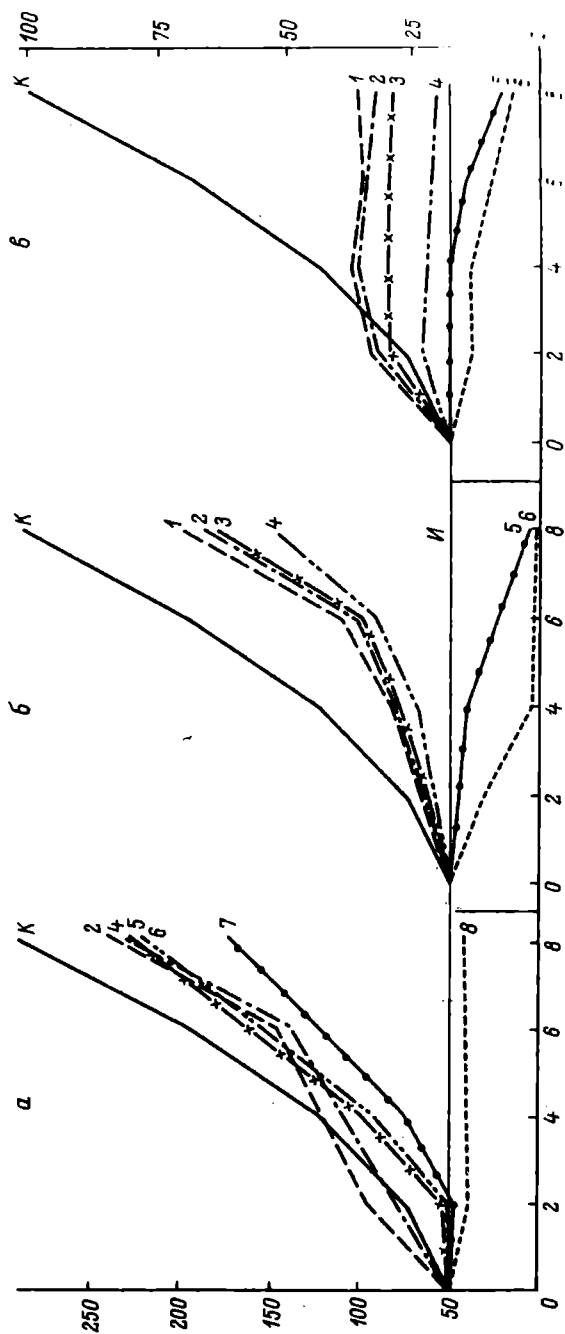


Рис. 2. Действие солей тяжелых металлов на размножение водорослей.

а - свинец, б - медь, в - кадмий, И - исходное количество водорослей, К - контрольная водоросль; 2 - 0.005, 3 - 0.0075, 4 - 0.01, 5 - 0.025, 6 - 0.05, 7 - 0.1, 8 - 0.2 мг/л. Водоросль в количестве 100 тыс./мл, справа - % к контролю в последние дни наблюдения.

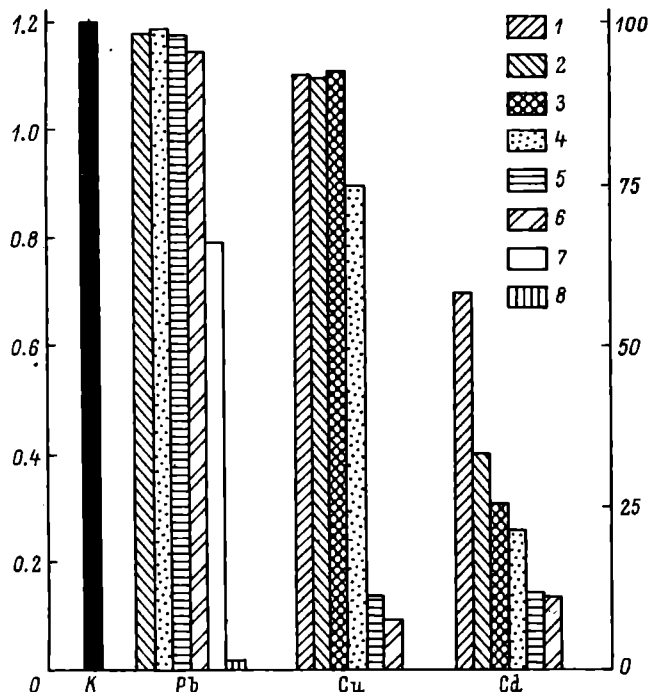


Рис. 3. Влияние солей тяжелых металлов на сухой вес водорослей.

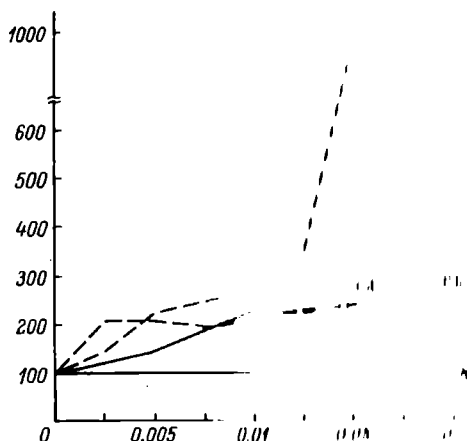
По оси ординат - сухой вес водорослей: слева - мг на 10 мл среды, справа - % к контролю. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

рациях 0.005–0.05 мг/л был сходным. К концу опыта численность водорослей отличалась от контроля не более чем на 25% (рис. 2, а). Увеличение содержания свинца до 0.1 мг/л значительно подавляло размножение водорослей. При 0.2 мг/л происходило полное прекращение роста, причем часть клеток лизировалась. Значительное токсическое действие свинца в концентрации 0.2 мг/л обнаружилось на 2-е сутки опыта. Указанные выше закономерности влияния свинца на размножение проявлялись и в накоплении сухого веса водорослей (в конце опыта), с той лишь разницей, что их биомасса в вариантах с концентрациями металла 0.005–0.05 мг/л была более близка к контрольной, чем численность водорослей (рис. 3).

Действие ионов меди на размножение водорослей в интервале концентраций 0.0025–0.0075 мг/л оказалось сходным. Наблюдалось снижение роста в конце опыта на 30–35% по отношению к контролю (рис. 2, б). Более токсичное действие отмеча-

Рис. 4. Интенсивность споруляции водорослей под влиянием металлов.

По оси ординат - количество спор в вариантах с металлами, % к контролю; по оси абсцисс - концентрация металлов, мг/л.



лось при 0.01 мг/л - размножение подавлялось примерно на 45%. Медь в концентрациях 0.025-0.05 мг/л к концу опыта вызвала лизис клеток водорослей. Характер влияния меди на увеличение сухого веса был аналогичным изменению численности водорослей (рис. 3).

При испытании действия ионов $CdCl_2$ в концентрациях 0.0025-0.0075 мг/л, как и в опытах со свинцом, наблюдалась небольшая стимуляция размножения водорослей, но она была характерна лишь для начального периода опытов (рис. 2, в). Кадмий оказался более токсичным металлом для *Anabaena*, чем свинец и медь: концентрация его 0.0025 мг/л тормозила рост водорослей на 65%. При 0.025-0.05 мг/л полностью подавлялся рост водорослей, а клетки лизировались (рис. 2, в). Влияние кадмия на накопление биомассы водорослей было сходным с рассмотренным выше изменением численности *A. spiroides*.

Известно, что на неблагоприятные условия среды водоросли отвечают интенсивной споруляцией. Количество спор во всех вариантах с солями тяжелых металлов значительно превышало их число в контроле, особенно в опытах с медью (рис. 4). Таким образом, усиленная споруляция водорослей под влиянием даже незначительных количеств металла, которые не вызвали заметного изменения в численности и в биомассе водорослей, дает основание говорить об их отрицательном влиянии на культуру *A. spiroides*.

3. Содержание пигментов. Общей реакцией пигментного комплекса водорослей на токсическое действие солей тяжелых металлов являлись резкое усиление каротиногенеза и снижение содержания хлорофилла. Это естественно привело к увеличению индекса отношения каротиноиды/хлорофилл α . Содержание хлорофилла α в вариантах со свинцом

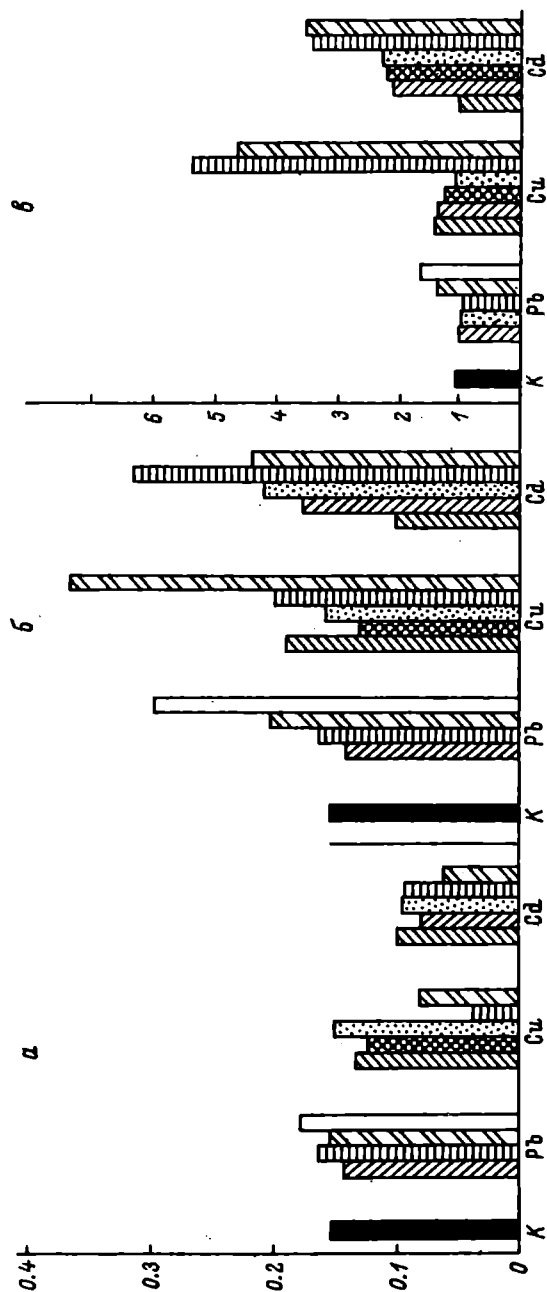


Рис. 5. Влияние солей тяжелых металлов на пигменты водорослей.

а - хлорофилл а, б - каротиноиды, в - индекс отношения каротиноиды/хлорофилл а. По оси ординат - относительное содержание пигментов на единицу сухого веса (а, б) и индексы отношения каротиноиды/хлорофилл а (в). Остальные обозначения те же, что на рис. 3.



Рис. 7. Ультраструктура *Anabaena spiroides* в контроле.

а - вегетативная клетка, $\times 42\ 000$, б - вегетативная клетка с широким тилакоидным пространством, $\times 60\ 000$.



Рис. 7 (продолжение).

в - гетероциста, х 20 000.

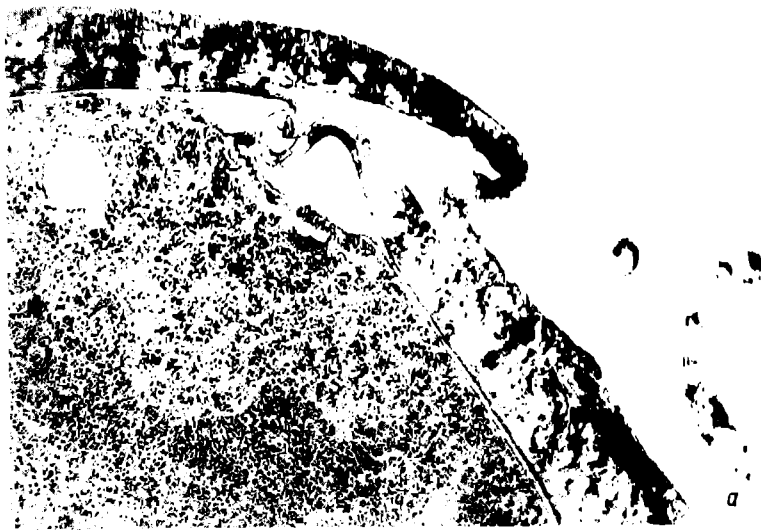


Рис. 8. Ультраструктура *Anabaena spiroides* под влиянием тяжелых металлов.

а - спора, $\times 80\ 000$, б - клетка, подвергшаяся обработке свинцом в концентрации $0.1\ \text{мг/л}$, $\times 42\ 000$.



Рис. 8 (продолжение).

в - клетка, подвергшая обработке медью в концентрации 0.1 мг/л, х 42 000.

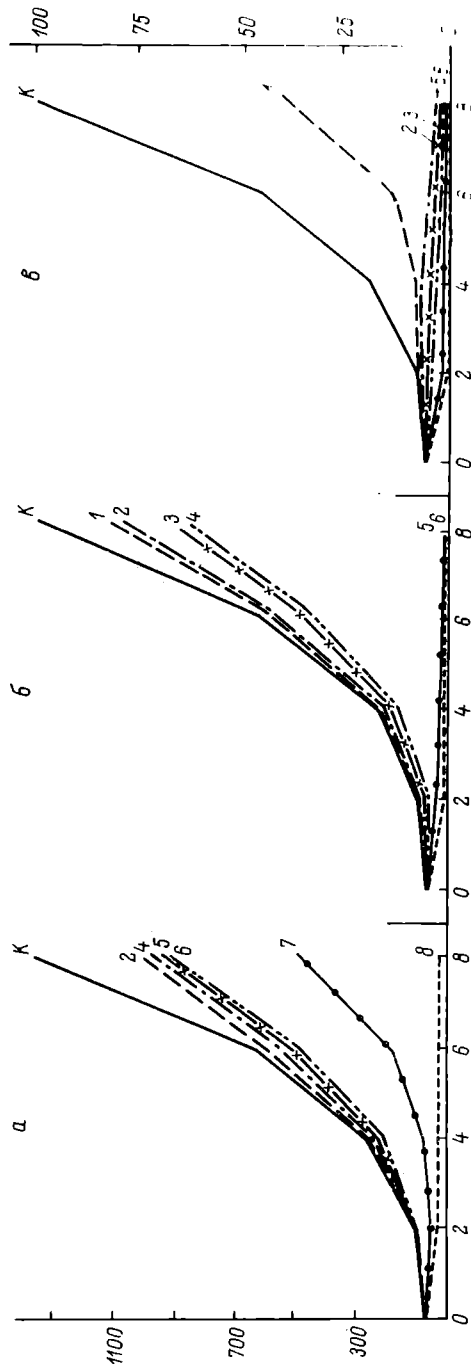


Рис. 6. Действие металлов на азотфиксацию водорослей.

По оси ординат: слева — фиксация молекулярного азота, относительная величина фиксации в последний период наблюдения. Остальные обозначения те же, что и в рис. 5.

в концентрации 0.005–0.1 мг/л и меди – 0.0025–0.01 мг/л было близко к контрольному (рис. 5).

4. **Ф и к с а ц и я м о л е ку л я р н о г о а з о т а .** Процесс фиксации молекулярного азота *A. spiroides* оказался более чувствительным к воздействию тяжелых металлов, чем размножение или биомасса этих водорослей. Так, при концентрации свинца 0.1 мг/л их количество в конце опыта отличалось от контроля на 40%, биомасса – на 35%, а величина азотфиксации – на 70% (рис. 6). При содержании кадмия 0.005–0.0075 мг/л количество водорослей оставляло около 30% от контроля, а фиксация молекулярного азота фактически полностью подавлялась (рис. 6). При концентрации меди 0.0025–0.0075 мг/л свинца 0.005–0.01 и кадмия 0.0026 мг/л характер действия металлов на процесс азотфиксации был сходным с изменением численности водорослей в этих вариантах. Большие концентрации солей металлов сильнее подавляли азотфиксацию, чем размножение водорослей (рис. 2, 6). Интересно, что стимулирующее действие свинца и кадмия на размножение водорослей в первые дни опыта не отразилось на величинах фиксации молекулярного азота. Это, вероятно, объясняется особенностью деления части клеток водорослей в вариантах, где наблюдалась стимуляция размножения. В данном случае материнская клетка не дифференцировалась полностью на две дочерние, а образовывались своего рода полуклетки, которые, по-видимому, в физиологическом отношении функционировали как одна клетка.

5. **У л ь т р а с т р у к т у р а в о д о р о с л е й .** Вегетативные клетки трихомов *A. spiroides* в вариантах без токсикантов (контроль) окружены оболочкой, состоящей из трех электронно-плотных слоев толщиной 70–80 Å (рис. 7, а). На границе двух вегетативных клеток внутренние слои оболочек соседних клеток сливаются, в результате чего толщина внутреннего слоя увеличивается в 3–4 раза. В цитоплазме, кроме центральной ее части, расположены тилакоиды фотосинтетического аппарата, которые, извиваясь, равномерно распределяются в цитоплазме. Ширина внутритилакоидного пространства может сильно варьировать как в пределах одной клетки, так и между клетками различных трихомов. Обычно она составляет 50–100 Å, но в отдельных случаях может достигать величины 1000 Å (рис. 7, б). На внешней поверхности тилакоидов иногда наблюдались фикобилисомы.

В цитоплазме *A. spiroides* много газовых вакуолей. На поперечных срезах они представляют собой окруженные мембраной полости диаметром 300–400 Å. Длина их варьирует в широких пределах. Почти все газовые вакуоли собраны в пучки различной величины и формы. Кроме того, в клетках имеются вакуоли диаметром 0.5 мкм, содержащие полосы электронно-плотного вещества. В цитоплазме много рибосом, которые наблюдаются даже между пучками газовых вакуолей. Одиноч-

ные газовые вакуоли, как правило, окружены рибосомами. Однако в клетках всегда имеется некоторое количество гранул хлорофена и осмиофильных глобул. Гетеротрипы окружены тонкой оболочкой и не содержат газовых вакуолей. У них так же, как и у гетероцист с вегетативными клетками находится ядро (рис. 1, д).

Под влиянием солей тяжелых металлов имеет место следующее образование спор толщиной 0,2–0,3 мкм, окруженных толстой оболочкой (рис. 8, г). Цитоплазматическая мембрана становится слегка волнистой, обычно отходит от оболочки, вероятно, вследствие обезвоживания клеток. Отмечается неровность оболочки спор по толщине. У полюсов споры расположены взаимозаходящие створки. При споруляции большинство изменений происходят в цитоплазме: исчезают газовые вакуоли, внутритилакоидные пространства фотосинтетического аппарата становятся очень узкими и малозаметными. В ультраструктуре спор, образовавшихся под влиянием различных металлов, отличий не обнаружено. Однако у неспорулировавших клеток, находившихся под воздействием металлов, наблюдается ряд особенностей, зависящих от влияния того или иного металла (рис. 8, д, е). Под влиянием тяжелых металлов в первую очередь происходит нарушения в структуре газовых вакуолей. Под воздействием солей меди происходило специфическое разбухание внутритилакоидных пространств (рис. 8, е).

Обсуждение результатов

Все исследованные соли тяжелых металлов, особенно меди, в небольших количествах входят в состав ферментов, которые осуществляют важные реакции клеточного метаболизма [9].

Аккумуляция водорослями тяжелых металлов была незначительна – не более 0,5% от внесенных солей. По интенсивности накопления на единицу сухого веса водорослей на первом месте стояли ионы свинца и кадмия. Медь накапливалась водорослями в меньшем количестве. Последнее, возможно, объясняется повышенной интенсивностью метаболизма меди в клетке, что определило большие скорости поступления и выхода металла из клетки.

При пересчете степени концентрирования металлов в зависимости от их содержания в среде на проценты обнаружилось большее их накопление при минимальном содержании в среде. Это несомненно указывает на активный транспорт металлов при их низкой концентрации (что повлияло на повышение размножения водорослей в первые дни опытов) и отсутствие такового при большом их содержании в среде, когда они оказывают токсическое действие.

Степень накопления металлов водорослями не коррелировала с их токсичностью. Механизм действия каждого металла на

водоросли, вероятно, не был одинаков, хотя, как известно [6, 10], первичное действие свинца, меди и кадмия на клетку водорослей довольно сходно и заключается в нарушении целостности протоплазматической мембраны, в результате чего изменяется ее поглотительная и выделительная способности.

Под влиянием солей тяжелых металлов у водорослей происходило изменение всех исследованных параметров, хотя, как это показали электронно-микроскопические исследования, оно не было специфичным. Наиболее уязвимым для металлов оказался процесс фиксации молекулярного азота.

Основываясь на комплексном подходе к оценке действия металлов на водоросли, можно назвать следующие концентрации, оказывающие отрицательное влияние на *A. spiroides*: $PbCl_2$ - 0.05 мг/л, $CuCl_2$ - 0.0075 мг/л, $CdCl_2$ - меньше 0.0025 мг/л. Эти данные в 2-7 раз ниже общепринятых предельно допустимых концентраций (ПДК) тяжелых металлов в водоемах.

В литературе имеются весьма противоречивые данные о влиянии солей тяжелых металлов на рост водорослей. В основном они касаются группы зеленых водорослей, которые оказались весьма резистентными к тяжелым металлам: подавление роста наблюдалось при содержании солей от 0.5 мг/л до нескольких миллиграммов на 1 л [5, 8, 11]. Такой разброс данных объясняется большой способностью солей тяжелых металлов вступать во взаимодействие с компонентами среды (фосфатами, карбонатами, органическими веществами, железом и т.д.), в результате чего токсичность металлов в различных средах может усиливаться или ослабиться [5, 7, 11].

Имеющиеся данные по влиянию тяжелых металлов на сине-зеленые водоросли указывают на индивидуальные различия в реакции водорослей на их воздействие. Так, для *Microcystis pulverea* медь в концентрации 0.5-1.0 мг/л лишь незначительно тормозила рост, а соли свинца и кадмия в концентрациях 0.1-1.0 мг/л вообще не оказывали отрицательного действия. *M. aeruginosa* в противоположность *M. pulverea* был менее резистентным к солям тяжелых металлов [2]. Для *Anabaena lemmermani* и *Coelosphaerium dubium* серноокислая медь тормозила рост при 0.005-0.01 мг/л, а *Oscillatoria* была более устойчива к этому металлу [3].

Выводы

Накопление водорослями тяжелых металлов было незначительным - не более 0.5% от их содержания в среде. В большем количестве концентрировались свинец и кадмий, в меньшем - медь. Отмечалась усиленная аккумуляция металлов при небольшом содержании их в среде.

Исследованиями солей тяжелых металлов (свинец, кадмий, никель, цинк), снижали содержание хлорофилла *Chlorella vulgaris* и *Spirulina* синезел, подавляли фиксацию молекулярного азота и рост. Изменяли ультраструктуру клеток водорослей.

Токсическое действие солей тяжелых металлов определяли при следующих концентрациях: свинец — 0,005 мг/л, кадмий — 0,0075, кадмий — менее 0,0025 мг/л, что в 2-4 раза превышает предельно допустимых концентраций тяжелых металлов (ПДК) в водоемах, установленных для водосмоков.

Л и т е р а т у р а

1. Аникишина Л.А., Аникишин П.Ф., Костяев В.А., Сигарев Л.Е. Изменение роста на зеленые и синезеленые азотфиксирующие водоросли. В кн.: Физиология, морфология и систематика водных организмов. М.-Л., 1976, с. 280-296.
2. Величко И.М. О физиологической активности некоторых ионов по отношению к *Microcystis* (Kütz.) Flenk. В кн.: Цветение воды. Киев, 1968. 230 с.
3. Гусева К.А. Действие меди на водоросли. — Микробиол., 1940, т. 9, вып. 5, с. 23-28.
4. Морозов Н.П., Демина Л.Л. Об опыте применения метода экстракции и атомно-абсорбционной спектрофотометрии при определении тяжелых металлов в морской воде. — Тр. ВНИРО, 1974, т. 100. 160 с.
5. Ноллендорф А.Ф., Пакалне Д.С., Упитис В.В. Устойчивость хлореллы к избыточным концентрациям кадмия и никеля в питательной среде. — В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972, с. 280-283.
6. Полищук Р.А., Степанченко В.И. Повреждающее действие тяжелых металлов на черноморские и средиземноморские водоросли. — Матер. Всесоюз. симп. по изучению Черного и Средиземного морей. Киев, 1973, с. 103-105.
7. Хоботьев В.Г., Капков В.И., Рухадзе Е.Г., Турушина Н.В., Шидловская Н.А. Токсичность медьсодержащих соединений для водорослей. — Гидробиол. ж., 1975, т. 5, с. 40-46.
8. Barlett L., Rabe F.W. Effects of copper, zinc and cadmium on *Selenastrum capricornutum*. — Water Res., 1974, vol. 8, No 3, p. 65-73.
9. Mahler H. Mineral metabolism. London, 1961. 320 p.

10. Steeman-Nielsen E., Kampf-Nielsen L. Influence of Deleterious Concentrations of Copper on the Growth of *Chlorella pyrenoidosa*. - *Physiol. plantarum*, 1970, vol. 23, Fasc. 4, p. 828-840.
11. Steeman-Nielsen E., Wium-Ander-
sen S. Copper ions in the sea and freshwater.
Marine biol., 1970, vol. 6, No 2, p.93-97.

ИЗУЧЕНИЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПРОСТОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Для понимания функционирования водных экосистем существенное значение имеет определение количественных параметров продукционно-деструкционных процессов от концентрации тех или иных биогенных элементов. Число публикаций работы многих авторов [7, 10, 23, 28-30, 37-39], посвященных проблеме морских водоемов. Количественные данные и функциональные зависимости, полученные в результате таких исследований, могут быть использованы для построения математических моделей водных экосистем, позволяющих лучше понять взаимоотношения между их отдельными компонентами и проследить в общих чертах реакцию экосистемы на еутрофирование или на другие воздействия. Создание подобных моделей особенно важно в связи с растущим антропогенным еутрофированием водоемов. В описанных моделях речь идет главным образом о круговороте биогенных элементов (азота или фосфора) или об отдельных звеньях этого круговорота; его связь с общим поведением экосистем не рассматривается [2, 10-12, 22]. Общие же модели экосистем, учитывающие круговорот биогенных элементов, составлены, как правило, для обширных естественных водоемов и исключают возможность экспериментальной проверки [5, 6, 23, 24]. Цель данной работы - изучение функционирования простой экосистемы при различной скорости поступления в нее минерального азота путем проведения наблюдений на искусственных водоемах и составления математической модели.

Опыты проводились в августе-сентябре 1975 г. в 5 бетонных садках объемом 16 м^3 и глубиной 1 м, которые заполнялись водой из р. Шуморовки. В два садка вносился сернокислый аммоний из расчета 0.5 мг N/л в сутки, в один - 0.1 мг N/л в сутки, в остальные два азот не вносился. Во все садки добавлялся двузамещенный фосфорнокислый калий, чтобы содержание фосфора не было лимитирующим фактором. Каждую неделю в садках определялись величины концентрации общего азота и органического вещества (бихроматная окисляемость) по общепринятым методикам [3] в нефилтрованной воде и в воде,

пропущенной через мембранный фильтр № 3. Вес сухого органического вещества в живых компонентах вычислялся также по величине содержания в них общего азота, полагая его составляющим 10% от органического вещества. Истинной величиной сухого органического вещества считалось среднее арифметическое от величин, полученных этими двумя способами. Определялись также численность бактерий и их средние размеры при подсчете на мембранных фильтрах; численность переводилась в единицы сухого веса [17]. Разница между содержанием органического вещества в нефилтрованной воде и суммой его в профильтрованной воде и бактериопланктоне принималась за величину содержания органического вещества в фито- и зоопланктоне, вместе взятых. Для учета детрита на дно садков укладывались кюветы определенной площади. В детрите, накопившемся в них, органическое вещество определялось сжиганием в муфельной печи. Все измерения проводились лишь для проверки правильности математической модели, исследование которой служило основным методом изучения функционирования экосистем садков.

При построении математической модели мы исходили из положения Одума [35], согласно которому модель может быть достаточно хорошей и без учета всей сложности взаимоотношений между ее компонентами, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется „ключевыми” или „интегрирующими” факторами. Учитывались лишь основные трофические уровни, переход вещества из одного уровня в другой и круговорот азота. В модели принята следующая схема: 1) фитопланктон в процессе фотосинтеза создает органическое вещество, часть которого выделяется и растворяется в воде, при этом потребляется азот; 2) фитопланктон отчасти отмирает, частично выедается зоопланктоном; 3) зоопланктон питается фитопланктоном, бактериопланктоном и детритом; 4) бактериопланктон употребляет в пищу растворенное органическое вещество (РОВ) и детрит; 5) детрит образуется за счет отмирания фито- и зоопланктона, а также за счет непереваренной зоопланктоном пищи; 6) при деструкции органического вещества живыми компонентами (дыхание) в воду выделяется азот, который затем может быть снова использован фитопланктоном.

Модель имеет следующий вид:

$$\frac{dF}{dt} = k_1(1-C) \frac{N}{k_2 F + N} F - \frac{k_3(F-f)}{K_1 K_2 (K_F + F)} Z - k_4 F^2 ;$$

$$\frac{dN}{dt} = \alpha + n \left(\frac{k_7}{K_2} - k_7 \right) (B-b) Z + n \left(\frac{k_3}{K_2} - k_3 \right) \frac{F-f}{K_F + F} Z +$$

$$+ n \left(\frac{k_6}{K_2} - k_6 \right) \frac{D}{K_D + D} B + n \left(\frac{k_8}{K_2} - k_8 \right) \frac{D}{K_D + D} Z -$$

$$-nk_1(1-C) \frac{N}{k_2F+N} - nk_2 \left(\frac{S}{K_S+S} + \frac{N}{K_N+N} \right) B,$$

$$\frac{dB}{dt} = k_5 \left(\frac{S}{K_S+S} + \frac{N}{K_N+N} \right) B + k_6 \frac{D}{K_D+D} B - \frac{k_7}{k_9} (B-b) Z,$$

$$\frac{dZ}{dt} = k_7 (B-b) Z + k_3 \frac{f}{K_F+F} Z + k_8 \frac{D}{K_D+D} Z - k_9 Z^2,$$

$$\frac{dD}{dt} = k_4 F^2 + k_9 Z^2 + \frac{k_3(1-K_1)(f-f)}{K_1 K_2 (K_F+f)} Z$$

$$- \frac{k_6 D}{K_2(K_D+D)} B - \frac{k_8 D}{K_2(K_D+D)} Z;$$

$$\frac{dS}{dt} = Ck_1 \frac{N}{k_2 F+N} F - \frac{k_5}{K_2} \left(\frac{S}{K_S+S} + \frac{N}{K_N+N} \right) B,$$

где F - концентрация органического вещества фитопланктона, B - концентрация органического вещества бактериопланктона, Z - то же зоопланктона, D - то же детрита, N - концентрация растворенного азота, S - концентрация растворенного органического вещества, K_1 - отношение усвоенной пищи к потребленной, K_2 - отношение прироста к усвоенной пище, K_F, K_S, K_N, K_D - константы Михаэлиса при потреблении соответствующих субстратов, α - поступление азота извне, C - доля органического вещества, поступающего при фотосинтезе в воду, n - доля азота в органическом веществе, b и f - пороговые концентрации бактерио- и фитопланктона при питании зоопланктона, k_i - коэффициенты пропорциональности, выражающие, кроме k_2, k_4 и k_9 , максимальные удельные скорости роста живых компонентов при потреблении разных субстратов, t - время.

В модели принято, что зависимости между удельными скоростями роста живых компонентов и концентрацией лимитирующих субстратов следуют кинетике Михаэлиса-Ментен. Соответствие реальных процессов этой кинетике подтверждается многими исследователями [20, 23, 25, 26, 28, 31, 32, 40, 41]. Для удельной скорости питания зоопланктона бактериями принята линейная зависимость от численности бактерий, так как предполагалось, что она не достигнет величин, вызывающих пищевое насыщение зоопланктеров. Пороговые величины b и f означают те концентрации пищи для зоопланктона, ниже которых ее потребления не происходит [13]. В модель не введены пороговые концентрации растворенного азота, поскольку они, по данным Янаша [30], значительно ниже тех, что могут встретиться в природе. Учитывая то, что лимитирующая роль может переходить от одного субстрата к другому [1], удельная скорость роста бактерий и связанные с нею скорости потребления субстратов взяты как функции двух переменных S и N . При этом программа счета на ЭВМ составлялась так, чтобы из двух сла-

гаемых $S/K_S +$ и $N/K_N + N$ при вычислении производных бра-
лось лишь меньшее. Константа Михаэлиса в выражении удель-
ной скорости роста фитопланктона представлена как функция от
 F . Известно, что она зависит от температуры, освещенности
и других факторов [29, 38]. В данном случае введение этой
величины как функции от F должно учитывать эффект самоза-
тенения. В уравнения скорости изменения биомасс фито- и зоо-
планктона введены члены, выражающие смертность; последняя
принята пропорциональной квадрату их биомасс, как в уравне-
нии Ферхюльста-Перла [4].

При реализации модели на ЭВМ для подстановки необходи-
мых параметров по возможности использовались имеющиеся ли-
тературные данные. Так, максимальные удельные скорости ро-
ста бактерий и соответствующие константы Михаэлиса взяты из
работ Кэнэла и Кердса [23, 27], данные о питании зоопланкто-
на - из ряда других [8, 9, 13-15, 18, 36]. Принималось, что
50% потребленного зоопланктоном фитопланктона не усваивает-
ся, а выбрасывается с фекалиями и переходит в детрит [14];
отсюда $K_1 = 0.50$. При рассмотрении питания зоопланктона бак-
териопланктоном и детритом, а также питания бактериопланкто-
на РОВ и детритом K_1 был принят равным единице (вся по-
требленная пища усваивается) и исключен из модели. Коэффи-
циент использования усвоенной пищи на прирост - K_2 - для
всех организмов принят за 0.50. Предполагалось также, что
азот составляет 10% органического вещества в телах живых ор-
ганизмов ($n = 0.1$). В связи с этим на прирост 1 мг сухого
вещества требуется 0.1 мг азота [16], и такое же количество
азота выделяется в воду при деструкции в процессе дыхания
1 мг органического вещества. Выделение РОВ фитопланктоном
считалось равным 40% от продукции фотосинтеза [21], т.е.
 $C = 0.4$. Те параметры, для которых не удалось найти количест-
венных значений, подбирались так, чтобы модель наиболее близ-
ко соответствовала результатам измерений в садке с ежеднев-
ным внесением 0.1 мг N/л. Садки с добавлением 0.0 и 0.5 мг
N/л в сутки предназначались для проверки модели. Критерием
ее правильности служило соответствие хода реальных процессов
в садках поведению модели. Значения параметров и коэффициен-
тов при выборе основных единиц измерения - мг/л (г, м³) и
сутки, - взятых для численного интегрирования модели на ЭВМ
Минск-22, были следующими: $k_1 = 5.0$, $k_2 = 1.7$, $k_3 = 0.5$,
 $k_4 = 0.005$, $k_5 = 5.0$, $k_6 = 5.0$, $k_7 = 0.8$, $k_8 = 0.5$, $k_9 =$
 $= 0.3$, $C = 0.4$, $n = 0.1$, $K_D = 5.0$, $K_F = 5.0$, $K_N = 5.0$,
 $K_S = 20.0$, $K_1 = 0.5$, $K_2 = 0.5$, $b = 0.1$, $f = 0.5$.

Сравнение расчетных и экспериментальных кривых показы-
вает, что модель хорошо соответствует опытным данным, т.е.
она в основном правильно описывает происходящие в модель-
ных водоемах процессы, и ее расчет может быть использован
для получения количественных показателей продукции, деструк-

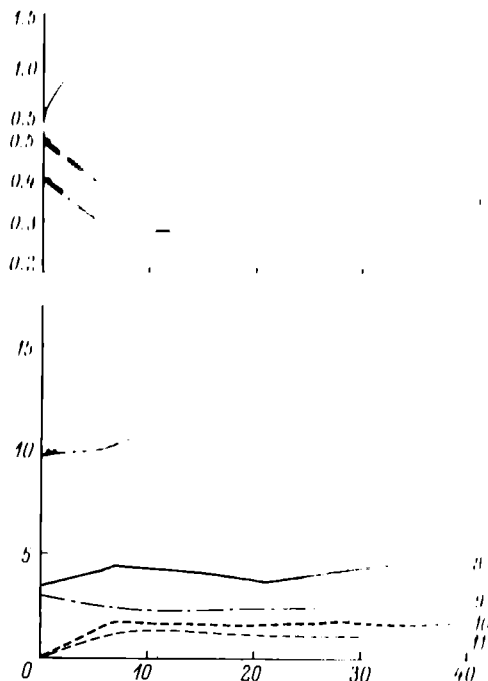


Рис. 1. Изменение во времени значений компонентов экосистемы без поступления азота извне.

1 - Z , расчетная кривая; 2 - N , расчетная кривая; 3 - N , экспериментальная кривая; 4 - B , расчетная кривая; 5 - U , экспериментальная кривая; 6 - S , расчетная кривая; 7 - S , экспериментальная кривая; 8 - $(Z + F)$, экспериментальная кривая; 9 - F , расчетная кривая; 10 - D , экспериментальная кривая; 11 - D , расчетная кривая. По оси ординат - значения компонентов, мг (сухой вес)/л; по оси абсцисс - время, сутки.

нии и трансформации органического вещества в моделируемых экосистемах (рис. 1-3). Эти данные интересны тем, что они получены чисто расчетным путем, по модели, т.е. без выделения соответствующих процессов из целой экосистемы в отличие от экспериментальных условий, где, как правило, берутся только консумент и его пищевой субстрат. Полученные цифры тем не менее близки к соответствующим величинам, известным из литературных источников (см. таблицу).

На следующем этапе исследования изучаемая экосистема может быть полностью заменена моделью. Анализ модели и машинное экспериментирование с ней позволяют выделить взаимо-

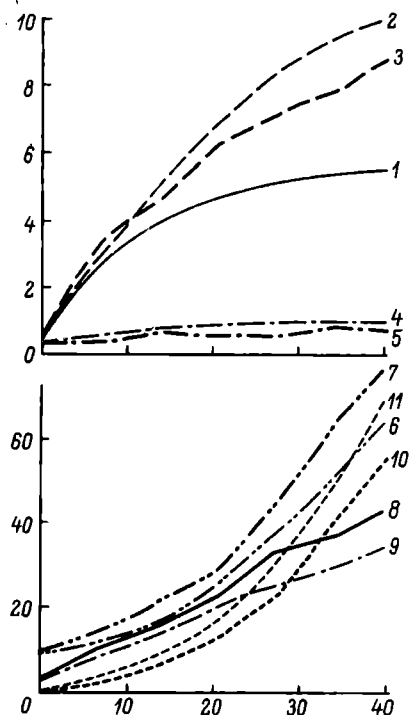
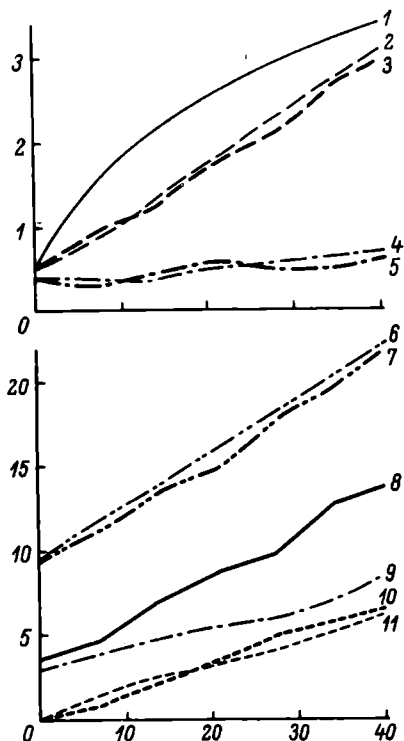


Рис. 2. Изменение во времени значений компонентов экосистемы при добавлении 0,1 мг N/л в сутки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 3. Изменение во времени значений компонентов экосистемы при добавлении 0,5 мг N/л в сутки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

зависимость продукционных и деструкционных процессов, круговорота азота и активности отдельных гетеротрофных звеньев экосистемы.

Скорость круговорота азота прямо пропорциональна деструкции, что заложено при построении модели. Расчет модели при $\alpha = 0$ (азот не поступает извне) и при разных исходных количествах общего азота показал, что скорость деструкции органического вещества и, следовательно, круговорота азота линейно

Показатели	в единицах $10^3 \text{ г N/m}^2 \text{ в сут.}$		
	в экосистеме		в экосистеме
	в единицах $10^3 \text{ г N/m}^2 \text{ в сут.}$	в единицах $10^3 \text{ г N/m}^2 \text{ в сут.}$	
Продукция биомассы F фитопланктоном	0,00	0,40	0,00
" F зоопланктоном	0,40	0,00	0,00
Потребление F зоопланктоном	0,00	0,00	0,40
" B зоопланктоном	0,40	0,00	0,00
" D зоопланктоном	0,00	0,00	0,40
Продукция биомассы B детрита	0,40	0,40	0,00
Потребление B бактериями	0,40	0,00	0,00
" D бактериями	0,00	0,00	0,40
Продукция биомассы B детрита	0,40	0,40	0,00
Прирост детрита	0,00	0,00	0,40
Общая продукция органического вещества фитопланктоном	1,40	1,40	1,40
Деструкция в экосистеме (дыхание B и Z)	0,00	0,00	1,40
Чистая продукция экосистемы	0,40	0,00	0,00
Круговорот азота	0,00	0,00	1,40

П р и м е ч а н и е . За величину круговорота азота принималась сумма всех положительных значений, входящих во второе уравнение модели, т.е. суммарная скорость выноса азота в воду живыми компонентами экосистемы, $\text{г N/m}^2 \text{ в сут.}$ или $\text{г N/m}^3 \text{ в сут.}$

зависит от общего количества азота в экосистеме. Первичная продукция также линейно зависит от всех трех упомянутых величин (рис. 4). При $\alpha = 0$ экосистема приходит в устойчивое состояние.

Скорость деструкции зависит также и от активности гетеротрофных звеньев экосистемы, в частности зоопланктона. Изменение коэффициентов K_3 и K_8 (минимальные удельные скорости роста зоопланктона за счет потребления соответственно фитопланктона и детрита) показало, что увеличение пищевой активности зоопланктона повышает общую деструкцию и продукцию органического вещества всей экосистемы. Эти показатели

Рис. 4. Зависимость продукции (Р) и деструкции (D) в экосистеме от общего количества азота (N).

1 - $P = 1.55N$, 2 - $D = 1.25N$. По оси ординат - продукция и деструкция органического вещества, г/м³ в сутки; по оси абсцисс - количество азота в экосистеме, мг N/л.

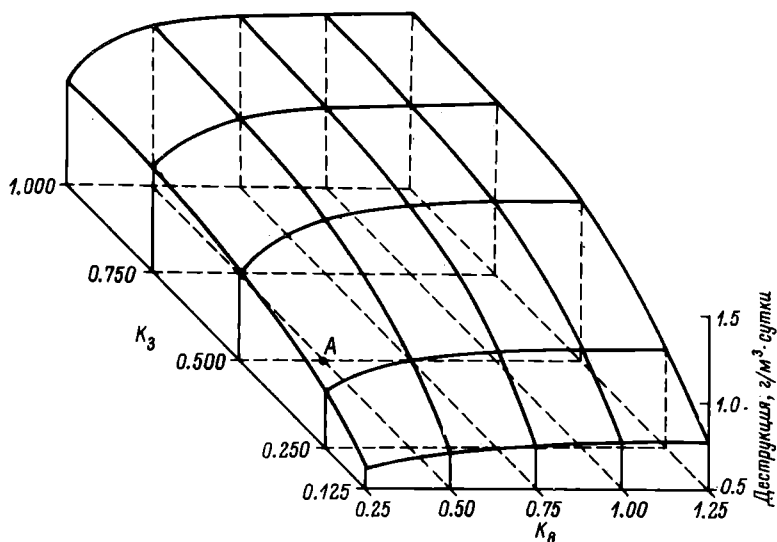
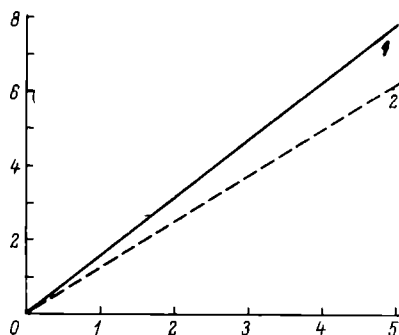


Рис. 5. Деструкция органического вещества в экосистеме без поступления азота извне как функция двух переменных: k_3 (максимальная удельная скорость роста зоопланктона за счет питания фитопланктоном) и k_8 (то же за счет питания детритом).

A - точка (0.5, 0.5), в которой значения k_3 и k_8 равны таковым в моделируемой экосистеме садков.

возрастают быстрее при увеличении K_0 , чем при увеличении K_3 в области точки А (рис. 14), поэтому при увеличении этой величины коэффициент, соответствующий скорости разрушения экосистемы садков, т.е. $K_3 = 0,5$ и $K_0 = 0,5$ сбалансировано ускоряет течение потока вещества и детритной цепи и вызывает более быстрое увеличение скорости продукционного процесса системы при этом, чем ускорение потока в цепи выделений, т.е. детрита или детрита „узким местом“ в экосистеме и разрушения органического вещества может уравновесить продукция лишь при достаточном большом его накоплении в экосистеме. Это согласуется с наблюдениями Маргалофа и Одума [33, 34] о том, что в прудах устойчивых экосистемах, характеризующихся широкими подчиненными потока вещества и энергии на единицу биомассы, почти весь круговорот веществ идет через детритную цепь.

При отсутствии поступления азота в экосистему извне продукция органического вещества слегка превышает его деструкцию за счет образования не содержащего азот органического вещества, при этом может происходить накопление детрита. При поступлении в экосистему азота извне продукция ее превышает деструкцию примерно на величину той массы органического вещества, которое может образоваться при включении в синтез поступающего извне азота. В наших опытах, однако, поступающий извне азот экосистема не успевала утилизировать — происходило увеличение его концентрации в воде (рис. 2, 3), что можно частично объяснить недостаточно высокими температурами во время проведения наблюдений (13–14°). Если чистая продукция не изымается из водоема (например, в форме вылова рыбы), то она будет захороняться в донных отложениях. Как показывают результаты данной работы, при интенсивном евтрофировании в экосистеме возникают условия (высокая концентрация растворенных органического вещества и азота), которые неизбежно приведут к денитрификации, т.е. экосистема будет компенсировать действие возмущающего фактора.

Выводы

Построена имитационная математическая модель, удовлетворительно описывающая простую экосистему и процесс ее евтрофирования при поступлении в нее азота извне.

Модель предсказала в общих чертах состояние экосистемы при отсутствии поступления в нее азота и при поступлении 0,5 мг N/л в сутки.

Модель позволила получить численные значения основных показателей экосистемы — продукции, деструкции и трансформации органического вещества.

Машинное экспериментирование на модели позволило установить количественную взаимозависимость вышеуказанных про-

цессов и активности отдельных гетеротрофных звеньев экосистемы, т.е. выявить некоторые закономерности, которые иначе могут быть обнаружены лишь обобщением многочисленных наблюдений в природе.

Л и т е р а т у р а

1. А й з а т у л и н Т.А. Моделирование внешнеметаболических систем со смешанными связями. - В кн.: Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах. Киев, 1974, с. 138-154.
2. А й з а т у л и н Т.А., Л е о н о в А.В. Кинетика трансформации соединений азота в природной воде. - Гидрохим. матер., 1975, т. 64, с. 67-76.
3. А л е к и н А.О., С е м е н о в А.Д., С к о п и н ц е в Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 184 с.
4. Б е й л и Н. Математика в биологии и медицине. М., 1970. 271 с.
5. В и н б е р г Г.Г. Математическая модель экологической системы оз. Дриваты. - Экол., 1970, № 4, с. 51-57.
6. В и н б е р г Г.Г., А н и с и м о в С.И. Математическая модель водной экосистемы. - В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.-Л., 1966, с. 213-233.
7. Г у с е в а К.А. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития. - В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.-Л., 1965, с. 31-38.
8. Е с и п о в а М.А. К вопросу о роли детрита в питании Cladocera. - Тр. ВНИИПРХ, 1971, т. 18, с. 19-24.
9. К о з л о в а И.В. Характеристика и продукционные возможности зоопланктона оз. Шелкун (Средний Урал). - Гидробиол. ж., 1974, т. 10, № 3, с. 31-39.
10. Л е б е д е в Ю.М. Перенос азота в водных экосистемах без фиксации донными отложениями. - В кн.: Проблемы управляемого биосинтеза и биофизики популяций. Красноярск, 1965. 135 с.
11. Л е б е д е в Ю.М. Модель круговорота азота в водной экосистеме без донных отложений. - В кн.: Проблемы создания замкнутых экологических систем. М., 1967, с. 225-229.
12. Л е о н о в А.В., А й з а т у л и н Т.А. Моделирование трансформации соединений азота в закрытой водной химико-экологической микросистеме. - Экол., 1975, № 2, с. 5-11.
13. М о н а к о в А.В., С о р о к и н Ю.И. Количественные данные о питании лафний. - В кн.: Тр. Ин-та биол.

водохранилищах АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 251-262.

14. Павлов Е.Б. Вертикальное распространение, сезонная динамика состава и роль детрита в экосистеме оз. Давыдова. - Гидробиол. ж., 1974, т. 10, № 3, с. 20-24.
15. Павлов Е.Б. Утилизация начальных звеньев трофической цепи планктонными ракообразными. - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, № 27, с. 12-15.
16. Помилуйко В.Н. Особенности азотного и фосфорного питания *Aphanizomenon flos-aquae* в естественных условиях. - Гидробиол. ж., 1968, т. 4, № 4, с. 18-22.
17. Ромашенко В.И., Кузнецов С.Н. Экология микроорганизмов пресных вод. Л., 1974. 184 с.
18. Сущенко Л.М. Количественные исследования взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. - Автореф. канд. дис. М., 1958. 16 с.
19. Федоров В.Д., Белая Т.И., Максимов В.Н. Потребление биогенных элементов фитопланктоном сообществом в зависимости от концентрации в водоеме и условий освещенности. - Изв. АН СССР, сер. биол., 1970, № 3, с. 398-414.
20. Швытов И.А. Некоторые принципы математического моделирования динамики микробных популяций. - Ж. общ. биол., 1974, т. 35, № 6, с. 5-10.
21. Anderson G.C., Zeutschel R.P. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the northeast Pacific ocean. - Limnol. oceanogr., 1970, vol. 15, No 3, p. 402-407.
22. Canale R.P., Frazho D.B., Powers W.F. Application of optimal control theory in modeling nutrient utilization and phytoplankton production in lakes. - Univ. Michigan, techn. report, No 101, 1973. 63 p.
23. Canale R.P., Lustig T.D., Kehrberger P.M., Salo J.E. Experimental and mathematical modeling studies of protozoan predation on bacteria. - Biotechn. Bioeng., 1973, vol. 15, No 4, p. 707-728.
24. Canale R.P., Hineman D.E., Nachiappan S. A biological production model for Grand Traverse bay. - Univ. Michigan, techn. report, No 37, 1974. 50 p.
25. Caperon J. Population growth in microorganisms limited by food supply. - Ecology, 1967, vol. 48, No 5, p. 715-722.

26. Curds C.R. Computer simulation of microbial population dynamics in the activated sludge process. - *Water Res.*, 1971, vol. 5, No 11, p. 1049-1066.
27. Curds C.R. Computer simulation of some microbial food chains. - *Water Res.*, 1974, vol. 8, No 10, p. 769-788.
28. Dudgeon R.C. Nutrient limitation in the sea: dynamics identification and significance. - *Limnol. oceanogr.*, 1967, vol. 12, No 4, p. 685-695.
29. Eppley R.W., Rogers J.N., McCarthy J.J. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. - *Limnol. oceanogr.*, 1969, vol. 14, No 6, p. 912-921.
30. Jannash H.W. Schwellenkonzentrationen Verschiedener Stickstoffquellen für die Vermehrung einiger Bakterien aus hährostoffarmen Gewassen. - *Arch. Mikrobiol.*, 1958, Bd 31, S. 114-124.
31. Jannash H.W. Growth of marine bacteria of limiting concentrations of organic carbon in seawater. - *Limnol. oceanogr.*, 1967, vol. 12, No 2, p. 264-271.
32. MacIsaac J.J., Dudgeon R.C. The kinetics of nitrate and ammonium uptake by natural populations of marine phytoplankton. - *Deep Sea Res.*, 1969, vol. 16, No 1, p. 45-58.
33. Margalef R. On certain unifying principles in ecology. - *Amer. naturalist*, 1963, vol. 97, No 897, p. 357-374.
34. Odum E.P. The strategy of ecosystem development. - *Science*, 1969, vol. 164, No 3877, p. 262-270.
35. Odum E.P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia-London-Toronto, 1971. 574 p.
36. Proper G., Garver J.C. Mass culture of the protozoan *Colpoda steini*. - *Biotechn. Bioeng.*, 1966, vol. 8, p. 287-296.
37. Scheske C.L., Rothman E.D., Stoermer E.F., Santiago M.A. Responses of phosphorus limited Lake Michigan to factorial enrichments with nitrogen and phosphorus. - *Limnol. oceanogr.*, 1974, vol. 19, No 3, p. 409-420.
38. Thomas W.H. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. Photosynthetic parameters in poor and rich water. - *Limnol. oceanogr.*, 1970, vol. 15, No 3, p. 380-386.
39. Thomas W.H. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural

- tropic Pacific phytoplankton populations. - *Limnol. oceanogr.*, 1970, vol. 15, No 3, p. 386-395.
40. Wright R.T., Hobbie J.E. The uptake of organic solutes in lake water. - *Limnol. oceanogr.*, 1965, vol. 10, No 1, p. 22-28.
41. Wright R.T., Hobbie J.E. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. - *Ecology*, 1966, vol. 47, No 3, p. 447-464.

Б.Ф. Ж у к о в . Определитель бесцветных жгутиконосцев от- ряда Bicosoecida Grassé et Deflandre (Zooma- stigophorea, Protozoa)	3
Н.В. Г о р я ч е в а , Б.Ф. Ж у к о в , А.П. М ы л ь н и - к о в . Биология свободноживущих бодонид	29
Г.В. К у з ь м и н . Биомасса и структура планктонных фи- тоценозов Иваньковского водохранилища	51
И.М. Б а л о н о в . Виды рода Mallomonas Perty (Chrysophyta) в водоемах бассейна Волги	76
В.А. Е л и з а р о в а . Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище	104
Л.А. А н и к у ш и н а , Н.Ф. А н и к у ш и н , В.Я. К о - с т я е в , С.Н. Я г о д к а . Влияние солей тяжелых металлов на размножение, пигментный комплекс, азотфик- сацию и ультраструктуру синезеленой водоросли <i>Anabae- na spiroides</i> Kleb.	122
П.П. У м о р и н , Н.П. К л а й н , В.П. С е и т о в . Изучение евтрофирования простой экосистемы	135

Труды Института биологии внутренних вод

Вып. 35 (38)

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства Л.М. Маковская

Художник Я.В. Таубурцель

Технический редактор Г.А. Бессонова

Корректор С.В. Добрянская

ИБ № 8597

Подписано к печати 13.02.78. М-08294. Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 9 1/2 + 2 вкл. (1/4 печ. л.) = 9.75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 9,46. Тираж 950. Изд. № 6695. Тип. зак. № 797. Цена 1 р.40 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства „Наука“. 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

Определитель бесцветных жгутиконосцев отряда Bicosoecida Crassé et Deflandre (Zoomastigophorea, Protozoa). Жуков Б.Ф.
В кн.: Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 3-28.

Первый в СССР определитель отряда Bicosoecida, куда вошли пресноводные и морские формы, всего 26 видов. Уточнен диагноз некоторых видов, упорядочена синонимика. Определитель составлен по данным световой микроскопии. В бассейне Волги к настоящему времени зарегистрировано 9 видов. Лит. - 37 назв., ил. - 7.

Биология свободноживущих бодонид. Горячева Н.В., Жуков Б.Ф., Мильников А.П. В кн.: Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 29-50.

Данные о встречаемости и экспериментальные исследования позволяют говорить о широкой экологической валентности бодонид. Жгутиконосцы характеризуются коротким временем генерации, способностью давать высокую численность, обладают исключительной эврибионтностью по отношению к абиотическим факторам среды. Адаптивные возможности бодонид значительно увеличиваются при наличии в среде органических компонентов. Лит. - 59 назв., ил. - 8.

Биомасса и структура планктонных фитоценозов Иваньковского водохранилища. Кузьмин Г.В. В кн.: Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 51-75.

Анализируются изменения, происшедшие в структуре планктонных фитоценозов и их продуктивности за 60-летний период. Показано, что на современном этапе фитопланктонное сообщество Иваньковского водохранилища под воздействием антропогенного эвтрофирования вышло из климатической стадии развития и вступило в фазу эндогенной сукцессии. Лит. - 39 назв., ил. - 5, табл. - 6.

Виды рода *Anabaena* (Cyanobacteria, Nostocales, Nostocaceae) в водохранилищах на Волге. Белаярова Н.А., Васильева Е.В. Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 103-121.

Изложена роль этого вида в развитии фитопланктона в водохранилищах Волги. Характеристика водорослей рода *Anabaena* (Cyanobacteria, Nostocales, Nostocaceae) в водохранилищах бассейна Волги. Материалы к работе для фауны СССР. Приведена систематика, уточнены и дополнены данные по изученным видам и разновидностям. Лит. - 33 назв., ил. - 20.

УДК 577.472(028)

Сезонная динамика и воспроизводство пигментов фитопланктона в Чабанском водохранилище. Белаярова Н.А., Васильева Е.В. В кн.: Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 103-121.

В результате анализа пигментов фитопланктона удалось установить, что их концентрация в водохранилище типична для мезотрофных водоемов. Сезонная динамика пигментов характеризуется тремя подъемами, совпадающими с моментами интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей. Самым высоким содержанием хлорофилла выделяются Моложский и Шекснинский плесы. Получены данные о величине соотношений между желтыми пигментами и хлорофиллом „А“, хлорофиллом „С“ и хлорофиллом „А“. Лит. - 16 назв., ил. - 5, табл. - 5.

УДК 582.232 : 631.461.5

Влияние солей тяжелых металлов на размножение, пигментный комплекс, азотофиксацию и ультраструктуру синезеленой водоросли *Anabaena spiroides* Kleb. Аникишина Л.А., Аникишин Н.Ф., Костяев В.Я., Ягодка С.Н. В кн.: Биология и систематика низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38). Л., „Наука“, 1978, с. 122-134.

Изучались накопление водорослями тяжелых металлов ($PbCl_2$, $CuCl_2$, $CdCl_2$) и их влияние на размножение, сухой вес, пигментный комплекс, фиксацию молекулярного азота и на ультраструктуру *A. spiroides*. Установлено незначительное накопление металлов водорослями. Наибольшей токсичностью для водорослей обладал $CdCl_2$, наименьшей - $PbCl_2$. Лит. - 11 назв., ил. - 8, табл. - 1.

Изучение евтрофирования простой экосистемы. У м о р и н П.П.,
К л а й н Н.П., С е и т о в В.П. В кн.: Биология и систематика
низших организмов. Труды Ин-та биологии внутренних вод. Вып. 35 (38).
Л., „Наука“, 1978, с. 135-147.

Построена математическая модель, которая удовлетворительно описала состояние экосистемы при разных скоростях поступления в нее азота и дала возможность получить значения основных показателей экосистемы: продукции, деструкции и трансформации органического вещества. Машинное экспериментирование на модели позволило установить количественную зависимость вышеуказанных процессов и активности отдельных гетеротрофных звеньев экосистемы. Лит. - 42 назв., ил. - 5, табл. - 1.