14663

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Экология и физиология синезеленых водорослей

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ГИДРОБИОЛОГИИ

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

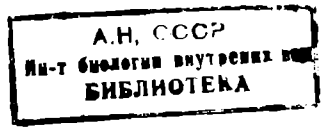
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ В ВОДОЕМАХ

1966

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА—ЛЕНИНГРАД
1965

Редакционная коллегия

канд. биол. наук *Л. П. Брагинский* (редактор издания),
доктор биол. наук *К. А. Гусева*, доктор биол. наук *Б. С. Кузин*
(ответственный редактор), канд. биол. наук *Н. Н. Смирнов*
чл.-корр. АН СССР *А. В. Топачевский*



ОТ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ

Синезеленые водоросли — одна из древнейших и наиболее своеобразных групп растительного мира — давно привлекают к себе внимание исследователей-биологов различного профиля.

Теоретически интересны и заслуживают пристального изучения такие специфические черты строения и жизнедеятельности синезеленых водорослей, сближающие их с бактериями, как отсутствие в клетках оформленного ядра и способность усваивать атмосферный азот и синтезировать витамины, а также относительная простота фотосинтетического аппарата.

Способность синезеленых водорослей усваивать газообразный (молекулярный) азот обусловливает их важную роль в биологической продуктивности водоемов. Азотфиксирующие водоросли в ряде азиатских стран находят широкое применение в рисоводстве, а их целенаправленное использование (альгализация рисовых полей) приводит к значительному повышению урожаев риса. Как организмы, синтезирующие витамины и другие биологически активные вещества, синезеленые водоросли могут служить ценным источником сырья для фармацевтической промышленности и найти применение в сельском хозяйстве как полезная добавка к кормам для сельскохозяйственных животных. Термоустойчивые виды синезеленых водорослей с полноценным химическим составом, особенно по соотношению белков и углеводов, и высокой фотосинтетической активностью могут найти применение и в области космической биологии.

В последние годы синезеленые водоросли вызывают особенный интерес со стороны проектных (водохозяйственных и гидростроительных), рыбохозяйственных и санитарных организаций. Интерес этот обусловлен тем, что после зарегулирования стока Волги, Днепра, Дона и других равнинных рек европейской части СССР в новых водохранилищах часто возникает бурное «цветение» воды, вызванное массовым развитием синезеленых водорослей. В изменившихся условиях зарегулированного стока усилилось «цветение» и в низовьях южных рек СССР, в лиманах Черного моря, в Азовском море.

Явление «цветения» воды небезразлично для хозяйственного использования водных ресурсов. Оно сказывается на пригодности воды для нужд энергетики, водоснабжения городов, промышленных предприятий, рыбного хозяйства, орошения, ухудшает условия отдыха людей на воде.

При вспышках «цветения» на водоемах питьевого водоснабжения может усложняться работа водопроводов вследствие забивания фильтров очистных сооружений, портятся вкусовые качества воды. При отмирании больших масс синезеленых водорослей часто распространяется неприятный запах. «Цветение» является значительной помехой в работе тепловых электростанций.

Имеются указания на токсическое действие скоплений некоторых синезеленых водорослей на рыб и водных беспозвоночных.

Таким образом, наряду с перспективой использования синезеленых водорослей в различных отраслях народного хозяйства возникает не менее важная задача разработки методов борьбы с их избыточной вегетацией в водоемах, используемых для хозяйственных нужд.

Все изложенные соображения побудили Институт биологии внутренних вод АН СССР и Институт гидробиологии АН УССР созвать специальное совещание по вопросу о роли синезеленых водорослей во внутренних водоемах СССР. В работе совещания, происходившего 10—15 сентября 1962 г. в Борке (Институт биологии внутренних вод АН СССР), приняли участие научные работники институтов АН СССР, академий наук союзных республик, рыбохозяйственных и санитарных институтов, университетов, медицинских институтов, проектных и других организаций.

Заслушанные на совещании сообщения осветили различные аспекты изучения синезеленых водорослей: флористический состав, региональное распределение и закономерности их массового развития в водоемах СССР (водохранилища, озера, пруды, пойменные водоемы, лиманы, южные моря); вопросы физиологии и биохимии синезеленых водорослей и методы их лабораторного и массового культивирования; проблемы токсичности синезеленых водорослей и их взаимоотношения с другими водными организмами; роль синезеленых водорослей в образовании первичной продукции водоемов и формировании их гидрохимического режима; некоторые меры борьбы с явлениями массового развития синезеленых.

Бо́льшая часть прочитанных и обсужденных на этом совещании сообщений публикуется в настоящем сборнике.

В различных статьях сборника выдвигаются подчас противоречивые положения: это касается вопросов физиологии синезеленых водорослей, методов их культивирования, оценки народнохозяйственной значимости, опасности для рыбного хозяйства, роли в биологической продуктивности водоемов, в питании рыб и т. д. По-разному трактуется и проблема борьбы с синезелеными водорослями: с точки зрения части авторов, синезеленые водоросли не представляют серьезной угрозы интересам хозяйственного использования водоемов и борьба с ними не является актуальной задачей. Другие исследователи, учитывая важность обеспечения промышленности и населения чистой водой и возрастание водного дефицита в СССР (особенно в южных республиках), уделяют значительное внимание именно этой стороне дела.

Наличие таких противоречий указывает на недостаточную разработанность многих проблем биологии синезеленых водорослей и отражает дискуссионные взгляды различных исследователей. Редакционная коллегия не считала возможным сглаживать эти подчас довольно острые противоречия, отражающие различия в современном подходе к изучению синезеленых водорослей. Тем не менее систематизированный в сборнике научный материал дает достаточно полную картину современного состояния наших знаний в области экологии, биогеографии, физиологии, биохимии и токсикологии синезеленых водорослей и их роли в гидробиологических процессах. Редакционная коллегия надеется, что издание этого сборника будет способствовать развертыванию еще более глубоких и разносторонних исследований этой интересной группы водных организмов и поможет решить вопросы, имеющие важное теоретическое и народнохозяйственное значение.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМАХ СССР

Э. Г. КУКК

О РАСПРОСТРАНЕНИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ, ВЫЗЫВАЮЩИХ «ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ

«Вопрос о географическом распределении синезеленых водорослей до сих пор остается еще почти совершенно неразработанным», — писал в общей части своей великолепной монографии А. А. Еленкин в 1936 г. Несмотря на то что со времени опубликования этой монографии прошло более 25 лет, положение в данной области существенно не изменилось. Мы все еще почти так же мало знаем о географии (особенно об экологической географии) синезеленых водорослей. Да и причины, препятствующие разрешению вопроса, остались теми же. Все территории, кроме Европы и Северной Америки, флористически еще недостаточно изучены. Еще меньше мы знаем об экологии синезеленых водорослей даже на хорошо изученных территориях Европы и Америки, не говоря уже о других частях света.

Многие систематики придерживаются мнения, что подавляющее большинство представителей типа синезеленых водорослей — космополиты. Среди приверженцев такого мнения А. А. Еленкин указывает также и Гейтлера. Однако последний в своей работе в соавторстве с Руттнером (Geitler u. Ruttner, 1936) о синезеленых водорослях, собранных германской экспедицией на Малайских островах, приводит очень выразительные цифры о распространении видов синезеленых водорослей. Эти авторы утверждают, что только 10% известных им к тому времени видов были найдены более чем в 10 местах, 13% видов — в 6—10 местах, 25% видов — в 3—5 местах, 14% — в 2 местах, тогда как 38% были найдены лишь в одном месте. Почти такие же соотношения они получили и при анализе флоры исследованной ими территории. Вышеприведенные цифры очень наглядно показывают несостоятельность мнения о космополитизме синезеленых водорослей. Совершенно ясно, что с расширением исследований эти соотношения изменятся за счет новых местонахождений, но не исчезнут различия в составе флоры различных районов. Вышеприведенные цифры в некоторой мере соответствуют действительности также и при сравнении данных о распространении возбудителей «цветения».

К настоящему времени описано свыше 1500 таксонов синезеленых водорослей. По доступным нам данным, 74 из них зарегистрированы как вызывающие «цветение» и их распространение подчиняется общим законам распространения растений на Земле. Больше всего синезеленых водорослей обитает в тех биотопах, где химические и физические условия подвергаются частым изменениям; их мало в таких биотопах, где условия обитания достаточно устойчивы, например в морях. Швабе (Schwabe, 1947) высказал мнение о том, что синезеленые водоросли предпочитают

местообитания, где имеются следующие условия: 1) температура более высока; 2) достигается определенный предел эвтрофии и 3) имеет место течение или движение воды (в береговой зоне).

Если учитывать только количество видов, то роль синезеленых водорослей в планктоне континентальных водоемов не очень велика. Это хорошо иллюстрируют данные Руттнера (Ruttner, 1952), приведенные в таблице, из которой видно, что в планктоне озер Малайских островов синезеленые водоросли составляют 8%, Гольштейнских озер — 21% и Восточно-Альпийских озер — 6.6% общего количества видов.

Количество видов синезеленых в планктоне озер различных географических районов

Систематическая группа	Озера Малайских островов	Гольштейнские озера	Восточно-альпийские озера
Cyanophyceae	16	26	5
Chrysophyceae	3	14	14
Cryptophyceae	2	6	5
Dinophyceae	13	16	8
Diatomeae	25	24	18
Desmidiaceae	50	3	8
Chlorophyceae	70	26	11
Прочие	20	8	6
Всего	199	123	75

Климатические условия в арктических и субарктических странах и высокогорьях весьма различны; тем не менее эти районы, кроме некоторых сходных экологических условий, хорошо сравнимы еще в одном: чем выше над уровнем моря или севернее, тем меньше количество видов в фитопланктоне. Реже всего синезеленые водоросли встречаются в планктоне арктических озер. Низкая температура, короткий вегетационный период, недостаточность питательных веществ и относительно кислая реакция воды (pH ниже 7) — все вместе взятое представляет существенное препятствие для массового развития синезеленых водорослей. Нельзя сказать, что на севере планктические синезеленые водоросли вовсе отсутствуют. Как уже доказал Бахманн (Bachmann, 1921) на примере Восточной Гренландии, фитопланктон арктических озер состоит большей частью из термоустойчивых и широко распространенных видов, хотя там нередко отсутствуют обыкновенные представители планктона средних широт. Почти полностью отсутствуют в планктоне арктических озер представители сем. *Oscillatoriales*. Численность видов *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium Kützingianum* и порядка *Nostocales* очень мала (численность последних сильно возрастает в маленьких мелководных водоемах, а нередко также и в мелководных закрытых заводях озер).

Подобная картина вырисовывается и при анализе данных о фитопланктоне альпийских озер. Водоемы высокогорья также долго покрыты льдом, температура воды в них низкая. Эти водоемы значительно глубже арктических, на поверхность воды попадает больше солнечных лучей, гораздо интенсивнее ультрафиолетовая радиация. Волнение, вызванное сильными высокогорными ветрами, лучше перемешивает воду. По данным Мессикоммера (Messikommer, 1942), среди 1100 изученных им таксонов (из окрестностей Давоса), в том числе 89 синезеленых, 192 свойственны альпийским краям, но нет ни одного таксона синезеленых, характерного только для планктона высокогорных водоемов. Указываемый им *Eucapsis alpina* — факультативный планктер (по известным нам данным, он не вызывает «цветения» воды), и этот вид правильнее считать арктоальпийским элементом. По Гесснеру (Gessner, 1955), высокогорная аль-

гофлора существует в гораздо более редуцированном виде, чем альпийская флора высших растений.

В высокогорных озерах, особенно в предгорьях и нижних районах Альп, в некоторых случаях наблюдалось «цветение» воды, вызванное видами *Oscillatoria rubescens* и *O. prolifica*. Эти озера можно отнести к высокогорным только условно. Автору настоящей статьи приходилось неоднократно бывать на высокогорных (до 5000 м над ур. м.) субарктических и арктических водоемах, но только однажды удалось наблюдать случай «цветения» (на водоразделе, на северном Урале, высотой около 700—800 м), вызванное зеленой водорослью *Eudorina elegans*. Чем же объясняется крайняя бедность планктона субарктических, арктических и высокогорных водоемов? Гесснер (Gessner, 1955) полагает, что мы имеем здесь дело с комплексом крайних условий: низкая температура, короткий вегетационный период, недостаток питательных веществ и высокая ультрафиолетовая радиация в высокогорье. Ни одно из этих условий в отдельности не может служить существенным препятствием для развития фитопланктона. Конечно, низкая температура — это очень серьезный фактор для синезеленых водорослей, так как эти водоросли в целом нужно отнести к теплолюбивым организмам. Несмотря на то что в ходе эволюции эти водоросли приспособились к весьма разнообразным экстремальным микроклиматическим условиям, в том числе и к разным температурам (Schwabe, 1960), они все же предпочитают условия местообитаний с более высокой температурой. Однако никак нельзя согласиться с Пия (Pia, 1924), который утверждает, что распространение синезеленых водорослей не зависит от температуры.

Короткий вегетационный период прямого влияния на развитие водорослей не оказывает, так как в благоприятных условиях водоросли могут бурно развиваться, а в неблагоприятных условиях исчезнуть даже в течение нескольких часов. В условиях короткого лета водоемы на севере, равно как и в горах, не прогреваются до нужной для развития синезеленых водорослей степени.

Большое значение имеет количество и состав питательных веществ в водоемах. Недостаток или отсутствие тех или иных компонентов еще не исключает возможности массового развития вида, нуждающегося в данных компонентах. Можно сказать, что число видов и особей в планктоне водоема находится в тесной зависимости друг от друга. Массовое развитие одного вида подготовляет почву для других видов, так как своим бурным развитием и последующим вымиранием он изменяет химический состав воды и как бы создает среду для других видов. Особенно важно это для синезеленых водорослей, среди которых имеется много мезосапробов. Впрочем, в аркто-альпийских условиях мезосапробы часто полностью отсутствуют (Gessner, 1955).

Известно, что наибольшую роль синезеленые водоросли играют в планктоне эвтрофных водоемов, т. е. в среднеевропейских равнинных озерах, где очень часты случаи «цветения» воды, вызываемые этими водорослями. Указанные в таблице Гольштейнские озера также относятся к этому типу. Более половины всех таксонов, вызывающих «цветение», характерны для эвтрофных озер и водоемов, расположенных в зоне умеренного климата. Кроме космополитных *Microcystis aeruginosa*, *M. aeruginosa* f. *flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Woronichinia Naegeliana*, *Oscillatoria Agardhii* и др., здесь обыкновенны *Rhabdoderma lineare*, *Dactylococcopsis fascicularis*, *Anabaena catenula*, *A. Has-*

температура воды и pH высокие, форм синезеленых водорослей в планктоне достаточно, но их численность мала. В северной части оз. Танганьика, которое считается олиготрофным, Сименс (Symoens, 1956) наблюдал «цветение», вызванное видом *Anabaena flos-aquae*.

В Индии, наоборот, вместе с тропическими видами нередко регистрировались и случаи «цветения», вызванные космополитами. Данные о «цветении» синезеленых в Южной Америке не так много (Ostenfeld a. Nygaard, 1925; Huber-Pestalozzi, 1938; Guarrera у Kühnemann, 1949; Gessner, 1956; Thomasson, 1956), но из приведенных разными авторами данных видно, что в тропической и субтропической частях континента главными возбудителями «цветения» являются виды *Anabaenopsis*, *Microcystis aeruginosa* s. l. и f. *flos-aquae*, *M. robusta*, *Anabaena flos-aquae* f. *gracilis* и др.

При описании «цветения» в тропическом поясе многие авторы отмечают, что в водоемах тропиков «цветение» часто вызывают виды, которые в поясе умеренного климата обитают в воде с высокой концентрацией солей. Из таких видов можно привести *A. baltica* и *Nodularia spumigena*. Некоторые виды вызывают «цветение» при очень высоком pH, например *Cylindrospermum gorakhosporense* и *Spirulina platensis* (Huber-Pestalozzi, 1938; Singh, 1955; Thomasson, 1960). Микроскопический вид *S. platensis* развивается в таком массовом количестве, что им питаются фламинго. Конечно, распространение таких видов лимитируется не только географическими, но и узкоэкологическими факторами, которые требуют уже специального (также физиологического) изучения.

Приведенные данные отрывочны и поэтому ни в коем случае не могут претендовать на полноту изложения. Автор хорошо знаком с теми недостатками и трудностями, из-за наличия которых в настоящее время еще нельзя получить ясной картины о распространении отдельных видов. Самыми существенными из них являются две: 1) материал собран или собирается однократно на маршрутах с очень скудными экологическими данными, исследователи часто ограничиваются лишь регистрацией факта «цветения»; 2) систематика самых обыкновенных возбудителей «цветения» так плохо разработана, что сопоставление многих очень ценных данных оказывается невозможным. Один и тот же материал определяется различными авторами по-разному. Наилучшим примером в этом отношении является группа хрооккокковых колониальных водорослей с диаметром клеток 3—7(10) μ и газовыми вакуолями в клетках: *Microcystis aeruginosa* (auct. omn. и другие синонимы), *M. flos-aquae*, *M. robusta*, *M. toxica*, *M. botrys*, *M. ramosa*, *Coelosphaerium dubium*; под этими названиями вряд ли всегда подразумеваются различные виды, которым можно присваивать разные названия. На микрофотоснимке Гесснера (Gessner, 1956, fig. 8) изображены колонии под названием *Microcystis viridis* (A. Br.) Lemm., которые скандинавскими авторами без всяких колебаний определяются как *M. aeruginosa* (Kütz.) W.-L. Teiling emend., а по монографии А. А. Еленкина (1936) — как *Coelosphaerium dubium* Grun., несмотря на то что последний как вид находится еще под сомнением (Komárek, 1958, и др.).

Таким же примером может служить и группа *Anabaena planktonica* Brunnth., *A. sphaerica* Born. et Flah., *A. Scheremetjevi* Elenk. и *A. limnetica* (последний вид см.: Burkholder, 1931). Во многих случаях здесь, вероятно, имеются морфологические различия (особенно у форм, взятых из географически отдаленных друг от друга водоемов), но каково их таксономическое значение, установить невозможно. По нашему мнению, например, нет такой большой разницы между *Anabaenopsis Raciborskii* Wol. и *A. seriata* Prescott 1955, чтобы выделить последний в самостоятель-

ный вид. При выяснении экологии отдельных видов, конечно, нельзя обойтись без сравнения данных разных авторов, но при уровне систематики нынешнего дня к этим материалам все же нужно подходить с осторожностью.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошихин Н. Н. 1953. Растительный мир континентальных водоемов. М.—Л.

Елецкий А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л.

Коган Ш. И. 1962. Растительность водоемов Туркменской ССР. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, VII.

Bachmann H. 1921. Beiträge zur Algenflora des Süsswassers von Westgrönland. Mitt. Naturf. Ges. Luzern, 8.

Bachmann H. 1933. Phytoplankton von Victoria Nyanza. Albert Nyanza und Kiogasee. Ber. Schweiz. Bot Ges,. 42.

Burkholder P. 1931. Studies in the Phytoplankton of the Cayuga Lake Basin New York. Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci,. XV, 2.

Bursche E. M. 1955. Beitrag zur Frage des «Krautschwundes» in H_2S-Oscillatorien-Seen. Zeitschr. Fischer, 4, 1—2.

Frémy P. 1930. Les Myxophyées de l'Afrique équatoriale francaise. Arch. Bot. Mém. Caen, III, 2.

Geitler L. und F. Ruttner. 1936. Die Cyanophyceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition, ihre Morphologie, Systematik und Ökologie. Arch. Hydrobiol., Suppl. 14.

Gessner F. 1955 Hydrobotanik, I, Berlin.

Gessner F. 1956. Das Plankton des Lago Maracaibo in Venezuela. Ergebn. deutsch. limnol. Venezuela Exp., 1952, I.

Griffiths B. M. 1925—1927. Studies in the Phytoplankton of the Lowland Waters of Great Britain. № 3. The Phytoplankton of Shropshire, Cheshire and Staffordshire. Journ. Linn. Soc. London, Bot. XLVII.

Griffiths B. M. 1939. Early reference to water-bloom in British lakes. Proc. Linn. Soc. London, 151.

Guarrera S. A. y O. Kühnemann. 1949. Catalogo de las «Chlorophyta» y «Cyanophyta» de agua dulce de la republica Argentina. Lilloa, XIX.

Huber-Pestalozzi G. 1936. Phytoplankton aus Seen und Sümpfen Javas, gesammelt von Prof. C. Schröter. Zürich. Ber. Schweitz. Bot. Ges., 46 (Festband Ed. Rüdel.).

Huber-Pestalozzi G. 1938. Das Phytoplankton des Süsswassers, I. Die Binnengewässer, XVI, 1.

Komárek I. 1958. Die taxonomische Revision der planktischen Blaualgen der Tschechoslowakei. In: I. Komárek und H. Ettl Algologische Studien. Prag.

Krieger W. 1931. Algenassoziationen von den Azoren und aus Kamerun. Hedwigia, 70, 1—2.

Messikommer E. 1942. Beitrag zur Kenntnis der Algenflora und Algenvegetation des Hochgebirges um Davos. Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich, 167.

Nygaard G 1926. Plankton from two lakes of the Malayan region. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. For. København, 82.

Ostenfeld C. H. and G. Nygaard. 1925. On the Phytoplankton of the Gatun Lake, Panama Canal. Dansk Bot. Arkiv, 4, 10.

Pia J. 1924. Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen. Österrbot. Zeitscher., 73.

Prescott G. W. and T. F. Andrews. 1955. A new Species of *Anabaenopsis* in a Kansas Lake with notes on Limnology. Hybrobiologia, VII, 1—2.

Rao C. B. 1953. On the distribution of algae in a group of six small ponds. Journ. Ecol., 41.

Ruttner F. 1952. Grundriss der Limnologie. 2. Aufl. Berlin.

Ruttner F 1954. Versuch der soziologischen Gliederung Kärntner Seen. Festschr. C. Aichinger. I. Wien.

Schwabe G. H. 1947. Blaualgen und Lebensraum, I. Acta Bot. Taiwanica, I, 1.

Schwabe G. H. 1960. Über den thermobionten Kosmopoliten *Mastigocladus laminosus* Cohn. Blaualgen und Lebensraum, V. Schweiz. Zeitschr. Hydrol. XXII, 2.

Singh R. N. 1955. Limnological relations of Indian waters with special reference to waterblooms. Verh. Intern. Ver. Limnol., XII.

Symoens J. J. 1956. Sur la formation de «fleurs d'eau» à Cyanophcées (*Anabaena flos-aquae*) dans le bassin nord du lac Tanganika. Bull. séanc. Ac. roy. sci colon., n. sér., 2, 3.

Thomasson K. 1956. Studies on South American Fresh-Water Plankton, 3. Plankton from Tierra del Fuega and Valdivia. Acta Horti Gotoburgensis, XIX, 6.
Thomasson K. 1960. Ett fall av tropisk vattenblomning. Bot. Notiser, 113, 2.
Wołoszyńska J. 1913. Phytoplankton einiger javanischer Seen mit Barücksichtigung des Sawa-Planktons. Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. mat.-nat., Ser. B., 1912.

Тартусский
государственный университет.

К. А. ГУСЕВА

РОЛЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМЕ И ФАКТОРЫ ИХ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ

В водохранилищах, сооруженных на больших равнинных реках европейской части СССР (Волга, Днепр, Дон), систематически происходит «цветение» воды, вызываемое массовым развитием синезеленых водорослей. Все эти водоемы мезотрофного или эвтрофного типа, и «цветение» воды, как принято считать, является одним из характерных признаков их типологии (Gessner, 1956).

В отличие от водохранилищ равнинных рек в искусственных водоемах олиготрофного типа, питающихся горными водами с большой мутностью и малым содержанием питательных веществ, «цветение» обычно не имеет места или выражено весьма слабо. Таковы водохранилища Кавказа — Храмское и Мингечаурское; в Средней Азии — Урто-Токойское или Кассанайское (Узбекская ССР), Тедженское, Ташкепринское (Туркменская ССР). Исключение составляют лишь водохранилища, питаемые горными водами, которые протекают через плодородные долины и обогащаются на своем пути биогенными веществами. Однако и в них «цветение» не достигает таких масштабов, как в водохранилищах равнинных рек (Потоцкая, 1957).

Далеко не всегда водохранилища, воды которых богаты питательными веществами, подвержены «цветению». Так, в Фархадском водохранилище (Таджикская ССР) до образования Кайрак-Кумского водохранилища «цветение» не отмечалось, хотя содержание биогенов в воде этого водоема не ниже, чем в Днепровском водохранилище. Причина этого — большая мутность вод Сыр-Дарьи, не способствующая массовому развитию синезеленых. «Цветение» может также подавляться, а иногда стимулироваться сбросными водами некоторых предприятий. Так, по данным С. Н. Уломского (1957), в Волчихинском водохранилище на р. Чусовой фитопланктон не развивается вследствие спуска в него вод металлургического завода. В то же время стоки коксохимической промышленности, по наблюдениям С. Д. Муравейского и В. Понизовской (1936), наоборот, способствовали «цветению» Магнитогорского водохранилища на р. Урале. Следовательно, для массового развития синезеленых необходимо прежде всего наличие в воде питательных веществ, обеспечивающих их развитие, при достаточной прозрачности воды и отсутствие токсических загрязнений.

Интенсивность «цветения» воды водохранилищ, расположенных на одной и той же реке, но в пределах различных географических зон, неодинакова. Из волжских водохранилищ в Рыбинском, расположенном севернее всех остальных, в зоне хвойных лесов, с наиболее окрашенными водами, «цветение» бывает менее бурным, чем в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, которые расположены соответственно в лесостепной и степной зонах и получают вóды поверхностного стока, более

обогащенные питательными веществами. Максимальная численность клеток синезеленых в Рыбинском водохранилище не превышает 80 тыс. в 1 мл, в Куйбышевском же (особенно в его больших заливах — Сускан-ском и Черемшанском) оно иногда доходит до 300 тыс.

По годам интенсивность «цветения» в одном и том же водохранилище может сильно колебаться. Особенно бурным оно бывает при наполнении водохранилища, когда под воду уходят пахотные земли и другие сельскохозяйственные угодья, отдающие наибольшее количество веществ, нужных для развития водорослей. В дальнейшем годовые колебания уровня в небольших водохранилищах, например в Учинском (Гусева, 1952), могут весьма отчетливо сказываться на интенсивности «цветения» во всем водоеме; в больших же водохранилищах влияние этих колебаний проявляется лишь в прибрежной зоне, где воды обогащаются питательными веществами — продуктами распада залитой растительности, развившейся на обсохших мелководьях в год, предшествовавший высокому стоянию воды. В центральном плёсе больших водохранилищ, например Рыбинского, высота уровня не влияет на развитие синезеленых водорослей (Гусева, 1958).

Сезонная динамика синезеленых в водохранилищах различных географических зон довольно сходна. Вегетировать они начинают с установлением летней стагнации. Как в Рыбинском, так и в Куйбышевском водохранилище они появляются в июне, но «цветение» отмечается начиная с июля, в последнем недели на 2 ранее, чем в первом, и прекращается осенью, с наступлением штормовой погоды. В Куйбышевском водохранилище обычно уже в сентябре наблюдаются довольно сильные ветры, в Рыбинском же иногда еще во второй половине сентября и даже в первой половине октября бывает довольно много штилевых дней. Поэтому, несмотря на то что Рыбинское водохранилище расположено севернее Куйбышевского, «цветение» воды в нем длится дольше (табл. 1). Максимум численности синезеленых в обоих водохранилищах приходится на август, но в Рыбинском он иногда сдвигается на сентябрь-октябрь.

Таблица 1

Сезонная динамика численности синезеленых водорослей (в кл./мл) Рыбинского (центральный плёс) и Куйбышевского (средняя численность по продольной оси) водохранилищ

Водохранилище	Год	Месяцы					
		V	VI	VII	VIII	IX	X
Рыбинское.	1956	0	24	5259	9793	7567	4679
	1957	0	1980	5946	11615	7740	3315
	1958	0	1120	7045	—	27401	30030
Куйбышевское.	1956	0	4812	2169	57590	1270	—
	1957	0	—	9250	35942	4811	—
	1958	0	2593	12651	27003	3911	—

Приведенный в табл. 1 ход сезонной динамики характерен для открытых плёсов водохранилищ. В защищенных заливах и заросших мелководьях отмечается несколько иная закономерность. Здесь сказывается влияние ряда местных факторов, и прежде всего степень изолированности биотопа от основного плёса. Так, в зарослевом биотопе Рыбинского водохранилища в районе Борка (против о. Хохотки) синезеленые начи-

нают интенсивно развиваться (в связи с более быстрым прогреванием вод мелководий) уже в мае, достигая максимума в июле, и почти совершенно исчезают в августе с разрастанием погруженной и полупогруженной высшей водной растительности (рис. 1). Влияние последней на развитие синезеленых водорослей сводится главным образом к конкуренции за свет и питательные вещества; в некоторых случаях имеют значение и продукты прижизненного выделения высшей водной растительности.

По продольной оси водохранилищ развитие синезеленых неодинаково и зависит не только от химизма вод его различных участков, но и от гидрологических условий, связанных с конфигурацией водоема (Приймаченко, 1960).

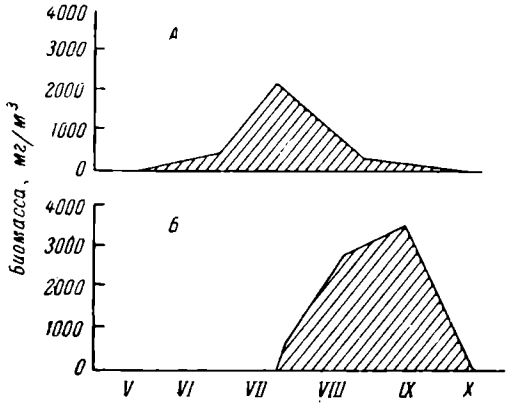


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище.

А — прибрежная зона (зарослевый биотоп в районе Борка); *Б* — центральный плёс.

Водохранилища, сооруженные на больших равнинных реках, вытянутые вдоль их русла, в верхних своих участках имеют основные черты реки. Здесь хорошо выражены течения, скорости которых по направлению к плотине снижаются до нуля. Соответственно со снижением скоростей течения нарастает численность синезеленых, что наблюдается на Иваньковском, Куйбышевском и других водохранилищах. Кривая продольного распределения водорослей здесь одновершинная. Но такое распределение синезеленых имеет место лишь в том случае, если выше данного водохранилища на той же реке нет второго или оно расположено на таком расстоянии, что сброшенный из него планктон до поступления во второе водохранилище успевает подвергнуться значительным качественным и количественным изменениям. Примерами водохранилищ, находящихся периодически под влиянием вышележащего, могут быть Горьковское и Угличское. В них наблюдается большая численность синезеленых не только в расширенных приплотинных, но и в верхних речных участках. Однако последняя постепенно падает в речной части водохранилища по направлению к плотине и вновь нарастает в озерном участке. В Горьковском водохранилище минимальная численность синезеленых отмечена в районе Юрьевца, а в Угличском — в районе Калязина (Приймаченко, 1960). Такая картина наблюдается в этих водохранилищах далеко не всегда и зависит от сброса вод вышележащих водохранилищ (в Горьковском водохранилище от работы Рыбинской, а в Угличском — Иваньковской ГЭС).

В Каховском водохранилище (Приймаченко, 1960) наибольшая численность синезеленых наблюдается в средней, расширенной, его части. Большие площади мелководий и сильно изрезанная береговая линия с длинными и узкими заливами этой части водохранилища создают благоприятные условия для бурного развития водорослей.

Рыбинское водохранилище в отличие от вышеупомянутых водохранилищ образовано не одной рекой. В него приносят свои воды Волга, Молога и Шексна. Асимметричное по своему строению Рыбинское водо-

хранилище имеет большой центральный плёс, ширина которого достигает 60 км. Это создает в нем простор для ветровых течений любого направления. Поэтому распределение синезеленых водорослей носит здесь пятнистый характер и зависит главным образом от силы, длительности и направления ветров.

Резко выражено и вертикальное распределение планктонных синезеленых водорослей. Присутствие в клетках типично планктонных форм этой группы газовых вакуолей обусловливают присущую этим водорослям способность концентрироваться в тихую теплую погоду в поверхностном слое воды. Суточный максимум численности синезеленых в этом слое при полном штиле был отмечен на Учинском водохранилище (Гусева, 1952) в ночные часы (в интервале от 2 до 3 час.). К этому времени они образовывали плотную пленку. С восходом солнца — лишь только появится слабый ветерок, вызывающий рябь воды, — пленка разрывается и скатывается в рыхлые шарики, которые по мере усиления ветра разбиваются, и к полудню от пленки ничего не остается. Такое скатывание пленки мы наблюдали на Учинском и Волгоградском водохранилищах, а С. М. Ляхов — на Кутулукском водохранилище (Куйбышевская область). Ветер является основным фактором, разрушающим пленку, которая образовалась на поверхности воды, но его отсутствие далеко не всегда способствует максимальной концентрации синезеленых в поверхностном слое. Для этого необходимо еще и отсутствие термического перемешивания верхних слоев, что возможно в том случае, когда температура воздуха и воды одинакова (Гусева, 1952). Такие явления были прослежены нами в течение ряда дней на мелководных участках Учинского водохранилища при абсолютном штиле.

Основные формы синезеленых, вызывающие «цветение» в водохранилищах равнинных рек, немногочисленны: их насчитывается не более 10—11. К ним относятся *Aphanizomenon flos-aquae*, составляющий основную массу синезеленых волжских водохранилищ, *Microcystis aeruginosa* в сопровождении *Coelosphaerium dubium*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Woronichinia Naegeliana*, несколько видов *Anabaena* (*A. spiroides*, *A. Scheremet'evi*, *A. flos-aquae* — как типичная, так и ее формы, *A. Lemmermannii*, *A. Hassalii*); в Учинском водохранилище «цветение» лишь однажды вызвала *Oscillatoria Agardhii*.

Как показали наблюдения на Рыбинском водохранилище, сезонная динамика видового состава синезеленых в его плесах и прибрежных мелководьях далеко не одинакова. На мелководьях весной первыми появляются виды *Anabaena*. В небольшом количестве их можно встретить уже в конце мая, максимум их численности бывает в июне—июле. В центральном плесе *Anabaena* появляется не ранее июля и развивается значительно слабее (рис. 2). *Aphanizomenon* вступает в вегетацию также сначала на мелководье, но его численность здесь ниже, чем в центральном плесе. *Microcystis* появляется в заметных количествах в плесе и на мелководье более или менее одновременно, но численность его на мелководье также ниже, чем в центре водохранилища. Отставание развития *Anabaena* в центральном плесе по сравнению с мелководной зоной объясняется рядом биологических факторов, на которых мы остановимся несколько позднее.

В первые годы наполнения водохранилища *Anabaena* также появляется в заметно большем количестве, чем в последующие годы. Это отмечено нами на Учинском, Волгоградском и ряде других водохранилищ.

Для массового развития в водоеме синезеленых необходимы, как было уже отмечено выше, два основных условия: 1) чтобы химизм воды

отвечал их требованиям и 2) чтобы водная среда обладала достаточной прозрачностью.

Потребность синезеленых в солевом питании мало чем отличается от потребностей остальных групп водорослей. Для них необходимы те же основные биогенные элементы, что и для любой растительной клетки — азот, фосфор и микроэлементы, из которых наибольшее значение имеет солевой азот (Gerloff a. Skoog, 1954, 1957). Хотя отсутствие связанного азота для форм, способных использовать молекулярный азот, не является

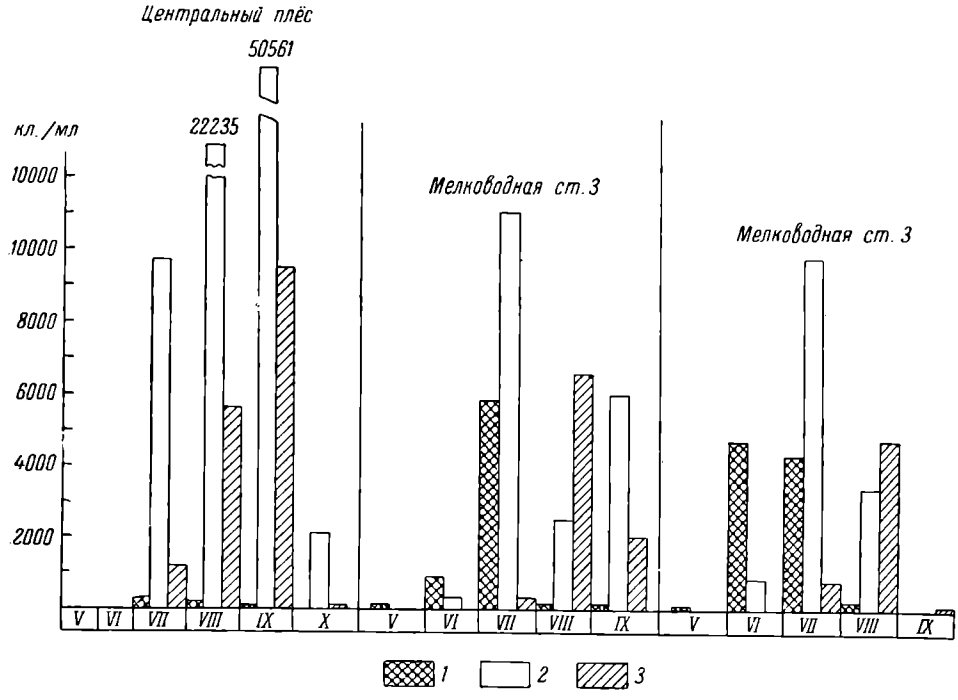


Рис. 2. Динамика видового состава массовых планктонных форм синезеленых водорослей в центральном плёсе и его зарослевых мелководьях.

1 — Anabaena; 2 — Aphanizomenon; 3 — Microcystis.

лимитирующим фактором, эти азотфиксаторы не отказываются от него, как показали наши наблюдения (Гусева, 1952), а также данные зарубежных исследователей (Magee a. Burris, 1954). Обе формы азота — нитратная и аммонийная — являются для синезеленых, как и для всех растений, приемлемыми формами азотного питания (Myers, 1951; Gerloff a. oth., 1952; Kratz a. Myers, 1955), но аммонийный азот потребляется ими раз в 10 быстрее, поэтому и нужен он в концентрациях, соответственно меньших. Абсолютные приросты биомассы этих водорослей при данных формах питания одни и те же (Гусева, 1952). Некоторые исследователи (Zobell, 1935; Gerloff a. oth., 1952; Myers, 1951; Hutchinson, 1957) считают, что при преобладании в воде аммонийного азота снижается pH среды; для синезеленых как организмов, предпочитающих щелочную реакцию, это малополезно. Следует напомнить, что еще в 1905 г. Д. Н. Прянишниковым (1945) было доказано (для высших растений), что аммонийное питание может сказываться отрицательно на жизнедеятельности растительного организма лишь при употреблении физиологически кислых солей.

Таблица 2

Содержание азота (мг/л) в водах водохранилищ европейской части СССР

Водохранилище	NO_3'	NH_4'	Наличие «цветения»	Литературный источник
Каховское	0—1.2	0.06—2.00	Есть.	Ролл и др., 1959.
Учинское	0—0.15	0.02—1.00	»	Гусева, 1952.
Симферопольское	До 0.7	0.05—0.20	»	Трифонов, 1957.
Иваньковское	0—0.45	0.02—1.56	»	Данные Института биологии внутренних вод.
Горьковское	0—0.1	10—0.79	»	
Рыбинское	0.01—0.30	0—0.6	»	
Днепровское	0.2—0.5	0—0.1	»	Гусинская, 1938.
Фархадское	0.14—0.2	0.05—0.10	»	Драчев, 1956.
Ольховское	0—0.2	0	Нет.	Шкорбатов и др., 1936.
Мингечаурское	0.004—0.04	0	»	Журавлев, 1954.

Лабораторные опыты, проведенные с культурами *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena Lemmermannii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia Naegaeliana* показали, что максимальный прирост при незначительном титре клеток был отмечен при 0.6 мг/л N в форме NO_3'. *Oscillatoria Agardhii* требует значительно больших доз азота — 2.0 мг/л. Эта последняя форма экологически резко отличается от типичных планктонных. У бентосных форм потребность в азоте также значительно выше.

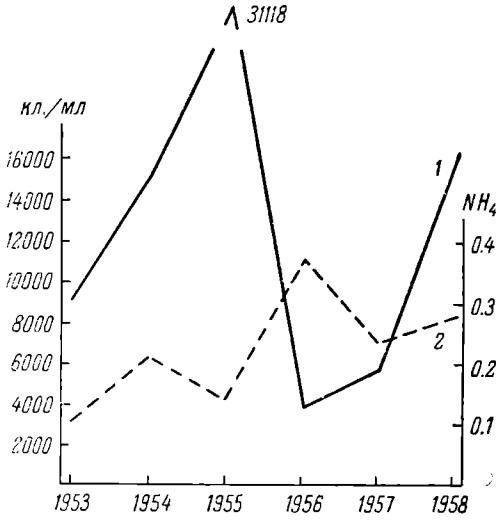


Рис. 3. Соотношение между численностью синезеленых водорослей в поверхностном (0—2 м) слое воды центрального плёса Рыбинского водохранилища и содержанием в нем азота.

1 — количество клеток в 1 мл; *2* — содержание NH_4' (в мг N/л).

Джерлофф и Скуг (Gerloff a. Skoog, 1957) считают азот лимитирующим фактором в жизни синезеленых. Из табл. 2 видно, что в большинстве указанных в ней водохранилищ, подверженных «цветению», содержится достаточное количество азота и, наоборот, в тех, где имеются лишь его следы, этого процесса не наблюдается. Однако в Фархадском водохранилище, несмотря на достаточное количество азота, «цветения» все же не бывает. Этот факт свидетельствует о том, что при всем значении азота в жизни любой клетки для его успешного использования необходимы дополнительные факторы.

В водах равнинных водохранилищ европейской части СССР в большинстве случаев преобладает солевой азот в аммонийной форме.

В момент максимального развития синезеленых в глубоководной части водохранилищ концентрация азота иногда увеличивается за счет частичного отмирания водорослей, как это видно на примере Рыбинского водо-

1963
АН СССР
Ин-т биологии внутренних вод
БИБЛИОТЕКА

Таблица 3

Численность синезеленых водорослей и содержание $HN_4^{\cdot}$ в поверхностной воде Рыбинского водохранилища

Месяц	1953 г.		1954 г.		1955 г.		1956 г.		1957 г.		1958 г.	
	N (мг/л)	кл./мл	N (мг/л)	кл. мл	N (мг/л)	кл. мл	N (мг/л)	кл./мл	N (мг/л)	кл. мл	N (мг/л)	кл. мл
Июнь	0.08	0	0.20	175	0.05	852	0.13	7	0.23	3601	0.30	2962
Июль	0.04	23984	0.25	2495	0.11	11524	0.20	2004	0.31	9218	0.30	13524
Август	—	—	0.24	21727	0.38	61870	0.25	5112	0.37	4663	0.17	22901
Сентябрь	0.28	10484	0.40	12639	0.17	77416	0.65	1394	0.12	8611	0.30	22591
Октябрь	0.03	1788	0.14	40898	0.02	3932	0.53	10870	0.20	2485	0.37	21617
Среднее	0.10	9064	0.24	15586	0.14	31118	0.35	3877	0.24	5715	0.28	16718

хранилища. В некоторых же случаях отмечается, наоборот, понижение его содержания, но и в эти периоды концентрация азота здесь редко бывает меньше необходимой для оптимального развития синезеленых. Следовательно, азот в Рыбинском водохранилище не является фактором первого минимума (табл. 3).

Поскольку в Рыбинском водохранилище азота преимущественно бывает больше, чем требуется для синезеленых, здесь нет и строгой корреляции по месяцам между наличием азота и численностью водорослей (рис. 3).

Молекулы хлорофилла и фикоциана содержат азот, поэтому присутствие повышенных доз азота усиливает пигментацию клеток синезеленых водорослей (Gerloff a. oth., 1952; Demeter, 1956; Kingsbury, 1956). Интенсивность пигментации может, таким образом, до некоторой степени характеризовать состояние азотного питания синезеленых в водоеме (при условии, если водоросли не подвергаются влиянию избыточной освещенности).

Некоторые синезеленые, как известно, способны восполнять недостаточность солевого азота молекулярным. Из планктонных синезеленых, участвующих в «цветении» наших равнинных водохранилищ, к азотфиксации способны различные виды *Anabaena*, которые в фитопланктоне открытых плёсов играют второстепенную роль (рис. 2). Несколько большее значение имеют азотфиксирующие формы в богатых органическим веществом заливах, заросших и защищенных мелководьях. Здесь кривая численности синезеленых идет параллельно кривой изменения концентрации азота (рис. 4). В центральном плёсе численность *Anabaena* достигает заметных величин лишь в годы наполнения водохранилища.

Anabaena, *Scenedesmus* и *Asterionella* на искусственной среде Успенского с добавлением азота в несколько меньшей концентрации, чем требуется для их максимального развития, вносилось различное количество аспарагина (табл. 4). На *Anabaena* добавка аспарагина в концентрации 0.1 мг/л оказала явно положительное действие, *Scenedesmus* на внесенные дозы не прореагировал, а для *Asterionella* доза 0.1 мг/л была даже токсической.

Содержание азота в клетках синезеленых равно 7—9%, тогда как у диатомовых 1.5—3% и даже у зеленых 2—8% сухого веса (Гусева, 1952). Это также заставляет предполагать, что синезеленые водоросли лучше, чем зеленые, могут использовать азотные резервы водоема.

Таблица 4

Развитие *Anabaena*, *Scenedesmus* и *Asterionella* при добавках аспарагина

Концентрация аспарагина (мг/л)	Число клеток в 1 см³		
	Anabaena	*Scenedesmus*	*Asterionella*
0	1998	155	158
0.01	3626	149	154
0.1	4865	158	90
1.0	4304	156	77

Примечание. К культуре с *Anabaena* добавлено 0.4, с *Scenedesmus* — 5.0, *Asterionella* — 0.2 мг/л аспарагина.

Фосфор важен для жизни любой клетки не менее, чем азот, так как он входит в состав нуклеопротеидов клеточного ядра. Клетки синезеленых содержат не меньше, а даже несколько больше фосфора, чем диатомовые и зеленые. У пресноводных синезеленых содержание фосфора составляет около 0.5% (на сухой вес), у обитающих в солоноватых водах его содержание несколько выше, но не более 1% на сухой вес.

Содержание фосфора в клетках различных групп водорослей колеблется в очень небольших пределах: от 0.2% (у диатомовых) до 0.5% сухого веса (у синезеленых), тогда как содержание азота колеблется в соответствующих группах в пределах 2—9% сухого веса. Следовательно, в клетке синезеленых фосфора в 18 раз, а у диатомовых в 10 раз меньше, чем азота.

Многие исследователи придают большое значение фосфору как фактору развития фитопланктона (Atkins, 1926; Joshimura, 1932; Persall, 1932; Mortimer, 1939; Кузнецов, 1934; и др.), рассматривая его как один из основных элементов, влияющих на развитие водорослей и смену их форм в водоеме.

Экспериментально установить, какие дозы фосфора необходимы для наилучшего развития синезеленых, значительно сложнее, чем определить аналогичные дозы азота, так как активность фосфора зависит от pH среды.

При выращивании планктонных синезеленых на среде Успенского с добавками различных доз KH_2PO_4 максимальные приросты *Aphanizomenon flos-aquae* достигались в наших опытах при 0.26 мг/л фосфора. Примерно такую же концентрацию (0.25 мг/л) установили Джерлофф и Скуг (Gerloff a. Scoog, 1957) для *Microcystis aeruginosa*. Начиная с этой концентрации и до конечной — 1.2 мг/л, взятой ими в опыте, прироста биомассы водоросли не наблюдалось. Содержание же фосфора в клетке нарастало соответственно внесенной концентрации в среднем до 0.46% на сухой вес, но накопления фосфора свыше этой величины не отмечалось. Примерно такое же содержание фосфора обнаружили Бердж и Джадей (Birge a. Juday, 1922) и мы (Гусева, 1952) в клетках пресноводных планктонных синезеленых, взятых из природных водоемов. По-видимому, 0.5% фосфора на сухой вес — для синезеленых предел, более которого клетка не может его содержать. Из этого количества половина передается

при делении дочерней клетке, а остальная используется на дальнейшее нарастание биомассы. Нам приходилось наблюдать «цветение», вызванное синезелеными при отсутствии или следах солевого фосфора. Возможно, в эти моменты и расходуется накопленный фосфор.

В поверхностных водах волжских водохранилищ неорганического фосфора в период вегетации содержится максимально сотые доли миллиграмма в 1 л, в отдельных случаях он практически не обнаружен:

Водохранилище	Количество фосфора (мг/л)
Учинское	0—0.017
Рыбинское	0—0.025
Иваньковское	0—0.015
Горьковское	0.018—0.310

Строгой корреляции между численностью синезеленых и содержанием фосфора в верхних слоях воды Рыбинского водохранилища заметить не удалось. Их вегетация здесь отмечена при концентрации фосфора от 0.002 до 0.1 мг/л. На Учинском водохранилище пик развития *Microcystis*, *Anabaena* и *Aphanizomenon* в большинстве случаев приходился на период снижения содержания солевого фосфора, примерно до концентрации 0.006—0.001 мг/л (Гусева, 1952). Это снижение содержания фосфора может происходить не только за счет потребления его водорослями, но и в результате выпадения при подщелачивании среды вследствие интенсивного фотосинтеза.

Чем же можно объяснить такое расхождение данных, полученных в лаборатории и в природе при установлении доз фосфора, необходимых для максимального развития синезеленых? Во-первых, нужно учесть, что активность фосфора изменяется от pH и наличия органических веществ в среде; во-вторых, важна не столько концентрация фосфора в среде, сколько соотношение в ней азота и фосфора. Это отметили Джерлофф и Скуг (Gerloff a. Skoog, 1957).

В Рыбинском водохранилище колебания этих соотношений довольно велики:

	Количество водорослей (мг/л)	N : P
1953 г.	4029	13 : 1
1954 г.	15586	42 : 1
1955 г.	31018	20 : 1
1956 г.	3874	11 : 1

Наиболее интенсивное развитие синезеленых отмечено при соотношении N : P=20 : 1. Вероятно, это наиболее благоприятное соотношение, так как оно близко к максимальному внутриклеточному, полученному при химических анализах. Зависимость продуктивности водоема от соотношений азота и фосфора в его воде подтверждается и опытами по удобрению прудов (Винберг, 1953; Гапоненко, 1955, 1958; Кищенко и Соколова, 1958; Жадин, 1959, и др.), показавшими, что при внесении в подопытные водоемы азотного и фосфорного удобрения порознь никогда не получаются такие эффективные результаты, какие удается достигнуть при одновременном их внесении в определенных соотношениях.

В природных водах фосфор присутствует не только в виде минерального соединения, но и в форме ряда растворимых и нерастворимых органических комплексов.

Возможность использования синезелеными органических соединений фосфора не изучалась, но на морских, диатомовых и перидиниевых это

показала Ю. Г. Кабанова (1958), а на *Scenedesmus* — Роде (Rhode, 1948). Установлено, что органический фосфор поступает в клетку медленнее неорганического, но некоторые водоросли (перидинеи) при питании органическим фосфором дают лучший прирост. Это объясняется действием в данном соединении не столько фосфора, сколько, может быть, его органического компонента.

Утилизация органического фосфора водорослями происходит в водоеме, вероятно, при действии каких-то ферментов типа фосфатазы высших растений (Ратнер и Симонова, 1955). Стайнер (Steiner, 1958), наблюдая быстрый энзиматический распад органического фосфора при отмирании фитопланктона, установил, какие именно фосфатазы при этом поступают из клетки в воду.

Органические соединения фосфора в водоеме очень разнообразны; какие из них могут быть использованы водорослями — далеко еще не изучено. Как правило, общего фосфора в водоеме больше, чем неорганического. По литературным данным, содержание в воде растворимого фосфора в форме фосфата не более 10%, остальное приходится главным образом на органические его соединения. При «цветении», вызванном синезелеными, наблюдалось очень резкое увеличение содержания общего фосфора, вероятно, появившегося в результате отмирания и распада водорослей.

Фосфор важен для растительной клетки не только как элемент, используемый непосредственно на ее построение, но и как регулятор реакции внутриклеточной и окружающей среды, что для синезеленых особенно важно. Кроме того, фосфор очень легко образует стойкие соединения с железом и тем самым предохраняет организмы от отравления при избыточном накоплении железа в клетке.

Потребность в железе планктонных синезеленых очень невелика. Это вполне понятно, поскольку синезеленые приспособлены к обитанию в нейтральных и слабощелочных водах, в которых активность железа резко понижена. В опытах с добавлением различных концентраций железа в питательную среду Успенского с pH 7.3—7.6 наилучший рост *Anabaena* и *Aphanizomenon* наблюдался при 0.1 мг/л железа. Примерно при таких же концентрациях железа синезеленые наблюдались и в Учинском водохранилище. При увеличении содержания железа более 0.1 мг/л численность их снижается (Гусева, 1952).

В поверхностном слое воды Рыбинского водохранилища железа заметно больше, чем в Учинском: если в последнем его редко бывает 0.2 мг/л, то в Рыбинском обычно более 0.1 и максимально 0.8 мг/л. Но воды Рыбинского водохранилища, более окрашенные, содержат значительные количества органических веществ, с которыми железо образует стойкие комплексные соединения, малодоступные для водорослей. Поэтому эти высокие концентрации железа не могут оказывать угнетающего действия на развитие синезеленых. По этой же причине нам не удалось уловить строгой корреляции численности синезеленых с концентрацией железа в поверхностной воде Рыбинского водохранилища, которая в Учинском водохранилище выражена очень четко.

Джерлофф и Скуг (Gerloff a. Scoog, 1957) показали, что при внесении в среду 0.1 мг/л железа его накапливается в клетке *Microcystis* раза в 2 больше, чем в контроле. Сухой же вес клетки за 14 дней нарастал по сравнению с контролем очень незначительно. На основании полученных данных, автор выражает сомнение в том, что железо может быть лимитирующим фактором для синезеленых.

Наши опыты, как было показано выше, также подтвердили, что потребность синезеленых в железе очень невелика, но это не значит, что оно им абсолютно не нужно. Роль железа в жизни растительной клетки не выяснена, но бесспорно, что для хлорофиллсодержащего организма оно необходимо. Есть основание предполагать, что, не входя в состав хлорофилла, оно необходимо для его образования как катализатор.

Кроме фосфора и органического вещества, регулятором активности железа является и марганец, способствующий переходу закисного железа в окисное и обратно.

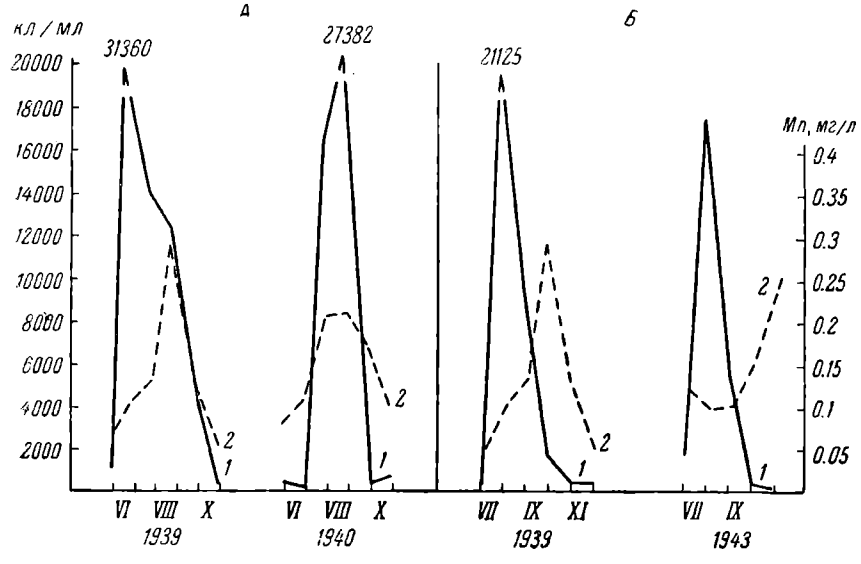


Рис. 5. Численность клеток *Microcystis* (*А*) и *Aphanizomenon* (*Б*) и концентрация марганца в воде Учинского водохранилища.

1 — численность водорослей (в кл./мл); *2* — содержание марганца (в мг/л).

Марганец, внесенный в концентрации 0.001 мг/л в питательную среду с pH 7.3—7.6, стимулирует развитие *Aphanizomenon* (Гусева, 1952), а доза 0.1 мг/л и выше явно его задерживает. Однако при более высоком pH *Aphanizomenon* может выдерживать значительно более высокие концентрации марганца. Так, в Учинском водохранилище мы наблюдали «цветение», вызванное развитием *Aphanizomenon* при содержании в воде 0.2—0.3 мг/л марганца, когда pH поднималось до 8.0 и выше. Однако в большинстве случаев и в природе дозы более 0.1 мг/л действуют на синезеленые водоросли отрицательно.

В клетках *Aphanizomenon*, взятых из Учинского водохранилища, содержание марганца составляло 0.006—0.008%, у *Microcystis aeruginosa* — 0.046%. По-видимому, эта последняя цифра завышена и является результатом адсорбции марганца слизью, окружающей клетки *Microcystis*. Эта слизь, вероятно, предохраняет клетку от отравления марганцем. Поэтому эта водоросль более стойка к марганцу, и очень часто максимум развития *Microcystis* может даже совпадать с пиком концентраций марганца, тогда как у *Aphanizomenon* он совпадает с минимумом (рис. 5).

В природных водах и в клетках водорослей марганца бывает обычно несколько меньше, чем железа (Gerloff a. Scoog, 1957). Как показали опыты тех же авторов с *Microcystis*, если марганца больше,чем железа,

то его токсичность возрастает. В то же время ядовитое действие марганца ослабляется кальцием, роль которого, вероятно, сводится к регуляции pH. Аналогична роль кальция и в активности железа. Положительное действие кальция на развитие синезеленых водорослей отмечалось и рядом других авторов (Allen a. Arnon, 1955; Piacco, 1956; Fogg, 1956, и др.). Фогг и Аллен считали, что этот элемент необходим для роста *Anabaena cylindrica* при азотном питании как в связанной, так и в молекулярной форме. Внесение кальция одновременно с фосфором улучшает развитие синезеленых на рисовых полях (Piacco, 1956). Это же отмечено и при удобрении рыбоводных прудов. Все сказанное подтверждает, что кальций синезеленым нужен для поддержания определенной щелочности среды, что весьма важно для данной группы водорослей. Необходимо также отметить, что кальций важен для синезеленых, как и для всех остальных водорослей, и как фактор фотосинтеза, поскольку он входит в состав $CaCO^3$, регулирующего карбонатное равновесие.

Из элементов, необходимых для синезеленых, следует упомянуть еще о натрии, калии и магнии.

Необходимость натрия для синезеленых установили Эмерсон и Левис (Emerson a. Lewis, 1942) и Аллен (Allen, 1952). Роль этого элемента в метаболизме синезеленых еще не ясна, но установлено, что дефицит его в среде снижает содержание фикоциана в клетках *A. cylindrica* (Allen, 1952), однако на хлорофилле его недостаток не отражается. Аллен и Арнон (Allen a. Arnon, 1955) считают, что потребность в натрии характерна для группы синезеленых водорослей. Азотфиксирующим формам он необходим при использовании молекулярного азота для нормального образования нитрита натрия.

Специальных исследований роли калия и магния в жизни синезеленых не проводилось. Значение этих элементов для водорослей, вероятно, таково же, как и для любой растительной клетки (Гусева, 1961).

Из микроэлементов для синезеленых необходимы прежде всего кобальт и молибден.

В 1954 г. Хольм-Хансен и др. (Holm-Hansen a. oth., 1954) экспериментально показали, что кобальт необходим для синезеленых и не может быть заменен другим микроэлементом. Позднее О. И. Феоктистова (1961) установила максимальные дозы кобальта для синезеленых. Из планктонных синезеленых *Aphanizomenon* оказался более требовательным к этому элементу и наилучшее его развитие наблюдалось при 0.1 γ/л кобальта. Для *Coelosphaerium dubium* и *Anabaena spiroides* его требуется в 10 раз меньше — 0.01 γ/л.

Кобальт нужен синезеленым не только как стимулятор роста, он необходим им и для синтеза витамина B_{12}, в состав молекулы которого он входит. По данным О. И. Феоктистовой (1961), для осуществления этого процесса водорослям достаточно даже следов кобальта. В водах волжских водохранилищ (Иваньковском и Рыбинском) кобальта для синтеза витамина B_{12} синезелеными вполне достаточно.

Молибден необходим при фиксации свободного азота лишь тем синезеленым, которые обладают этой способностью (Bortels, 1940; Allen a. Arnon, 1955; Wolfe, 1954). По данным Вольф, наилучшее развитие их в условиях опыта было получено при 0.0001 мг/л молибдена, который не может быть заменен ванадием (Allen a. Arnon, 1955). При отсутствии азота молибден не оказывает влияния на развитие водорослей, но присутствие его способствует более эффективной ассимиляции этого биогена (Wolfe, 1954). По-видимому, в клетке синезеленых молибден имеет отно-

шение к энзимам, регулирующим неорганический метаболизм азота (Fogg, 1956).

Из других микроэлементов прослежено лишь действие б о р а на *Nostoc muscorum* (Eyster, 1952). При соблюдении всех предосторожностей, предупреждающих попадание бора в среду вместе с реактивами и посудой, его отсутствие снижало интенсивность развития *N. muscorum*, а также содержание в нем хлорофилла. Механизм действия бора у синезеленых, вероятно, сводится к образованию комплексных бор-органических соединений, направляющих окислительно-восстановительные процессы в сторону преобладания последних.

Кроме солевого питания, синезеленые водоросли нуждаются, вероятно, и в готовых органических соединениях. Еще в 1932 г. Пирселл (Pearsall, 1932) обратил внимание на корреляцию численности синезеленых с содержанием органического вещества в озерах Англии. Позднее Ганапати (Ganapathi, 1940) отметил, что легкоокисляющиеся органические соединения и альбуминоидный азот способствуют развитию *Microcystis*. В опытах с добавлением к среде 1% глюкозы и сахарозы Кратц и Майерс (Kratz a. Myers, 1955) получили прирост *Nostoc muscorum*, в 2 раза больший, чем без этих органических веществ. В наших опытах с *Anabaena Lemmermannii*, *Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa* (Гусева, 1952) добавление глюкозы также увеличивало прирост. Аналогичные явления наблюдались и при внесении в культуру аспарагина, но только при выращивании этих водорослей на свету (табл. 7).

Таблица 5

Развитие *Coelosphaerium dubium* на среде Чу № 10 с глюкозой на свету и в темноте

Условие опыта	Глюкоза (мг/л)	Количество клеток (тыс./мл)
На свету.	0.0	9.3
	0.1	16.4
	0.2	15.5
В темноте.	0.1	8.0

Неспособность синезеленых к гетеротрофному питанию установили Фогг (Fogg, 1953) у *Anabaena cylindrica*, Кратц и Майерс (Kratz a. Myers, 1955) у *Nostoc muscorum*. Некоторые авторы (Allison a. oth., 1937; Allen, 1952), наоборот, отмечали гетеротрофию у ряда синезеленых, но в большинстве наблюдавшихся случаев водоросли в темноте не размножались, а лишь сохраняли пигментацию клеток, что не может быть достаточно убедительным доказательством гетеротрофности. Однако вполне допустимо, что среди представителей группы водорослей существуют виды, приспособленные к темновому обмену (табл. 5).

В водохранилищах синезеленые всегда развиваются лучше в заливах, чем в открытых плёсах. Это объясняется не только тем, что в заливах водоросли защищены от воздействия ветра, но и накоплением в этих местах водохранилища продуктов распада высшей водной растительности, которые частично, возможно, используются водорослями.

В открытом плёсе водохранилищ в период «цветения», вызванного синезелеными, очень часто наблюдается падение величины окисляемости, а при отмирании водорослей — новое повышение ее (Гусева, 1937). Уменьшение окисляемости может происходить как за счет окисления и осаждения ряда органических веществ, так и за счет частичного их использования синезелеными.

О роли органических соединений в жизни синезеленых свидетельствует и тот факт, что в условиях лабораторных экспериментов на неорганических средах пока не удавалось получить такого быстрого развития

планктонных форм, с каким приходится часто сталкиваться в природе.

Достаточное количество биогенов в водной среде еще не гарантирует интенсивного развития синезеленых в водоеме. Так, в Фархадском водохранилище при химизме вод, обеспечивающем подходящие условия развития синезеленых, «цветение» все же не происходит из-за высокой мутности. Г. И. Долгов (1941) наблюдал прекращение «цветения» в Нижнетагильском водохранилище на р. Урале в связи со сбросом глинистых вод после установки там драг. Гриффит (Griffith, 1955) отметил, что на синезеленые водоросли мутность вод оз. Мичиган действует отрицательно. Слабое развитие этих водорослей в реках и речной части водохранилищ и массовое их появление в предплотинном расширенном участке последних, где скорости течения ничтожные, а также увеличение численности синезеленых в годы с преобладающим числом штилевых дней (Гусева, 1958) — все это указывает на существенное значение мутности воды для вегетации синезеленых. Поэтому и их появление в водохранилищах приурочено к периоду летней стагнации, а прекращение «цветения» — к наступлению осенней гомотермии (рис. 6).

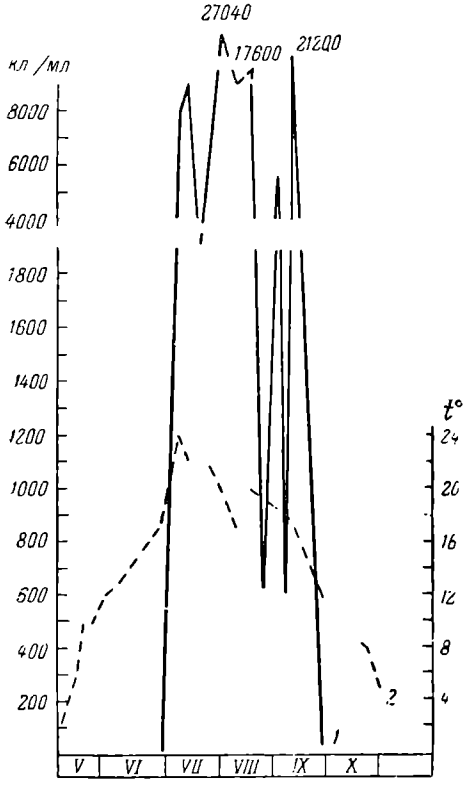


Рис. 6. Соотношение между численностью *Aphanizomenon* и температурой воды. Учинское водохранилище (1944 г.).

1 — численность водорослей (в кл./мл); *2* — температура (в ° С).

Действие на водоросли взвешенных частиц, поступивших в толщу водных масс при то́ковых, ветровых и термических передвижениях, производящих взмучивание иловых отложений, может быть троякое: 1) механическое, нарушающее при трении целостность клетки; 2) химическое (поскольку эти частицы несут химические вещества, способные изменять состав водных масс); 3) физическое, изменяющее проникновение света, в результате чего нарушается фотосинтез.

Физическое действие мутности имеет наибольшее значение, поскольку связано с потребностью водорослей в свете. С увеличением мутности снижается прозрачность воды, что не может не отражаться на фотосинтезе.

Планктонные синезеленые водоросли обладают исключительной способностью концентрироваться в тихую погоду в самом верхнем слое водоема, что, возможно, объясняется не только присутствием газовых вакуолей в их клетках, но и повышенной потребностью в свете. Наблюдения, проведенные на Учинском водохранилище, показали, что начало вегетации синезеленых совпадает с максимальной продолжительностью дня, а наибольшая численность их приходится на наиболее теплый период. Очевидно, стимулирует их развитие не только свет, а в значительной степени и температура (рис. 6, 7). По экспериментальным данным О. И. Феоктистовой (1959), с увеличением длины светового дня возрастает числен-

ность синезеленых. Максимум их отмечен при 16-часовом освещении. И. Л. Пырина (1959) в опытах при постоянной температуре и естественном освещении показала, что максимум фотосинтеза приходится на наибольшую освещенность, совпадающую с наибольшей продолжительностью дня. Однако позднее, исследуя интенсивность фотосинтеза фитопланктона волжских водохранилищ, ей не удалось обнаружить повышенной фотосинтетической способности у синезеленых по сравнению с остальными компонентами планктона (см. настоящий сборник). Литературных данных по учету световой потребности синезеленых очень мало. В лабораторных условиях наилучшее развитие *Anabaena cylindrica* достигалось при 16 000 лк (Allen, 1952). В наших опытах максимальный прирост *Coelosphaerium dubium* отмечен при 18 000 лк. При перемешивании водных масс синезеленые увлекаются током воды в глубь водоема и их фотосинтез резко ослабевает соответственно мутности и цветности воды. Опыты Н. В. Трухина (1960) показали, что уже на второй день после затенения культуры синезеленых они теряют способность к фотосинтезу на 50%.

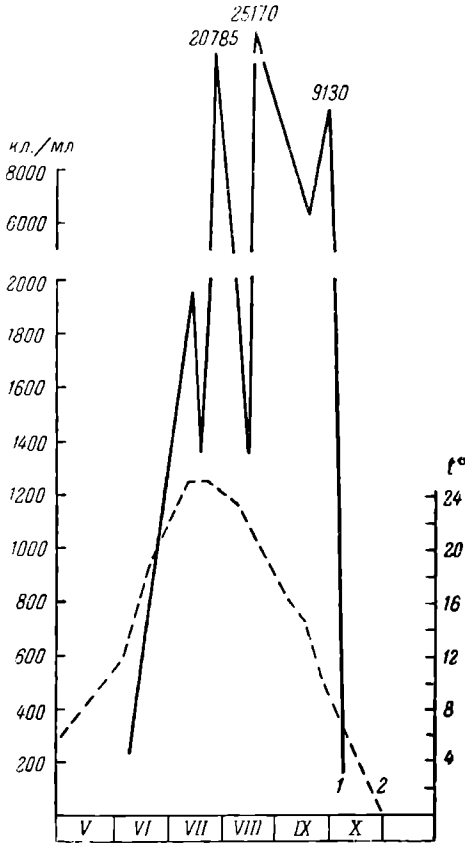


Рис. 7. Соотношение между численностью *Microcystis* и температурой воды. Учинское водохранилище (1941 г.).

1 — численность водорослей (в кл./мл); *2* — температура (в ° С).

Значение мутности как химического фактора, вызывающего изменение состава водных масс, а следовательно, косвенно отражающегося на развитии водорослей, не вызывает сомнения. Взвешенные частицы, поднявшиеся со дна водоема, несут, кроме органического вещества, азот, фосфор, железо и другие элементы в форме минеральных или органо-комплексных соединений.

Механическое действие мутности в природе неотделимо от действия тока водных масс, который может оказывать влияние на водоросли даже без взвешенных частиц. Так, в реке и речных участках водохранилищ колонии *Microcystis aeruginosa*, как правило, более мелкие, чем в озерных.

Из физических факторов, влияющих на развитие синезеленых, весьма существенным является также и т е м п е р а т у р а, но амплитуда температур, в которых протекает их вегетация, чрезвычайно растянута. Синезеленые встречаются как в Заполярье, так и в горячих источниках. Наиболее термофильны почвенные и эпифитные формы. Для массовых планктонных форм наших водохранилищ наиболее благоприятна температура от 20 до 30—33° С. Однако в американских озерах наблюдалось развитие *Aphanizomenon* подо льдом и даже вмерзание в него. Аналогичные явления мы наблюдали и у *Microcystis aeruginosa*. После оттаивания льда, принесенного в лабораторию, *Microcystis* не теряет своей жизнеспособности.

Как видно из рис. 6 и 7, развитие *Aphanizomenon* и *Microcystis* приходится в Учинском водохранилище на период с наиболее высокой температурой поверхностного слоя воды. Подобные явления наблюдались и на больших равнинных водохранилищах.

Фогг (Fogg, 1956) считает, что температура воды в природных условиях — фактор малоустойчивый, зависящий от интенсивности освещения.

С изменением температуры изменяется содержание свободной углекислоты в воде, что отражается на ее pH. В равнинных водохранилищах максимум развития планктонных синезеленых при одном и том же освещении отмечен при pH 7.0—9.0 (Трухин, 1960). *Anabaena flos-aquae* и *A. Scheremetjevi* дают максимум при pH 7.0—7.5, наиболее щелочной среды требует *Microcystis* — pH 9.0. Такая требовательность к величине pH хорошо согласуется с сезонной динамикой этих форм. *Anabaena*, как было уже отмечено, появляется в водоеме первой, когда воды только начинают прогреваться и содержат еще свободную углекислоту, что обусловливает нейтральную их реакцию. *Microcystis* начинает вегетировать позднее всех синезеленых, когда свободной углекислоты в воде уже нет и она становится резкощелочной.

Массовое развитие синезеленых в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР в последнее время привлекает особое внимание санитарных, а также некоторых проектных и хозяйственных организаций.

Не останавливаясь на вопросе о токсичности синезеленых, поскольку этому вопросу посвящены специальные статьи, публикуемые в настоящем сборнике, мы постараемся осветить другие отрицательные, а также положительные стороны процесса «цветения», связанные с жизнью водоема и его использованием.

В комплексе народнохозяйственных задач, решаемых при создании водохранилищ на больших и малых реках, немаловажным является водоснабжение городов и других населенных пунктов, расположенных на их берегах. Повышенное содержание фитопланктона в воде, подаваемой на очистные сооружения централизованного водоснабжения, вызывает забивание фильтров. В таких случаях для подавления чрезмерного развития синезеленых иногда прибегают к химическим средствам борьбы. Однако, поскольку последние изучены еще недостаточно и действие их не может быть строго ограниченным, нет полной гарантии того, что одновременно с синезелеными водорослями не будут уничтожены и полезные организмы. Поэтому должны применяться иные меры борьбы.

Чтобы избавиться от поступления большого количества синезеленых на очистные сооружения, можно, используя их способность всплывать, применять донный водозабор из водоема; отстойники на очистных сооружениях необходимо освещать, а образовавшуюся в отстойниках пленку синезеленых при помощи соответствующих приспособлений удалять.

В Англии для улавливания планктона на водопроводах пользуются специальными сетками. Аналогичные сетки конструируются на Московском водопроводе.

Систематической порчи вкусовых качеств воды при ее «цветении», вызванном синезелеными водорослями, в практике централизованного водоснабжения в условиях средней полосы европейской части СССР не отмечено. Для небольших населенных пунктов, не имеющих централизованного водоснабжения, можно рекомендовать грунтовое водопользование или устройство прудов, питающихся водой водохранилищ, с биофильтрами из водных растений по пути подачи в него воды.

Наиболее неприятное явление при «цветении» воды, вызванное синезелеными, — их отмирание и бурный распад плотных поверхностных

пленок с образованием неприятных запахов в местах нагона. Период максимального скопления синезеленых особенно в центральных плёсах, бывает обычно очень непродолжительным. Интенсивность запаха можно снизить применением аэрации воды. Аэрирование можно рекомендовать и как профилактическую меру борьбы с «цветением» в местах систематического ветрового нагона синезеленых.

Чрезмерное развитие синезеленых в первые годы наполнения небольших водохранилищ можно значительно сократить, если с культурных земель, уходящих под воду, хотя бы частично снимать верхний слой почвы, а зону мелководий заселять хозяйственно ценными растениями. При этом сократилась бы и площадь мелководий.

Массовое развитие синезеленых обычно сопровождается падением численности зоопланктона. Эта депрессия объясняется не непосредственным угнетающим действием синезеленых на зоопланктон, а главным образом спадом развития бактерий. Подтверждением этого предположения может служить часто наблюдаемое перемещение зоопланктеров в период «цветения» синезелеными из поверхностных слоев воды, где они испытывают недостаток в бактериальном корме, в более глубокие. При размножении синезеленых численность бактерий в водоеме обычно снижается, при гибели водорослей, наоборот, быстро возрастает. Кривая численности зоопланктеров-фильтраторов, питающихся главным образом бактериями, следует за кривой численности последних. В водоеме в один и тот же вегетационный период можно наблюдать различные соотношения этих 3 величин (численности синезеленых, бактерий и зоопланктеров) в зависимости от темпа нарастания численности и отмирания синезеленых (Гусева, 1952). Частичная гибель некоторых зоопланктеров за счет прижизненно выделяемых синезелеными веществ и продуктов их распада возможна, но это может иметь лишь побочное значение, что подтверждают экспериментальные данные, полученные Н. Н. Смирновым и О. И. Феоктистовой (публикуются в настоящем сборнике).

Угнетение бактерий при нарастании численности синезеленых некоторые исследователи (Разумов, 1948; Mencl, 1956; Гасилина, 1961, и др.) объясняли действием антибиотических веществ, выделяемых водорослями. Но если эти вещества и существуют у синезеленых, все же решающая роль принадлежит пищевой конкуренции; поскольку биомасса водорослей в водоеме во много раз больше бактериальной, то они способны быстрее использовать легко усваиваемые органические вещества водоема (Гусева, 1951). Кроме того, синезеленые в одном и том же водоеме появляются из года в год, а состав микрофлоры (главным образом сапрофитов) остается в нем более или менее стабильным. Поэтому трудно себе представить, чтобы бактерии не смогли адаптироваться к этим антибиотическим веществам. Работы Л. И. Рубенчика и соавторов (см. настоящий сборник), показавшие, что характер взаимосвязи *Anabaena* с различными бактериями может быть весьма различным, также подтверждают правильность наших предположений.

Одновременно со снижением численности бактерий в период вспышки массового размножения синезеленых уменьшается и окисляемость воды (Гусева, 1937), что может расцениваться как временное улучшение санитарного состояния водоема.

Исключительна роль синезеленых при их массовом развитии в формировании газового режима водоема. В зависимости от интенсивности фотосинтеза в дневные часы зачастую наблюдается даже перенасыщение поверхностных слоев воды кислородом. В ночные часы потребление кислорода водорослями не превышает обычно количества, выделенного ими

за дневные часы (Шпет, 1961). По нашим данным, содержание кислорода в поверхностном слое воды при численности синезеленых 140—150 млн кл./л снижается не более, чем на 2—3 мг/л. Следовательно, в период нарастания численности синезеленых возникновение заморных явлений маловероятно, но при их массовом и быстром отмирании, особенно в местах скоплений, защищенных от ветрового перемешивания, где кислородный режим напряжен в результате бурных микробиологических процессов, возможно возникновение кислородного дефицита. Массовая гибель рыб в связи с такого рода отмиранием водорослей может быть лишь в исключительных случаях. Обычно рыбы уходят из таких мест. Забивание водорослями жаберного аппарата у взрослых и здоровых рыб малоправдоподобно.[1] У мальков, когда они случайно попадут в густые скопления синезеленых, это более вероятно, но требует подтверждения.

Как непосредственный кормовой объект для большинства фильтровальщиков-зоопланктеров массовые формы планктонных синезеленых наших водохранилищ малоприемлемы, так как все эти формы — крупные колонии или нити. Однако, по данным О. И. Феоктистовой (1960), синезеленые быстрее и полнее остальных планктонных групп используются бактериями. Включение в трофическую цепь такого промежуточного пищевого звена приводит к большим энергетическим потерям. Тем не менее в таких водохранилищах, как Рыбинское, куда органическое вещество приносится главным образом в малоусвояемой форме и где высшая водная растительность играет в продуцировании органического вещества второстепенную роль, значение синезеленых водорослей как важнейшего фактора биологической продуктивности весьма велико (особенно если учесть, что их вегетация приходится на тот период, когда другие группы водорослей — зеленых и диатомовых не могут достигать массового развития). Поэтому синезеленые здесь не «трофический тупик», а выход из возможного «трофического провала», несмотря на то что их биомасса за вегетационный период меньше, чем у остальных групп.

Непосредственно как кормовой объект синезеленые могут быть, вероятно, использованы личинками тендипедид (Русина, 1956), рыбами (Приймаченко, 1956; Рзаева, 1957) и другими водными организмами. Пищевая ценность синезеленых выше, чем остальных групп водорослей. При достаточно высоком содержании белка они содержат большое количество углеводов. Синезеленые ценны в водоеме и как продуценты витаминов.

Исходя из изложенного, следует весьма осторожно подходить к вопросу о подавлении массового развития синезеленых водорослей (в особенности с помощью химических средств) в водоемах рыбохозяйственного значения. Применение альгицидов может быть оправдано в водоемах технического водоснабжения.

ЛИТЕРАТУРА

Винберг Г. Г. 1953. Исследования потребности в минеральных удобрениях рыбоводных прудов БССР. Уч. зап. Белорусск. унив., 17.

Гапоненко В. П. 1955. Значение азота и фосфора для жизнедеятельности фитопланктона при минеральном удобрении прудов. Автореф. дисс. Минск.

Гапоненко В. П. 1958. Особенности круговорота фосфора при минеральном удобрении прудов. В сб.: Гидробиол. иссл. на рыбоводных прудах БССР, Минск.

[1] Однако в водохранилищах УССР летние заморы в период отмирания синезеленых водорослей повторяются ежегодно, а берега усеяны мертвой рыбой, у которой жабры забиты синезелеными водорослями. [*Прим. ред.*]

Гасилина М. М. 1961. Биологически активные вещества, выделяемые водными растениями, как фактор бактериального самоочищения водоема. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
Гусева К. А. 1937. К гидробиологии и микробиологии Учинского водохранилища Москва—Волга. Микробиология, VI, 4.
Гусева К. А. 1951. Взаимоотношения фитопланктона и сапрофитных бактерий в водоеме. В сб.: Пробл. гидробиол. внутренних вод, 1, М.—Л.
Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.
Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. Тр. биол. станц. «Борок», 3.
Гусева К. А. 1961. Факторы, обусловливающие развитие фитопланктона в водоеме. В Сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
Гусинская С. Л. 1938. Гидрохимия Днепровского водохранилища. Вестн. Днепропетровск. гидробиол. станц., III.
Долгов Г. И. 1941. Учет гидробиологических факторов при проектировании строительства и эксплуатации водохранилищ. В кн.: Водохранилища для водоснабжения промышленных предприятий и населенных мест. М.
Драчев С. М. 1956. Водохранилища и каналы как источники хозяйственного и питьевого водоснабжения. М.
Жадин В. И. 1959. Вопросы биологической продуктивности водоемов при удобрении рыбоводных прудов. Тр VI. совещ. по пробл. биол. внутренних вод, М.—Л.
Журавлев М. В. 1954. Начальная стадия становления гидрохимического режима Мингечаурского водохранилища. Изв. АН Азерб. ССР, № 4.
Кабанова Б. Г. 1958. Органический фосфор как источник питания фитопланктона. Автореф. дисс. М.
Кищенко Л. В. и Т. А. Соколова. 1958. Исследования по эффективности минеральных удобрений на опытных прудах прудхоза «Шеметово». В Сб.: Гидробиол. иссл. на рыбоводных прудах БССР, Минск.
Кузнецов С. И. 1934. Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режима Глубокого и Белого озер. Тр. Лимнологич. станц. в Косине. 17.
Муравейский С. Д. и В. Понизовская. 1936. Динамика азота в Магнитогорском водохранилище. Микробиология, V, 37.
Ожегова В. Е. 1959. О формировании биологического режима Фархадского водохранилища на Сыр-Дарье. Тр. Инст. зоол. АН Тадж. ССР, СЦ.
Потоцкая И. В. 1957. Фитопланктон Симферопольского водохранилища в первый год его наполнения. Тр. Карадагск. биол. станц. АН УССР. 14.
Приймаченко А. Д. 1956. Фитопланктон Днепровско-Бугского лимана. Киев.
Приймаченко А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3 (6).
Прянишников Д. Н. 1945. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.
Ырина И. Л. 1959. Интенсивность фотосинтеза у водорослей в связи с сезонной освещенностью. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1 (4).
Разумов А. С. 1948. Взаимоотношения между сапрофитными бактериями и планктонными водорослями. В сб.: Вопр. санит. бактериологии, М.
Ратнер Е. И. и С. А. Симонова. 1955. Внеклеточная фосфатазная активность корней. Физиол. раст., 2, 1.
Рзаева С. Г. 1957. К вопросу о роли фитопланктона в питании зоопланктона и рыб Мингечаурского водохранилища. Докл. АН Азерб. ССР, гидробиология, 13, 5.
Рзаева С. Г. 1958. Фитопланктон Мингечаурского водохранилища в начальный период его становления. Автореф. дисс. Баку.
Ролл Я. В., К. К. Зеров, К. С. Владимирова, А. И. Денисова, Я. Я. Цееб, Г. А. Оливари. 1959. Каховское водохранилище в первый год его становления. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутренних вод, М.—Л.
Русина О. А. 1956. Усвоение отмерших водорослей и дафний личинками. Вопр. ихтиол., 6.
Трифонов Г. И. 1957. К вопросу о рыбохозяйственном освоении Симферопольского водохранилища. Тр. Карадагск. биол. станц., 14.
Трухин Н. В. 1960. Оптимальное значение pH для роста некоторых синезеленых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 6.
Уломский С. Н. 1957. Влияние промышленных стоков на ракообразных планктона Волчихинского водохранилища. Изв. Естеств. инст. [Пермск. унив.], XIII, 7.

Феоктистова О. И. 1959. Влияние длины светового дня на образование органического вещества и размножение водорослей. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1, (4).
Феоктистова О. И. 1960. Влияние отмерших водорослей на численность сапрофитов. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3 (6).
Феоктистова О. И. 1961. Влияние кобальта на численность планктонных синезеленых водорослей и на синтезирование ими витамина B_{12}. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 10.
Шкорбатов Л. А., С. В. Солодовников, Н. Н. Хохолкина и Е. И. Коновалова. 1936. Водохранилища Донбасса. В сб.: Донбасс, его санитарное изучение и оздоровление, 1, Херсон.
Шнет Г. И. 1961. Фотосинтез в кислородном режиме карповых прудов. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних водоемов, Минск.
Allen M. B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. Arch. Microbiol., 17.
Allen M. B. 1955. Growth and nitrogen fixation in *Anabaena cylindrica* Lemm. Plant Physiol., 30, 4.
Allen M. B. and D. G. Arnon. 1955. Studies on nitrogen-fixing of blue-green algae. II. The sodium requirement of *Anabaena cylindrica*. Physiol. Plantarum, 8.
Allison F. E., S. R. Hoover, H. J. Morris. 1937. Physiological studies with the nitrogen-fixing alga, *Nostoc muscorum*. Bot. Caz., 98, 3.
Atkins W. R. 1926. The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of the algal plankton. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., XIV.
Birge E. and Ch. Juday. 1922. The Inland Lakes of Wisconsin, the Plankton. 1. Its quantity and chemical composition. Wiscons. Geol. a. Natural. Hist. Surv. Bull., 64.
Bortels H. 1940. Über die Bedeutung des Molybdäns für stickstoffbindende Nostocaceen. Arch. Microbiol., 11.
Demeter O. 1956. Über Modifikation bei Cyanophyceen. Arch. Mikrobiol., 24.
Einsele W. 1941. Die Umsetzung von zugeführdem, anorganischem Phosphat im eutrophen See und ihre Rückwirkung auf seinen Gesamthaushalt. Zeitschr. Fisch., 39.
Emerson R., C. M. Lewis. 1942. The photosynthetic effichiency in *Chroococcus* and the problem of carotenoid participation in photosynthesis. Journ. Gen. Physiol., 25.
Eyster C. 1952. Necessity of bor on *Nostoc muscorum*. Nature, 170, 755.
Fogg G. E. 1953. The metabolism of algae. London.
Fogg G. E. 1956. The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae. Bact. Rev., 20, 3.
Ganapathi S. V. 1940. The ecology of a temple tank containing a permanent bloom of *Microcystis aeroginosa*. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 42.
Gerloff G. C., G. P. Fitzgerald and F. Skoog. 1952. The mineral nutrition of *Microcystis aeruginosa*. Amer. Journ. Bot., 39.
Gerloff G. C. and F. Skoog. 1954. Cell contents of nitrogen and phosphorus as a measure of their availability for growth of *Microcystis aeruginosa*. Ecology, 35, 3.
Gerloff G. C. and F. Skoog. 1957. Nitrogen as a limiting factor for the growth of *Microcystis aeruginosa* in Southern Wisconsin lakes, Ecology, 4. 38.
Gessner F. 1956. Hydrobotanik, I. Berlin.
Gessner F. 1959. Hydrobotanik, II. Berlin.
Griffth R. E. 1955. Analysis of phytoplankton yields in relation to certain physical and chemical factors of lake Michigan. Ecology, 36, 4.
Holm-Hansen O., G. C. Gerloff, F. Skoog. 1954. Cobalt as an essential element for blue-green algae. Physiol. plant., 7. 4.
Hutchinson E. G. 1957. A Treatise on Limnology. New York.
Joshimura S. 1932. Seasonal variation in content of nitrogenous compounds and phosphate in the water of Takasaka Pond, Saitama. Arch. biol., XXIV
Kingsbury I. M. 1956. On pigment changes and growth in the blue-green algae, *Plectonema nostocorum* Bornet et Gomont. Biol. Bull., 110, 3.
Kratz W. A. and F. Myers. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. Journ. Bot., 42, 3.
Magee W. E. and R. H. Burris. 1954. Fixation of N_2 and utilization of combined nitrogen by *Nostoc*. Amer. Journ. Bot., 41.
Mencl E. 1956. Antibioticke latky ziskanez ras. Ceskoslovenska hygiena, 1, 1.
Mortimer C. H. 1939. Physical and chemical aspects of organic production in lakes. Ann. Appl. Biol. XXVI, 1.
Myers J. 1951. Physiology of the algae. Ann. Rev. Micobiol., 5.

Nümann W. 1941. Der Stickstoffhaushalt eines mässigeutrophen Sees (Schleinsee) Zeitschr. Fisch. u. Hilfswissenschaften, 39.
Pearsall W. H. 1932. Phytoplankton in the English lakes, II. Journ. Ecolog., XX.
Piacco R. 1956. Alghe in Risaia. Riso, 5, 9.
Rhode W. 1948. Enviromental requirements of fresh-water plankton algae. Experimental studies in the ecology of phytoplankton. Symbolae. Bot. Uppsala, X.
Steiner M. 1958. Zur Kenntnis des Phosphatkreislaufs in Seen. Naturwiss., 26.
Wolfe M. 1954. The effect of molybdenum upon the nitrogen metabolism of *Anabaena cylindrica*. Ann. Bot., 18, 71.
Zobell C. E. 1935. The assimilation of ammonium nitrogen by *Nitzschia closterium* and other marine phytoplankton. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 21.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

А. Д. ПРИЙМАЧЕНКО

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ ПЛАНКТОНА ВОЛГИ ДО И ПОСЛЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА

Синезеленые водоросли являются одним из основных компонентов волжского планктона. На большую роль этих водорослей в Волге до зарегулирования указывали Е. И. Болохонцев (1903), М. К. Эльдарова-Сергеева (1913), С. Н. Строганов и Н. Г. Захаров (1927), Р. М. Павлинова (1930), А. Н. Азанчевская-Васильева и др. (1932), В. И. Есырева (1935, 1945), И. А. Киселев (1948), которые проводили наблюдения в различных районах реки — почти от истоков до устья.

Материалы по синезеленым Волги, относящиеся к периоду до ее зарегулирования, очень разрозненны, так как они получены в результате исследований, преследовавших далеко не одинаковые задачи и проводившихся в основном на небольших участках или в отдельных точках реки в различные сроки. Поэтому на основании их составить полную картину развития этих водорослей в Волге очень трудно. Суммируя эти материалы, можно лишь отметить, что интенсивность развития синезеленых и их удельный вес в планктоне в отдельных районах реки до зарегулирования стока были весьма различными при сохранении общей тенденции к увеличению этих показателей вниз по течению. Так, С. Н. Строганов и Н. Г. Захаров (1927), проводившие исследования в районе устья Шоши—Савелово в 1914 г., отмечали значительное количество синезеленых лишь в период пропусков воды из Верхневолжского бейшлота. В остальное же время их было в реке очень мало. Д. А. Ласточкин (1936), проводивший исследования в районе, занятом в настоящее время Рыбинским водохранилищем, также указывал на бедность планктона этими водорослями в основном течении реки. Значительное их развитие он отмечал лишь в устьях рек, впадающих в Волгу.

В средней Волге, судя по данным Р. М. Павлиновой (1930), В. И. Есыревой (1945), И. А. Киселева (1948) и др., синезеленые водоросли развивались в значительно большем количестве. Здесь неоднократно отмечались случаи «цветения» воды, вызванные их массовым развитием. В районе же Саратова, т. е. в нижней части Волги, «цветение», вызванное синезелеными, отмечалось как обычное явление (Болохонцев, 1903).

Однако на всем протяжении этой реки до зарегулирования стока синезеленые водоросли в общей массе планктона играли подчиненную роль, количественно сильно уступая диатомовым и зеленым (Киселев, 1948; Приймаченко, 1959).

Характерной чертой планктона синезеленых Волги до зарегулирования стока являлось непостоянство видового состава и резкие колебания в интенсивности развития отдельных форм.

В связи с этим наблюдалась частая смена преобладающих видов. По данным В. И. Есыревой (1945), на участке от Рыбинска до Горького в течение десятидневного обследования смена преобладающих видов отмечалась 7 раз, причем определенной закономерности в этой смене не наблюдалось. Так, в районе выше впадения Шексны преобладал *Coelosphaerium Kützingianum*, у Рыбинска и Ярославля — *Aphanizomenon flos-aquae*, у Костромы — *Microcystis pulverea* f. *incerta*, у Плеса — *Anabaena spiroides*, у Кинешмы — *Aphanizomenon*, у Юрьевца и Балахны — *Microcystis pulverea* f. *incerta*, а ниже Балахны — *Anabaena Lemmermannii*.

Такие частые изменения в составе и интенсивности развития синезеленых могут быть объяснены сильным влиянием на планктон Волги придаточной системы, которая поставляет в Волгу неодинаковый по составу планктон и разное количество биогенных элементов.

Основными формами волжского планктона до зарегулирования стока были *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Woronichinia Naegeliana*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *C. dubium*, *Anabaena spiroides*, *A. Lemmermannii*, *A. Scheremetjevi*, *A. catenata*, *A. flos-aquae*, *A. planctonica*, *Gloeocapsa limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae*.

Роль этих организмов в различных районах Волги неодинакова. Из всех вышеуказанных видов только 4 играют существенную роль в планктоне по всему течению Волги; это *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena spiroides*.

Заметная роль в планктоне *Woronichinia Naegeliana*, *Coelosphaerium Kützingianum* и *Anabaena Lemmermannii* отмечалась лишь в верхних районах Волги до Рыбинска. Ниже Рыбинска, вплоть до дельты, кроме отмеченных 4 общих видов, большое значение имели *Anabaena Scheremetjevi*, *A. catenata*, *A. flos-aquae*, *A. planctonica*, *Coelosphaerium dubium*, *Gloeocapsa limnetica*.

После перекрытия Волги плотинами роль синезеленых в планктоне резко возросла, особенно на зарегулированных участках. Во всех образовавшихся водохранилищах началось «цветение» воды, вызванное массовым развитием этих водорослей.

Интенсивность «цветения», равно как и удельный вес в планктоне синезеленых, в отдельных водохранилищах весьма различны. Особенно выделяется Куйбышевское, где синезеленые развиваются особенно бурно (табл. 1). Эти различия обусловлены температурными условиями и химическим составом вод.

Химический состав воды Куйбышевского водохранилища формируется в основном в пределах зоны широколиственных лесов и лесостепи, где преобладают очень плодородные черноземные и дерново-подзолистые почвы, отдающие в воду большое количество биохимически малоустойчивых органических веществ и биогенных элементов. Почти все основные притоки, впадающие в Волгу ниже Горького, содержат значительно больше азота и фосфора, чем Волга до впадения Оки.

Химический состав воды верхневолжских водохранилищ формируется в пределах лесной зоны с преобладанием малоплодородных подзолистых и болотных почв, которые являются значительно худшими поставщиками биогенных элементов.

Большие различия между этими двумя группами водохранилищ отмечаются также в годичной динамике развития синезеленых в первые годы после их наполнения. Как показано в табл. 1, в Горьковском водохранилище на второй год после затопления биомасса синезеленых была выше, чем в первый. То же наблюдалось в Иваньковском водохранилище, где

Таблица 1

Биомасса синезеленых водорослей и водообмен волжских водохранилищ

Водохранилище	Время исследования	Биомасса (мг/м³)	Процент от общей биомассы	Водообмен в год (количество раз)
Иваньковское	VIII 1955	623	4.8	8
	VIII 1956	180	2.5	
Угличское	VIII 1955	251	3.6	12.4
	VIII 1956	121	1	
Рыбинское	VIII 1956	380	10	1
	X 1956	670	38	
	VIII 1957	633	68	
Горьковское	VIII 1956	329	33	5
	VIII 1957	749	11	
Куйбышевское	VIII 1956	15851	77	5
	VIII 1957	6038	94.5	

численность синезеленых в первый год после заполнения была в 5 раз выше, чем во второй. В Куйбышевском, наоборот, с течением времени происходит снижение интенсивности развития этих водорослей.

В первые годы существования водохранилищ большую роль в развитии синезеленых играют органические вещества залитых почв. В Куйбышевском водохранилище, расположенном в южных широтах, складываются благоприятные условия для ферментативного гидролиза и минерализации этих веществ. Здесь эти процессы проходят очень активно, вследствие чего водная толща водохранилища вскоре после затопления обогащается биогенными элементами. Большое содержание биогенных элементов, в частности азота, определило высокую продукцию синезеленых в первый год наполнения водохранилища. На второй год произошло некоторое заиление дна водохранилища, вследствие чего доступ биогенных элементов со дна в толщу воды уменьшился и это явилось причиной снижения биомассы синезеленых (табл. 2).

Уменьшение интенсивности развития синезеленых от первого к последующим годам наблюдается также в Каховском водохранилище (Приймаченко, 1960) и, по-видимому, является характерным для всех водохранилищ, расположенных в южных широтах.

Верхневолжские водохранилища, значительная часть ложа которых была представлена до затопления болотными почвами, в первый год после наполнения обогатились гуминовыми веществами, которые, как известно, связывают биогенные элементы в малодоступные для водорослей формы. В связи с этим даже при наличии в воде водохранилища большого количества биогенных элементов водоросли развиваются слабо. Такую картину можно было наблюдать в Горьковском водохранилище в первый год его наполнения. О содержании в воде водохранилища в этот период большого количества гуминовых веществ свидетельствуют данные о цветности, которая была довольно высокой. Ко второму году существования водохранилища вследствие некоторого заиления ложа доступ гуминовых веществ в толщу воды уменьшился, трофические условия улучшились, вследствие чего синезеленые развивались более интенсивно. Таким образом, в отличие

Таблица 2

Биомасса синезеленых водорослей, биогенные элементы и цветность воды в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в августе 1956 и 1957 гг.

Место наблюдения	1956 г.					1957 г.				
	биомасса (мг/м³)	азот (мг/л)	фосфор (мг/л)	железо (мг/л)	цветность (град.)	биомасса (мг/м³)	азот (мг/л)	фосфор (мг/л)	железо (мг/л)	цветность (град.)
Горьковское водохранилище:										
Пучеж	711	0.250	0.044	0.448	64.6	1175	0.120	0.003	0.11	36.0
Чкаловск . . .	38	0.360	0.063	0.880	50.0	596	0.090	0.005	0.12	29.6
Городец	151	0.340	0.041	0.560	62.8	260	0.100	0.004	0.10	28.0
Куйбышевское водохранилище:										
Хидоры	82212	0.148	0.025	0.130	47.2	4785	0.202	0.022	0.08	22.0
Черемшан . . .	34978	0.235	0.057	0.060	46.0	7618	0.113	0.052	0.03	21.2
Березовка . . .	96012	0.249	0.055	—	46.0	13128	0.198	0.047	0.03	23.4

от водохранилищ юга в водохранилищах лесной зоны на первых этапах становления заиление ложа является положительным фактором для развития водорослей.

В пределах одной и той же климатической зоны интенсивность развития синезеленых также неодинакова и в большой мере зависит от степени проточности водохранилища. Так, в лесной зоне наиболее интенсивное развитие синезеленых наблюдается в водохранилище озерного типа — Рыбинском, полный водообмен которого осуществляется всего один раз в год, а наименее интенсивное — в водохранилище речного типа — Угличском — с водообменом 12.4 раза в год (табл. 1). Аналогичная картина характерна и для нижневолжских водохранилищ: в Волгоградском (речного типа) интенсивность развития синезеленых значительно ниже, чем в Куйбышевском. Так, по данным В. Г. Стройкиной (1962а, 1962б), в Волгоградском водохранилище на второй год после затопления в период наиболее интенсивного развития синезеленых в поверхностном слое воды число клеток в 1 л доходило до 40 млн, тогда как при аналогичных условиях в Куйбышевском оно превышало 200 млн.

Основными формами планктона синезеленых всех волжских водохранилищ являются *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*.

Кроме того, в первые годы после заполнения отмечалось значительное развитие различных видов *Anabaena*, что, по-видимому, связано с большим содержанием органических веществ в воде водохранилищ в этот период. В дальнейшем более или менее значительная вегетация *Anabaena* отмечается лишь в мелководьях прибрежной зоны.

Кроме указанных форм, которые в большом количестве развиваются во всех водохранилищах, в верхневолжских отмечается большая роль *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris* f. *compacta* и *Woronichinia Naegeliana*, а в нижневолжских — *Coelosphaerium dubium*.

Водохранилища, сбрасывая воду в нижний бьеф, в свою очередь оказывают влияние на состав и распределение синезеленых в незарегулированных участках реки.

Количество синезеленых, сбрасываемых в нижний бьеф отдельными водохранилищами, весьма различно и зависит не только от степени раз-

вития этих водорослей в том или ином водохранилище, но и от его морфологических особенностей. На первый взгляд может показаться парадоксальным, что планктон синезеленых в нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища часто оказывается значительно беднее, чем в нижнем бьефе Горьковского или Рыбинского водохранилищ. Так, в августе 1957 г. в 5 км ниже Куйбышевской плотины биомасса синезеленых определялась в в 295 мг/м^3, на таком же расстоянии ниже Горьковской в 1370 мг/м^3, а ниже Рыбинской в 505 мг/м^3. Биомасса же синезеленых, рассчитанная под 1 м^2, в приплотинном участке Куйбышевского водохранилища была в полтора раза выше, чем в аналогичных участках Горьковского и Рыбинского.

Эти различия в соотношении биомассы синезеленых в верхних и нижних бьефах отдельных водохранилищ станут понятными, если учесть, что в нижний бьеф поступают воды почти в одинаковом количестве со всех горизонтов. Основная масса планктонных синезеленых концентрируется в поверхностном пятиметровом слое воды, поэтому, проходя через плотину, планктон разбавляется глубинными слоями воды, где синезеленых очень мало. Например, в августе 1957 г. в приплотинном участке Куйбышевского водохранилища биомасса синезеленых в поверхностном слое воды составляла 2273 мг/м^3, на глубине 3 м — 179 мг/м^3, а на глубине 5 м — 198 мг/м^3. Ниже этого горизонта водная толща (около 35 м) была практически лишена планктона. Как мы указывали, в нижнем бьефе на расстоянии 5 км от плотины биомасса синезеленых была 295 мг/м^3, т. е. она характеризовалась величинами, близкими к средним для всего столба воды в приплотинном участке. Естественно, что разбавление планктона тем сильнее, чем глубже водохранилище. Среди упомянутых самое глубокое Куйбышевское, его глубина у плотины равна 41 м, тогда как глубина Горьковского 25, а Рыбинского 23 м.

Видовой состав и соотношение численности отдельных компонентов сбрасываемого из водохранилища планктона синезеленых такие же, как в водохранилище.

В нижнем бьефе по мере отдаления от плотины наблюдается постепенное снижение биомассы синезеленых, так как развитие этих водорослей угнетается большими скоростями течения. Снижение биомассы происходит на различных расстояниях от плотины. Так, в августе 1957 г. в нижнем бьефе Горьковского водохранилища оно наблюдалось лишь до Балахны, т. е. на расстоянии 15—20 км, а уже у Сормово, на расстоянии около 30 км, биомасса синезеленых сильно возросла, очевидно, под влиянием Сормовского затона. В нижнем бьефе Куйбышевского водохранилища снижение биомассы синезеленых наблюдается на протяжении около 70 км.

В зависимости от величины расходов водохранилища, а также от степени влияния на реку придаточной системы на большем или меньшем расстоянии от плотины планктон синезеленых приобретает черты речного с характерным для него присутствием видов *Anabaena*, *Microcystis pulverea*, *Gloeocapsa limnetica* и др. Однако после зарегулирования стока роль этих компонентов в общей массе синезеленых в речных участках Волги значительно уменьшилась. Роль же *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* в данных участках каскада увеличилась. Эти водоросли в планктоне синезеленых являются преобладающими не только на зарегулированных участках каскада, но и на речных.

Бо́льшую часть вегетационного периода *M. aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* развиваются вместе. Соотношение же их численности в отдельных районах реки, как и в одном и том же районе в различные сроки, не одинаковое. В районе Верхней Волги *Aphanizomenon* обычно преобла-

дает над *Microcystis*. Чем дальше вниз по реке, тем все больше увеличивается в планктоне роль *Microcystis*, который в низовьях Волги превалирует над *Aphanizomenon*. Резкое количественное преобладание *Aphanizomenon* над *Microcystis* в волжском каскаде наблюдается от верховьев до Куйбышева. От Куйбышева до Саратова эти два вида развиваются примерно в равных количествах, а ниже Саратова в дельте развивается *Microcystis*. Как правило, после зимней стагнации первым в вегетацию вступает *Aphanizomenon* и с начала вегетации более или менее продолжительное время наблюдается его количественное преобладание над *Microcystis*.

Неодинаковы также сроки вегетации этих водорослей в отдельных районах реки. В районе верхней Волги *Aphanizomenon* вегетирует более продолжительное время, чем *Microcystis*, тогда как в нижних ее районах длительный срок вегетирует *Microcystis*.

Весьма вероятно, что наблюдаемая закономерность в изменении количественных соотношений *Aphanizomenon* и *Microcystis* в волжском планктоне связана с изменениями pH. В Волге по направлению от истоков к устью сохраняется общая тенденция к увеличению pH. Это, по-видимому, и определяет все возрастающую роль в том же направлении по каскаду *Microcystis* по сравнению с *Aphanizomenon*, так как оптимумом для развития *Microcystis aeruginosa* является более высокое значение показателя pH (Трухин, 1960).

ЛИТЕРАТУРА

Азанчевская-Васильева А. Н., Д. В. Белихов и С. И. Лиманова-Колосова, 1932. Биологическое исследование р. Волги в связи с постройкой Казанского водопровода. Вопр. оздоровл. Татарии, 2, Казань.

Болохонцев Е. И. 1903. Наблюдения над фитопланктоном Волги за лето 1902 г. Ежегодн. Волжск. биол. станц., 1, Саратов.

Есырева В. И. 1935. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького. Уч. зап. Горьковск. унив., 4.

Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. Уч. зап. Московск. унив., 82.

Киселев И. А. 1948. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге. Тр. Зоол. инст. АН СССР, VIII, 3.

Павлинова Р. М. 1930. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926—1927 гг. Тр. Инст. соор. центр. комит. водохр., 7.

Приймаченко А. Д. 1959. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).

Приймаченко А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3 (6).

Строганов С. Н. и Н. Г. Захаров. 1927. Волга, Ока и Москва-река в качестве водоснабжения г. Москвы. Гидробиологич. исследования. Тр. Комисс. по изыск. новых источн. водоснабж. г. Москвы, М.

Стройкина В. Г. 1962а. О распределении синезеленых водорослей в нижней части волжского каскада водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 12.

Стройкина В. Г. 1962б. Синезеленые водоросли нижнего каскада волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 5 (8).

Трухин Н. В. 1960. Оптимальные значения pH для роста некоторых синезеленых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 6.

Эльдарова-Сергеева М. К. 1913. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. Тр. Ихтиол. лабор., II, 7.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР
и Институт гидробиологии
Академии наук Украинской ССР.

А. И. КУЗЬМИЧЕВ и В. Г. СТРОЙКИНА

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Куйбышевском водохранилище встречается 28 видов и форм синезеленых водорослей. Самый многочисленный из них род *Anabaena*, представленный в водохранилище 6 видами и формами (*Gloeocapsa* — 4, *Merismopedia* — 3 видами). Массового развития достигают *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и некоторые виды *Anabaena*. Первый из указанных видов доминирует.

Массовая вегетация синезеленых в различных участках Куйбышевского водохранилища начинается неодновременно, что связано с неравномерным прогреванием водохранилища. В крупных заливах — Черемшанском, Сусканском, Усинском, расположенных в южной части водохранилища, синезеленые появляются на 1—1.5 месяца раньше, чем в открытой части. Эти заливы мелководные, в них отсутствует течение, поэтому они раньше и быстрее прогреваются.

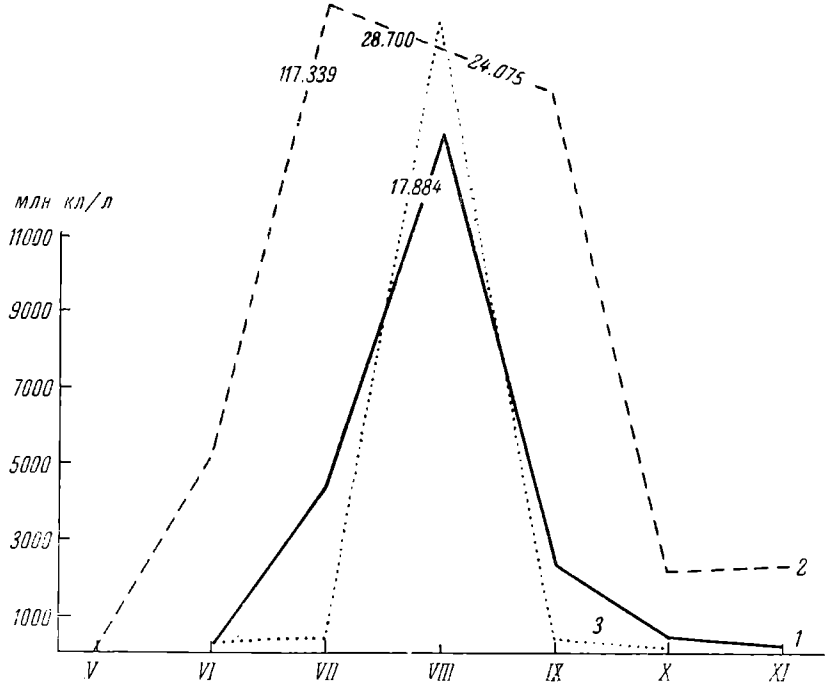
По водохранилищу в целом интенсивное развитие синезеленых приурочено к середине и концу лета. Наибольшей численности и биомассы синезеленые водоросли достигают на больших пространствах затопленной поймы и террас и особенно в заливах. Здесь скорости течений незначительны или практически отсутствуют, что особенно благоприятствует развитию синезеленых. В верховьях водохранилища и по бывшему руслу остальных его плёсов, где сохраняется определенная скорость течения, численность синезеленых снижена.

Основная масса синезеленых в тихую погоду сосредоточена в верхнем двухметровом слое воды. Под влиянием ветров водоросли могут сноситься к одному из берегов, большей частью к левому. При этом происходит их более или менее равномерное перемешивание по всей толще воды.

Продолжительность периода наиболее интенсивного развития синезеленых, когда они могут вызывать «цветение» воды, по многолетним наблюдениям Куйбышевской биологической станции, зависит от состояния погоды: в среднем она не превышает 30 дней. Период «цветения» совпадает с моментом, когда сочетание факторов — солевой состав, температура воды и воздуха, скорости течений — на длительное время становится благоприятным для развития синезеленых водорослей. Численность синезеленых во время «цветения» достигает до 200—300 млн кл./л, а биомасса — 31 г/м^3 (Стройкина, 1960). Количественное развитие синезеленых в Куйбышевском водохранилище — самое высокое среди всех остальных водохранилищ волжского каскада. Средняя численность их в летние месяцы достигает 40 млн кл./л, с колебаниями в июле и августе от 118 до 420 млн кл./л. Большинство синезеленых, развивающихся в Куйбышевском водохранилище, как было уже указано (Стройкина, 1962а, 1962б), не выносится из него, а разлагается в обширных мелководьях левобережья и в заливах. При их разложении в этих местах отмечалось обогащение воды биогенами (Баранов, 1960, а также материалы гидрохимика Куйбышевской станции Н. П. Гусевой). Вследствие этого в приплотинный плёс выносится только небольшая часть синезеленых. Поэтому наблюдается большое различие, почти в 2 раза, в численности синезеленых в приплотинном плёсе и в заливах, расположенных рядом. Так, в 1958 г. средняя численность этих водорослей в приплотинном плёсе в июле и августе составляла 53 млн кл./л, а в Черемшанском, Сусканском и Усинском зали-

вах — 95 млн кл./л. Если бы происходил полный вынос водорослей, то численность их в приплотинном плёсе была бы близкой к численности в заливах. Из того количества синезеленых, которое развивается в приплотинном плесе и выносится из заливов, только часть сбрасывается через плотину в нижний бьеф.

Последние исследования (Елисеев, 1962) по динамике водных масс в приплотинном плёсе показали, что сбросу подлежат преимущественно воды средних и придонных слоев, т. е. та толща, где численность синезеле-



Численность синезеленых водорослей в Куйбышевском водохранилище в 1959 г.

1 — водохранилище без заливов; *2* — Черемшанский залив; *3* — приплотинный плёс.

ных намного ниже, чем в верхнем слое. Так, в сентябре 1959 г. средняя численность синезеленых по всему Куйбышевскому водохранилищу составляла 5 млн 450 тыс. кл./л в заливах 24 млн кл./л, а в нижнем бьефе (после сброса вод через плотину) немногим более 1 млн кл./л (см. рисунок). Далее вниз по реке их численность падала. При этом в фитопланктоне увеличивалась роль диатомовых, а в районе Саратова почти полностью восстанавливался речной комплекс фитопланктона. Подобное снижение численности синезеленых наблюдалось также в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС им. XXII съезда КПСС (Стройкина, 1962а, 1962б).

Следовательно, полного выноса всей массы синезеленых, развивающихся в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, не происходит. Та часть синезеленых, которая выносится в нижний бьеф, попадая в речное русло, постепенно почти полностью выпадает из планктона. Это обстоятельство имеет большое практическое значение в связи с выяснением причин массовой гибели рыб в дельте Волги. Некоторые авторы, в частности М. С. Кун (1960), объясняют их гибель массовым развитием

синезеленых в Куйбышевском водохранилище, которое рассматривается как «очаг заражения» дельтового участка Волги синезелеными. М. С. Кун считает, что последние в массе выносятся в русло Волги и транспортируются в дельту, где и происходит концентрация живых, а затем и отмерших синезеленых водорослей. Несостоятельность этого положения в свете наших данных, приводимых здесь и в других работах, очевидна (Стройкина, 1962а, 1962б). Синезеленые волжских водохранилищ не имеют никакого отношения к гибели рыб в дельте Волги еще и потому, что в водохранилищах, как было указано выше, доминирующим видом является *Aphanizomenon flos-aquae*, а в дельте Волги — *Microcystis aeruginosa*. В дельте Волги имеются свои постоянные местные очаги массового развития синезеленых водорослей.

В заключение отметим, что в Куйбышевском водохранилище во время «цветения» наблюдались кратковременные локальные заморные явления. Желудки погибших рыб были забиты синезелеными водорослями, однако и в желудках живых рыб их оказывалось много. Очевидно, гибель рыб была обусловлена не токсичностью синезеленых водорослей, а резким падением содержания кислорода в ночные часы, в котором определенную роль, возможно, играют синезеленые водоросли.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов И. В. 1960. Термический и биологический режимы Куйбышевского водохранилища в 1958—1959 гг. Тр. Тат. отд. Всес. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 9.

Елисеев А. Н. 1962. Динамика водных масс и распределение течений в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. Тез. докл. I н.-техн. совещ. по вопр. изуч. Куйбышевского водохранилища, Ставрополь-на-Волге.

Кун М. С. 1960. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Зоол. журн., 39, 10.

Стройкина В. Г. 1960. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения 1957 и 1958 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 8—9.

Стройкина В. Г. 1962а. О распределении синезеленых водорослей в нижней части волжского каскада водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 12.

Стройкина В. Г. 1962б. Синезеленые водоросли нижнего каскада волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 5 (8).

Куйбышевская биологическая станция
Института биологии внутренних вод
Академии наук СССР

И. Л. ПЫРИНА и *О. И. ФЕОКТИСТОВА*

РОЛЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПРОДУЦИРОВАНИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОЕМЕ

В большинстве волжских водохранилищ наблюдается массовое развитие синезеленых водорослей. Нами была сделана попытка выявить их роль как продуцентов органического вещества в сопоставлении с остальными компонентами фитопланктона. Для этого были использованы материалы, собранные лабораторией фитопланктона и фитобентоса Института биологии внутренних вод АН СССР на волжских водохранилищах, различных по конфигурации и географическому расположению: Рыбинском (1953—1958 гг.), Куйбышевском (1958 г.) и Иваньковском (1954, 1955, 1958 гг.).

В центральном плёсе Рыбинского водохранилища в период «цветений» (июль—сентябрь) синезеленые в поверхностном двухметровом слое составляли по численности 88—98% всего фитопланктона. Весной (в мае) они отсутствовали, в июне их было не более 30%. Исключение представлял 1957 г. с теплой и тихой весной, когда синезеленые уже в июне составляли 81% общей численности фитопланктона. В октябре, особенно в первой половине, синезеленые еще не теряют своего превосходства, составляя по численности 85—95% фитопланктона. В среднем за вегетационный период эти водоросли в Рыбинском водохранилище достигали 72—90% численности всего фитопланктона. Однако по биомассе синезеленые здесь, как и в других волжских водохранилищах, заметно уступают остальным компонентам фитопланктона. В период массового развития они составляли 24—68% общей биомассы фитопланктона, или 0.4—1.1 мг/л. В среднем за вегетационный период 1953—1958 гг. их биомасса колебалась в пределах 19—50%, или 0.3—0.5 мг/л (см. таблицу).

Биомасса синезеленых водорослей фотосинтетического слоя в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах

Водохранилище	В период массового развития		Средняя за вегетационный период			
			1953—1958 гг.		1958 г.	
	% от общего фитопланктона	мг/л	% от общего фитопланктона	мг/л	% от общего фитопланктона	мг/л
Рыбинское:						
Центральный плёс	24—68	0.4—1.1	36	0.5	26	0.3
Куйбышевское:						
Озерный участок	32—96	0.1—7.2	—	—	19.9	0.5
Речной участок	29—34	0.1—0.6				

В верхних участках Мологского и Шекснинского плёсов с ясно выраженными течениями синезеленые развиваются очень слабо и период их вегетации более короткий. Слабее, чем в центральном, они представлены и в Волжском плёсе. Но поскольку эти районы плёсов составляют очень небольшую часть общей площади всего водохранилища, пониженная продукция синезеленых в них мало отражается на биомассе этой группы водорослей в водохранилище в целом.

В верховье Куйбышевского водохранилища, до устья Камы, синезеленые играют в планктоне второстепенную роль. Здесь их биомасса в поверхностном трехметровом слое достигала в июне не более 10%, а в августе, в период максимального развития не более 34% биомассы всего фитопланктона, или 0.3—0.6 мг/л. В расширенной озерной части водохранилища они уже в июле составляли 32—96% и в августе 43—96% при соответствующей биомассе 0.7—6 и 0.7—7.2 мг/л (см. таблицу). Средняя биомасса синезеленых по руслу реки всего водохранилища в июне была равна 0.9 мг/л и в августе 0.5 мг/л, т. е. соответственно 41 и 30% биомассы всего фитопланктона. Начиная с сентября роль синезеленых в планктоне резко снижается, и в октябре они составляли не более 2% средней общей биомассы планктона всего водохранилища.

Роль синезеленых в Иваньковском водохранилище весьма незначительна. Здесь только в конце июня—июле они вызывают заметное «цветение» воды в Шошинском плёсе и в июле—августе (не ежегодно) в приплотинном Иваньковском плёсе, поступая сюда главным образом из заливов.

В период массового развития эти водоросли составляли в Шошинском плёсе 10—20% общей биомассы, в Иваньковском лишь 12.8% и в Волжском менее 1%.

Об участии синезеленых в создании органического вещества в водоеме мы судили по результатам измерения первичной продукции в Рыбинском, Иваньковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах и речных участках Волги в 1958 и 1960 гг. Величина первичной продукции однородной пробы воды, измеренная кислородным методом в поверхностном трехметровом слое воды, приводилась к одинаковой освещенности (1000 ккал общей солнечной радиации в сутки на 1 см^2 поверхности водо-

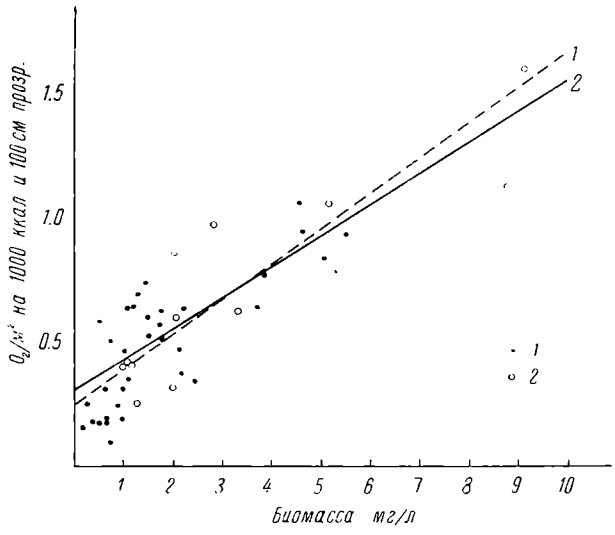


Рис. 1. Первичная продукция в водоеме при различной биомассе фитопланктона.

1 — общий фитопланктон (a=0.24, b=0.143); *2* — фитопланктон, состоящий из синезеленых водорослей (a=0.30, b=0.125).

ема) и прозрачности (100 см по диску Секки) и выражалась в г/м^2 кислорода за сутки. Интенсивность солнечной радиации измерялась с помощью фотоинтегратора (в 1958 г.) и пиранометра (в 1960 г.).[1]

Сопоставление полученных величин первичной продукции с концентрацией водорослей показало, что прямая зависимость между ними намечается лишь в пределах биомасс до 10 мг/л. Для анализа их взаимосвязи было применено уравнение прямолинейной регрессии: $y=a+bx$, где y — первичная продукция, x — биомасса, а параметры a и b находились по методу наименьших квадратов.[2]

Как видно из рис. 1, синезеленые водоросли мало выделяются своей способностью продуцировать органическое вещество среди остальных планктонных водорослей. На 1 мг общей биомассы смешанного фитопланктона (с преобладанием диатомовых) приходится 0.143 г O/м^2 в сутки, а на единицу биомассы фитопланктона, состоящего из синезеленых, — 0.125 г O_2/м^2.

[1] Результаты наблюдений за солнечной радиацией по пиранометру любезно предоставлены В. А. Рутковской.

[2] Таким же методом были обработаны данные о содержании в фитопланктоне хлорофилла А.

Эти данные согласуются с результатами анализа пигментов (рис. 2), полученными спектрофотометрическим методом (Richards a. Thompson, 1952). Последние указывают на почти одинаковое содержание хлоро-

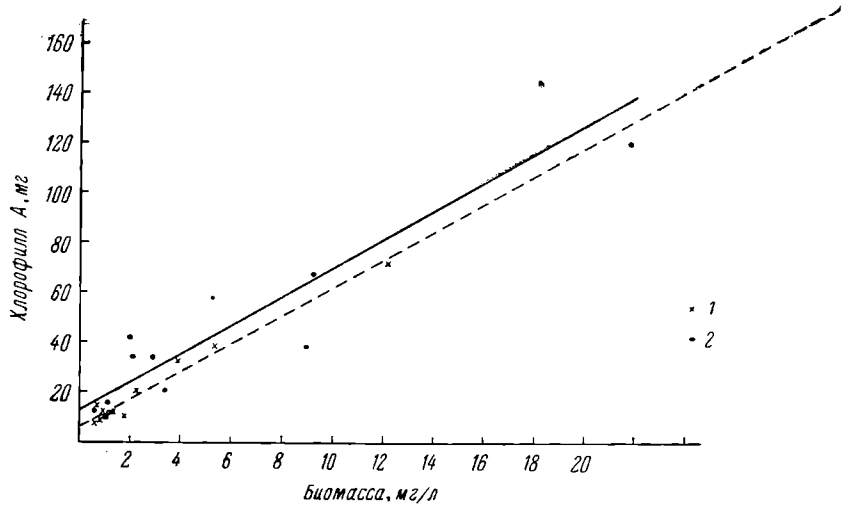


Рис. 2. Содержание хлорофилла А в планктоне

1 — планктон из диатомовых ($a=6.64$, $b=5.61$); *2* — планктон из синезеленых водорослей ($a=12.70$, $b=5.74$).

филла А, принимающего непосредственное участие в процессе фотосинтеза у планктонных диатомовых и синезеленых водорослей.

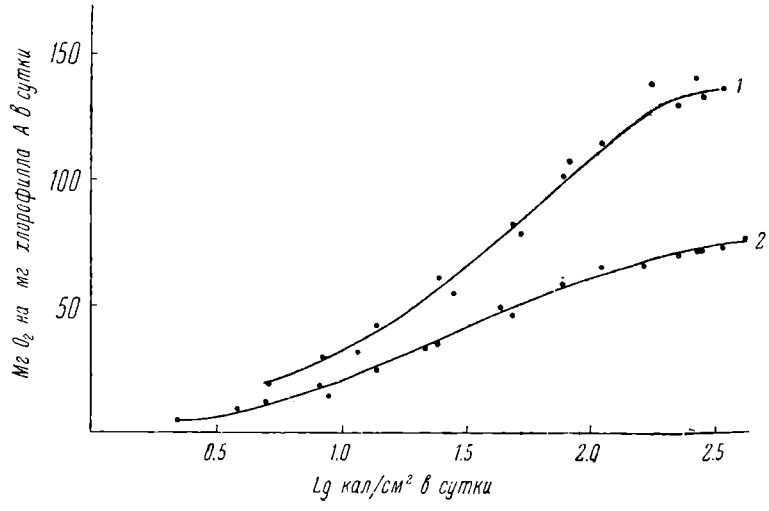


Рис. 3. Суточные ассимиляционные числа при высокой и низкой биомассах фитопланктона из синезеленых в различных световых условиях.

1 — биомасса 1—2 мг/л; *2* — биомасса 18—22 мг/л.

При высоких концентрациях фитопланктона нарушается пропорциональность между его биомассой и первичной продукцией. Отдельные определения показали, что в пределах биомасс 10—20 мг/л на 1 мг ее в планк-

тоне из диатомовых приходится лишь 0.09 г $O/м^2$ за сутки, а в планктоне из синезеленых — 0.06—0.08 г $O/м^2$. Большие скопления последних у поверхности водоема задерживают часть солнечной энергии, препятствуя тем самым осуществлению фотосинтеза в более глубоких слоях воды. Кроме того, при высоких концентрациях водорослей снижается работоспособность их фотосинтезирующего аппарата. На это указывают результаты измерения в различных световых условиях (на разной глубине водоема) суточных ассимиляционных чисел планктона из синезеленых, полученные в 1960 г. Как видно из рис. 3, первичная продукция, приходящаяся на единицу хлорофилла при значительной биомассе синезеленых (около 20 мг/л), значительно ниже, чем при малой (1—2 мг/л).

Приведенные данные не противоречат опубликованным ранее (Пырина, 1959а, 1959б, 1961), из которых был сделан вывод о более низкой продуктивности планктона, состоящего из синезеленых. При обработке последних не исключались величины продукции высоких биомасс, которые главным образом относились к планктону из синезеленых и в значительной мере обусловливали снижение средней продукции единицы его биомассы.

С другой стороны, Т. М. Михеева (см. данный сборник) отмечает, что в некоторых случаях во время «цветения» синезелеными интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу биомассы, выше средней, отнесенной к общей биомассе. Эти данные мало сопоставимы с нашими, так как в опытах Т. М. Михеевой не учитывались световые условия, которые оказывают большое влияние на величину первичной продукции.

Из изложенного видно, что в обследованных водохранилищах за вегетационный период на долю синезеленых приходилось в большинстве случаев менее половины общей биомассы фитопланктона. Близкие результаты получены А. Д. Приймаченко (1960) по материалам 1954—1957 гг. для Иваньковского и Рыбинского водохранилищ и 1956—1957 гг. для Куйбышевского. По интенсивности фотосинтеза эти водоросли не выделяются среди остального фитопланктона. Способность синезеленых скапливаться в поверхностном слое воды отрицательно сказывается на их жизнедеятельности. Поэтому в период массового развития этих водорослей их первичная продукция ниже ожидаемой. Однако, давая массовое развитие в середине лета, они являются основными продуцентами органического вещества в этот период.

ЛИТЕРАТУРА

Приймаченко А. Д. 1960. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3(6)

Пырина И. Л. 1959а. Интенсивность фотосинтеза у водорослей в связи с сезонной освещенностью. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1 (4).

Пырина И. Л. 1959б. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3.

Пырина И. Л. 1961. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.

Richards F. A. and T. G. Thompson. 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. Journ. Marine res., 11, 2.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

К. В. ГОРБУНОВ

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМАХ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

По данным ряда авторов о фитопланктоне низовьев Волги (Зыков, 1905; Лебедев 1909; Дубровин и др., 1910—1912; Эльдарова-Сергеева, 1913; Ивлев, 1940; Зиновьев, 1941, 1947; Кун, 1960), а также по данным микробиологических исследований (Горбунов, 1955, 1958), для водоемов низовьев дельты и авандельты Волги можно составить список видов и вариететов водорослей в 426 названий. Этот список безусловно не охватывает всего многообразия видов водорослей, обитающих в водоемах указанного района. На долю синезеленых в нем приходится 53 вида, что составляет 12.5% общего количества таксонов. Если распределить фактические достоверные находки отдельных видов синезеленых водорослей по типичным водоемам района дельты и авандельты Волги, то получится следующая картина (табл. 1).

Таблица 1

Распределение синезеленых водорослей в водоемах дельты Волги

Водоем	Количество видов синезеленых	Процент от общего количества видов водорослей	Водоем	Количество видов синезеленых	Процент от общего количества видов водорослей
Русло Волги	31	7	Дельтовые мелкие заросшие ильмени . . .	17	4.0
Протока Быстрая . . .	15	3.5	Подстепные ильмени .	10	2.4
Ерики Паразитный и Лотосный	13	3.1	Култуки	12	2.8
Прирусловый полой . .	17	4.0	Литораль авандельты	18	4.2
Дельтовые приглубые ильмени	14	3.3	Сублитораль авандельты	7	1.7

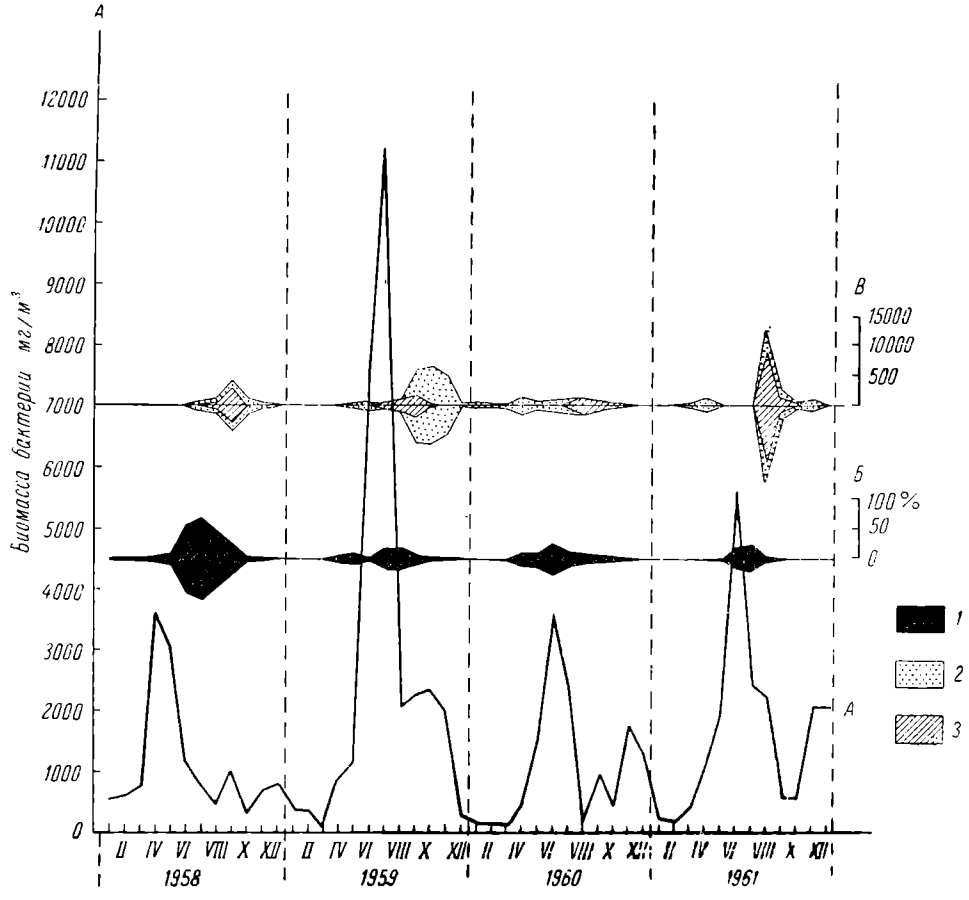
Принимая во внимание неполноту и неточность этих данных, можно все же отметить, что по мере приближения водных масс Волги к морю и их распределения по водоемам дельты и предустьевого пространства наблюдается заметное обеднение видового состава синезеленых водорослей.

Последнее связано, очевидно, с известным сужением экологического спектра в более равномерно затопленных районах култучной зоны и авандельты по сравнению с вышерасположенными районами и представляет собой проявление общей закономерности, отмеченной ранее ботаниками в отношении других групп растений. Что касается форм синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды, — таких, как *Aphanizomenon flos-aquae* (R.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz. Elenk. emend., то имеются указания об их массовом развитии даже в Северном Каспии (Усачев, 1948).

Вода протоки Быстрой — одной из типичных протоков в нижней зоне дельты Волги — ежегодно «цветет» во второй половине лета и осенью за счет развития *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, причем степень интенсивности этого «цветения» из года в год меняется, что видно из рисунка.

Вспышке развития синезеленых водорослей обычно предшествует развитие бактерий, констатируемое методом прямого подсчета. Кроме того, как это было указано ранее (Горбунов, 1961), «цветению» предшествует

прохождение водными массами той фазы развития микробной жизни, когда происходит относительное возрастание роли анаэробов среди сапрофитной микрофлоры, что также можно видеть из рисунка. С относительным возрастанием количества анаэробов в воде, по-видимому, связано увеличение содержания каких-то восстановленных продуктов. Последнее подтверждается одновременным уменьшением насыщенности водных масс



Сезонная динамика концентрации бактерий в водорослей в протоке Быстрой.

А — биомасса бактерий (в мг/м²; по прямому подсчету в камере Бюркера, с фазовым контрастом; 1 млрд клеток принимается за 0.3 мг); *Б* — процентное отношение анаэробов к аэробам (по данным посевов на среде Вильсона—Блера и МПА); *В* — биомасса водорослей (в мг/м³). *1* — бактерии; *2* — синезеленые; *3* — прочие водоросли.

кислородом. Лишь после таких изменений в воде создаются условия для массового развития синезеленых водорослей.

Когда «цветение» идет на спад, обычно наблюдается более или менее значительное увеличение количества бактерий, очевидно, происходящее за счет отмирающего фитопланктона.

Из протоков дельты Волги водные массы либо прямо, либо через ответвляющиеся от них мелководные ерики поступают в култучную зону дельты (Белевич, 1956), обычно в култуки.

Одним из таких водоемов является ерик Паразитный. Вода через Паразитный ерик, зарастающий во второй половине лета нимфейником, плаваю-

щим рдестом, чилимом и некоторыми другими макрофитами, поступает в Сазаний култук Дамчинского участка заповедника. Ерик имеет длину около 300 м, очень мелководен, и в нижней его части гидрологический режим сходен с таковым в Сазаньем култуке. Сам Сазаний култук в своих низовьях граничит с авандельтой в районе крупных островов морского происхождения — Зюдева и Макаркина.

Таблица 2

Распределение биомассы водорослей (в мг/м³) по некоторым водоемам Астраханского заповедника

	Общая биомасса водорослей				Биомасса синезеленых			
			авандельта				авандельта	
	протока Быстрая	ерик Паразитный	сублитораль	литораль	протока Быстрая	ерик Паразитный	сублитораль	литораль
1958 г.								
Апрель	9	289	—	1674	—	3	0	5
Май	31	103	96	229	3	0	0	144
Июнь	54	614	2	1061	1	0	0	0
Июль	293	—	41	645	138	—	0	0
Август	829	86	73	196	106	0	0	0
Сентябрь	3714	250	87	432	2570	3	78	1
Октябрь	1067	138	41	128	1	21	13	0
1960 г.								
Апрель	1490	397	—	—	4	7	—	0,3
Май	686	458	629	634	1	2	0,2	3
Июнь	899	964	64	236	0	0,3	0	—
Июль	1110	768	841	1465	8	407	0	800
Август	1222	367	—	—	646	65	—	—
Сентябрь	658	613	—	—	122	0	—	—
Октябрь	497	—		—	135		—	—
1961 г.								
Апрель	758	—	167	859	0		0	0
Май	36	—	1717	155	0	—	24	0
Июнь	13	—	219	408	0	—	0	13
Июль	218	—	87	320	3	—	0	8
Август	12201	—	—	—	9676	—	0	0
Сентябрь	1841	—	104	41	1050	—	14	0
Октябрь	383	—	—	—	142	—	—	0

Примечание. 0 — меньше 0,5 мг/м³.

В табл. 2 приводятся данные о распределении биомассы водорослей (в частности, синезеленых) в 1958, 1960 и 1961 гг. в протоке Быстрой, ерике Паразитном и в авандельте. Станции в авандельте расположены в 25 км вниз по течению в южной части вышеназванных островов. Под литоралью условно подразумевается прибрежная часть островов, находящихся под воздействием ежегодного периодического затопления в периоды половодий и обсыхающая при меженных уровнях воды; под сублиторалью — остальная часть водоема, не обсыхающая в межень (Косова, 1958).

Култучная зона дельты Волги, особенно в последние годы, во второй половине лета обильно зарастает макрофитами — ежеголовником, чилимом, сусаком, рдестами и другими видами. То же происходит и в авандельте, особенно в литорали островов. Благодаря этому огромная площадь кул-

тучной зоны и предустьевого пространства Волги во второй половине лета состоит из водоемов, в которых главенствующую роль по биомассе играют макрофиты. Обратившись к табл. 2, можно видеть, что биомасса синезеленых водорослей как в мелководном Паразитном ерике, так в литорали и сублиторали аванделыты значительно уступает таковой в протоке Быстрой. В этих водоемах нам никогда не приходилось наблюдать «цветения» воды, вызванного водорослями *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, обычными в русле Волги и ее протоках. Зато ежегодно в мелководных и заросших макрофитами районах происходит массовое развитие *Gloeothrichia pisum* (Ag.) Thur., *G. natans* и *G. echinulata* Richt. Такое развитие синезеленых водорослей в аванделыте происходит обычно в первой половине лета — мае, июне и июле. В мелководьях култуков в большом количестве встречается *Tolypothrix distorta*, который развивается в виде дерновинок над самым верхним слоем грунта. С нагреванием воды в весенне-летний период, особенно в период половодья, эта водоросль с усилением фотосинтеза большими массами выносится в предустьевое пространство, на что указывает и П. И. Усачев (1948). В сносимых течением «плюшках» много также синезеленых из рода *Oscillatoria*.

Следует упомянуть об явлениях «цветения» *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* в приглубых ильменях средней зоны дельты Волги (Зиновьев, 1941).

Нам приходилось наблюдать такое «цветение» *Aphanizomenon flos-aquae* в июле 1962 г. в искусственном ильменном пруду площадью 98 га близ с. Тузуклей (средняя зона дельты), в то время как в аналогичных прудах близ сел Раздор и Камызяк «цветения» не было. Первый пруд отличался от двух других главным образом тем, что развитие макрофитов в нем было весьма незначительным. Все пруды наполнялись в половодье из ближайших протоков, а впоследствии из них же проводилась подкачка воды.

Таким образом, в дельте Волги «цветение» воды, обусловленное развитием *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, происходит лишь в открытых, свободных от макрофитов водоемах — в русле Волги с его затонами, в протоках и в приглубых ильменях с малым количеством макрофитов. В низовьях дельты — в нижней ее зоне, в култучной зоне и аванделыте — «цветение» за счет этих видов происходит лишь в протоках. В култучной зоне и предустьевом пространстве, в водоемах, покрытых зарослями макрофитов, в массе развиваются *Gloeothrichia pisum*, *G. echinulata* и *G. natans*.

М. С. Кун (1960) пытается связать с «цветением» воды, вызванным массовым развитием этих видов, «зимнее» заболевание поголовья сазанов, начавшееся осенью 1956 г. и впервые выявленное на Дамчикском участке Астраханского заповедника (Курочкин и др., 1959; Брумштейн и др., 1960). В этой связи отметим, что заболевание это в низовьях дельты Волги продолжалось до зимы 1960/61 г. В зиму же 1961/62 г. впервые за 5 лет не было зарегистрировано ни одного случая его. Однако, если обратиться к рис. 1, можно видеть, что осенью 1961 г. биомасса синезеленых водорослей (главным образом *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*) в протоке Быстрой достигала 9.7 г/м^3. Это самая высокая концентрация, начиная с 1958 г. Поэтому у нас нет достаточных оснований связывать возникновение «зимнего» заболевания сазанов с «цветением» воды, вызванном синезелеными водорослями (Михайлов и Теплый, 1961).

Химический состав водных масс Волги по мере их продвижения вниз и поступления в заросшую макрофитами аванделыту и на полои низовьев дельты испытывает значительное преобразование. Так, В. С. Ивлев (1950)

указывает, что речная вода, фильтруясь во время половодья через тростниковые крепи, обогащается легкоокисляющимися веществами. Кроме того, увеличивается ее прозрачность.

В 1953 г. мы сравнили концентрацию биогенных элементов в воде при поступлении ее на полои и в предустьевое пространство (Горбунов, 1958). Оказалось, что в первую половину лета, в период особенно интенсивного прироста макрофитов, в авандельте и на полоях низовьев дельты Волги наблюдается значительное биологическое поглощение растворенных биогенов из воды. По данным Л. А. Барсуковой (1957), по Кировскому банку аналогичное явление происходило и в 1955 г.

Следовательно, можно предполагать, что возникающий дефицит биогенных элементов является одной из причин смены флоры синезеленых водорослей при продвижении водных масс Волги в култучную зону дельты и предустьевое пространство. На то, что макрофиты могут быть конкурентами фитопланктона, указывает К. А. Гусева (1958).

Однако не всегда можно объяснить отсутствие «цветения» воды, вызываемое *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, недостатком биогенных элементов. Так, за период с 1959 по 1961 г. (табл. 3) между «цветущим» водоемом (протока Быстрая) и «нецветущими» (ерики Паразитный и Лотосный) существенной разницы в химическом составе воды обнаружить не удалось. По-видимому, конкуренция между макрофитами и фитопланктоном происходит не всегда на основе недостатка биогенов, но здесь играют роль и такие факторы, как затенение водной поверхности (Трухин, 1960б)

Таблица 3

Колебания содержания биогенных элементов и окисляемость в 1959—1961 гг.

Водоем	Количество анализов	Аммонийный азот (мг/м³)	Нитритный азот (мг/м³)	Фосфор минеральный, растворенный (мг/м³)	Железо (мг/л)	Окисляемость (мг O_2/л)
Протока Быстрая	35	18—681	0—22.20	2.5—38.5	0.02—0.05	2.99—13.13
Ерик Паразитный	32	22—344	0—10.00	4.2—37.8	0.02—0.06	3.80—16.50
Ерик Лотосный	31	20—800	0—33.30	2.5—35.7	0.02—0.05	1.37—13.30

и выделение в воду веществ типа фитонцидов. Кроме того, известно, что некоторые водные макрофиты, например элодея, выделяют вещества, коагулирующие взвеси. По-видимому, планктонные водоросли могут попадать под их влияние.

Приведенные данные позволяют сделать следующие выводы.

В водоемах низовьев дельты Волги и авандельты зарегистрировано 426 видов и вариететов водорослей. Из этого числа 53 вида (12.5%) приходится на долю синезеленых водорослей. По мере приближения водных масс Волги к морю и распределения по водоемам наблюдается обеднение видового состава синезеленых водорослей.

Вспышке развития синезеленых водорослей обычно предшествует развитие бактерий. «Цветению» предшествует прохождение водными массами той фазы развития микробной жизни в них, когда происходит относительное возрастание роли анаэробов среди сапрофитной микрофлоры. В водоемах дельты Волги и предустьевого пространства, обильно заросших макрофитами, «цветение» воды, вызванное развитием *Aphanizomenon flos-aquae*

и *Microcystis aeruginosa*, не наблюдается. Поэтому возникновение «зимнего» заболевания сазанов нет оснований ставить в связь с «цветением» воды, вызванным развитием синезеленых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Барсукова Л. А. 1957. Волжский биогенный сток в Каспийское море до гидростроительства. Тр. Каспийск. п.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., XIII.

Белевич Е. Ф. 1956. Строение береговой полосы дельты Волги. Тр. инст. геогр. АН СССР, 68.

Брумштейн М. С., К. В. Горбунов, Ю. В. Курочкин, А. Ф. Коблицкая, В. В. Крипицкий и А. В. Москаленко 1960. О причинах массового заболевания сазана в дельте Волги. Вопр. ихтиол., 14.

Горбунов К. В. 1955. Динамика обрастаний на полях нижней зоны дельты Волги и их роль в питании молоди сазана. Тр. Всесоюзн. гидробиолог. общ., VI.

Горбунов К. В. 1958. Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. (Сообщение второе). Тр. Астраханск. гос. заповедн., 4.

Горбунов К. В. 1961. Сезонные фазы развития микробной жизни водоемов низовьев дельты Волги. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.

Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. Тр. биол. станц. «Борок». 3.

Дубровин Д., А. Каминский и П. Пешудов. 1910—1912. Материалы к фитопланктону устьев Волги. Бот. зап., изд. при Бот. саде СПб. унив., XXVIII.

Зиновьев А. Ф. 1941. Планктон полоев и ильменей дельты р. Волги и его значение в питании молоди промысловых рыб. Дисс. Астрахань.

Зиновьев А. Ф. 1947. Планктон полоев и ильменей дельты р. Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. Тр. Волго-Каспийск. научн. рыбохоз. станц., IX, 1.

(Зыков В.). Zykoff W. 1905. Bemerkung über das Plankton des Wolgadeltas Zool. Anz., XXIX, 9.

Ивлев В. С. 1940. Материалы к характеристике водоемов Астраханского заповедника. Тр. Астраханск. гос. заповедн., III.

Ивлев В. С. 1950. Тростниковые заросли в биологии и химическом балансе водоемов. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., II.

Косова А. А. 1958. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 4.

Куи М. С. 1960. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Зоол. журн., 39, 10.

Курочкин Ю. В., К. В. Горбунов и А. Ф. Коблицкая. 1959. О случаях массовых заболеваний и гибели рыб в низовьях дельты Волги. Тр. совещ. Ихтиол. комисс. АН СССР, М.—Л.

Лебедев Н. П. 1909. Наблюдения над планктоном дельты р. Волги летом 1907 г. Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., I, 1.

Михайлов В. В. и Д. Л. Теплый. 1961. О токсичности синезеленых водорослей реки Волги. Зоол. журн., 40, 11.

Трухин П. В. 1960. Реакция планктонных видов синезеленых водорослей на длительное затемнение. Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР, 7.

Усачев П. И. 1948. Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии. Тр. инст. океанол. АН СССР, II.

Эльдарова-Сергеева М. Х. 1913. Фитопланктон дельты реки Волги за 1909 год. Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., II, 7.

Астраханский
государственный заповедник.

Н. В. КОНДРАТЬЕВА

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О РАСПРЕДЕЛЕНИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМАХ УКРАИНСКОЙ ССР

Печатных работ, специально посвященных синезеленым водорослям внутренних водоемов Украинской ССР, сравнительно мало. Почти все они небольшие, содержат сведения о новых или интересных формах *Cyanophyta* (Шкорбатов, 1923, 1927; Аптекарь, 1926, 1927, 1928а, 1928б; Косинская, 1936; Гордиенко, 1937; Погребняк, 1941; Кондратьева, 1954а, 1954б, 1955; Каштанова, 1955; Полянский, 1955; Владимирова, 1961а, и др.), реже освещают видовой состав и распределение синезеленых водорослей в водоемах ограниченной территории (Шкорбатов, 1925; Косинская 1930, 1932; Кондратьева, 1951, 1956, 1959б, 1959в) или касаются других вопросов (Короткий, 1938; Брагинский, 1955; Кондратьева, 1957, и др.). Кроме того, сведения о *Cyanophyta* водоемов республики содержатся во многих (свыше 260) общих, преимущественно гидробиологических работах, принадлежащих перу более ста авторов. Литературные материалы могут быть восполнены нашими неопубликованными данными, собранными в различных ботанико-географических районах Украины.

В целом существующие материалы о синезеленых водорослях УССР достаточно обширны, но распылены в многочисленных источниках и требуют обобщения. Такое предварительное обобщение мы попытались сделать, использовав для этого соответствующие сведения по 1961 г. включительно (и отчасти начало 1962 г.). Однако, ввиду того, что территория Украинской ССР в отношении синезеленых водорослей изучена все еще недостаточно глубоко, а главное неравномерно, приведенные ниже выводы следует рассматривать только как ориентировочные, требующие проверки, а возможно, и существенных поправок.

Анализ всех имеющихся данных свидетельствует о том, что синезеленые водоросли в водоемах Украины наиболее обильно и разнообразно представлены обычно в летне-осенний, т. е. наиболее теплый, период года (с конца июня до первой половины октября включительно). С наступлением осенних похолоданий их удельный вес в альгофлоре снижается.

В указанный наиболее благоприятный период года *Cyanophyta* по численности нередко выходят на второе и даже первое место среди водорослей. Довольно часто они обусловливают «цветение» или образуют макроскопические скопления на субстратах. По видовому разнообразию синезеленые водоросли в водоемах УССР чаще всего занимают третье-четвертое место. Всего в водоемах Украины (включая болота), по нашим подсче-

там, к концу 1961—началу 1962 г. обнаружено 422 вида *Cyanophyta*, представленных 561 формой. Наиболее распространены среди них виды следующих родов: *Merismopedia* (Meyen.) Elenk. emend. [*M. elegans* A. Br., *M. glauca* (Ehr.) Näg., *M. punctata* Meyen], *Microcystis* (Kütz.) Elenk. [*M. aeruginosa* Kütz. Elenk. emend. f. *aeruginosa*, f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulverea* (Wood.) Forti Elenk. emend.], *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. emend. [*G. limnetica* (Lemm.) Hollerb., *G. minuta* (Kütz.) Hollerb. ampl., *G. turgida* (Kütz.) Hollerb. emend. и др.], *Oscillatoria* Vauch. [*O. chalybea* (Mert.) Gom., *O. brevis* (Kütz.) Gom., *O. splendida* Grev., *O. tenuis* Ag.], *Anabaena* Bory [*A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. spiroides* Kleb., *A. Scheremetjevi* Elenk., и др.], *Aphanizomenon flos-aquae*. (L.) Ralfs, а также *Coelosphaerium Kützingianum* Näg., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., и др. Одни из них встречаются преимущественно в небольших количествах, другие нередко развиваются массово.[1]

Общей чертой флористического состава всех основных групп водоемов Украинской ССР является преобладание класса *Hormogoneae*, к которому в среднем относится 60—80% всех обнаруженных (в том или ином случае) форм. Класс *Chroococceae* обычно представлен в несколько (до 10) раз менее разнообразно. Класс *Chamaesiphoneae*, за малым исключением, существенной роли не играет. Подавляющее число форм принадлежит к порядкам *Chroococcales*, *Oscillatoriales* и *Nostocales*. И только в отдельных случаях эти порядки представлены бедно. Среди семейств ведущую роль по разнообразию форм во всех основных группах водоемов играют *Oscillatoriaceae* и в подавляющем большинстве случаев *Anabaenaceae*. Из других семейств наиболее богаты формами *Merismopediaceae*, *Microcystidaceae*, *Gloeocapsaceae*, *Nostocaceae*, *Rivulariaceae* и некоторые другие, из родов — *Oscillatoria* Vauch., *Phormidium* Kütz., *Lyngbya* Ag., *Anabaena* Bory.

Состав и удельный вес *Cyanophyta* в различных водоемах неодинаков. Существующие материалы уже позволяют дать краткую ориентировочную характеристику почти всех основных групп водоемов Украины.

Как известно, внутренние поверхностные воды Украинской ССР представлены преимущественно реками. Много также пойменных и искусственных водоемов. Пресноводные, внепойменные озера сосредоточены главным образом в Западном Полесье. Вдоль морских побережий тянется полоса солоноватоводных и соленых озер и лиманов. В Крыму существенную роль играют пересоленные водоемы, в Полесье — болота. По всей территории встречаются разнообразные мелкие водоемы: лужи, ручьи и пр.

Из 10 речных систем Украины (Діброва, 1958) в отношении синезеленых водорослей лучше других изучен бассейн Днепра в его нижней и средней части (Свиренко, 1925, 1926б, 1937, 1938, 1948; Ролл 1929, 1936, 1940, 1947, 1958; Радзимовский, 1929, 1937, 1939; Гаухман, 1948, 1952, 1955, 1960; Федий, 1952, 1960, 1961; Мошкова, 1952а, 1952б; Ролл и Каштанова, 1953; Владимирова, 1953, 1958; Ролл и Марковский, 1955; Гринь, 1960, и др.). Хуже других изучен бассейн Вислы. Сведения о *Cyanophyta* рек и пойменных водоемов этого бассейна в пределах УССР ограничиваются нашими полевыми наблюдениями. Бассейн Днестра в отношении синезеленых водорослей на Украине изучен почти исключительно в его нижней части (Свиренко, 1926а; Иванов, 1953а, 1953б; Погребняк, 1953б; Гримальский, 1957; Ролл и Иванов, 1960, и др.). Южный Буг исследован почти исключительно выше Винницы и ниже Первомайска (1928а, 1928б; Радзимов-

[1] В частности, *Microcystis aeruginosa* Kütz. Elenk. emend., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. и виды *Anabaena* с газовыми вакуолями в водоемах Украины являются обычными возбудителями «цветения» воды

ский 1928; Ролл, 1937, и др.). Имеются данные о синезеленых водорослях некоторых притоков Южного Буга (Свиренко, 1928а, Ширшов, 1928б, 1928в, и др.), советского участка Дуная и придунайских лиманов [главным образом данные Я. В. Ролла (1961а, 1961б) и К. С. Владимировой (1957, 1961б, 1961в)], притоков Дуная (Wołoschinska, 1910, 1911), Северского Донца, его притоков и пойменных водоемов (Шкорбатов, 1925, 1926б, 1926в, 1928, 1956, 1959; Прошкина-Лавренко, 1927; Фадеев, 1930; Косинская, 1930, и др.). Определенные выводы можно сделать о синезеленых водорослях рек трех речных бассейнов, расположенных на юге республики между Прутом и Доном, на основании анализа работ Ю. П. Буженко (1930), А. И. Прошкиной-Лавренко (1930а), И. Т. Дедусенко-Щеголевой (1956а), А. М. Матвиенко (1956а) и наших маршрутных сборов, а также рек горного Крыма, главным образом благодаря работам П. Н. Воронихина (1932), П. М. Христюка (1947) и, в меньшей степени, по нашим наблюдениям.

В толще воды Днепра и особенно в водохранилищах на Днепре *Cyanophyta* принадлежат к числу руководящих групп водорослей. В летне-осенний период по численности они нередко выходят на первое место среди водорослей, обусловливая интенсивные «цветения» воды, а в ряде случаев составляют более 90% всей биомассы водорослей. В водохранилищах биомасса *Cyanophyta* часто измеряется десятками и даже сотнями граммов в 1 м³ воды. Основную массу синезеленых водорослей в толще воды Днепра в годы исследований составляли типичные планктеры, несущие газовые вакуоли, такие как *Microcystis aeruginosa* Kütz. Elenk. emend. f. *aeruginosa*, f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk. и др., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, ряд видов планктических *Anabaena* [*A. Hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. Scheremetjevi* Elenk., *A. planctonica* Brunnth., *A. spiroides* Kleb., *A. Lemmermanii* P. Richt., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. и др.]. В меньших количествах, но довольно часто встречаются эвритопные и планктонно-бентические формы: *Microcystis pulverea* (Wood.) Forti Elenk. emend., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Coelosphaerium Kützingianum* Näg., некоторые виды *Merismopedia* (Meyen) Elenk. emend., *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. emend., *Oscillatoria* Vauch.; *Lyngbya* Ag. и др.

В типичных участках маловодных, осолоненных, в межень пересыхающих степных притоков Днепра массовые формы днепровских планктических *Cyanophyta* обычно заметной роли не играют или почти не встречаются. Однако в приустьевых участках этих рек, подтопленных Днепром (в результате зарегулирования), указанные водоросли нередко дают массовые вегетации. Лесостепные и полесские притоки Днепра в отношении *Cyanophyta* изучены слабо. В некоторых из них массовые днепровские планктеры, несущие газовые вакуоли, представлены, по-видимому, все же богаче, чем в типичных участках степных притоков.

Исходя из существующих данных, можно заключить, что из рек других бассейнов по количеству планктонных синезеленых водорослей к Днепру наиболее близок, вероятно, Дунай, где также наблюдали довольно высокие значения биомассы *Cyanophyta*, и Южный Буг в его верхней части, обогащаемой водорослями за счет стока из прудов. Но если состав массовых форм в Южном Буге близок к днепровскому, то в Дунае он существенно отличается, так как к числу наиболее характерных планктеров здесь в отличие от Днепра принадлежат *Anabaenopsis Raciborskii* Wolosz., *A. Elenkinii* V. Miller (Ролл, 1961а) и некоторые другие, несвойственные или малосвойственные Днепру виды. В Северском Донце, в малых степных осолоненных в межень пересыхающих реках, расположенных между Прутом и Доном, планктонные днепровские массовые формы (как

и в типичных участках степных притоков Днепра) встречаются редко или почти не встречаются. Синезеленые водоросли для толщи воды этих рек либо вообще малосвойственны, либо представлены в ней главным образом эвритопными и планктонно-бентическими видами. Для малых степных рек, например, характерны тонконитчатые виды *Oscillatoria amphibia* Ag., *Spirulina major* Kütz. и др., а также виды рода *Merismopedia* (Meyen) Elenk. emend., *Gomphosphaeria lacustris* Chod. и др. В чрезвычайно мутных водах нижнего Днестра синезеленые планктеры также существенной роли не играют, а в водах многих горных рек, по-видимому, практически отсутствуют. Последнее может быть понято как результат отрицательного влияния высоких скоростей течения.

В пойменных водоемах рек массовые днепровские планктеры обильно развиваются только при наличии значительных пространств воды, свободных от зарослей макрофитов. В толще воды сильно заросших приречных водоемов *Cyanophyta* либо существенной роли не играют, либо представлены эвритопными, бентическими, планктонно-бентическими формами.

На дне равнинных рек и приречных водоемов чаще всего встречаются осцилляториевые водоросли, на макрофитах — виды *Gloeotrichia* J. Ag., *Nostoc linckia* (Roth) Elenk. и др., часто играющие весьма значительную роль, а иногда даже влияющие на общий аспект того или иного участка водоема. Большинство бентических *Cyanophyta* встречено в различных биотопах. Абсолютной приуроченности видов к определенным субстратам обнаружить не удалось, но все же отмечено некоторое тяготение определенных комплексов к определенным условиям существования.

Всего в реках и приречных водоемах УССР, по нашим подсчетам, к концу 1961 г. обнаружено около 329 форм *Cyanophyta*, причем количество форм, найденных в водоемах бассейна Днепра, в несколько раз превышает число форм, известное для бассейнов других рек (возможно, за исключением Дуная). Наиболее специфичен флористический состав рек горного Крыма,[2] где в отличие от других рек значительно ниже удельный вес представителей класса *Chroococceae* и выше роль семейств *Chamaesiphonaceae*, *Schizothrichaceae*, *Plectonemataceae*, *Scytonemataceae*, *Homoeotrichaceae*, а процент форм, не обнаруженных в бассейне Днепра, особенно высок (75.9). В реках горного Крыма значительную роль играют синезеленые водоросли-туфообразователи [*Rivularia haematites* (DC.) Ag., некоторые виды *Phormidium* Kütz., *Schizothrix* (Kütz.) Gom. и др.]. Коэффициенты флористической общности [3] *Cyanophyta* рек горного Крыма с реками других бассейнов ни в одном из проанализированных случаев не превышали 9%. Несмотря на заметное сходство во флористических спектрах, определенной спецификой, по-видимому, обладает также флористический состав *Cyanophyta* других рек. Коэффициенты флористической общности сравниваемых пар речных бассейнов не превышали 30.5%. По флористическому составу к Днепру, вероятно, ближе всего Южный Буг. Из числа всех форм, обнаруженных в бассейне этой реки, только около 3% не найдены в водоемах бассейна Днепра.

Из естественных внепойменных озер и озероподобных водоемов наиболее глубоко изучены в отношении синезеленых водорослей пресноводные озера Полесья (Ялынская, 1949, 1952; Кондратьева, 1951, 1952, 1954а, 1954б, 1955, 1957, 1959в; Фролова, 1952, Фролова-Раевская, 1953), а также солоноватые, соленые и ультрагалинные водоемы злаковой и полынной степи (Мейер, 1916, 1925; Троицкая, 1928, 1930; Прошкина-Лавренко, 1940, 1950;

[2] Карпаты недостаточно изучены, а поэтому не учтены.
[3] По Жаккару (Жадовский, 1925).

Погребняк, 1948, 1949, 1952а, 1952б, 1953а, 1953б, 1955, 1957а, 1957б; Приймаченко, 1953, 1956, 1957; Иванов, 1953а, 1953б, 1960а, 1960б; Владимирова, 1960а, 1960б, и др.). Имеются также сведения о *Cyanophyta* солоноватых озер лугово-злаковой степи, расположенных в Харьковской области (Дедусенко-Щеголева, 1926, 1927; Прошкина-Лавренко, 1936, 1954, и др.), лесостепного озера Лебедин в Сумской области (Шкорбатов, 1926а, 1940) и соляных Славянских озер в Донецкой лесостепи (Анисимова, 1930; Прошкина-Лавренко, 1930б; Еленкин, 1949).

В толще воды большинства пресноводных полесских озер (и в лесостепном озере Лебедин) в годы исследований *Cyanophyta* принадлежали к числу руководящих групп водорослей. Нередко они вызывали длительное «цветение» воды, вызванное теми же массовыми видами, что и в Днепре, а иногда также планктонными *Rivulariaceae*, *Nostoc Kihlmanii* Lemm. и некоторыми другими представителями *Cyanophyta*. Как и в Днепре, часто, но в меньшем количестве, встречались некоторые эвритопные и планктонно-бентические виды.

Для толщи воды слабо солоноватых, сильно заросших и обмелевших террасовых озер Харьковской области типичные планктеры с газовыми вакуолями менее характерны. Здесь в годы исследований преобладали эвритопные планктонно-бентические и бентические формы [*Microcystis Grevillei* (Hass.) Elenk. emend. f. *pulchra* (Kütz.) Elenk., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *G. aponina* Kütz., виды рода *Oscillatoria* Vauch., *Spirulina major* Kütz, *Nodularia Harveyana* (Thwait.) Thur. и др.]. Часть из них тяготеет к солоноватым водам. В наиболее крупном из изученных озер Харьковской области озере Лиман эти формы в отдельные годы образовывали на поверхности воды и берегов корку, которую трудно было пробить веслом (Прошкина-Лавренко, 1936).[4]

В толще воды более минерализованных и более крупных солоноватых озер и лиманов злаковой степи (с соленостью ниже 16‰), подверженных прямому или косвенному влиянию больших рек, типичные синезеленые планктеры в летне-осенний период года нередко развиваются очень обильно, по биомассе подчас доминируют (иногда составляют свыше 90% общей биомассы водорослей) и обусловливают «цветение» воды. Несмотря на повышенную соленость, в лиманах, прямо или косвенно связанных с Днепром, весьма значителен удельный вес массовых днепровских планктеров. Последнее может быть понято как результат приспособления днепровских выходцев к новым условиям солености в связи с постоянным заносом этих форм в Днепровский лиман из Днепра. В отличие от других приморских лиманов, подверженных влиянию больших рек, в толще воды Днестровского лимана (как и в Днестре) планктонные *Cyanophyta* существенной роли не играют. Это объясняется, по-видимому, отрицательным влиянием чрезвычайно высокой мутности воды.

В толще воды озер и лиманов злаковой степи, где общая минерализация воды достигает 20—50‰, синезеленые водоросли представлены заметно беднее, чем в предыдущей группе озер и лиманов (за исключением Днестровского лимана). Указаний о «цветении» воды в этих водоемах нет. Состав руководящих форм гораздо более отличен от днепровского. В наибольших количествах здесь находили *Spirulina tenuissima* Kütz., *Anabaena spiroides* Kleb., *Anabaenopsis Elenkinii* V. Miller и *Oscillatoria margaritifera* (Kütz.) Gom. Заметно повышается в этих водоемах роль видов, тяготеющих к соленым и солоноватым водам. В толще воды ультрагалинных водоемов злако-

[4] Однако в центре этого озера в некоторые годы наблюдали также довольно высокую вегетацию планктонных анабен (Дедусенко-Щеголева, 1927).

вой и полынной степи, а также в соляных озерах донецкой лесостепи планктонные *Cyanophyta* сколько-нибудь значительной роли не играют.

На дне полесских озер, по-видимому, преобладают формы, осевшие из толщи воды, но в обрастаниях макрофитов существенную роль (хотя и не доминирующую) играют прикрепленные формы, такие как виды калотрикса, глеотрихий, толипотрикса, эпифитных лингбий и др. В бентосе приморских солоноватых и соленых лиманов злаковой степи значителен удельный вес морских и солоноводных форм [*Oscillatoria corallinae* (Kütz.) Gom., *O. laetevirens* (Crouan) Gom., *Spirulina tenuissima* Kütz., *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liemb., *L. confervoides* Ag., *L. lutea* (Ag.) Gom., *L. semiplena* (C. Ag.) J. Ag., *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur., *Calothrix scopolorum* Aresch. и др.], характерно присутствие сверлящей *Hyella caespitosa* Born. et Flah. В пересоленных водоемах полынной и Крымской злаковой степи состав бентических *Cyanophyta* настолько специфичен, что Я. Я. Цееб (1961а) находит возможным характеризовать некоторые типы ультрагалинных водоемов Крыма параллельными данными о ведущих по биомассе синезеленых водорослях и солевому составу рапы. В частности, он выделяет рапные (S=70—330‰), соляные (хлоридные) поликальциевые, хлороглейные водоемы, рапные соляные олигокальциевые афанотециевые водоемы и рапные хлормагниевые микроколейные мертвые озера. Удельный вес бентических синезеленых водорослей в соленых и пересоленных южных озерах и озеровидных водоемах, по-видимому, заметно выше, чем в полесских озерах. Бентические *Cyanophyta* тут нередко покрывают значительные площади дна. Биомасса их подчас достигает сотен граммов на квадратный метр. В Сиваше однажды обнаружено даже около 1.5 кг/м^2 (Владимирова, 1960а).

Можно думать, что в меру резкого повышения общей минерализации воды в озерах и озероподобных водоемах процент пресноводных форм *Cyanophyta* понижается, повышается удельный вес солоноводных и солоноватоводных форм, а в приморских солоноватоводных водоемах возрастает также роль морских выходцев. Особенно ярко это проявляется при анализе распределения бентических форм. Вместе с тем в солоноватых водах нередки случаи массовой вегетации пресноводных выходцев, вероятно, приспособившихся к новым условиям существования.

Всего во внепойменных озерах и озероподобных водоемах Украины, по приблизительным нашим подсчетам, выявлено 324 формы *Cyanophyta*, т. е. примерно столько же, сколько в реках вместе с их пойменными водоемами. Наибольшее количество форм обнаружено в полесских озерах. Флористический состав синезеленых водорослей озер различных зон неодинаков. Наиболее специфичен он в озерах полынной и крымской злаковой степи (в соленых и ультрагалинных водоемах). В то время как в озерах Полесья и злаковой степи (а также во всех других проанализированных группах водоемов и в болотах) представители порядка *Nostocales* принадлежат к числу ведущих и составляют не менее 20% всех обнаруженных форм *Cyanophyta*, в озерах и озероподобных водоемах полынной и Крымской злаковой степи этот порядок ведущего значения не имеет. Представители его не составляют и 3% всех обнаруженных форм. Напротив, процент форм, относящихся к семействам *Coccobactreaceae* и *Oscillatoriaceae*, в водоемах полынной и крымской злаковой степи выше, чем в озерах Полесья и злаковой степи. Коэффициент флористической общности соленых и ультрагалинных озер и озероподобных водоемов полынной и крымской злаковой степи с другими группами водоемов (реками, пресноводными озерами, различными прудами, а также болот) измеряется единицами, и только коэффициент флористической общности этих водоемов с озерами

злаковой степи (среди которых преобладают солоноватые и, реже, соленые водоемы) достигает 13.3%. Наиболее близкими к Днепру по флористическому составу, как и следовало ожидать, оказались полесские озера. Коэффициент флористической общности синезеленых водорослей этих озер и Днепра (без его водохранилищ, притоков и пойменных водоемов) составляет 32.5%.

Сведения о синезеленых водорослях искусственных водоемов Украины почти ограничиваются данными о *Cyanophyta* прудов и водохранилищ. Материалы о синезеленых водорослях водохранилищ на Днепре учтены в разделе, посвященном Днепру. Из других искусственных водоемов наиболее глубоко изучены *Cyanophyta* полесских прудов (Кондратьева, 1952, 1959а; Копенко и др., 1961, и др.). Значительные сведения имеются также о *Cyanophyta* прудов лесостепи (Свиренко, 1918, 1922, 1924; Синица, 1929; Радзимовский, 1933, 1955; Кондратьева, 1951; Фролова, 1952, 1955б, 1956, 1958а, 1958б; Дедусенко-Щеголева, 1956б; Матвиенко, 1956; Коновалова, 1956б, и др.), а также степной зоны (Дідусенко, Прошкіна, 1924, 1927; Гордієнко, 1929б; Цымбалюк, 1953; Евдущенко, 1953, 1955, 1959; Радзимовский, 1955, 1961а, 1961б). Имеются также некоторые сведения о синезеленых водорослях водохранилищ Донбасса (Березин, 1934; Шкорбатов и др., 1936; Слюсарева, 1954; Хохолкина, 1956, и др.). Определенные выводы уже можно сделать о синезеленых водорослях водохранилищ горного и предгорного Крыма (Потоцкая, 1957, Евдущенко, 1961; Цееб, 1961а) и некоторых других искусственных водоемов Украинской ССР.

В толще воды равнинных прудов и водохранилищ синезеленые водоросли в летне-осенний период нередко развиваются массово и вызывают обильное «цветение» воды, вызванное чаще всего теми же видами, что и в Днепре. В прудах, как и в пойменных водоемах, «цветение», обусловленное планктонными синезелеными водорослями, обычно наблюдается только при наличии вод, свободных от зарослей макрофитов. Особняком от равнинных водохранилищ стоят водохранилища горного и предгорного Крыма, где «цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, не констатировано.

Сведения о бентических *Cyanophyta* искусственных водоемов пока невелики и касаются главным образом *Cyanophyta* полесских прудов.

Всего в прудах и малопроточных водохранилищах Украины к концу 1961 г. было обнаружено 182 формы *Cyanophyta*. Флористическое богатство полесских и лесостепных прудов примерно одинаково. В степных прудах обнаружено вдвое меньшее количество форм.[5] Во флористическом составе прудов различных зон наблюдаются определенные различия, которые заметно маскирует хозяйственная деятельность человека. В частности, сем. *Anabaenaceae*, по-видимому, наиболее разнообразно (а, возможно, и наиболее обильно) представлено в лесостепных прудах, а сем. *Oscillatoriaceae* — в степных. Судя по коэффициентам флористической общности, наиболее близки к Днепру (и полесским озерам) пруды Полесья и лесостепи. Наиболее специфичны степные пруды.

Сведения о синезеленых водорослях болот Украины имеются главным образом для Полесья, т. е. территории, особенно богатой болотами (Косинская, 1932; Кондратьева, 1951, 1952, 1956; Фролова, 1952, 1955а; Паламар, 1952, 1954, 1957), а также для болот Харьковской области (Матвиенко, 1938, 1941, 1950; Прошкина-Лавренко, 1954) и некоторых других местностей (Алексенко, 1891, 1894; Свіренко, 1927, и др.). В изученных болотах

[5] Степные пруды хуже изучены, поэтому пока трудно судить об их флористическом богатстве.

Cyanophyta представлены довольно разнообразно, нередко двумя-тремя десятками форм в каждом болоте, но не принадлежат к числу руководящих отделов водорослей. Численность экземпляров *Cyanophyta* во многих болотах сравнительно невелика, но иногда (например, в пересыхающих осоково-гипновых болотах) синезеленые водоросли образуют заметные скопления. Наблюдается приуроченность определенных комплексов *Cyanophyta* к определенным типам болот. В частности, для обследованных эвтрофных и мезотрофных сфагновых болот Западноукраинского Полесья наиболее характерными оказались *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. emend., *Nostoc Kihlmanii* Lemm., виды *Anabaena* Bory [*A. augstumalis* Schmidle, *A. aequalis* Borge f. *anomala* Kossinsk., *A. inaequalis* (Kütz.) Bory et Flah., *A. lapponica* Borge f. *insignis* Kossinsk.], *Cylindrospermum stagnale* (Kütz.) Born. et Flah., *Leptobasis striatula* (Hy) Elenk. f. *striatula* и f. *levis* Kossinsk., *Hapalosiphon fontinalis* (Ag.) Born. Elenk., emend., *Stigonema ocellatum* (Dillv.) Thur. s. l. Elenk. f. *sphagnalis* f. n. и др., а для изученных гипново-осоковых (пересыхающих) болот того же ботанико-географического района — *Gloeothece rupestris* (Lyngb.) Bornet, *Nostoc microscopicum* (?) Garm., *Rivularia* (?) *coadunata* (Sommerf.) Foslie f. *pseudogypsophila* V. Poljansk., виды *Stigonema* Ag. с многорядными трихомами [*S. ocellatum* (Dillv.) Thur. s. l. Elenk. f. *hypnicola* f. n. и др.]. Для синезеленых водорослей этих болот характерным было образование значительного количества слизи, окрашенной в яркие желто-коричневые тона.

Всего, по предварительным подсчетам, в болотах Украинской ССР к концу 1961 г. обнаружено 164 формы *Cyanophyta*, т. е. немногим меньше, чем в прудах, и примерно вдвое меньше, чем в озерах или реках с их пойменными водоемами. В отличие от всех рассмотренных выше групп водоемов в болотах более или менее заметную роль играют представители порядка *Stigonematales* (в частности, сем. *Stigonemataceae*), а удельный вес порядка *Oscillatoriales* по сравнению с порядком *Nostocales* заметно ниже. Судя по коэффициентам флористической общности, флористический состав *Cyanophyta* болот наиболее близок к флористическому составу полесских и лесостепных прудов, а также полесских озер, вблизи которых расположена значительная часть изученных болот.

Лужи (как временные водоемы) в отношении синезеленых водорослей почти не изучены. Однако можно сказать, что состав и количество в них *Cyanophyta* зависят от длительности существования луж, грунтов, на которых они располагаются, особенностей питания и происхождения луж. Например, для луж у водопроводов и других более или менее длительное время существующих, мелких, незаросших, загрязненных пресноводных эфемерных водоемов особенно свойственны виды *Oscillatoria* Vauch. и *Phormidium* Kütz., которые образуют на дне и твердых субстратах сплошные пленки. На дне приморских луж развиваются пленки, состоящие из солоноватоводных видов из порядка *Oscillatoriales* [*Spirulina major* Kütz., *Oscillatoria Lloydiana* Gom., *Microcoleus chtonoplastes* (Fl. Dan.) Thur. и др.].

Флористический состав и интенсивность развития синезеленых водорослей в водоемах зависит от особенностей самих водоемов,[6] от совместного

[6] Особенности влияния отдельных факторов на синезеленые водоросли Украины изучены еще слабо. К концу 1961 г. можно было сделать только некоторые общие замечания, касающиеся вопросов о влиянии температуры, скорости течения, мутности, общей минерализации воды, содержания в ней биогенных веществ, зарастания макрофитами, воздействия антропических факторов (как-то; бытовых и промышленных стоков, построения гидротехнических сооружений и т. д.) и др. В рамках данной работы имеющиеся сведения рассмотрены быть не могут.

воздействия целого комплекса экологических факторов. Наиболее своеобразен состав *Cyanophyta* в горных реках Крыма, соленых и ультрагалинных водоемах, а также в болотах (см. выше), т. е. там, где водоросли находят особые условия для своего существования (особо быстрое течение воды, максимальное содержание солей, условия, близкие к наземным, и пр.).

В заключение затронем еще вопрос о территориальном распределении синезеленых водорослей на Украине. На территории республики имеются равнинные и горные районы и хорошо выражена широтная зональность. Оказалось, что флористический состав *Cyanophyta* горного Крыма и равнинных районов УССР резко отличен. Об этом ярко свидетельствует как сравнение флористических спектров или коэффициентов флористической общности, так и сравнение состава наиболее характерных видов. Такая разница становится понятной, если учесть, что в горах Крыма синезеленые водоросли представлены в основном обитателями быстротекущих вод, состав которых специфичен.

Флористический состав *Cyanophyta* водоемов различных широтных зон равнинной части УССР гораздо более сходен между собой. Значительное сходство наблюдается и во флористических спектрах и в коэффициентах флористической общности. Отчасти это объясняется малым вниманием, которое исследователи уделяют мелким морфологическим формам. Выявление подобных форм в различных экологических условиях, переоценка таксономического значения известных форм на основе морфолого-эколого-географического принципа в значительной степени уменьшат сходство во флористических спектрах синезеленых водорослей водоемов различных широтных зон УССР. Однако существующие материалы, хотя и показывают значительное сходство, до некоторой степени все же свидетельствуют о наличии определенной специфики в составе синезеленых водорослей различных широтных зон. Коэффициенты флористической общности нигде не превышают 45%. Порядок *Stigonematales*, семейства *Stigonemataceae* и *Scytonemataceae*, по-видимому, тяготеют к Полесью. В южных районах, в частности в злаковой и полынной степи, меняется соотношение между порядками *Oscillatoriales* и *Nostocales* в сторону повышения удельного веса *Oscillatoriales* (как по разнообразию форм, так и по обилию). Ряд форм тяготеет к определенной зоне, а иногда даже обнаруживается исключительно на территории данной зоны. Например, для Украинского Полесья (и отчасти лесостепи) характерны виды *Stigonema* Ag., *Hapalosiphon fontinalis* (Ag.) Born. Elenk. emend., планктонные *Rivulariaceae*, *Nostoc Kihlmanii* Lemm., *Leptobasis striatula* (Hy) Elenk., *Woronichinia Naegeliana* (Ung.) Elenk. и др. Среди них особенно интересны *Gloeotrichia echinulata* (J. S. Smith) P. Richt. и *Woronichinia Naegeliana* (Ung.) Elenk., которые вне пределов Украины, в том числе в северных и центральных областях европейской части СССР, нередко дают массовые вегетации. На территории Украинского Полесья и лесостепи в массовом количестве эти виды встречаются по крайней мере не так уж часто, а на юге республики (в степной части) почти или вовсе не обнаружены. В противоположность Полесью для степных районов характерна частая встречаемость форм, тяготеющих к солоноватым и соленым водоемам. Только в приморских районах найдены морские формы *Cyanophyta*.

Все сказанное свидетельствует в пользу наличия определенных географических закономерностей в распределении синезеленых водорослей на территории Украинской ССР. Эти закономерности зависят в первую очередь от закономерностей в распределении водоемов, в которых водоросли обитают, и, в частности, от степени проявления закона зональности в рас-

пределении поверхностных вод. Например, тяготение солоноватоводных и солоноводных форм *Cyanophyta* к южным районам Украины, по-видимому, объясняется повышенной (по сравнению с Полесьем) общей минерализацией поверхностных вод на юге Украины. Тяготение ряда болотных форм к Полесью объясняется большей заболоченностью этой территории. Интересно, что комплексы видов, подобные тем, которые характерны для сфагновых болот Полесья, в более южных районах УССР встречены только там, где найдены болота с присутствием сфагновых мхов.

Выявленная на территории республики зависимость распределения синезеленых водорослей от современных экологических условий в будущем, вероятно, позволит говорить об экологической географии *Cyanophyta* Украинской ССР. Для изучения ее необходимо широко применить специфический метод экологии — количественный учет, как при исследовании распределения крупных систематических групп синезеленых водорослей, так и при изучении распределения их мелких морфологических форм в различных местообитаниях. Последнее в широком масштабе может быть осуществлено путем совместных усилий гидробиологов и систематиков.

Целесообразно было бы выяснить не только географо-экологическую локализацию отдельных форм синезеленых водорослей — их ареалы, как обычно поступают во флористической географии, но и подобно тому, как это предлагает В. Г. Хржановский (1958) для высших растений, — географо-экологическую локализацию отдельных морфологических (а впоследствии физиологических и биохимических) признаков. Иными словами, исследовать приуроченность важнейших признаков синезеленых водорослей к определенным условиям существования. Это (наряду с экспериментом) помогло бы глубоко изучить взаимосвязь синезеленых водорослей и среды, вскрыть причины тех или иных особенностей в их распределении на Земле, что в свою очередь содействовало бы выяснению возможных причин эволюции отдельных форм *Cyanophyta* и тем самым способствовало бы разработке филогенетической системы синезеленых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Алексенко М. А. 1891. Материалы для альгологии Полтавской губернии. 1. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., XXV.

Алексенко М. А. 1894 (1892—1893). Флора водорослей Днепровских плавней и торфяников в пределах Полтавской губернии. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., XXVII.

Анисимова П. В. 1930. К биологии Славянских соленых водоемов (по наблюдениям 1926—1927 гг.). Изв. Инст. физ.-хим. анал., 4, 2.

Аптекарь Э. М. 1926. К морфологии и систематике новой синезеленой водоросли. Бот. матер. Инст. спор. раст. Глав. бот. сада АН СССР, IV, 4.

Аптекарь Э. М. 1927. О двух синезеленых водорослях из Днепропетровского округа. Зап. Дніпропетр. інст. нар. освіти, 1.

Аптекарь Э. М. 1928а. О некоторых новых синезеленых из Украины. Дневн. Всес. съезда бот. в Ленинграде в янв. 1928 г.

Аптекарь Е. М. 1928б. Про деякінові й цікаві *Cyanophyceae*, зібран і в околицях Дніпропетровського. Зап. Дніпропетр. інст. нар. освіти, 2.

Березин А. И. 1934. Водохранилища Донбасса. Матер. совещ. Всесоюзн. н.-иссл. инст. водоснабж. канал., гидротехн. сооруж. и инж. гидрогеол., 15—17 IV 1934.

Братинский Л. П. 1955. О токсичности синезеленых водорослей. Природа, 1.

Бужейко Ю. П. 1930. Водорості Грос-Лібентальської (Велико-Акаржинської) річки та деяких водозборів її источища. Зап. прир.-матем. секц. Одеськ. наук. тов. 4.

Владимирова К. С. 1953. Качественный и количественный состав фитопланктона и микрофитобентоса пойменных водоемов нижнего течения Днепра. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 31.

Владимирова К. С. 1957. Микрофитобентос придунайских лиманов. Вопр. экологии, 1.

Владимирова К. С. 1958. Фітопланктон та фітобентос водойм дельтової ділянки Дніпра. Тр. інст. гідробіол. АН УРСР, 34.
Владимирова К. С. 1960а. Фітомікробентос східного Сиваша. Праці інст. гідробіол. АН УРСР, 35.
Владимирова К. С. 1960б. Фітом і кробентос Молочного лиману (Азовського моря). Праці інст. гідробіол. АН УРСР, 35.
Владимирова К. С. 1961а. Про новий вид синьозелених водоростей (*Oscillatoria ucrainica* sp. n.). Укр. бот. журн., XVIII, 1.
Владимирова К. С. 1961б. Фитомикробентос Дуная и заливов Килийской дельты. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 36.
Владимирова К. С. 1961в Фитомикробентос придунайских водоемов. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 36.
Воронихин Н. Н. 1932. К познанию флоры и растительности водорослей пресных водоемов Крыма. Бот. журн., 17, 3.
Гаухман З. С. 1948. Фитобентос порожистой части р. Днепра по данным 1944—1946 гг. Вести. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., XVIII.
Гаухман З. С. 1952. Альгологические материалы по водоемам Днепровских плавней. Вести. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., IX.
Гаухман З. С. 1955. Формирование фитопланктона Днепровского водохранилища после его восстановления. Вести. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., XI.
Гаухман З. С. 1960. Фитопланктон и фитобентос среднего течения Днепра и его придаточной системы. Вести. Днепропетр. Н.-иссл. инст. гидробиол., XII.
Герасимов П. А. 1936. О цветении водохранилищ Донбасса. Природа, № 8.
Гордієнко М. О. 1929. Матеріалы до мікрофлори ставків степової України. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. станц., 1.
Гордієнко М. О. 1937. *Nostoc pruniforme* Ag. у водосховищі Дніпрогесу. Вісн. Дніпропетр. гидробіол. станц., II.
Гримальский В. Л. 1957. Планктон р. Днестра. Тр. Кишеневск. с.-х. инст., 12.
Гринь В. Г. 1960а. Влияние временного осолонения воды в низовьях Днепра в 1955 г. на состав фитопланктона. Наук. зап. Одеськ. біол. станц., 2.
Гринь В. Г. 1960б. Сезонні зміни фітопланктону рукава ріки Дніпра — Рвача. Укр. бот. журн., XVII, 5.
Дедусенко-Щеголева Н. Т. 1926. Микрофлора озера Лиман. Докл. Всесоюзн. съезда бот. в Москве в янв. 1926 г. М.
Дедусенко-Щеголева Н. Т. 1927. Микрофлора озера Лиман. Русск. архив протист., VI, 1—4.
Дедусенко-Щеголева Н. Т. 1956а. Альгофлора р. Молочной. Уч. зап. Харьковск. унив. LXVII, Гидробиол. сборник.
Дедусенко-Щеголева Н. Т. 1956б. Фитопланктон некоторых рыбоводных прудов Харьковской области. Уч. зап. Харьковск. унив. LXVII. Гидробиол. сборник.
Дідусенко Н. та Н. Прошкіна. 1924—1927. Попередні відомості про планктон водоймищ у «Чаплях» (Асканія-Нова). Вісті держ. степ. заповідн. «Чаплі», III—IV.
Діброва О. Г. 1958. Географія Украінской РСР, 2-ге вид. «Рад. школа». Київ.
Евдущенко А. В. 1953. Фитопланктон прудов степной зоны Украины и его сезонные изменения. Вести. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., X.
Евдущенко А. В. 1955. Влияние водоплавающей птицы на развитие фитопланктона в степных овражно-балочных прудах. (Предварительное сообщение). Вести. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., 11.
Евдущенко А. В. 1959. Удобрение степных прудов Украины посредством выращивания водоплавающей птицы и развитие фитопланктона. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л.
Евдущенко А. В. 1961. О фитопланктоне водохранилищ предгорного Крыма. Тр. совещ. Ихтиол. комисс. АН СССР, 10, М.—Л.
Егерман Ф. Ф. 1925. Материалы по планктону Кучургапского лимана бассейна р. Днестра за 1924 г. Тр. Всеукр. Черноморско-Азовской научн. пром. опытн. станц.
Еленкин А. А. 1949. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, 2. М.—Л.
Жадовский А. Е. 1925. Метод Жаккара в изучении растительных сообществ. В сб.: Методика геобот. исслед., Л.—М.
Иванов А. И. 1953б. Фитопланктон Днестровского лимана и низовий Днестра. Матер. по гидробиол. и рыболовству лиманов сев.-зап. Причерноморья, 2. Одесса.

Иванов А. И. 1953а. Фитопланктон Днестровского лимана и нижнего течения Днестра. Дисс. Киев.
Іванов О. І. 1960а. Фітопланктон східного Сиваша. Праці інст. гідробіол. АН УРСР, 35.
Іванов О. І. 1960б. Фітопланктон Молочного лиману. Праці інст. гідробіол. АН УРСР, 35.
Каштанова А. Е. 1955. Новая разновидность *Aphanizomenon Elenkinii* Kiss. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, X.
Кондратьева Н. В. 1951. Матеріали до вивчення синьозелених водоростей м. Києва та його околиць. Бот. журн. АН УРСР, VIII, 1.
Кондратьева Н. В. 1952. Синезеленые водоросли водоемов замедленного стока правобережного Украинского Полесья. Дисс. Киев.
Кондратьева Н. В. 1954а. Новий вид з роду *Gloeotrichia* J. Ag. — *G. spiroides* Kondrat. sp. n. Бот. журн. АН УРСР, XI, 1.
Кондратьева Н. В. 1954б. Про деяких цікавих представників родини ривулярієвих. Укр. бот. журн., XI, 3.
Кондратьева Н. В. 1955. Новые и интересные синезеленые водоросли. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, X.
Кондратьєва Н. В. 1956. Синьозелені водорості деяких боліт Полісся. Укр. бот. журн., XIII, 2.
Кондратьєва Н. В. 1957. Про вплив заростей очерету на синьозелені водорості. Укр. бот. журн., XIV, 2.
Кондратьєва Н. В. 1959а. До вивчення синьозелених водоростей ставкі в Волинського Полісся. Укр. бот. журн., XVI, 2.
Кондратьєва Н. В. 1959б. Планктонні синьозелені водості озер західноукраїнського Полісся. Укр. бот. журн., XVI, 4.
Коненко Г. Д., М. Л. Підгайко, Д. О. Радзимовський. 1961. Ставки Полісся України. Київ.
Коновалова Е. И. 1956а. Смена организмов планктона при самоочищении малых стоячих водоемов. Уч. зап. Харьковск. унив., LXVIII, Гидробиол. сборник.
Коновалова Е. И. 1956б. Альгофлора и микрофауна некоторых рыбоводных прудов Харьковской обл. Уч. зап. Харьковск. унив., LXVIII, Гидробиол. сборник.
Короткий П. І. 1938. Про причини загибелі риби в р. Самарі. Тр. Гідробіол. станц. АН УРСР, 16.
Косинская Е. К. 1930. Критический список синезеленых водорослей, собранных летом 1928 г. в окрестностях Северо-Донецкой биологической станции им. В. М. Арнольди. Изв. Главн. бот. сада СССР, XXIX, 1—2.
Косинська Е. К. 1932. Список синьозелених водоростей м. Київа та його околиць, зібраних улітку 1928 р. Журн. біо.-бот. циклу ВУАН, 3—4.
Косинская Е. К. 1936. Новые формы синезеленых водорослей. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II (Споровые растения), 3.
Матвієнко О. М. 1938. Матеріали до вивчення водоростей УРСР, 1. Наук. зап. Харьківськ. унів., 14.
Матвієнко О. М. 1941. Водорості боліт Харьківської обл., Учені. зап. Харьківськ. унів., 22.
Матвиенко А. М. 1950. Водоросли Моховатого болота, Уч. зап. Харьковск. унив., XXXII.
Матвиенко А. М. 1956а. Альгофлора р. Молочной, Уч. зап. Харьковск. унив. LXVII.
Матвиенко А. М. 1956б. Фитобентос некоторых рыбоводных прудов Харьковской обл. Уч. зап. Харьковск. унив., LXVII.
Мейер К. И. 1916. Сиваш и его флора. Естествознание и география, XXI, 1—2.
Мейер К. И. 1925. Сиваш и его флора. Изв. Русск. гидробиол. инст., 15.
Мошкова Н. О. 1952а. Альгофлора дна заків верхньої частини середнього Дніпра, Бот. журн. АН УРСР, IX, 4.
Мошкова Н. А. 1952б. Донная и прибрежная альгофлора верхней части Среднего Днепра и ее хозяйственное значение. Дисс. Киев.
Паламар Г. М. 1952. Водорості боліт західного Полісся, їх екологія та значення для типології боліт. Дисс. Київ.
Паламар Г. М. 1945. Альгофлора різних типів боліт Західного Полісся. Бот. журн. АН УРСР, XI, 4.
Паламар Г. М. 1957. До питання про водорості деяких водойм України. Наук. зап. Херсонськ. пед. інст., VIII.
Погребняк П. П. 1941. О редкой синезеленой водоросли *Anabaena propinqua* Setch. et Gardn., представляющей форму *Anabaena termalis* Vouk. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 5, 7—9.

Погребняк І. І. 1948. Фітобентос Хаджибейського лиману. Праці Одеськ. унів., II. (53).
Погребняк І. І. 1949. Фітобентос Куяльницького лиману. Праці Одеськ. унів., IV (57), Збірн. біофаку, V.
Погребняк И. И. 1952а. Фитобентос и кормовые ресурсы Шабалатского лимана. В сб.: Матер. по гидробиол. и рыболовству лиманов сев.-зап. Причерноморья (Кормовые ресурсы лиманов Измаильской обл.), 1, Одесса
Погребняк П. П. 1952б. Фитобентос и кормовые ресурсы Тузловской группы лиманов Измаильской обл. В сб.: Матер. по гидробиол. и рыболовству лиманов сев.-зап. Причерноморья (Кормовые ресурсы лиманов Измаильской обл.), 1. Одесса.
Погребняк И. И. 1953а. Фитобентос Днепровского лимана. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 31.
Погребняк И. И. 1953б. Донная растительность Днестровского лимана и низовьев Днестра. В сб.: Матер. по гидробиол. и рыболовству лиманов сев. зап. Причерноморья, 2, Киев.
Погребняк И. И. 1955. Донная растительность Березанского лимана. Тр. Одесск. унив., 145, сер. биол. наук, 7.
Погребняк И. И. 1957а. Влияние морского канала на фитобентос Шаболотского лимана. Научн. ежегодн. Одесск. унив., 1956.
Погребняк І. І. 1957б. Донна рослинність Бузького лиману. Праці Одеськ. унів., 147, Сер. біол. наук, 8.
Поляпский В. П. 1955. О новой водоросли из рода *Calothrix*. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 10.
Потоцкая И. В. 1957. Фитопланктон Симферопольского водохранилища в первый год его существования. Тр. Карадагской биол. станц. АН УССР, 14.
Приймаченко А. Д. 1953. Фитопланктон Днепровско-Бугского лимана, как составная часть его кормовой базы. Автореф. дисс. Киев.
Приймаченко А. Д. 1956. Фитопланктон Днепровско-Бугского лимана. Киев.
Приймаченко А. Д. 1957. Формирование фитопланктонных комплексов в Днепровско-Бугском лимане. Вопр. экологии, 1.
Прошкина-Лавренко А. И. 1927. Фитопланктон р. Волчьей, Наук зап. по біології, 1.
Прошкина-Лавренко А. П. 1930а (1929). Фитопланктон степных рек Левобережной Украины, 1. Журн. Русск. бот. общ., XIV, 3.
Прошкина-Лавренко А. И. 1930б. Водоросли соляного Вейсова озера в Славянске. Изв. Инс-т. физ. хим.-анал., IV, 2.
Прошкина-Лавренко А. П. 1936. Интересный случай «цветения» озера Лиман Харьковской обл. Сов. бот., 4.
Прошкина-Лавренко А. И. 1940. Гидробиологическое районирование Сиваша на основании изучения его альгофлоры. Тр. конфер. по проблеме Сиваша (1938). Киев.
Прошкина-Лавренко А. И. 1950. Водоросли Молочного лимана. Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, VI, 7—12.
Прошкина-Лавренко А. И. 1954. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных террас долины реки Сев. Донец. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II (Спор. раст.), 9
Радзимовський Д. О. 1928. Замітка про фітопланктон заростів в р. Південний Бог. Тр. фіз.-мат. відд. УАН, X, 2.
Радзимовський Д. О. 1929 (1930). Про фітопланктон середньої течії р. Дніпра. Тр. фіз.-мат. відд. УАН, XI, 2.
Радзимовський Д. О. 1933. До характеристики фітопланктону водойм Вінниччини. Журн. біо-зоол. циклу ВУАН, 3 (7).
Радзимовський Д. О. 1937. Замітка про фітопланктон озера Засна. Тр. Гідробіол. станц. АН УССР, 14.
Радзимовський Д. О. 1939. Матеріали до характеристики фітопланктону заплавних водойм р. Дніпра. Тр. Гідробіол. станц. АН УРСР, 18.
Радзимовский Д. А. 1955. О фитопланктоне новопостроенных прудов УССР в первый год заполнения их водой. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 39.
Радзимовский Д. А. 1961а. О фитопланктоне прудов южных районов Николаевской и Херсонской областей УССР. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 11.
Радзимовский Д. А. 1961б. Фитопланктон прудов Ингулецкого массива орошения. В сб.: Малые водоемы равнинной обл. СССР и их использование, Л.
Ролл Я. В. 1929 (1930). До вивчення фітопланктону середньої течії р. Дніпра. Тр. фіз.-мат. відд. УАН, XIV, 3.

Ролл Я. В. 1936. Фітопланктон річок Дніпра, Прип'яті, гирла Десни. Тр. Н.-д. інст. рибн. госп. України, II.
Ролл Я. В. 1937. Фітопланктон р. Південного Буга. Тр. Гідробіол. станц., АН УРСР, 14.
Ролл Я. В. 1940. Спроба районування Дніпра за складом його фітопланктону. Вісті АН УРСР, X.
Ролл Я. В. 1947. Гідробіологічне районування ріки. Праці січневої сесії АН УРСР, 3.
Ролл Я. В. 1958. Фітопланктон пониззя Дніпра і його можливі зміни у зв'язку із спорудженням Каховської греблі. Тр. Інст. гідробіол. АН УРСР, 34.
Ролл Я. В. 1961а. Фитопланктон советского участка Дуная, его рукавов и заливов. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 36.
Ролл Я. В. 1961б. Фитопланктон придунайских водоемов. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 36.
Ролл Я. В. и А. И. Иванов 1960. Материалы по фитопланктону Нижнего Днестра и некоторых его притоков. Наук. зап. Одеськ. біол. станц., 2.
Ролл Я. В. и А. Е. Каштанова. 1953. Фитопланктон Нижнего Днепра на участке Никополь—устье Днепра, его притоков и кутов. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, 31.
Ролл Я. В. и Ю. М. Марковский. 1955. Планктоносток среднего Днепра в связи с прогнозом будущего Кременчугского водохранилища. Зоол. журн., 34, 3.
Свиренко Д. О. 1918. Материалы к флоре водорослей России. Водоросли прудов Харьковской городской канализации. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., XLIX.
Свиренко Д. О. 1922. Микрофлора стоячих водоемов. I. Микрофлора заселившихся прудов. II. Процесс заселения стоячих водоемов. III. Вымирание планктона. Харьков.
Свиренко Д. О. 1924. Новые данные о закономерностях в жизни стоячего водоема. Журн. н.-иссл. каф. в Одессе, I, 10—11
Свиренко Д. О. 1925. Материалы по фитопланктону низовий р. Днепра. Тр. Всеукр. гос. Черн.-Азовск. научн. пром. опытн. станц., 1.
Свиренко Д. О. 1926а. О планктоне нижнего Днестра и некоторых водоемов его бассейна. Журн. н.-иссл. каф. в Одессе, II, 4.
Свиренко Д. О. 1926б. Альгологическое исследование р. Днепра в 1920—1924 гг. Русск. арх. протист., V, 1—2.
Свіренко Д. О. 1927. Альгологічне дослідження цікавого купиння коло Дніпропетровська. Тр. фіз.-мат. відд. УАН, III, 7.
Свиренко Д. О. 1928а. Очерк водорослей реки Ингула. Русск. арх. протист., VII, 1—2.
Свиренко Д. О. 1928б. Исследование флоры водорослей р. Ингулец. Русск. арх. протист., VII, 1—2.
Свіренко Д. О. 1937. Фітопланктон порожистої частини р. Дніпра, водойм її допливівб балок та його зміни під впливом побудування греблі Дніпрельстану. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. станц., II.
Свіренко Д. О. 1938. Дніпровське водосховище, V. Фітопланктон водосховища і його заток. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. станц., IV.
Свиренко Д. О. 1948. О нижнем Днепре и влиянии на его фитопланктон Днепровской плотины. Научн. зап. Днепропетровск. унив. XXXII, сб. работ. биофака.
Синица Т. И. 1929. Некоторые данные о жизни одного озероподобного водоема бассейна р. Донца. Тр. Харківськ. тов. досл. прир., LII, 1.
Слюсарева А. И. 1954. Результаты гидробиологических наблюдений над некоторыми водохранилищами Донецкого бассейна. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, II.
Троицкая О. В. 1928. О синезеленых из Мойнакского озера. Дневн. Всесоюзн. съезда бот. в Ленинграде в янв. 1928 г.
Троицкая О. В. 1930. Гидробиологическое исследование Мойнакского озера. Изв. Инст. физ.-хим анал., 4, 2.
Фадеев Н. Н. 1930. Результаты санитарно-биологического осмотра р. Донца и некоторых связанных с ним водоемов в районе станций Рубежная—Переездная Юго-Восточной ж. д. Тр. Донецк. научн. экспед., 1.
Федий В. А. 1952. Фитопланктон, перифитон и фитобентос Нижнего Днепра. Вестн. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., IX.
Федий В. А. 1960. Альгофлора р. Ворсклы (по материалам 1940, 1945, 1947—1949, 1954 гг.), Вестн. Днепропетр. н.-иссл. инст. гидробиол., 12.

Федий В. А. 1961. Некоторые данные об альгофлоре Каховского водохранилища и влияние на нее промышленного загрязнения. Тр. Ихтиол. комисс. АН СССР. 10.

Фролова И. А. 1952. Водоросли озер и прудов и их значение для типологии водоемов. Дисс. и автореф. дисс. Киев.

Фролова І. О. 1955а. Альгофлора сфагново-осокового болота в околицях м. Київа. Наук. зап. Київск. унів., 13 (Праці бот. саду 24).

Фролова І. О. 1955б. Особливості альгофлори піточних голосіївских ставків в околицях м. Київа. Наук. зап. Київськ. унів., 13 (Праці бот. саду, 24).

Фролова І. О. 1956. Водорості дослідних риборозвідних ставків колгоспу ім. Куйбишева Васильківського району Київської області. XIII наук. сесія Київск. унів., Секц. біол.

Фролова І. О. 1958а. Водорості ставків колгоспу ім. Куйбишева Васильківського району Київської області і залежність їх розвитку від добрив. Зб. наук. праць Укр. досл. станц. рибництва Укр. Акад. с.-г. наук. III.

Фролова І. О. 1958б. Вплив азотних добрив на развиток ставкових водоростей. Вісн. Київськ. унів., 1, Сер. біол., 1—2.

Фролова-Раевская П. А. 1953. Альгофлора озера Рыбного и водоема возле Малого Рыбного озера в окрестностях м. Броваров. Наук. зап. Київськ. унів., 12. 7.

Хохолкина Н. Н. 1956. Санитарно-биологическая оценка Кардовского, Сеннянского и Ольховского водохранилища Донбасса. Уч. зап. Харьковск. унив., 67.

Хржановский В. Г. 1958. Розы. М.

Христюк П. М. 1947. Основные черты флоры водорослей пресных вод Крыма. Дисс. Симферополь

Цееб Я. Я. 1961а. Гидрологическая характеристика крымских водохранилищ за 20 лет их существования. В сб.: Малые водоемы равнинных обл. СССР и их использование, М.—Л.

Цееб Я. Я. 1961б. К типологии солоноватых и солепых водоемов Крыма и характеристика их фауны. В сб.: Малые водоемы равнинных обл. СССР и их использование, М.—Л.

Цымбалюк В. А. 1953. Фитобентос колхозных прудов Днепропетровской области. Вестн. Н.-иссл. инст. гидробиол. Днепропетр. унив., X.

Ширшов П. П. 1928а. О свободно плавающих нитчатках и их эпифитах р. Ю. Буг (и некоторых других водоемов его системы). Дневн. Всесоюзн. съезда бот. в Ленинграде в янв. 1928 г.

Ширшов П. П. 1928б. Про нитчуваті водорості та їх епіфіти з рр. Південного Богу, Кодими та Кисилівського кар'єру. Тр. фіз.-мат. відд. УАН, X.

Ширшов П. П 1928в. Нарис мікрофлори р. Кодими (доплив Південного Богу). Тр. фіз.-мат. відд. УПН, X.

Шкорбатов Л. А. 1923. Новые виды и разновидности из группы синезеленых водорослей, найденных в Харьковской губернии. Бот. матер. Отд. спор. раст. Глав. бот. сада РСФСР, II, 6.

Шкорбатов Л. А. 1925. О распространении синезеленых организмов в системе рек: Харьков—Лопань—Уды—Северный Донец. Тр. Харьковск. общ. испыт. прир. при Укрглавнауке, I, 1.

Шкорбатов Л. А. 1926а. Озеро Лебедин Харьковской губернии и его микрофлора. Днев. съезда бот. в Москве в 1926 г.

Шкорбатов Л. А. 1926б. Общий очерк природных условий бассейна р. Сев. Донца. Тр. Комисс. по сан.-биол. обслед. р. Сев. Донца и его притоков (Лопани и Уд), I. Харьков.

Шкорбатов Л. А. 1926в. Гидробиологическое изучение микрофлоры С. Донца, Уд. Лопани. (Предварительный отчет). Тр. Комисс. по сан.-биол. обслед. р. Сев. Донца и его притоков (Лопани и Уд), I, Харьков.

Шкорбатов Л. А. 1927. Наблюдения над некоторыми синезелеными водорослями Харьковской губернии. Русск. арх. протист., VI, 1—4.

Шкорбатов Л. А. 1928. Гидробиологическое изучение микрофлоры р. Сев. Донец и его притоков Уды и Лопань (Результаты годичного обследования за период с ноября 1924 г. по октябрь 1925 г.) Тр. Комисс. по сан.-биол. обслед. р. Сев. Донца и его притоков (Лопани и Уд), II, Харьков.

Шкорбатов Л. А 1940. Озеро Лебедин Сумской области и его микрофлора по данным гидробиологических обследований. Тр. Донецк. гидробиол. станц., 1.

Шкорбатов Л. А. 1956. Планктон озера Белого, Змиевского района Харьковской области. Уч. зап. Харьковск. унив., LXVII.

Шкорбатов Л. А. 1959. Результаты гидробиологических и гидрохимических обследований р. Оскол в связи с сооружением Краснооскольского водохранилища, Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, 1957 г.
Шкорбатов Л. А., С. В. Солодовников, Н. П. Хохолкина и Е. И. Коновалова. 1936. Водохранилища Донбасса. В сб.: Донбасс, его санитарное изучение и оздоровление, Киев.
Ялынская П. С. 1949. Гидробиологический очерк озер Шацкой группы Волынской области (предварительное сообщение). Тр. Н.-иссл. инст. прудового и озерно-речн. рыбн. хоз., 6.
Ялынская П. С. 1952. Биологические основы реконструкции рыбного хозяйства озер Шацкой группы Волынской области. Дисс. Львов.
Янушкевич А. А. 1891. Материалы для альгологии Харьковской губернии. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., XXV.
Wołoszyńska J. 1910. Życie glonów w górnym biegu Prutu (Algenleben im oberen Prut.), Bull. Intern. de l'Ac. Sci. de Cracovie, Reihe B, 5.
Wołoszynska J. 1911. Życie glonów w górnym biegu Prutu, Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Um. w Krakowie, XLV.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР.

Д. А. РАДЗИМОВСКИЙ и А. Д. КОНЕНКО

О РАСПРОСТРАНЕНИИ МАССОВЫХ ВИДОВ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПЛАНКТОНЕ ПРУДОВ УКРАИНСКОЙ ССР

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты регионального гидрохимического и гидробиологического исследования прудов УССР, во время которого было изучено более 200 водоемов.

Пруды, расположенные в различных естественно-географических районах Украины, не являются однородными по своим экологическим условиям и, в частности, по химизму воды. Состав воды в прудах изменяется в широких пределах по минерализации и степени трофичности. Встречаются как олигогалинные и даже почти агалинные, так и α-мезогалинные пруды, как дистрофированные, так и эвтрофные и политрофные водоемы. На фоне этих изменений химизма воды представляет интерес проследить за распространением массовых видов синезеленых водорослей в планктоне прудов.

Наиболее разнообразен состав массовых видов синезеленых водорослей в прудах лесостепных районов Украины. Пруды лесостепной полосы в большинстве своем характеризуются умеренной минерализацией воды (200—600 мг/л) и гидрокарбонатно-кальциевым ее составом. В бассейне Днестра, в районах распространения гипсоносной толщи, встречаются воды сульфатного класса группы кальция. В среднем Приднепровье, в районах содового засоления почвогрунтов, состав воды в прудах отличается повышенными концентрациями гидрокарбонатов и карбонатов магния и натрия: распространены воды гидрокарбонатного класса, группы магния, первого типа (по классификации Алекина). Величины минерализации воды достигают 1000—1200 мг/л.

Для лесостепной полосы характерна высокая обеспеченность прудовых вод биогенными элементами. Концентрация аммонийного азота достигает 1—2 мг/л, в минимуме не ниже 0.20 мг/л; концентрация фосфатов колеблется в пределах 0.01—0.500 мг/л. В воде прудов в больших количествах содержатся органические вещества, богатые азотом.

Величины перманганатной окисляемости колеблются в пределах 14—22 мг/л, а в сильно загрязненных прудах достигают 27—40 мг/л. Отношение C : N равно 8 : 6.

Таким образом, лесостепные пруды можно характеризовать как водоемы с высокой степенью эвтрофности, а нередко и как эвтрофно-политрофные водоемы.

Синезеленые водоросли в прудах лесостепных районов нередко доминируют в планктоне, вызывая «цветение» воды. Общая численность их достигает десятков миллионов и даже нескольких сотен миллионов клеток в 1 л воды. В некоторых прудах с обильным развитием синезеленых водорослей их видовой состав довольно разнообразен. Так, в пробе из пруда с. Бузовки (Киевская область) были обнаружены *Microcystis aeruginosa* (160 000 колоний в 1 л), *Aphanizomenon flos-aquae* (190 000 000 кл./л), *Microcystis pulverea*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa limnetica*, *G. minor*, *Aphanizomenon Elenkinii*, *Anabaena flos-aque*, *Romeria elegans*, *Lyngbja limnetica*, *Phormidium mucicola*, *Merismopedia tenuissima*, *M. punctata*, *M. glauca*, *Oscillatoria tenuis*, *O. limosa*.

В других прудах состав синезеленых был обедненным (4—8 видов в пробе), а в некоторых водоемах наблюдалось массовое развитие лишь одного вида, большей частью *Aphanizomenon flos-aquae*, в меньшей мере *Microcystis aeruginosa*.

Общий состав широко распространенных массовых форм в лесостепных прудах невелик — 15—18 видов, из которых в первую очередь следует отметить *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Anabaena Scheremetjevi*, *A. flos-aquae*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa limnetica*, *Oscillatoria limnetica*.

Характерным для этих прудов является развитие в планктоне ряда видов рода *Anabaena*, как *A. flos-aquae*, *A. Scheremetjevi*, *A. Hassalii*, *A. spiroides*, *A. Lemmermanii*, *A. planctonica*, *A. macrospora*, *A. affinis* и др.

Принято считать, что синезеленые водоросли, обладающие сильными конкурентными способностями, легко побеждают в борьбе за существование и, размножаясь в массе при благоприятных условиях, вытесняют из планктона другие водоросли. В значительной мере такая картина наблюдается и в изученных прудах. Однако нередко наряду с массовым развитием синезеленых водорослей могут вегетировать со значительным обилием и довольно многочисленные представители других групп водорослей, особенно эвгленовых и протококковых. Например, в пруду с. Левченки наряду с синезелеными — *Anabaena Scheremetjevi*, *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii* (101 391 000 кл./л), составлявшими 96% численности и 53% биомассы, значительно развивались также эвгленовые водоросли, составлявшие 40% общей биомассы. Видовой состав при этом насчитывал до 50 таксонов водорослей. В пруду с. Чернелевка при обильной вегетации синезеленых, достигавших 31 мг/л (91.4% общей биомассы), встречено до 70 видов водорослей из 7 систематических групп. В составе синезеленых имеются *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa* и др.

Таким образом, количественные и качественные соотношения между синезелеными при обильном их развитии и другими водорослями могут быть очень различными.

Насколько можно судить по одноразовому обследованию лесостепных прудов, различия в ионно-солевом составе прудовых вод — гидрокарбонатно-кальциевых и гидрокарбонатно-магниевых — в пределах минерализации 200—700 мг/л на распределении массовых видов синезеленых водорослей сколько-нибудь отчетливо не отражаются.

Так, например, в пруду с. Баевки с гидрокарбонатно-магниевой водой (минерализация 658 мг/л) и в пруду с. Галеники с гидрокарбонатно-кальциевой водой (327 мг/л) состав планктона был одинаков. И в том и в другом пруду наблюдалось «цветение», вызванное синезелеными, с полным доминированием *Aphanizomenon flos-aquae*. В обоих прудах трофические условия были благоприятными, содержание азота и фосфора высоким. Последнее в значительной степени способствует массовому развитию синезеленых.

В некоторых случаях массовая вегетация синезеленых наблюдалась при очень высоком содержании биогенных веществ, в частности аммонийного азота, значительно превышающем те концентрации (0.06—0.2 мг/л), которые указывались как оптимальные для некоторых видов в культуре и в водоемах. Так, *Oscillatoria limnetica* в пруду с. Соколово вегетировала при 1.0 мг/л аммиачного азота и 0.1 мг/л фосфора; *Anabaena spiroides* в пруду с. Гришковка — при 2.3 мг/л азота и 0.4 мг/л фосфора; *Oscillatoria Agardhii* — при 0.5 мг/л аммиачного азота, 1.3 мг/л фосфора и окисляемости 19.0 мг O/л (с. Кибинцы); *Aphanizomenon flos-aquae* — при 1.1 мг/л азота и 1.3 мг/л фосфора и окисляемости 19.0 мг O/л (с. Баевка), при 2.3 мг/л азота, 0.3 фосфора и окисляемости 17.3 мг O/л (с. Галеники); *Microcystis pulverea* — при 2.6 мг/л аммиачного азота и 0.01 мг/л фосфора и окисляемости 20 мг O/л (с. Зозулинцы). Это указывает, что некоторые планктонные синезеленые могут вегетировать в условиях очень высокой трофичности, причем высокое содержание аммонийного азота не является неблагоприятным фактором для вегетации этих видов.

При большем загрязнении водоемов планктонные синезеленые обычно исчезают и уступают место другим водорослям, главным образом эвгленовым. Планктонные синезеленые исчезают также при зарастании прудов высшими водными растениями. В сильно заросших прудах никогда не встречалось «цветения» воды, вызванного вегетацией синезеленых.

Севернее, в полесских районах, общая минерализация воды в прудах уменьшается. При этом пруды, расположенные преимущественно в южных районах Полесья, по гидрохимическому режиму близки к лесостепным прудам, характеризуясь умеренной минерализацией.

Другие пруды, расположенные главным образом в северных районах, отличаются очень малой минерализацией воды (25—100 мг/л), бедностью кальцием (6—10 мг/л), слабокислой или нейтральной реакцией воды (pH=5.5—7.0), высоким содержанием органических гуминовых веществ. Состав органического вещества отличается широким отношением C : N (25—55), перманганатная окисляемость достигает в них 55 мг O/л, бихроматная — 145 мг O/л, цветность — 300—400°. Обладая явными признаками дистрофирования, эти пруды имеют, однако, нередко довольно высокое содержание биогенных веществ, особенно аммонийного азота и фосфора, что зависит, возможно, от интенсификационных мероприятий, проводимых на прудах.

Синезеленые водоросли в планктоне полесских прудов распространены довольно широко, но интенсивное «цветение» воды встречается тут значительно реже. В изученных прудах встречались главным образом комплексы синезеленых с преобладанием или значительной ролью *Microcystis pulverea*. Кроме этой формы, наибольшее значение имели *M. aeruginosa*, *Woronichinia Naegeliana*, *Gloeocapsa limnetica*, *Gomphosphaeria lacustris* и некоторые другие. Укажем для примера состав некоторых комплексов: *Microcystis pulverea*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Gloeocapsa limnetica* — в пруду с. Вышполь; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Woronichinia Naegeliana* — в прудах с. Вила; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Wo-*

ronichinia Naegeliana — в прудах с. Маневичи; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Aphanothece elabens*, *Gomphosphaeria lacustris* — в пруду с. Полица; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi* — в прудах с. Крошня.

Большинство указанных видов встречалось как в прудах южных районов (например, с. Крошня), так и в наиболее олигогалинных и дистрофированных прудах. Таким образом, ни низкое содержание кальция, ни наличие гуминовых веществ, ни слабокислая реакция воды не препятствовали вегетации этих синезеленых.

Значительно меньшее распространение имели представители рода *Anabaena*, а также *Aphanizomenon flos-aquae*, которые встречались в большей мере лишь в прудах, менее гуминизированных, с большей минерализацией воды.

В степных районах Украины в составе воды в прудах сказывается влияние морского засоления. Резко увеличивается концентрация хлоридов и сульфатов. Величины минерализации воды достигают 2000—5000 мг/л. По соотношению ионов воды относятся к сульфатному и хлоридному классу группы натрия второго и третьего типа. Наряду с этим в так называемых атмосферных прудах, изолированных от засоленных грунтовых вод, состав воды отличается, как и в прудах лесостепи, умеренной минерализацией (300—500 мг/л) и гидрокарбонатно-кальциевым составом (Николаевская область). В степном Крыму встречаются α-мезогалинные пруды с минерализацией 10 000—29 000 мг/л.

Содержание биогенных веществ, так же как и в лесостепных прудах, высокое. Количество аммонийного азота находилось обычно в пределах 0.4—2.0 мг/л, а изредка выше — 3 мг/л. Содержание фосфора достигало 0.2—0.4 мг/л. Степные пруды часто довольно сильно загрязнены. Перманганатная окисляемость достигает в них 44—55 мг O/л. Цветность воды обычно не превышала 60—80°.

Синезеленые водоросли в степных прудах весьма распространены и нередко обильно развиваются. В прудах северных и центральных районов степи встречаются в основном те же виды, что и в лесостепных прудах; однако в массе развивается более ограниченый набор видов. В прудах южной степи — в Николаевской и Херсонской областях — наиболее широко распространен *A. flos-aquae*, часто вызывающий «цветение» воды.

В прудах степного Крыма синезеленые водоросли также имеют большое значение. Примерно в 60% изученных прудов наблюдалось умеренное или богатое их развитие. Состав наиболее распространенных видов, дающих высокие вегетации, невелик. В него входят главным образом *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii*, *Anabaena spiroides*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Merismopedia tenuissima*, *Coelosphaerium Kützingianum*.

Ряд видов, обычных в лесостепи и в северных степных районах, в степном Крыму встречается менее часто. Так, обращает на себя внимание малое разнообразие представителей рода *Anabaena*. На слабое развитие представителей этого рода в степных водоемах уже указывалось ранее. Из этого рода в степном Крыму широко распространена лишь *A. spiroides*, часто развивающаяся в массе. Редки *Aphanizomenon flos-aquae*, а также *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Gomphosphaeria lacustris*. Не встречались *Gloeocapsa*.

Наиболее распространенные в прудах степного Крыма формы весьма эвригалинны и способны не только вегетировать, но и в массе развиваться при широком диапазоне минерализации воды. Они встречаются в русловых прудах (на р. Салгире) с минерализацией воды до 660 мг/л (с. Семенная), а также в прудах с высокой минерализацией (5000—10 000 мг/л).

Так, например, в пруду с. Баевки с гидрокарбонатно-магниевой водой (минерализация 658 мг/л) и в пруду с. Галеники с гидрокарбонатно-кальциевой водой (327 мг/л) состав планктона был одинаков. И в том и в другом пруду наблюдалось «цветение», вызванное синезелеными, с полным доминированием *Aphanizomenon flos-aquae*. В обоих прудах трофические условия были благоприятными, содержание азота и фосфора высоким. Последнее в значительной степени способствует массовому развитию синезеленых.

В некоторых случаях массовая вегетация синезеленых наблюдалась при очень высоком содержании биогенных веществ, в частности аммонийного азота, значительно превышающем те концентрации (0.06—0.2 мг/л), которые указывались как оптимальные для некоторых видов в культуре и в водоемах. Так, *Oscillatoria limnetica* в пруду с. Соколово вегетировала при 1.0 мг/л аммиачного азота и 0.1 мг/л фосфора; *Anabaena spiroides* в пруду с. Гришковка — при 2.3 мг/л азота и 0.4 мг/л фосфора; *Oscillatoria Agardhii* — при 0.5 мг/л аммиачного азота, 1.3 мг/л фосфора и окисляемости 19.0 мг O/л (с. Кибинцы); *Aphanizomenon flos-aquae* — при 1.1 мг/л азота и 1.3 мг/л фосфора и окисляемости 19.0 мг O/л (с. Баевка), при 2.3 мг/л азота, 0.3 фосфора и окисляемости 17.3 мг O/л (с. Галеники); *Microcystis pulverea* — при 2.6 мг/л аммиачного азота и 0.01 мг/л фосфора и окисляемости 20 мг O/л (с. Зозулинцы). Это указывает, что некоторые планктонные синезеленые могут вегетировать в условиях очень высокой трофичности, причем высокое содержание аммонийного азота не является неблагоприятным фактором для вегетации этих видов.

При большем загрязнении водоемов планктонные синезеленые обычно исчезают и уступают место другим водорослям, главным образом эвгленовым. Планктонные синезеленые исчезают также при зарастании прудов высшими водными растениями. В сильно заросших прудах никогда не встречалось «цветения» воды, вызванного вегетацией синезеленых.

Севернее, в полесских районах, общая минерализация воды в прудах уменьшается. При этом пруды, расположенные преимущественно в южных районах Полесья, по гидрохимическому режиму близки к лесостепным прудам, характеризуясь умеренной минерализацией.

Другие пруды, расположенные главным образом в северных районах, отличаются очень малой минерализацией воды (25—100 мг/л), бедностью кальцием (6—10 мг/л), слабокислой или нейтральной реакцией воды (pH=5.5—7.0), высоким содержанием органических гуминовых веществ. Состав органического вещества отличается широким отношением C : N (25—55), перманганатная окисляемость достигает в них 55 мг O/л, бихроматная — 145 мг O/л, цветность — 300—400°. Обладая явными признаками дистрофирования, эти пруды имеют, однако, нередко довольно высокое содержание биогенных веществ, особенно аммонийного азота и фосфора, что зависит, возможно, от интенсификационных мероприятий, проводимых на прудах.

Синезеленые водоросли в планктоне полесских прудов распространены довольно широко, но интенсивное «цветение» воды встречается тут значительно реже. В изученных прудах встречались главным образом комплексы синезеленых с преобладанием или значительной ролью *Microcystis pulverea*. Кроме этой формы, наибольшее значение имели *M. aeruginosa*, *Woronichinia Naegeliana*, *Gloeocapsa limnetica*, *Gomphosphaeria lacustris* и некоторые другие. Укажем для примера состав некоторых комплексов: *Microcystis pulverea*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Gloeocapsa limnetica* — в пруду с. Вышполь; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Woronichinia Naegeliana* — в прудах с. Вила; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Wo-*

ronichinia Naegeliana — в прудах с. Маневичи; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Aphanothece elabens*, *Gomphosphaeria lacustris* — в пруду с. Полица; *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi* — в прудах с. Крошня.

Большинство указанных видов встречалось как в прудах южных районов (например, с. Крошня), так и в наиболее олигогалинных и дистрофированных прудах. Таким образом, ни низкое содержание кальция, ни наличие гуминовых веществ, ни слабокислая реакция воды не препятствовали вегетации этих синезеленых.

Значительно меньшее распространение имели представители рода *Anabaena*, а также *Aphanizomenon flos-aquae*, которые встречались в большей мере лишь в прудах, менее гуминизированных, с большей минерализацией воды.

В степных районах Украины в составе воды в прудах сказывается влияние морского засоления. Резко увеличивается концентрация хлоридов и сульфатов. Величины минерализации воды достигают 2000—5000 мг/л. По соотношению ионов воды относятся к сульфатному и хлоридному классу группы натрия второго и третьего типа. Наряду с этим в так называемых атмосферных прудах, изолированных от засоленных грунтовых вод, состав воды отличается, как и в прудах лесостепи, умеренной минерализацией (300—500 мг/л) и гидрокарбонатно-кальциевым составом (Николаевская область). В степном Крыму встречаются α-мезогалинные пруды с минерализацией 10 000—29 000 мг/л.

Содержание биогенных веществ, так же как и в лесостепных прудах, высокое. Количество аммонийного азота находилось обычно в пределах 0.4—2.0 мг/л, а изредка выше — 3 мг/л. Содержание фосфора достигало 0.2—0.4 мг/л. Степные пруды часто довольно сильно загрязнены. Перманганатная окисляемость достигает в них 44—55 мг O/л. Цветность воды обычно не превышала 60—80°.

Синезеленые водоросли в степных прудах весьма распространены и нередко обильно развиваются. В прудах северных и центральных районов степи встречаются в основном те же виды, что и в лесостепных прудах; однако в массе развивается более ограниченый набор видов. В прудах южной степи — в Николаевской и Херсонской областях — наиболее широко распространен *A. flos-aquae*, часто вызывающий «цветение» воды.

В прудах степного Крыма синезеленые водоросли также имеют большое значение. Примерно в 60% изученных прудов наблюдалось умеренное или богатое их развитие. Состав наиболее распространенных видов, дающих высокие вегетации, невелик. В него входят главным образом *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii*, *Anabaena spiroides*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Merismopedia tenuissima*, *Coelosphaerium Kützingianum*.

Ряд видов, обычных в лесостепи и в северных степных районах, в степном Крыму встречается менее часто. Так, обращает на себя внимание малое разнообразие представителей рода *Anabaena*. На слабое развитие представителей этого рода в степных водоемах уже указывалось ранее. Из этого рода в степном Крыму широко распространена лишь *A. spiroides*, часто развивающаяся в массе. Редки *Aphanizomenon flos-aquae*, а также *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *Gomphosphaeria lacustris*. Не встречались *Gloeocapsa*.

Наиболее распространенные в прудах степного Крыма формы весьма эвригалинны и способны не только вегетировать, но и в массе развиваться при широком диапазоне минерализации воды. Они встречаются в русловых прудах (на р. Салгире) с минерализацией воды до 660 мг/л (с. Семенная), а также в прудах с высокой минерализацией (5000—10 000 мг/л).

Так, например, в пруду с. Выселок (5656 мг/л) вегетировали *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Microcystis pulverea*, *M. Grevillei*, в пруду с. Берегового (6856 мг/л) — *Oscillatoria Agardhii*, *O. limnetica*, *Anabaenopsis Elenkinii*, в пруду с. Ильинки (9060 мг/л) — *Merismopedia tenuissima*, *Oscillatoria limnetica*, *Anabaena* sp. (стерильные). Однако в прудах с минерализацией воды выше 10 000—14 000 мг/л эти водоросли не только не давали массовой вегетации, но почти совсем не встречались. В таких α-мезогалинных прудах синезеленые водоросли в большинстве случаев развивались лишь в небольшом количестве или даже единично. Здесь вегетировали другие виды, главным образом непланктонные, характерные для солоноватых и соленых водоемов, как *Spirulina major*, *S. tenuissima*, *Nodularia spumigena*, *Lyngbya aestuarii*, *Oscillatoria brevis* и ряд других видов *Oscillatoria*. Только в одном пруду с большим осолонением (с. Павловка) было отмечено массовое развитие одного вида синезеленых — *Synechocystis minuscula* при минерализации до 30 000 мг/л и очень большом содержании органических веществ (окисляемость 82 мг O/л).

Массовое развитие указанных выше эвригалинных форм в большинстве случаев наблюдалось в прудах при высоком содержании биогенных веществ и высокой окисляемости воды, т. е. в условиях заметного повышения сапробности. Так, в пруду с. Ерофеево осенью массовое развитие синезеленых (384 623 000 кл./л, или 40.4 мг/л), главным образом *Anabaena spiroides*, *Oscillatoria limnetica* и в очень малом количестве *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, отмечено при содержании аммиачного азота 1.7 мг/л, органического азота 5.3, фосфора 0.37 мг/л и перманганатной окисляемости 35.5 мг O/л. Обильно вегетируют также эвгленовые.

В пруду с. Ильинки осенью массовое развитие *Merismopedia tenuissima* было отмечено при содержании аммонийного азота 1.15 мг/л, органического азота 2.9 мг/л, при окисляемости воды 36.6 мг O/л.

Таким образом, в степных прудах отбор форм, достигающих массового развития, происходит как в отношении приспособления их к повышенной минерализации воды, так и приспособления к условиям высокой эвтрофности и известного загрязнения.

В лесостепных условиях в водоемах с повышенной сапробностью и повышенным содержанием биогенных веществ в массе развиваются преимущественно те же виды синезеленых водорослей.

В некоторых прудах степного Крыма, главным образом на Керченском полуострове, обнаружено повышенное содержание марганца, превышающее 1.0 мг/л (с. Знаменка — 1.5 мг/л, с. Ивановка — 2.7, с. Державино — 1.9 мг/л). Несмотря на такую высокую концентрацию марганца, в этих прудах был богатый фитопланктон, в составе которого в ряде случаев значительную роль играли синезеленые водоросли, главным образом *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii*, *O. granulata*, *O. geminata*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Anabaena* sp. и др. Эти водоемы характеризовались повышенной минерализацией (2000—6000 мг/л), высокой окисляемостью (от 13.3 до 50 мг O/л) и щелочной реакцией воды.

В прудах предгорного и горного Крыма минерализация воды в большинстве случаев значительно ниже, чем в степном Крыму (400—700 мг/л). Вода гидрокарбонатно-кальциевая. В связи с большим потреблением воды на орошение пруды отличаются большой астатичностью. Фитопланктон в большинстве случаев небогатый. Планктонные синезеленые были представлены слабо как в качественном, так и в количественном отношении. Главнейшее значение имели *Oscillatoria limnetica*, *Microcystis aeruginosa*,

Coelosphaerium Kützingianum, *Gomphosphaeria aponina*, а также некоторые *Oscillatoria* (*O. simplicissima*, *O. geminata*, *O. tenuis* и др.).

В области Карпат изучены главным образом пруды в Прикарпатье и в меньшей мере в Закарпатье и горных районах. В Прикарпатье (правобережье Днестра) пруды по своим экологическим условиям близки к прудам западной лесостепи. Состав доминирующих форм синезеленых водорослей также очень сходен с составом массовых форм лесостепных районов. К главнейшим формам можно отнести *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi*, *Gomphosphaeria lacustris*, *G. aponina*, *Microcystis pulverea*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Merismopedia tenuissima* и др.

В Карпатах и Закарпатье рыбоводных прудов очень мало. Кроме нескольких карповых прудов (села Лоза, Невицкое, Черная Тисса, В. Коропец), обследованы еще очень маленькие проточные форелевые пруды (с. Билин, Лопушня). Вода в прудах гидрокарбонатно-кальциевая с небольшой минерализацией (80—130 мг/л), слабощелочной реакцией (7.0—7.5), низкой цветностью и окисляемостью. Содержание биогенных веществ невысокое. Планктонные синезеленые почти не развивались. Только в более эвтрофированном пруду с. В. Коропец в очень малом количестве встречено 2 вида *Anabaena* (без спор).

Подводя итоги, можно отметить, что большинство массовых форм планктонных синезеленых в диапазоне условий, наблюдающихся в прудах Украины, являются весьма эвритопными и, в частности, эвригалинными водорослями.

Многие виды встречаются в планктоне как в гидрокарбонатно-кальциевой воде при минерализации ниже 100 мг/л, при повышенном содержании гуминовых веществ и слабокислой реакции воды, так и в β-мезогалинных прудах при минерализации до 5000 мг/л в сульфатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах. Такими видами являются, например, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *M. grevillei*, *Coelosphaerium Kützingianum*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Woronichinia Naegeliana*, *Merismopedia tenuissima*, *Oscillatoria limnetica* и др. Некоторые широко эвригалинные формы (*Anabaena spiroides*, *Anabaenopsis Elenkinii*, *Oscillatoria Agardhii*, *Aphanizomenon flos-aquae*) отсутствовали только в дистрофированных прудах со слабо кислой водой. Некоторые виды меньше распространены в степных районах, выпадая в прудах с высокой минерализацией. К таким формам относились, например, *Gloeocapsa minor*, *G. limnetica*, *Coelosphaerium natans*, *Aphanothece clathrata*, *Gloeotrichia natans*. Большинство обычных массовых представителей рода *Anabaena* очень слабо вегетировали в дистрофированных прудах с кислой водой и в сильно минерализованных водах.

Можно думать, что различия в количественном развитии этих эвригалинных форм наряду с влиянием других факторов в большой мере зависят от наличия или отсутствия благоприятных трофических условий, в первую очередь от режима биогенных и органических веществ. Наиболее благоприятная обстановка для массового развития синезеленых водорослей образуется в эвтрофных водах высокой степени трофии и в эвтрофно-политрофных условиях. В одних прудах при этом развиваются комплексы планктонных синезеленых, свойственных более олигосапробным условиям, в других прудах — комплексы, характерные для условий, приближающихся к β-мезосапробности, наконец, для третьих прудов характерны комплексы синезеленых, обитающих в сильно сапробизированных водоемах. В состав первых входили, например, *Gloeocapsa limnetica*, *G. minor*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Anabaena Scheremetjevi*, *Coelosphaerium Kützingianum* и др., в состав вторых — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis*,

к третьим относились *Merismopedia tenuissima*, *Oscillatoria limnetica*, *O. Agardhii*, *Anabaena spiroides*.

Трофические условия, определяющие развитие синезеленых водорослей в прудах, в значительной мере являются локальными, характерными для каждого отдельного водоема. Однако эти факторы имеют и региональное распределение. Весьма благоприятны они в лесостепных районах, где преобладают высокоэвтрофные условия и нередко встречаются эвтрофно-политрофные водоемы. Обильное развитие синезеленых водорослей в них встречается часто, набор массовых видов наиболее разнообразен.

Сходная картина наблюдается и в северных степных районах. В южных степных районах интенсивное развитие синезеленых в прудах довольно частое явление, но состав массовых форм менее разнообразен. Многие пруды перегружены биогенными и органическими веществами и отличаются высокой минерализацией. Ярко проявляются эти особенности прудов в крымских степных районах.

В прудах полесских районов степень эвтрофности нередко меньше, сапробность ниже, часто наблюдается зарастание прудов высшей растительностью. Массовое развитие синезеленых встречается реже. В гуминизированных прудах Полесья с богатым содержанием биогенных веществ и щелочной реакцией воды развитие синезеленых было еще значительным. В дистрофированных же прудах со слабокислой водой синезеленые не вызывали «цветения» и развивались лишь в небольших количествах.

В горных районах Карпат, в условиях более олиготрофных и олигосапробных в более холодноводных прудах, планктонные синезеленые совсем не были развиты.

Институт гидробиологии
Академии наук Украинской ССР.

К. С. ВЛАДИМИРОВА

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ В ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ И УСЛОВИЯ ИХ РАЗВИТИЯ

В 1962 г. на Днепре было 3 водохранилища: Каховское, Днепровское (оз. Ленина) и Кременчугское. В 1964 г. вступило в строй Днепродзержинское, начато заполнение Киевского и наконец запроектировано строительство Каневского водохранилища.

Днепровское водохранилище, вторично залитое в 1947 г. после восстановления плотины Днепрогэса, подробно изучено сотрудниками Днепропетровского института гидробиологии, работы которых мы постарались использовать.

Исследования Каховского и Кременчугского водохранилищ производились с первого же года их существования Институтом гидробиологии АН УССР. Альгологические материалы по Каховскому водохранилищу собраны за первые 5 лет его существования (1956—1960 гг.), а по Кременчугскому — за первые 2 года (1960—1961 гг.).

Изучение альгофлоры как одного из звеньев биологической продуктивности водоемов свидетельствует о том, что синезеленые являются одной из основных групп водорослей, играющих большую роль в жизни днепровских водохранилищ.

Массовое развитие фитопланктона в летне-осенние месяцы в водоемах Днепровского каскада чаще всего вызывается «цветением» синезеленых.

Образование пленок на дне литоральной зоны, обрастания макрофитов и прибрежных субстратов обусловливаются значительным развитием синезеленых водорослей, относящихся к группе бентических организмов.

В днепровских водохранилищах за первые годы их существования в планктоне и бентосе констатировано до 200 таксонов синезеленых водорослей. В Каховском водохранилище за первые 5 лет его существования найдено 112 таксонов, из них в планктоне было обнаружено 54, а в бентосе 92, при этом 34 таксона встречались одновременно в планктоне и бентосе. Встречаемость отдельных представителей синезеленых водорослей планктона и бентоса как в различные периоды года, так в один и тот же сезон года по отдельным участкам водохранилищ весьма различна. Значительная часть синезеленых водорослей встречается спорадически и поэтому не играет заметной роли в общей продуктивности водоемов.

Руководящий комплекс синезеленых водорослей 2 экологических групп — планктона и бентоса — разнообразен не только по флористическому составу, но и по количеству видов с интенсивной вегетацией.

Фитопланктон Днепровского, Каховского и Кременчугского водохранилищ характеризуется небольшим количеством видов руководящего комплекса синезеленых водорослей. Однако последнее компенсируется массовым развитием 2—3 таксонов до степени «цветения» воды.

К группе водорослей, вызывающих «цветение» в днепровских водохранилищах, принадлежат *Microcystis aeruginosa* Kütz. Elenk. emend. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Кроме того, значительную примесь к указанным организмам составляют разнообразные представители рода *Anabaena*. Так, в Днепровском и Кременчугском водохранилищах значительного развития достигают *A. Scheremetjevi* Elenk., *A. spiroides* Kleb., в Каховском — *A. Hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. spiroides* Kleb., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. Рассматривая состав руководящего комплекса фитопланктона указанных водоемов отдельно, обнаруживаем некоторые черты не только их сходства, но и различия.

В Днепровском и Кременчугском водохранилищах первое место по интенсивности развития занимают *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena Scheremetjevi*, а затем уже идет *Microcystis aeruginosa* и др.[1] В отличие от вышеуказанных водоемов фитопланктон Каховского водохранилища характеризуется массовой вегетацией *Microcystis aeruginosa*, обусловливающей «цветение» воды с первого же года его существования.

В бентосе развивается иной комплекс водорослей, хотя не исключена возможность присутствия на дне планктонных организмов, а бентических — в планктоне. Однако на протяжении всего вегетационного периода в бентосе доминируют обитатели дна, а планктонные водоросли обычно встречаются в небольшом количестве. Исключением является зимний период, когда многие представители фитопланктона находятся в придонном слое. Кроме того, в период «цветения» синезеленых водорослей наблюдается большое их скопление на дне. При этом многие колонии *Microcystis* и нити *Aphanizomenon* находятся в стадии отмирания или уже отмерли. Наблюдения показывают, что отмирание планктонных водорослей начинается в период их максимального развития. В солнечные дни отмирание синезеленых идет очень быстро.

При изучении гидробиологического режима Каховского водохранилища было выяснено, что основная масса планктонных водорослей перезимо-

---

[1] В 1963 и 1964 гг. «цветение» воды в Кременчугском водохранилище вызывали 2 вида: *A. flos-aquae* и *M. aeruginosa*.

вывает на больших глубинах. Подтверждением этого служат зимние сборы фитомикробентоса. Так, в феврале 1958 г. на глубине 28 м (у г. Берислава) было обнаружено большое количество живых колоний *Microcystis aeruginosa*, в то время как в литоральной зоне, на глубине 2—5 м, многие планктонные водоросли встречались в небольшом количестве в виде бесформенных колоний или одиночных клеток бледно-сине-зеленого цвета. Биомасса *Microcystis* на глубине 28 м в феврале составляла 3.953 г/м^2 площади дна.

Если водная масса водохранилища, особенно в пределах его открытой части, представляет собой более или менее однородную среду, то донная область как жизненная среда характеризуется многообразием экологических условий (характер грунта, глубина, гидрологический режим придонного слоя и т. д.). Вероятно поэтому и руководящий состав организмов фитомикробентоса весьма многообразен по отдельным участкам водоема.

До настоящего времени в бентосе днепровских водохранилищ обнаружено свыше 40 таксонов синезеленых водорослей, достигающих массового развития.

В состав бентических водорослей, развивающихся в Каховском водохранилище в большом количестве иногда до степени образования «пленок» и «плюшек», всплывающих часто на поверхность воды, входит до 25 таксонов. К числу последних относятся *Oscillatoria limosa* Ag., *O. ucrainica* Vladim., *O. amphibia* (Mert.) Gom., *O. lacustris* (Kleb.) Geitl., *O. formosa* Bory, *Phormidium cincinnatum* Itzig., *Ph. uncinatum* (Ag.) Gom., *Lyngbya cryptovaginata* Schkorb., *L. Hieronymusii* Lemm., *L. Kützingii* (Kütz.) Schmidle, *L. Kützingii* f. *ucrainica* (Schirsch.) Elenk., *L. mayor* f. *stepnoï* (Anissim.) Elenk., *L. aestyarii* (Mert.) Liebm., *Holopedia irregularis* Lagerh., *H. geminata* Lagerh., *Pseudoholopedia convoluta* (Bréb.) Elenk., *Merismopedia tenuissima* Lemm., *M. minima* G. Beck., *M. Marssonii* Lemm., *M. punctata* Meyen, *M. glauca* (Ehr.) Nag., *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Holler b. emend., *Cylindrospermum gregarium* (Zakrz.) Elenk., *Gloeotrichia natans* (Hebw.) Rabenh. и др.

Руководящий комплекс синезеленых водорослей в бентосе Кременчугского водохранилища в первые годы его существования (1960—1961 гг.), т. е. в период его заполнения, в основном был аналогичен составу фитобентоса Каховского водохранилища. В период затопления Кременчугского водорхранилища при непрерывном подъеме воды развитие бентических водорослей шло чрезвычайно слабо. В этот период, с сентября 1960 по июль 1961 г., в бентосе встречались представители различных экологических групп. Кроме типичных обитателей дна, в бентосе присутствовали планктонные и эпифитные водоросли, смытые с водной растительности ранее существовавших водоемов. И только с момента заполнения, когда уровень достиг проектной отметки, началось развитие бентических водорослей в мелководных хорошо прогреваемых участках водоема (до 1—2 м глубины).

Распределение бентических синезеленых водорослей по глубинам и грунтам в различных участках водохранилищ в настоящее время изучено слабо. Из синезеленых водорослей большого развития на прибрежном субстрате в различных участках оз. Ленина достигают *Phormidium favosum* (Bory) Gom., *Ph. subfuscum* f. *Ioannianum* (Kütz.) Elenk., *Gloeotrichia natans* (Hedw.) Rabenh., *Amorphonostoc paludosum* (Kütz.) Elenk., *Sphaeronostoc pruniforme* Ag. Elenk. В состав всплывающих «плюшек» входят *Oscillatoria tenuis* Ag., *O. tenuis.* f. *tergestina* (Kütz.) Elenk., *O. chalybea* (Ehr.) Näg.

Заселение синезелеными водорослями вновь залитых почв в водохранилищах шло очень быстро; наиболее интенсивное развитие бентических

водорослей наблюдалось на мелководьях прибрежной зоны и песчаных отмелях, а также в верхних участках водохранилищ. К концу третьего года существования водохранилища (на примере Каховского) бентические синезеленые водоросли уже встречались по всей акватории.

Весьма интересно отметить, что в бентосе исследованных водохранилищ, глубже 8—10 м и до максимальных глубин (18, 28, 32 м), встречаются только синезеленые водоросли (*O. ucrainica*).

Большое видовое разнообразие водорослей говорит о многообразии экологических условий в новых водоемах. На акватории водохранилищ до их образования находились разные типы водоемов — Днепр с довольно быстрым течением, протоки с замедленным стоком и водоемы поймы разнообразной величины и глубины.

Синезеленые водоросли, вызывающие «цветение» воды и образующие пленки и обрастания на различных субстратах водохранилищ, интенсивно развивались в водоемах поймы Днепра и до их залития. После образования нового водоема с озерным режимом ареал водорослей увеличился. Уже с первого года существования водохранилища планктонные синезеленые водоросли развивались по всей акватории водоема, и в первые годы его существования биомасса этих водорослей была более высокой, чем в последующие.

Бентические водоросли во вновь образованном водоеме развиваются значительно медленнее, чем планктонные. Фитобентические комплексы пойменных водоемов и прибрежных участков реки при подъеме уровня воды в период наполнения погибали или находились в угнетенном состоянии, и только после полного залития водоема начиналась вегетация водорослей. Вначале шло заселение мелководных участков, а затем уже и более глубоких.

По видовому составу и степени интенсивности развития фитобентических комплексов намечается две зоны — мелководная и глубоководная. Для мелководной части водохранилища характерно большое разнообразие водорослей, принадлежащих к различным экологическим комплексам. Сюда относятся эпифитные водоросли, развивающиеся на макрофитах, обрастания различных субстратов и комплекс неприкрепленных водорослей, встречающийся на заиленных песках и илистом грунте; последний комплекс характерен как для мелководной, так и для глубоководной зоны водохранилищ.

Интенсивность развития водорослей весьма неравномерна во времени и пространстве. Максимальное развитие синезеленых в днепровских водохранилищах наблюдается с июня по сентябрь—октябрь включительно. В этот период количество синезеленых водорослей в планктоне колеблется в пределах от 193 тыс. до 43 025 тыс. кл./л, в бентосе — от 1625 тыс. до 291 663 тыс. кл. на 10 $см^2$ площади дна.

Планктонные синезеленые водоросли в основном развиваются в верхнем двух-трехметровом слое воды, а бентические — в литоральной зоне до 3—4 (5) м, где экологические условия (свет, температура, биогены и пр.) на протяжении длительного периода времени вполне благоприятны.

В литоральной зоне и в верхних мелководных участках водохранилища световые условия вполне благоприятные для нормальной вегетации синезеленых. Люксметр типа Ю-16 показывает, что при тихой и солнечной погоде пределом проникновения световых лучей является глубина 4.5—5 м, при пасмурной погоде — 3 м.

На больших глубинах исследованных водохранилищ, особенно в их приплотинных участках, был обнаружен только один вид водорослей — *Oscillatoria ucrainica*. Данный организм приспособился к разным условиям

освещения; в большом количестве *O. ucrainica* встречается на глубине от 0.5 до 28—32 м.

Развитие *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae* и других планктонных организмов, а также различных представителей бентоса всегда приурочено к теплому периоду года.

Данные химических анализов воды показывают, что количество биогенных элементов в водохранилищах колеблется в больших пределах (см. таблицу).

Содержание биогенных элементов (в мг/л) в воде днепровских водохранилищ

Ионы	Каховское	Кременчугское	Оз. Ленина
$N(NH_4)$	0.288—0.620	0.010—1.650	0.080—2.000
$N(NO_3')$	0—0.173	0—0.090	—
$N(NO_2')$	0.001—0.034	0—0.26	0.001—0.020
Fe	0.030—0.272	0—0.346	—
PO_4'''	0.005—0.084	0—0.300	(P общий) 0.055—0.125
Mn''	0.025—0.163	0.012—0.165	—

Примечание. По Каховскому и Кременчугскому водохранилищам данные А. И. Денисовой, по оз. Ленина — Р. С. Ровенской.

Сравнивая содержание биогенных элементов и растворенных органических веществ в Каховском, Кременчугском и Днепровском водохранилищах с оптимальными для синезеленых дозами нитратного и аммонийного азота, железа и фосфора, можно видеть, что данных ингредиентов для вегетации синезеленых водорослей в их водах вполне достаточно.

Массовое развитие синезеленых водорослей в бентосе водохранилищ, особенно в первые годы их существования, также можно объяснить наличием большого количества органических веществ в составе грунта. Приуроченность бентических водорослей к литоральной зоне, где с ранней весны световой и температурный режим лучше, чем в более глубоких участках водоема, а также интенсивное развитие водорослей на илистом и илисто-песчаном грунтах и бедность фитомикробентоса на песках и глинах подтверждаются гидрохимическими анализами грунтов. Так, по наблюдениям Ю. Г. Майстренко, в Каховском водохранилище количество органического азота (подвижного) колеблется в пределах от 0.03 до 0.44 г/100 г грунта, амидного азота в пределах 3.5—20% по отношению к валовому азоту. Наблюдаются также большие колебания содержания органического углерода: валового — 1.2—4.8 г/100 г, подвижного 0.05—0.92 г/100 г грунта.

Наши данные о количественном развитии фитомикробентоса свидетельствуют о том, что осцилляторный комплекс достигает большого развития (свыше 20 млн. кл. на 10 $см^2$ площади дна) в участках водоема, где количество валового азота колеблется в пределах 0.28—0.45 г/100 г, углерода — в пределах 1.8—4.3 г/100 г грунта. При меньшем количестве азота (0.13—0.16) и углерода (1.2—1.3 г/100 г грунта) численность осцилляторий резко уменьшается (600—1200 тыс. кл. на 10 $см^2$ площади дна).

В литературе имеются указания о том, что осциллятории развиваются при повышенном содержании органического вещества. Так, наличие свыше

1% органического вещества в составе верхнего слоя грунта вызывает массовое развитие осцилляторий.

Экологические особенности синезеленых водорослей в изученных водоемах, большая приспособляемость их к различным условиям обитания способствуют быстрому заселению всех участков водохранилищ в первые годы их существования.

Институт гидробиологии
Академии наук Украинской ССР.

З. С. ГАУХМАН и *Ф. П. РЯБОВ*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И САПРОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ В СРЕДНЕМ ДНЕПРЕ ПОСЛЕ ОБРАЗОВАНИЯ КРЕМЕНЧУГСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Задачами нашего исследования являются: 1) установление изменений состава и динамики численности фитопланктона и бактериопланктона среднего течения Днепра и Днепровского водохранилища, вызванных постройкой Кременчугской плотины и образованием Кременчугского водохранилища; 2) уточнение характера взаимосвязи между вегетацией синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в различные сезоны.

На протяжении трех лет, с 1959 по 1961 г., во время комплексных гидробиологических экспедиций были проведены сезонные исследования (в мае, июле, сентябре-октябре) фитопланктона и бактериопланктона на участке Днепра от Кременчуга до Запорожья.

По гидрологическим особенностям этот участок можно подразделить на: а) среднее течение Днепра (Кременчуг—Романково), с довольно быстрым течением (местами более 1 м/сек.) и б) Днепровское водохранилище (Обуховка—Запорожье), в котором на большом протяжении (ниже Днепропетровска) течение практически отсутствует, за исключением периода весеннего половодья.

В 1959 г. весенние и летние сборы материалов проведены до перекрытия Днепра Кременчугской плотиной, а осенние сборы — вскоре после перекрытия.

Весенний фитопланктон 1959 г. — обычный днепровский планктон с преобладанием диатомовых [*Stephanodiscus Hantzschii* Grun., *Melosira italica* (Ehr.) Ktz., *Fragilaria virescens* Ralfs. и др.]. Высокая интенсивность развития диатомовых, местами с добавкой *Cryptomonas*, обусловливает общий уровень вегетации фитопланктона [до 243 тыс. кл./л (биомасса 0.5 мг/л) при общей численности фитопланктона до 345 тыс. кл./л].

Фитопланктон среднего течения Днепра в мае 1959 г. был обильнее, чем в Днепровском водохранилище.

К июлю фитопланктон становится разнообразнее и обильнее,чем весной. Кроме диатомовых, интенсивно развиваются протококковые и отчасти синезеленые. В десятки раз возрастает численность водорослей: от 2.4 до 10.0 млн кл./л (биомасса 3.6—13.7 мг/л).

В среднем течение преобладают диатомовые и отчасти протококковые водоросли (в водохранилище еще и *Cryptomonas*), в нижнем участке — синезеленые (на участке Свистуново—Кичкас до 3.5 млн кл./л).

В октябре в среднем течении Днепра еще сохраняется высокая продукция фитопланктона — 2.4—4.1 млн кл./л (2.4 мг/л) за счет диатомовых и

протококковых, а в водохранилище вегетация фитопланктона резко падает — до 54 тыс. кл./л (0.004 мг/л).

После образования Кременчугского водохранилища фитопланктон исследованного участка подвергался значительным изменениям вследствие сброса воды из верхнего бьефа водохранилища в нижний.

Весной 1960 г. (май) в планктоне доминирующей группой по-прежнему оставались диатомовые и отчасти протококковые.

Значительно повысился по сравнению с 1959 г. общий уровень численности за счет диатомовых, особенно на участке среднего течения Днепра (до 1 250 000 кл./л). В водохранилище численность планктона была ниже и достигала 700 тыс. кл./л (у Обуховки).

Резко отличается от предыдущих лет картина июльского фитопланктона: на всем участке от Кременчуга до Запорожья наблюдалось «цветение» в водохранилище, в нижнем участке (Федоровка — 18 млн, Кичкас — 12 млн кл./л). В среднем течении *Cyanophyta* было 5—7 млн кл./л. Ведущими формами были *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., численность которых достигала 1—5 млн кл./л в среднем течении и 12.0—17.8 млн кл./л в водохранилище. Диатомовые [*Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. italica*, *Stephanodiscus*] местами не уступали им по численности: 1.0—3.0 млн кл./л в среднем течении и 1.3—1.5 млн кл./л в верхнем участке водохранилища (Обуховка—Кайдаки).

К осени (сентябрь 1960 г.) наблюдался интенсивный процесс разложения массы синезеленых. Наиболее яркая картина в Днепре отмечена ниже р. Ворсклы, а в водохранилище — от Кайдаков до пос. Свистуново. В фитопланктоне масса разлагающихся пучков *Aphanizomenon* до 15 млн кл./л встречалась в среднем течении и до 12—37 млн кл./л — в водохранилище. В это время нижняя часть водохранилища уже совсем очистилась от синезеленых, здесь преобладали диатомовые, но в небольшом количестве.

Еще своеобразнее был фитопланктон исследованного участка Днепра в 1961 г., на второй год существования Кременчугского водохранилища.

В мае, как обычно, доминировали диатомовые, но уже заметную роль играли синезеленые (*Aphanizomenon*, *Anabaena*).

Общая численность по сравнению с 1960 г. невысокая — до 627—791 тыс. кл./л.

В июле 1961 г. отмечено еще более интенсивное «цветение», вызванное синезелеными, чем в июле 1960 г.: до 141 млн кл./л (биомасса 515 мг/л) в среднем течении (Романково) и до 50—73 млн кл./л в водохранилище на участке Звонецкое—Свистуново (биомасса 165—250 мг/л). Диатомовые довольно разнообразны, они обильно вегетировали (до 2.7 млн кл./л), местами численность *Cryptomonas* достигала 1 млн кл./л (выше Вольного), но синезеленые резко преобладали.

Осенние сборы 1961 г. напоминают сборы осени 1960 г. В планктоне доминировали *Aphanizomenon* с заметной примесью *Microcystis*, местами отмечена значительная вегетация диатомовых — *Melosira granulata*, *M. italica*. Однако в 1961 г. синезеленые разлагались быстрее и общее развитие их было намного ниже, чем осенью 1960 г. и летом 1961 г. Уровень вегетации в среднем течении Днепра — до 3.2 млн кл./л (у Кременчуга), а в водохранилище — до 6.3 млн кл./л (у Кайдаков), в основном за счет *Aphanizomenon*.

Как и в 1960 г., резкое падение численности приходится на нижний участок водохранилища: здесь разложение синезеленых уже закончилось.

Как видим, общая тенденция развития фитопланктона одна и та же в 1960 и 1961гг., но на второй год существования Кременчугского водохра-

нилища влияние его на фитопланктон нижнего бьефа проявилось значительно ярче.

Своеобразный характер колебаний численности синезеленых водорослей в среднем течении Днепра и Днепровском водохранилище после образования Кременчугского водохранилища определенным образом отразился и на развитии сапрофитной микрофлоры.

«Цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, на среднем Днепре можно рассматривать как новый для данного района экологический фактор, появившийся в результате сооружения Кременчугской ГЭС. В связи с этим большой интерес предоставляет изучение тех изменений в микрофлоре среднего Днепра, которые возникли под влиянием этого фактора, а также анализ взаимоотношений между сапрофитными бактериями и синезелеными водорослями в среднем Днепре и Днепровском водохранилище.

Количественный учет сапрофитных бактерий в исследуемой воде проводился по общепринятой методике. Новым в этих исследованиях является применение в качестве питательной среды для выращивания водных сапрофитных бактерий железо-аммиачного мясо-пептонного агара. Эта среда, разработанная нами (Рябов, 1961), позволяет одновременно учитывать все сапрофитные бактерии и отдельно бактерии, разлагающие белковые вещества с выделением сероводорода.

Микробиологические исследования проводились на двух участках.

1) Средний Днепр — от Кременчуга до с. Романково. Этот типично речной участок примыкает непосредственно к нижнему бьефу Кременчугской ГЭС и испытывает на себе влияние Кременчугского водохранилища в наибольшей степени, причем это влияние не маскируется экологическими факторами иного происхождения, например, загрязнением сточными водами.

2) Днепровское водохранилище — от Кайдаков до Запорожья. Это типичное большое водохранилище, до которого не достигают загрязнения, идущие с вышележащих участков водохранилища. Влияние Кременчугского водохранилища на Днепровское проявляется менее четко, чем на среднем Днепре, как вследствие значительной отдаленности Днепровского водохранилища от сооружений Кременчугской ГЭС, так и вследствие специфических особенностей гидрологии Днепровского водохранилища, накладывающих определенный отпечаток на его биологический и химический режим.

Верхняя часть Днепровского водохранилища (с. Романково—Кайдаки), очень загрязненная промышленными и хозяйственно-бытовыми сточными водами Днепропетровска и Днепродзержинска, не исследовалась, так как здесь особенности гидрохимического и биологического режимов всецело определяются влиянием загрязнений.

Среднее содержание синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в среднем Днепре и водохранилище (лето 1959—1961 гг.)

	1959 г.		1960 г.		1961 г.	
	Средний Днепр	водохранилище	Средний Днепр	водохранилище	Средний Днепр	водохранилище
Синезеленые (кл./л) . . .	17 000	890 000	2 260 000	6020000	32 100 000	33 800 000
Сапрофитные бактерии (кл./мл)	2710	1325	897	1096	1424	757

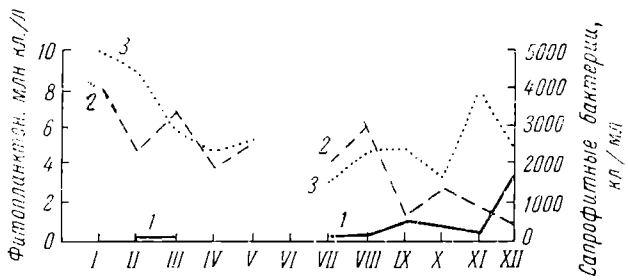


Рис. 1. Численность синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в Среднем Днепре и Днепровском водохранилище летом 1959 г.

Пункты сбора: *I* — Кременчуг; *II* — ниже р. Псела; *III* — с. Келеберда; *IV* — ниже р. Ворсклы; *V* — с. Лулы; *VI* — с. Любимовка; *VII* — с. Звонецкое; VIII — с. Петрово-Свиступово; *IX* — с. Федоровка; *X* — Вольный; *XI* — Кичкас. *1* — синезеленые; *2* — сапрофитные бактерии; *3* — общий фитопланктон.

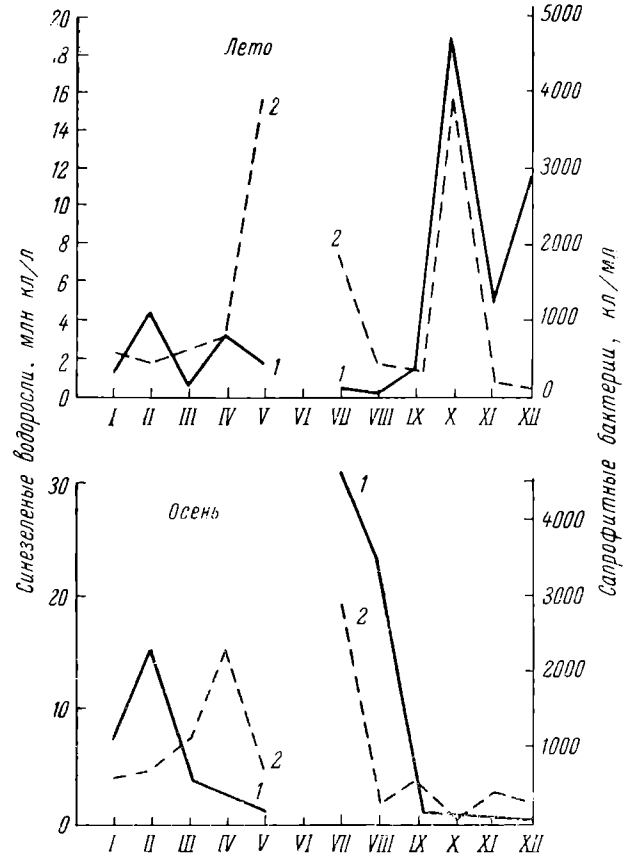


Рис. 2. Численность синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в Среднем Днепре и Днепровском водохранилище в 1960 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Из таблицы видно, что динамика численности синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий имеют прямо противоположный характер в среднем Днепре и Днепровском водохранилище. Это становится еще более очевидно, если сопоставить количество клеток сапрофитных бактерий, приходящихся на одну клетку синезеленых водорослей в разные годы. Подсчеты показывают что в среднем Днепре на одну клетку синезеленых приходилось в 1959 г. 160, в 1960 г. — 0.4 и в 1961 г. — 0.04 бактериальных клетки, а в Днепровском водохранилище аналогичные показатели составляли в 1959 г. — 1.5, в 1960 г. — 0.2 и в 1961 г. — 0—2 клетки.

Таким образом, анализ динамики численности синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в летние сезоны в среднем Днепре и Днепровском водохранилище до и после образования Кременчугского водохранилища приводит нас к выводу о том, что летом, находясь в активном жизнедеятельном состоянии, синезеленые водоросли подавляют развитие сапрофитных бактерий. Этот вывод подтверждается при сопоставлении соответствующих кривых (рис. 1). Летом 1959 г. в среднем Днепре наблюдалось соответствие между кривыми численности сапрофитных бактерий и общего фитопланктона, в составе которого синезеленые занимали ничтожное место. Зато в Днепровском водохранилище, где синезеленые развивались весьма интенсивно, такого соответствия уже не было.

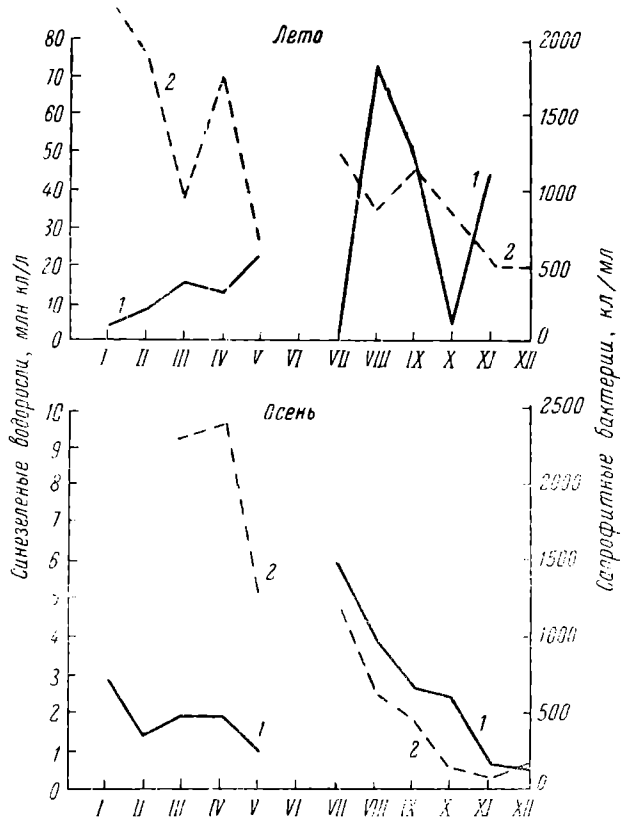


Рис. 3. Численность синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в Среднем Днепре и Днепровском водохранилище в 1961 г.

Обозначения те же, что на рис. 1, 2.

Антагонистический характер взаимоотношений между этими группами организмов обнаруживается также при анализе данных по среднему Днепру за 1960 и 1961 гг., причем в наиболее отчетливой форме — летом 1961 г., когда «цветение» воды приобрело необычайно большие масштабы. В Днепровском водохранилище летом 1961 г. также наблюдалось несоответствие в направлениях кривых развития синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий, но в менее отчетливой форме (рис. 2, 3).

Отдельно следует рассмотреть состояние Днепровского водохранилища летом 1960 г. Среднее содержание синезеленых здесь достигло большой величины — 6.02 млн кл./л, но на всем протяжении водохранилища наблюдалось соответствие, а не антагонизм в развитии синезеленых и сапрофитных бактерий, что, казалось бы, опровергает сделанный ранее вывод об

антагонизме между синезелеными и сапрофитами в летнее время. Однако этот парадокс можно объяснить. На участке от с. Любимовки до с. Петрово-Свистуново удельный вес синезеленых в фитопланктоне был настолько мал (содержание их не превышало 0.15—0.7 млн кл./л), что они не могли оказать заметного влияния на сапрофитные бактерии. Иначе обстоит дело на створе против Федоровки. Здесь максимальному содержанию синезеленых водорослей (17.8 млн кл./л) соответствует и максимальное содержание сапрофитных бактерий — 3625 в 1мл воды (при среднем содержании сапрофитов в Днепровском водохранилище — 1096 в 1 мл воды). Разгадка этого явления, внешне противоречащего выводам об антагонизме между синезелеными и сапрофитными бактериями, заключается в том, что в день отбора проб воды на Федоровском створе наблюдалось локальное массовое отмирание синезеленых водорослей, признаки которого были отмечены при визуальном осмотре воды, при микроскопировании взятой пробы и при оценке ее гидрохимических показателей, Так, окисляемость воды — косвенный показатель содержания в воде растворенного органического вещества — составила в районе Федоровки 19.35 мг О/л при средней для Днепровского водохранилища окисляемости воды в 14.62 мг О/л. Одной из возможных причин локального отмирания синезеленых в районе Федоровки могло быть резкое повышение температуры воды в день отбора пробы, которая равнялась 24° С при средней температуре для Днепровского водохранилища летом 1960 г. 22.7°.

Важно то, что обогащение воды органическими веществами из разлагающихся мертвых клеток синезеленых водорослей стимулировало развитие сапрофитных бактерий. Таким образом, «федоровский феномен» не опровергает нашего вывода об антагонистических взаимоотношениях между жизнедеятельными, активно вегетирующими синезелеными водорослями и сапрофитными бактериями. Более того, на примере Федоровки мы подходим ко второму выводу о том, что отмирающие клетки синезеленых водорослей обогащают воду органическими веществами, которые представляют отличный пищевой материал для сапрофитных бактерий и стимулируют их развитие. Этот вывод находит свое подтверждение при анализе взаимоотношений между синезелеными водорослями и сапрофитными бактериями в среднем Днепре и Днепровском водохранилище в осенние сезоны 1960—1961 гг., т. е. в такие периоды года, когда происходит повсеместное отмирание фитопланктона.

Остановимся, во-первых, на сопоставлении кривых развития синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в осенние сезоны 1960—1961 гг. и, во-вторых, на сравнении численности сапрофитных бактерий в осенние сезоны по сравнению с летом в те же годы.

При сравнении кривых развития синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий (рис. 2, 3) в осенние сезоны 1960—1961 гг. обнаруживается, что осенью, в противоположность лету, между развитием синезеленых и и сапрофитов существует прямая зависимость, которая в наиболее четкой форме проявлялась осенью 1961 г. Осенью 1960 г. указанная зависимость проявлялась лишь начиная со створа, расположенного ниже устья р. Орели. Выше этого створа имело место несоответствие между кривыми развития синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий. Вызвано это, очевидно, тем, что на участке от Кременчуга до устья Орели осенью 1960 г. синезеленые находились еще в жизнедеятельном состоянии и подавляли развитие сапрофитов. Ниже устья Орели уже начался процесс массового отмирания синезеленых водорослей, ведущий, как сказано выше, к обогащению воды растворенными органическими веществами.

Данные гидрохимического анализа также указывают на рост содержания органических веществ в воде в осенние сезоны 1959—1961 гг. Так, если в среднем Днепре окисляемость воды летом 1959—1961 гг. увеличилась на 2.89 мг О/л, то осенью она за тот же промежуток времени увеличилась на 5.31 мг О/л. В Днепровском водохранилище летнее увеличение окисляемости воды в 1959—1961 гг. составило 1.41 мг О/л, а осеннее — 4.89 мг О/л.

Обратимся теперь к сезонной динамике содержания сапрофитных бактерий в 1960 — 1961 гг. Осенью по сравнению с летом содержание сапрофитных бактерий увеличивается в среднем Днепре в 1960 г. с 897 до 1193 в 1 мл воды, а в 1961 г. — с 1424 до 2095. Весьма показательно, что осенью значительно увеличивается содержание в воде бактерий, разлагающих белковые вещества с выделением сероводорода. Содержание этих бактерий, являющихся чувствительными показателями процессов разложения органических веществ, увеличилось осенью по сравнению с летом в среднем Днепре в 1960 г. в среднем с 10 до 213 в 1 мл воды, а в 1961 г. — с 13 до 50. В Днепровском водохранилище в осенние сезоны мы наблюдали не увеличение содержания сапрофитов по сравнению с летом, а противоположное явление, что связано, очевидно, с гидрологическими особенностями водохранилища. Известно, в частности, что в водохранилищах происходит интенсивный процесс оседания микроорганизмов на дно водоемов (Драчев, 1956).

Приведенные материалы подтверждают сформулированный выше вывод о том, что осенью отмирающие синезеленые водоросли обогащают воду органическими веществами, стимулируя развитие сапрофитных бактерий.

Резюмируя все изложенное, нужно подчеркнуть, что после образования Кременчугского водохранилища началось интенсивное развитие синезеленых водорослей в его нижнем бьефе. «Цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, наложило определенный отпечаток на микробиологический режим среднего Днепра и Днепровского водохранилища. В частности, сложились своеобразные отношения между синезелеными водорослями и сапрофитными бактериями. Эти взаимоотношения сводятся к следующему: а) летом синезеленые водоросли, находящиеся в жизнедеятельном состоянии и активно вегетирующие, подавляют развитие сапрофитных бактерий; б) осенью, когда начинается массовое отмирание синезеленых водорослей, вода обогащается органическими веществами за счет разлагающихся клеток водорослей, вследствие чего развитие сапрофитных бактерий усиливается.

В отдельных случаях в разультате стечения ряда неблагоприятных факторов внешней среды локальное отмирание синезеленых водорослей, влекущее за собой стимуляцию развития сапрофитных бактерий, наблюдается также и летом.

Указанные закономерности наиболее ярко выражены в среднем течении Днепра, менее четко они проявляются в Днепровском водохранилище.

ЛИТЕРАТУРА

Драчев С. М. 1956. Водохранилища и каналы как источники хозяйственно-питьевого водоснабжения. М.

Рябов Ф. П. 1961. Среда для количественного учета водных сапрофитных бактерий, образующих сероводород. Матер. к научно-итоговой конфер. Днепропетр. унив., Днепропетровск.

Кафедра гидробиологии и Институт гидробиологии
Днепропетровского государственного университета.

Я. Я. ЦЕЕБ, М. А. ЛИТВИНОВА и С. Л. ГУСЫНСКАЯ

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СВЯЗИ С ИХ ВЛИЯНИЕМ НА ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В КАХОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В первые годы существования Каховского водохранилища (1955—1959 гг.) в составе его фитопланктона обнаружен 371 вид (с разновидностями) водорослей. В разные сезоны упомянутых лет найдено 54 вида планктонных синезеленых; однако лишь немногие виды достигают массового развития, вызывая «цветение» воды. Доминирующую роль среди них играют в одних случаях *Microcystis aeruginosa*, в других — *Aphanizomenon flos-aquae*. В более или менее значительном количестве развиваются еще *Anabaena Hassalii*, *A. flos-aquae*, *A. aptecariana*, *Oscillatoria planctonica*, *Coelosphaerium dubium*, *C. Kützingianum*.

«Цветение» воды, вызываемое синезелеными, начинается с конца весеннего периода (конец мая—начало июня), достигает максимума с середины июля до конца августа, продолжаясь до середины октября, особенно в нижней части водохранилища.

Развитие синезеленых до степени интенсивного «цветения» обусловлено рядом благоприятных условий. Каховское водохранилище, расположенное в степной зоне, принадлежит к умеренно теплым водоемам. Положительный радиационный баланс водоемов этой зоны (Аскания-Нова), по данным Т. В. Кирилловой (1961), составляет 50—51 ккал./см^2, продолжительность вегетационного периода — 6.5—7 месяцев. В апреле средняя температура воды 7.5—9°; в октябре 8.5—9.5°. Температуры выше 18° (20—24°) преобладают в Каховском водохранилище 3.5 месяца — с середины мая до начала сентября. Морфологические особенности Каховского водохранилища — наличие широких плесов (12—23 км), средняя глубина 8.4 м, относительно малая проточность (водообмен 2—3.5 раза в году) — также благоприятствуют вегетации и накоплению синезеленых водорослей. Водохранилище обладает относительно мягкой водой (3.8—12 нем. град.) со средней минерализацией (120—400 мг/л) и слабощелочной реакцией (pH 7.8—8.2); по гидрохимическому типу оно относится к гидрокарбонатно-кальциевым водоемам.

Интенсивность «цветения» воды находится в прямой зависимости от изменений содержания в воде биогенных элементов и растворенных органических веществ (Денисова и Майстренко, 1962). С динамикой биогенных веществ следует поставить в связь следующие особенности в развитии планктона Каховского водохранилища. Весной условия более благоприятны для вегетации диатомовых водорослей (более низкие температуры, много кремнезема, железа), в поздневесенний период и в начале лета большую роль в планктоне приобретают протококковые водоросли. Однако по мере потребления нитратов начинают доминировать синезеленые, которые способны использовать аммиачный азот (Гусева, 1952), а также растворенные органические вещества.

Горизонтальное и вертикальное распределение синезеленых водорослей зависит от ряда обстоятельств. Наличие псевдовакуолей обусловливает всплывание синезеленых, скопляющихся в тихую погоду у самой поверхности воды, особенно в дневные часы. При сильном «цветении» на поверхности воды возникают массовые скопления водорослей — «пятна цветения». Размеры и положение «пятен цветения» непрерывно меняются.

При слабом ветре эти скопления водорослей сгоняются к наветренным берегам. Сгон их происходит и при сильном ветре. Водоросли перемешиваются в верхнем двух-трехметровом слое воды и сносятся ветровыми течениями. У подветренных берегов в результате компенсационных течений и поступления воды из глубин синезеленых водорослей мало и преобладают диатомовые. У наветренных берегов волны выбрасывают массу синезеленых водорослей, засоряя пляжи и побережье; скопления синезеленых в воде вдоль берега достигают консистенции сметаны.

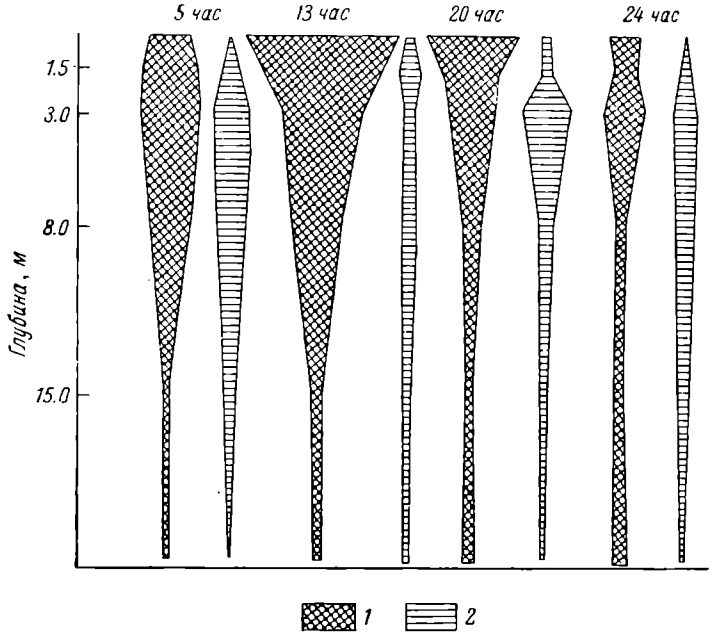


Рис. 1. Суточное вертикальное распределение биомассы фитопланктона в приплотинном участке Каховского водохранилища 27 июля 1957 г.

1 — общая биомасса; *2* — диатомовые.

Значительную роль в скоплении синезеленых в нижнем участке водохранилища имеет снос их течением из вышележащих участков. Этим обусловлено, в частности, то, что осенью, когда верхние участки водохранилища очищаются от синезеленых, в приплотинном участке их все еще много и они удерживаются до ноября. Суточные перемещения синезеленых водорослей удается обнаружить в штилевые дни (рис. 1). Наибольшие скопления их у поверхности наблюдаются в дневные часы; ночью происходит их погружение. Очевидно, основную роль при этом имеют конвекционные токи при охлаждении поверхностной воды; скопления синезеленых смещаются на глубину 2—3 м. При сильных штормовых ветрах происходит довольно равномерное перемешивание водорослей до глубины 5—7 м.

При всех обстоятельствах летом глубже 7 м численность планктонных организмов незначительна, что необходимо учитывать при проектировании водозаборных сооружений.

Сложная динамика горизонтального и вертикального размещения синезеленых водорослей затрудняет определение их численности и расчет биомассы. В связи с этим нами применялось два метода для определения численности и биомассы синезеленых: 1) отбор проб воды батометром

Численность и биомасса летнего фитопланктона Каховского

Группа водорослей	Август 1956 г.				
	Русловой	Конский	Средний	Нижний	Заливы
Cyanophyta	1033 / 21.761	19789 / 77.041	4085 / 79.780	11354 / 43.623	43025 / 132.747
Chrysophyta	12 / 0.001	4 / 0.001	—	6 / 0.001	2 / 0.001
Bacillariophyta	124 / 0.203	202 / 0.418	42 / 0.048	154 / 0.023	52 / 0.026
Pyrrhophyta	3 / 0.001	3 / 0.001	—	3 / 0.001	2 / 0.001
Euglenophyta	1 / 0.001	3 / 0.003	3 / 0.003	5 / 0.009	9 / 0.010
Volvocineae	1 / 0.001	21 / 0.009	—	32 / 0.001	17 / 0.092
Protococcineae	45 / 0.005	57 / 0.008	11 / 0.001	63 / 0.003	222 / 0.031
Всего	1219 / 21.973	20079 / 77.481	4141 / 79.832	11617 / 43.661	43329 / 132.908

с последующим осаждением или фильтрованием (счетный метод), 2) вертикальные пробы сеткой Апштейна (газ № 60) с последующим центрифугированием или отстаиванием; при этом биомасса определялась объемным методом со взвешиванием навески отфильтрованных водорослей (Цееб, 1962а).

Наиболее интенсивное «цветение» наблюдалось в Каховском водохранилище в первые два года (1956 и 1957 гг). Летом 1956 г. в 1 л воды насчитывалось до 43 млн клеток, а биомасса колебалась в пределах 21.76—132.74 г/м^3 (табл. 1).

В пересчете на площадь акватории водохранилища на разных его участках биомасса фитопланктона (в основном синезеленых водорослей) составляла 61.4—397 г/м^2, в среднем по водохранилищу 233 г/м^2, или 23.3 ц/га (табл. 2).

Примерно такой же интенсивности «цветение» воды, вызванное синезелеными, наблюдалось и в 1957 г. В последующие годы интенсивность «цветения» воды стала снижаться; в августе 1959 г. биомасса фитопланктона в среднем по водохранилищу составила 82.4 г/м^2. Как видно из табл. 1, летний фитопланктон в Каховском водохранилище по биомассе на 90—99% состоит из синезеленых водорослей.

Запасы сырой биомассы синезеленых водорослей в Каховском водохранилище летом довольно внушительны (табл. 2). В августе 1956 г. они составляли 490 916 т, почти столько же в 1957 г, а в 1959 г. уменьшились до 173 784 т.

Продукция фитопланктона за вегетационный период определялась кислородным (А. И. Денисова и Ю. Г. Майстренко) и радиоуглеродным методом (Н. П. Рудаков). В 1956 г. за 150 суток (май—сентябрь) продукция

Таблица 1

водохранилища по участкам за 1956—1959 гг. $\left(\frac{\text{тыс. кл/л}}{\text{г/м}^3}\right)$

Август 1957 г.					Июль—август 1959				
Русловой	Конкский	Средний	Нижний	Заливы	Русловой	Конкский	Средний	Нижний	Заливы
4118 / 3.978	153474 / 15.164	38617 / 22.065	16389 / 5.494	2577 / 1.048	193 / 0.180	59392 / 5.349	32150 / 4.221	20257 / 2.207	14184 / 2.992
— / 0.001	2 / 0.001	23 / 0.001	3 / 0.001	4 / 0.001	2 / 0.001	9 / 0.001	22 / 0.001	13 / 0.001	22 / 0.001
116 / 0.047	773 / 0.489	96 / 0.051	216 / 0.118	6344 / 0.459	140 / 0.139	185 / 0.213	465 / 0.543	202 / 0.237	153 / 0.181
2 / 0.001	21 / 0.001	2 / 0.001	2 / 0.001	6 / 0.001	5 / 0.001	4 / 0.001	2 / 0.001	20 / 0.001	7 / 0.001
2 / 0.001	109 / 0.001	3 / 0.001	3 / 0.001	26 / 0.001	2 / 0.001	3 / 0.004	2 / 0.015	4 / 0.003	4 / 0.020
40 / 0.006	589 / 0.145	24 / 0.012	45 / 0.008	122 / 0.248	90 / 0.063	202 / 0.168	1038 / 0.783	115 / 0.088	184 / 0.538
80 / 0.016	1339 / 0.148	229 / 0.002	113 / 0.022	278 / 0.439	209 / 0.012	351 / 0.035	356 / 0.026	269 / 0.035	478 / 0.039
4358 / 4.050	156313 / 15.949	38994 / 22.133	16771 / 5.645	3647 / 2.197	641 / 0.397	60146 / 5.771	34035 / 5.590	20880 / 2.572	15032 / 3.772

органического вещества фитопланктона составила 1711.2—1725.4 тыс. т, в 1957 г. 1699.2 тыс. т, в 1959 г. 1087.3 тыс. т. В пересчете на 1 м² средняя за вегетационный период первичная продукция изменялась от 739 г/м² в 1956 г. до 340 г/м² в 1960 г. Если даже ориентироваться только на разовые летние запасы синезеленых водорослей, то и в этом случае можно считать, что «урожай» сырой массы водорослей в Каховском водохранилище достигает 100—150 тыс. т.

Доминирование вызывающих «цветение» воды синезеленых в биомассе фитопланктона на первый взгляд свидетельствует о главенствующей роли их в формировании первичной продукции водохранилища. Однако накопление биомассы синезеленых большей частью происходит за счет *Aphanizomenon* и *Microcystis*, достигающих величины горошинки, а иногда образующих комки величиной с голубиное яйцо, что обусловливает их стойкость к разрушению и малую потребляемость животными. Это обстоятельство, по-видимому, ведет к тому, что роль их в формировании первичной продукции органического вещества оказывается ниже, чем роль одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей. Исследование величины первичной продукции фитопланктона радиоуглеродным методом, проведенное Н. П. Рудаковым, при одновременном изучении видового состава водорослей (О. П. Оксиюк), показало, что среднесуточная продукция больше в тех случаях, когда преобладают зеленые и диатомовые водоросли, и относительно меньше при преобладании синезеленых (табл. 3). Так, при биомассе фитопланктона 22.363—45.280 мг/л с преобладанием синезеленых (11.628—38.322 мг/л) среднесуточная продукция составила 1.19—1.35 мг С/л (5.3—3.0% биомассы), а при преобладании зеленых водорослей и в 10 раз меньшей биомассе фитопланктона (2.384—3.362 мг/л)

Таблица 2

Биомасса фитопланктона Каховского водохранилища по участкам в августе 1956—1959 гг.

	Русловой (14 000 га)	Конкский (67 000 га)	Средний (80 000 га)	Нижний (50 000 га)	Водохранилище в целом (211 000 га)
1956 г.					
Средняя биомасса г/м²	61.4	116	387	174	233
Средняя биомасса кг/га	614	1160	3970	1740	2330
Биомасса всего водохранилища (т)	8596	77720	317600	87000	490916
1957 г.					
Средняя биомасса г/м²	59.7	154.4	372	157.6	226.6
Средняя биомасса кг/га	597	1544	3720	1576	2266
Биомасса всего водохранилища (т)	8352	93448	297600	8800	478126
1959 г.					
Средняя биомасса г/м²	17.6	136	53	75.6	82.4
Средняя биомасса кг/га	176	1360	530	756	824
Биомасса всего водохранилища (т)	2464	91120	42400	37800	173784

среднесуточная продукция составила почти такую же величину — 1.17—1.21 мг С/л (36—49.1% биомассы). И. Л. Пырина (1959, 1961) также приходит к заключению, что диатомовый планктон лучше использует световую энергию, чем синезеленые.

Напрашивается вывод, что конкуренция синезеленых в потреблении биогенных веществ способствует снижению численности зеленых водорослей (имеющих к тому же большое кормовое значение для водных животных) и приводит к снижению продукции фитопланктона водоемов и к уменьшению их биологической продуктивности.

По вопросу о влиянии вызывающих «цветение» синезеленых водорослей на зоопланктон существуют противоречивые мнения. Все же значительно чаще встречаются указания об отрицательном влиянии синезеленых на организмы зоопланктона. Специально этому в недавнее время посвящена работа Е. Ф. Мануйловой (1962). Автор приводит факты, свидетельствующие о резком падении численности зоопланктона при «цветении»; падает также численность бактерий, увеличивается время генерации их. Вспышки численности бактерий, а затем и зоопланктона наблюдались после «цветения» или в промежутках между пиками «цветения». Тем не менее автор приходит к выводу, что «цветение» воды должно считаться фактором, благоприятствующим продуцированию зоопланктона. Известны и другие наблюдения, когда в водоемах, где происходит достаточно сильное «цветение», биомасса зоопланктона выше, чем в водоемах, где «цветения» нет.

При поверхностном рассмотрении наших данных о биомассе зоопланктона Каховского водохранилища можно прийти к такому же выводу. Сопоставление данных о биомассе фитопланктона (табл. 2) и зоопланктона (табл. 4) показывает, что в 1957 г., когда в августе наблюдалось более сильное «цветение», чем в 1959 г., биомасса зоопланктона и его запасы в это же время также были значительно бо́льшими, чем в 1959 г. Однако этот факт свидетельствует прежде всего о другом, а именно, что в первые

Таблица 3

Отношение среднесуточной продукции к биомассе фитопланктона в зависимости от видового состава доминирующих водорослей на разных станциях Каховского водохранилища в сентябре 1960 г.

Показатели	Ст. 19а 27 VII	Ст. 19 23 IX	Ст. 42 16 IX	Ст. 44 15 IX	Ст. 45 15 IX	Ст. 48 15 IX	Ст. 49 15 IX	Доминирующие виды
Прозрачность воды (м)	1.0	0.8	0.9	0.8	0.8	0.7	0 8	
Температура (°С)	25	17.1	16.7	16.8	16.8	16.8	16.6	
Биомасса водорослей по группам (мг/л).								
Cyanophyta	129.860	11.682	0.030	0.014	11.025	38.322	0.665	*Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena Hassalii, Microcystis aeruginosa, M. pulverea; Dactylococcopsis Elenkinii.*
Bacillariophyta	—	0.223	2.989	3.369	0.430	1.703	0.584	*Stephanodiscus Hantzschii, Cyclotella Meneghiniana, Melosira granulata, Nitzschia acicularis, Synedra acus.*
Pyrrhophyta	—	0.892	0.055	0.055	0.384	3.018	0.329	*Peridinium.*
Xantophyta	—	—	—	2.092	—	—	—	*Tribonema.*
Euglenophyta	—	0.730	—	—	0.131	0.490	0.031	*Trachelomonas hispida, T. oblonga.*
Volvocineae	—	8.711	0.141	0.354	1.365	0.811	0.172	*Phacotus lenticularis, Chlamydomonas, Pandorina morum, Eudorina elegans.*
Protococcineae	—	0.125	0.147	0.341	0.316	0.886	0.603	*Micractinium pusillum, Actinastrum Hantzschii, Coelastrum microporum, Scenedesmus quadricauda, Golenkinia radiata.*
Общая биомасса	129.86	22.363	3.362	6.225	13.647	45.23	2.384	
Среднесуточная продукция (мг С/л)	6.8	1.19	1.21	1.19	1.25	1.35	1.17	
Отношение среднесуточной продукции к биомассе (%)	5.2	5.3	36.0	19.1	9.2	3.0	49.1	

Таблица 4

Биомасса и запасы зоопланктона Каховского водохранилища по участкам в августе 1956—1959 гг.

	Русловой (14 000 га)	Конский (67 000 га)	Никопольский (15 000 га)	Базавлукский (65 000 га)	Нижний (50 000 га)	Водохранилище в целом (211 000 га)
1956 г.						
Средняя биомасса г/м³	4.311	5.680	1.279	2.167	0.916	2.208
Средняя биомасса кг/га	228.5	198.9	104.9	188.5	119.1	168.4
Биомасса всего водохранилища (т)	3198.4	113319.6	1574.5	11912.0	5520.0	35524.5
1957 г.						
Средняя биомасса г/м³	1.886	15.715	3.289	4.612	2.036	5.226
Средняя биомасса кг/га	103.7	550.0	263.1	392.0	244.3	377.8
Биомасса всего водохранилища (т)	1452.0	35752.0	3815.0	25284.0	12094.0	78387.0
1959 г.						
Средняя биомасса г/м³	0.450	0.725	0.629	0.577	1.255	0.861
Средняя биомасса кг/га	30.2	29.0	62.9	57.7	169.6	72.7
Биомасса всего водохранилища (т)	468.1	2030.0	943.7	3748.6	8480.0	15670.4

два года (1956 и 1957) условия были более благоприятными для развития как фитопланктона, так и зоопланктона. Главной причиной был эффект удобрения от разложения залитой растительности и выщелачивания почв чаши водохранилища; благодаря этому в воде значительно возросло содержание биогенных элементов и растворенного органического вещества протеинового комплекса.

Бурное развитие зоопланктона в 1956—1957 гг. в основном было обусловлено обилием богатого азотом растворенного органического вещества, доступного для бактериопланктона, — основной кормовой базы организмов зоопланктона. Этот вывод хорошо иллюстрируется графически (рис. 2).

На одной и той же станции в нижнем участке водохранилища (г. Берислав) определялись содержание растворенного органического вещества (органический азот и органический углерод), биомасса фитопланктона и биомасса зоопланктона. К началу 1958 г. значительно уменьшилось количество и сильно изменилось качество растворенного органического вещества, резко уменьшилось содержание в нем азота. Это, по-видимому, и явилось основной причиной уменьшения биомассы зоопланктона в 1958—1959 гг.

За первые два года на этой же станции прослежено также изменение в содержании фитопланктона. Показательно, что кривая биомассы зеленых водорослей антибатна кривой биомассы синезеленых, что подтверждает известный факт конкурентных отношений этих групп водо-

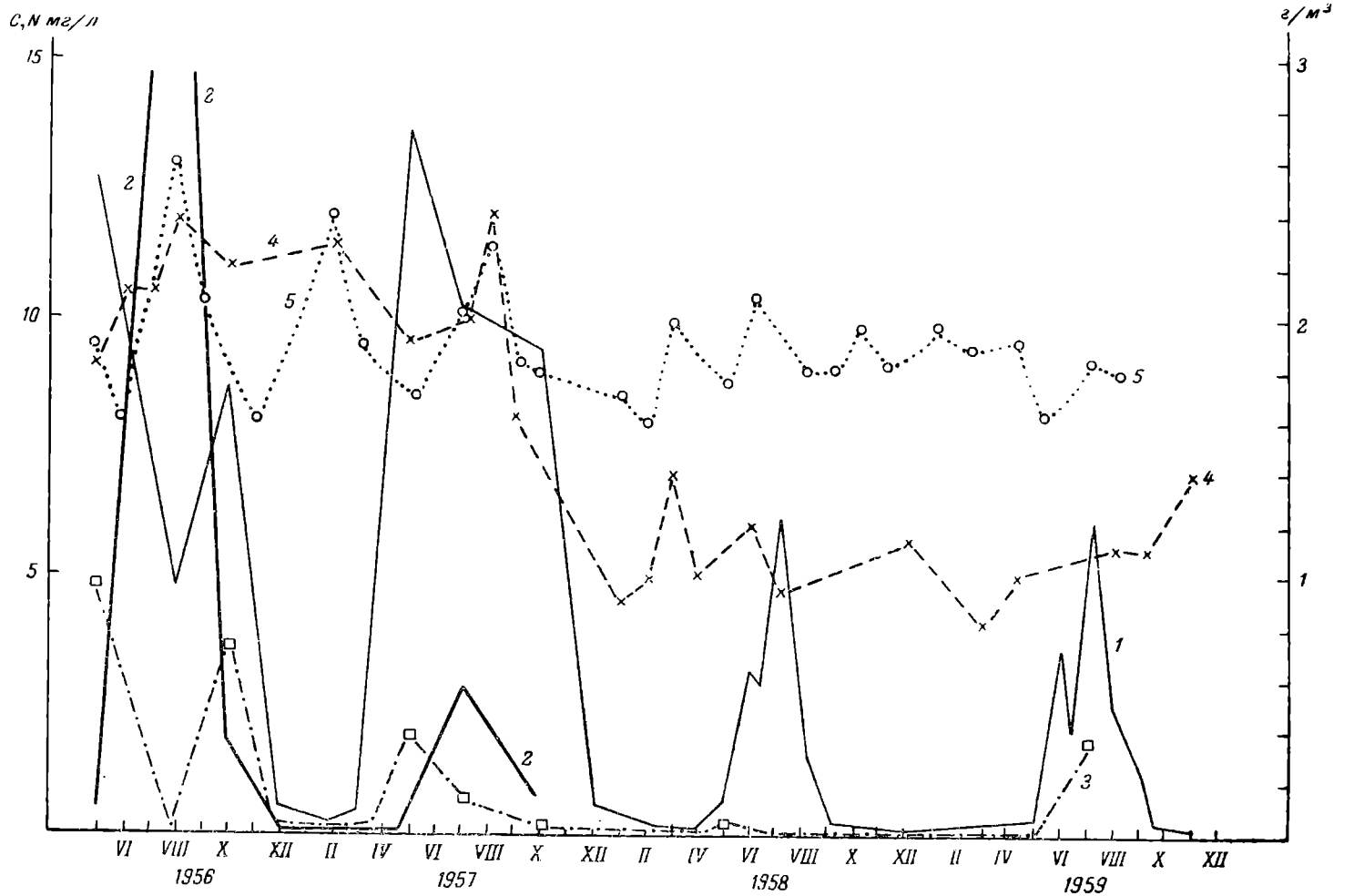


Рис. 2. Сопоставление данных по динамике биомассы зоопланктона (*1*), биомассы синезеленых (*2*) и других групп водорослей (*3*) с данными Ю. Г. Майстренко по динамике растворенного органического азота (*4*) и углерода (*5*) в приплотинном участке Каховского водохранилища (г. Берислав).

рослей. Кроме того, в периоды пика «цветения» резко падает величина биомассы зоопланктона, что особенно показательно для августа 1956 г., когда наблюдалась сильная вспышка «цветения» в низовьях водохранилища.

Отрицательное влияние «цветения» воды, вызванное синезелеными, на развитие зоопланктона можно иллюстрировать и другими фактами. Наибольшая биомасса зоопланктона в Каховском водохранилище наблюдалась весной (особенно в первые два года) до начала «цветения». Максимальное развитие зоопланктона в 1956 г. зарегистрировано в мае в Рогачикском заливе — 32.2 г/м³ (в среднем в 10-метровой толще воды) при отсутствии «цветения» и относительно небольшой биомассе фитопланктона (0.2 мг/л); последний состоял преимущественно из протококковых и диатомовых водорослей (*Micractinium*, *Ankistrodesmus*, *Coelastrum*, *Cyclotella*) с небольшой примесью *Anabaena flos-aquae*. С развитием «цветения» (в июле—августе) биомасса зоопланктона в этом заливе резко уменьшилась.

Не все группы зоопланктона в одинаковой степени подавляются при «цветении». При сильном «цветении», вызванном *Aphanizomenon flos-aquae*, отмечено массовое развитие коловратки Euchlanis dilatata (1270 тыс. экз., 5.08 г/м³). Эта коловратка адаптирована к зоне «цветения» как по питанию, так и по размножению, приклеивая свои яйца к плавающим пучкам *Aphanizomenon* и комкам *Microcystis*.

В мелководных заливах в результате массового скопления *M. aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* происходит их отмирание и загнивание; наблюдается повышенное содержание свободной углекислоты, возникает дефицит кислорода (БПК$_5$ 20.4 мг О/л), биомасса бактериопланктона возрастает до 15.6 г/м³. К таким условиям «самозагрязнения» лишь немногие виды зоопланктона оказались приспособленными и достигают значительной численности. Это коловратки Asplanchna priodonta (364 тыс. экз., 7.28 г/м³), Brachionus angularis (210 тыс. экз., 0.084 г/м³), Synchaeta stylata (14 тыс. экз., 0.012 г/м³), из ветвистоусых — Chydorus sphaericus (до 25 200 экз., 0.250 г/м³), Leptodora kindtii (до 15 650 экз., 15.6 г/м³), Corniger maeoticus (5800 экз., 0.290 г/м³) и некоторые другие.

Все же в условиях «цветения» биомасса зоопланктона, даже при других благоприятных условиях, редко превышала 1—5 г/м³; лишь в одном случае, при массовом развитии рачка лептодоры, она достигла 17.699 г/м³. Рыбы избегают таких мест с сильным «цветением», и кормовые запасы зоопланктона остаются неиспользованными.

Анализ приведенных данных приводит к заключению об отрицательной роли массового развития синезеленых до степени «цветения» как для биологической продуктивности водоемов, так и для санитарного их состояния, не говоря уже о других помехах в водоснабжении и использовании водоемов для хозяйственных нужд.

Подавление синезеленых водорослей в начале и в разгар «цветения», способствуя развитию других групп водорослей и более интенсивному развитию и разнообразию видов зоопланктона, при большей доступности последнего для рыб, должно благоприятно отразиться как на повышении биологической продуктивности водоемов, так и на улучшении их санитарного состояния. Нами (Цееб, 1962б) уже высказывалась мысль о возможности добывания синезеленых при массовом их развитии в южных водохранилищах с целью их использования как удобрения, в качестве витаминной подкормки для сельскохозяйственных животных и т. п.

ЛИТЕРАТУРА

Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Денисова О. І. и Ю. Г. Мастренко. 1962. Гідрохімія Каховського водоймища. Київ.

Кириллова Т. В. 1961. Радиационный баланс малых водоемов. В кн.: Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. М.—Л.

Мануйлова Е. Ф. 1962. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXVII, 1.

Пырина И. Л. 1959. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3.

Пырина И. Л. 1961. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск.

Сретенская Н. И. 1961. Биомасса фитопланктона рыбоводных прудов Белорусского Полесья. В сб. Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.

Цееб Я. Я. 1962а. О комплексности и стандартизации методов гидробиологических исследований на водохранилищах. Тр. Зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использ. внутренних (преснов.) водоемов южной зоны СССР, Кишинев.

Цееб Я. Я. 1962б. О некоторых общих закономерностях формирования гидробиологического режима Каховского водохранилища. Тр. Зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использ. внутренних (преснов.) водоемов южной зоны СССР, Кишинев.

Институт гидробиологии
Академии наук УССР.

А. И. ДЕНИСОВА и *Ю. Г. МАЙСТРЕНКО*

РОЛЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ ГИДРОХИМИЧЕСКОГО РЕЖИМА КАХОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В результате зарегулирования стока нижнего Днепра и сооружения Каховского водохранилища произошли существенные изменения в его гидрохимическом режиме.

Во вновь созданном Каховском водохранилище в связи с переходом от речных условий к озерным изменился термический и газовый режим, режим биогенных элементов, органического вещества и солевой состав.

В отличие от р. Днепра в водохранилище наблюдается неоднородность в содержании растворенных газов, биогенных элементов, органического вещества и главнейших ионов, зависящая от изменения гидрологических условий и от процессов, протекающих в самом водоеме.

Минерализация воды Каховского водохранилища колеблется в пределах 120—460 мг/л и изменяется по сезонам, годам, а также по продольной оси водохранилища. В верхнем участке водохранилища минимальная минерализация (120—200 мг/л) наблюдается в мае (реже в июне), максимальная (380—460 мг/л) — в зимнее время.

В нижней части водохранилища в результате смешения поступающих в различные сезоны года речных вод с частично здесь аккумулированными весенними водами минерализация воды на протяжении всего года, за исключением весны, более низкая, чем в верхней его части. Наоборот, в весенний период в нижней части водохранилища минерализация воды выше, чем в верхней его части и в реке до зарегулирования стока.

Термический режим в водохранилище совмещает в себе речные и озерные черты: наряду с гомотермией имеются участки с хорошо выраженной стратификацией.

В русловом и Никопольском участках благодаря наличию течения температурная стратификация почти отсутствует. Разница между поверхностными и придонными температурами здесь (10—12 м) не превышает 1—2°. На Базавлукском участке с глубинами 10—12 м разница увеличивается до 3°. В нижней части водохранилища в период весеннего интенсивного прогрева на глубинах 20—25 м возникает температурный скачок и разница в температуре поверхностных и придонных слоев увеличивается до 8—10°.

Летом вода во всей ее толще прогревается до 24—25° и разница в температуре поверхностных и придонных слоев не превышает 2—3°.

На газовый режим водохранилища, кроме гидрологических, физико-химических и биохимических факторов, влияет также массовое развитие синезеленых, биомасса которых в первые годы становления достигала 200—400 г/м³ и зависела в основном от количества биогенных элементов.

Значительное влияние на содержание биогенных элементов в первые годы существования водохранилища оказали органические вещества залитых почв и лугов, содержащие от 1.3 до 7.0 г на 100 г органического углерода, от 320 до 640 мг на 100 г органического азота и от 3.0 до 19.0 мг органического фосфора на 100 г почвы.

Количество доступных микроорганизмам подвижных форм углерода варьировало в пределах 9—28%, органического азота — 9—33% и органического фосфора — 12—30%.

Происходящие при благоприятных температурных условиях процессы ферментативного гидролиза и минерализация органических веществ обогатили водяную толщу биогенными элементами ($NH^{\cdot}_4$, NO'_2, NO'_3, PO'''_4, $Mn^{\cdot\cdot}$). При этом содержание $NH^{\cdot}_4$ возросло от 0.7 до 3.16 мг/л, NO'_3 — от 1.5 до 2.0 мг/л, PO'''_4 — от 0.15 до 0.45 мг/л, $Mn^{\cdot\cdot}$ — от 0.8 до 1.9 мг/л (табл. 1).

Таблица 1

Максимальные величины содержания биогенных элементов в воде Днепра до и после создания Каховского водохранилища

Водоем	Год	$NH^{\cdot}_4$ (мг N/л)	NO'_2 (мг N/л)	NO'_3 (мг N/л)	PO'''_4		Fe		Si (мг/л)	$Mn^{\cdot\cdot}$ (мг/л)
					общий (мг P/л)	растворенный (мг P/л)	общее (мг/л)	растворенное (мг/л)		
Днепр.	1951	0.693	0.055	1.010	—	0.135	—	0.273	10.0	—
	1952	0.070	0.030	1.500	—	0.100	—	0.243	5.0	—
	1954	0.400	0.098	1.500	0.180	0.150	0.350	0.290	9.0	0.790
	1955	0.600	0.050	0.800	0.190	0.100	0.400	0.300	6.0	0.125
	1951—1955	0.693	0.098	1.500	0.190	0.150	0.400	0.300	10.0	0.790
Каховское водохранилище.	1956	3.160	0.175	1.990	0.372	0.185	0.880	0.340	10.1	1.550
	1957	2.480	0.054	1.993	0.576	0.455	0.894	0.600	11.9	1.860
	1958	1.575	0.166	1.233	0.428	0.132	1.310	1.070	7.3	0.870
	1959	2.150	0.079	1.400	0.376	0.152	1.650	0.512	7.12	0.565
	1956—1959	3.160	0.175	1.993	0.576	0.455	1.650	1.070	11.9	1.860

Увеличение содержания биогенных элементов отразилось на развитии фитопланктона (особенно синезеленых), биомасса которых в первые годы существования водохранилища достигала 400 г/м³.

В последующие годы содержание биогенных элементов в воде уменьшается, и некоторые из них (например, NO'_3) лимитируют развитие водорослей, что приводит к уменьшению их численности.

В зависимости от мест скопления синезеленых водорослей изменяется и распределение биогенных элементов по акватории водохранилища и в толще воды. При этом в поверхностных слоях воды, где особенно интенсивно развиваются синезеленые, происходит значительное снижение концентрации биогенных элементов, а иногда и падение их количества до аналитического нуля (NO'_3).

Максимальные концентрации всех биогенных элементов (за исключением фосфора) наблюдаются в зимний и ранневесенний предпаводковый период, минимальные — летом. Предельные значения биогенных элементов в воде Каховского водохранилища в разные сезоны 1955—1959 гг. приведены в табл. 2.

В вегетационный период, особенно в штилевую солнечную погоду, когда интенсивно протекает фотосинтез, прослеживается суточный ход биогенных элементов; максимальные их количества наблюдаются в ночное время, когда фотосинтез ослаблен, минимальные — в дневные часы, когда они потребляются фитопланктоном.

Так, в августе 1957 г. в приплотинном участке водохранилища содержание NO'_3 увеличилось в ночное время против дневного от 0.010 до 0.200 мг/л, фосфатов — от 0.034 до 0.055, нитритов — от 0.006 до 0.16, аммонийного азота — от 0.165 до 0.475, железа — от 0.015 до 0.022 мг/л.

Развитие синезеленых водорослей (доминирующих в водохранилище) отразилось также на газовом режиме водохранилища. В летний период в поверхностных слоях воды на глубине до 3 м наблюдалось пересыщение воды растворенным кислородом до 150—260%; в этих же местах численность синезеленых достигала 100—300 г/м^3, а суточное увеличение количества кислорода в поверхностном слое воды равнялось 12—13 мг/л.

Содержание кислорода в нижних слоях в связи с интенсивно проходящими при высокой температуре воды окислительными процессами снижалось до 60, а иногда до 30—40% насыщения.

В водохранилище на втором году его существования (1957 г.) в результате дальнейшего биохимического окисления огромного количества органических остатков затопленных территорий и трупов планктеров содержание кислорода иногда снижалось до 3—10% насыщения (табл. 3). В заливах водохранилища в этот период был обнаружен сероводород.

Наоборот, в ранневесенний и осенний периоды, когда численность фитопланктона уменьшилась до 0.6—6.0 мг/л и наблюдалось интенсивное ветровое перемешивание, содержание кислорода во всей толще воды равнялось 80—90%. Незначительная стратификация (10—15%) в содержании кислорода была отмечена в местах скопления фитопланктона.

В зимний период в мелководной пойменной части водохранилища и в приплотинном участке (у г. Берислава) наблюдалось пересыщение воды растворенным кислородом (до 125%), что было связано с фотосинтетической деятельностью фитопланктона. Например, в феврале 1958 г. численность фитопланктона у Царицына Кута в 4 раза превышала численность фитопланктона в районе Скелек, а содержание кислорода достигало в первом пункте 125%, во втором 94%.

Неодинаков газовый режим водохранилища и в различные по водности годы.

В маловодные годы водохранилище промывается неполностью (всего на 30%), в нем раньше начинается развитие животных и растительных организмов, наблюдается термическая стратификация, и уже в мае уста-

Таблица 2

Предельные концентрации биогенных элементов в воде Каховского водохранилища в разные сезоны 1955—1959 гг.

Ингредиент	Горизонт	Зима	Весна	Лето	Осень
$HN_4^{\cdot}$ (мг N/л).	Поверхность.	0.22—2.36	0.11—2.80	0.02—1.70	0.05—1.30
	Дно.	0.28—3.16	0.13—3.25	0.07—2.60	0.10—1.18
$NO_3^{'}$ (мг N/л).	Поверхность.	0.03—1.32	0—1.48	0—0.68	0—1.99
	Дно.	0.05—1.49	0—1.40	0—0.77	0—1.99
$NO_2^{'}$ (мг N/л).	Поверхность.	0.002—0.151	0—0.057	0—0.059	0—0.175
	Дно.	0.003—0.166	0—0.040	0—0.054	0—0.070
$PO_4^{'''}$ (мг P/л).	Поверхность.	0.005—0.152	0.003—0.092	0.003—0.455	0.007—0.146
	Дно.	0.007—0.094	0.004—0.112	0.003—0.198	0.010—0.135
Fe (мг/л).	Поверхность.	0—0.60	0—1.01	0—0.43	0—0.20
	Дно.	0—0.58	0—1.07	0—0.42	0—0.19
Si (мг/л).	Поверхность.	1.96—11.87	0.83—8.18	1.0—5.83	1.08—9.00
	Дно.	1.81—10.00	1.05—8.06	1.0—5.46	1.08—9.38
$Mn^{\cdot\cdot}$ (мг/л).	Поверхность.	0.010—0.861	0.010—0.427	0.009—0.382	0.007—0.481
	Дно.	0.029—1.860	0.012—0.576	0.010—0.666	0.007—0.318

Таблица 3

Предельные значения элементов термического и газового режимов Каховского водохранилища в разные сезоны 1955—1959 гг.

	Зима	Весна	Лето	Осень
Температура (°С)	0—1.2 0—1.6	6.4—21.5 6.2—18.0	17.9—28.6 13.8—26.6	7.8—17.5 7.8—17.6
O_2 (мг/л)	10.9—17.8 9.9—16.3	7.4—11.7 6.5—11.8	5.4—21.7 0.4—12.6	6.7—12.5 5.0—12.8
O_2 (% насыщения)	76—125 58—115	67—117 60—114	60—259 3—144	65—119 47—107
CO_2 (мг/л)	0—14.5 0—16.5	0—13.3 0—18.2	0—4.6 0—12.6	0—13.0 0—16.5
pH	7.0—8.4 7.5—8.4	7.3—8.5 7.3—8.5	7.7—9.9 7.7—8.4	7.6—8.4 7.4—8.2

Примечание. В числителе — величины, относящиеся к поверхностным слоям воды, в знаменателе — к придонным.

навливается стратификация в содержании кислорода по глубине. В придонных слоях наблюдается дефицит кислорода, который к концу лета увеличивается.

В многоводные же годы, когда водохранилище во время паводка полностью промывается, наблюдается иная картина. Термическая стратификация отсутствует, и еще в июне сохраняется вода с пониженной температурой. Вертикальная стратификация в содержании кислорода в июне наблюдается только в мелководном Конкском участке водохранилища, на остальных же участках она почти отсутствует. Содержание кислорода в придонных слоях воды водохранилища и в его заливах в эти годы не падает ниже 60% насыщения.

Содержание свободной углекислоты в воде водохранилища в зависимости от биологических, биохимических и физико-химических процессов, протекающих в воде и в донных отложениях, колебалось от 0 до 18 мг/л, изменяясь по сезонам года и в отдельных частях водохранилища. Максимальные количества обычно наблюдались зимой в придонных слоях воды, минимальные — летом в период интенсивного развития фитопланктона (в частности, синезеленых).

Интенсивно идущие в водохранилище в летний период процессы фотосинтеза, во время которого потребляется растворенная в воде углекислота, приводят к значительному снижению ее содержания в поверхностных слоях воды, а иногда и к полному исчезновению.

Потребление синезелеными углекислоты приводит к сдвигу карбонатного равновесия, образованию ионов CO''_3 и свободной углекислоты за счет разложения гидрокарбонатов. Содержание HCO'_3 в поверхностных слоях воды при этом снижается в 2—3 раза по сравнению с придонными. Так, например, в августе 1957 г. на ст. 15, где биомасса синезеленых составляла 34.6 мг/л, из 157 мг/л HCO'_3 разложилось 57 мг/л (36%) и соответственно образовалось 52.5 мг/л CO''_3, в то же время на ст. 2, 31, 36, 47, 51 и других при биомассе синезеленых 1.2—3.3 мг/л карбонаты или отсутствовали или содержались в незначительных количествах (до 3 мг/л).

Соответственно с изменениями концентрации углекислоты изменяется в широких пределах в течение года и pH воды водохранилища (от 7.4 зимой до 10.0 летом). Летом в местах скопления синезеленых наблюдалось также суточное изменение величины pH тем большее, чем выше была численность синезеленых.

Таблица 4

Некоторые данные об органическом веществе воды Каховского водохранилища за 1956—1959 гг. (предельные значения)

	Весна		Лето		Осень	
	нефильтрованная вода	фильтрованная вода	нефильтрованная вода	фильтрованная вода	нефильтрованная вода	фильтрованная вода
Перманганатная окисляемость (мг О/л)	8.8—13.5	7.7—12.4	8.2—14.4	7.6—12.9	7.1—15.5	7.1—13.6
Бихроматная окисляемость (мг О/л)	35.2—40.9	31.4—39.5	35.3—49.9	31.8—41.2	34.0—41.1	31.8—36.0
Органический углерод (мг/л)	8.9—15.7	8.8—14.9	10.1—20.0	9.2—15.0	8.3—16.8	8.2—16.2
Органический азот (мг/л)	1.1—2.19	1.0—2.06	1.37—3.44	1.2—3.02	1.27—3.29	1.25—3.2
Органический фосфор (мг/л)	0.04—0.11	0.03—0.10	0.05—0.21	0.04—0.15	0.04—0.16	0.04—0.13

Интенсивное развитие планктона, в частности синезеленых водорослей, привело к образованию в водохранилище органических веществ пектинопротеинового комплекса с узким значением C : N (5—8), C : P (150—200) и $\frac{\text{ПО}}{C}$ (0.8—1.0). Предельные значения их приведены в табл. 4.

В первые годы становления гидрохимического режима водохранилища содержание органического углерода в воде возрастает до 20.0 мг/л, органического азота — до 3.6 мг/л, величина перманганатной окисляемости — до 15.5 мг О/л, бихроматной — до 60.0 мг О/л. Суточная продукция органического вещества достигает 6.2 мг/л. Коэффициент биохимического загрязнения увеличивается до 160%.

В сезонной динамике биогенных элементов, газов и органического вещества независимо от гидрологических условий существовала прямая связь с динамикой синезеленых водорослей (вертикальное распределение, суточная динамика, распределение по акватории водохранилища, качественный и количественный состав органического вещества).

Из приведенных данных следует, что при формировании гидрохимического режима водохранилищ одним из основных факторов, влияющих на динамику газов, биогенных элементов, органического вещества и частично солевого состава, являются растительные организмы, в частности массово развивающиеся синезеленые водоросли.

Институт гидробиологии
Академии наук Украинской ССР.

Л. А. ШКОРБАТОВ

О РАСПРОСТРАНЕНИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ОЗЕРАХ ПОЙМЫ Р. СЕВЕРНЫЙ ДОНЕЦ, КРАСНООСКОЛЬСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ И КАНАЛЕ СЕВЕРНЫЙ ДОНЕЦ—ДОНБАСС

Хорошим примером генетически связанных пойменных водоемов может служить система р. Северный Донец—зал. Косач—оз. Круглое—оз. Белое, расположенная в Змиевском районе Харьковской области в окрестностях Донецкой биологической станции.

Другим примером подобной связи может служить система водоемов р. Северный Донец—оз. Гора—оз. Гаёк—оз. Лебяжье, приуроченная также к пойме Донца, но расположенная на 30 км ниже по течению той же реки.

Наряду с этими природными пойменными водоемами к речной системе той же реки относится искусственный водоем — Краснооскольское водохранилище, возникшее в 1957 г. в результате зарегулирования р. Оскола (приток Северного Донца).

Поскольку Северный Донец после сооружения канала Северный Донец—Донбасс служит источником водоснабжения Донбасса, вопрос о распространении синезеленых и интенсивности их развития приобретает особый, не только теоретический, но и практический интерес.

В нашу задачу входило рассмотрение вопроса о связи между фитопланктоном указанных водоемов, причем было обращено особенное внимание на синезеленые водоросли, вызывающие явление «цветения».

Для уяснения этого вопроса нами использованы как прежние данные по изучению пойменных водоемов, полученные на Донецкой гидробиологической станции в 1933, 1934 и 1956 гг., так и результаты исследований последних лет (1953—1962 гг.), проведенных в связи с сооружением Краснооскольского водохранилища и канала Северный Донец—Донбасс.

Распределение синезеленых в системе водоемов р. Северный Донец—зал. Косач—оз. Круглое—оз. Белое

Оз. Белое является крайним звеном данной системы и примыкает ко второй песчаной левобережной террасе долины Донца, покрытой бором. Это озеро связано узким протоком с небольшим оз. Круглым. Последнее посредством узкого пролива соединено с большим и сильно расчлененным зал. Косач. Зал. Косач широким плёсом соединяется с Донцом.

Размеры оз. Белого: длина 1.1 км, ширина 297 м, максимальная глубина 6 м, средняя глубина 2.7 м, площадь около 19.6 га, емкость 532 тыс. м^3. Берега мало изрезаны и покрыты обычными гидрофитами (погруженными и полупогруженными растениями).[1]

Оз. Круглое имеет неправильную форму. Размеры: 250 м по большой оси и 125 по малой, средняя глубина 2.4 м, площадь 2.6 га.[2]

---

[1] Измерение глубин произведено нами в 1929 г.

[2] Замеры произведены С. В. Солодовниковым и В. И. Бутом в 1933 г.

Зал. Косач вытянут в направлении с севера на юг и представляет как бы 3 самостоятельных плёса: северный, средний и южный; последний соединяется с Северным Донцом у Коробова хутора.

Данные о фитопланктоне оз. Белого подробно изложены в нашей работе (Шкорбатов, 1956), соответствующие же данные по оз. Круглому, зал. Косач и Северному Донцу не опубликованы и приводятся нами впервые.

За описываемый период исследований (1933, 1934 и 1948 гг.) в планктоне Донца было обнаружено 43 вида водорослей, т. е. примерно вдвое меньше, чем в каждом из связанных с ним водоемов (106—114 видов). Во всех водоемах преобладающими группами были диатомовые и протококковые водоросли, но для оз. Белого было, кроме того, характерно большее, чем в других водоемах, количество видов эвгленовых и синезеленых.

Количественный учет организмов фитопланктона показал, что в оз. Белом наблюдается максимальная продукция синезеленых, вызывая в летний период «цветение». Ведущими формами синезеленых в разное время являлись *Oscillatoria amphibia* Ag., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena spiroides* Kleb., *A. circinalis* (Kütz.) Hansg., *A. Scheremetjevi* Elenk.

Особенно следует отметить чрезвычайно сильное развитие *Oscillatoria amphibia*, наблюдавшееся в сентябре 1933 г. (около 3.5 млн экз./л) и в сентябре 1934 г. (свыше 8 млн экз./л).

В оз. Круглом, по наблюдениям 1934 г., синезеленые играли значительно меньшую роль и их продукция не превосходила 195 тыс. экз./л в мае и 274 тыс. экз./л в сентябре. Ведущими формами являлись *Anabaena circinalis* и *Oscillatoria amphibia*.

В зал. Косач летом 1934 г. продукция синезеленых выражалась лишь в десятках тысяч экз./л и обусловливалась развитием *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena circinalis* и *A. Scheremetjevi*, причем с августа их развитие прекратилось.

В Северном Донце в 1934 г. в том же районе развития синезеленых не наблюдалось. Развитие фитопланктона вообще было очень скудным, однако были спорадические вспышки размножения отдельных организмов. Так, в апреле численность диатомовой водоросли *Stephanodiscus Hantzschii* достигло 26 628 тыс. экз./л, а в мае наблюдалось массовое развитие *Chlamydomonas* sp. (8476 тыс. экз./л).

Сравнивая количественный состав синезеленых в водоемах системы оз. Белое—оз. Круглое—зал. Косач—р. Северный Донец, мы видим, что оз. Белое, являющееся крайним звеном в данной цепи водоемов, наиболее богато представителями синезеленых водорослей в качественном и количественном отношениях. Здесь максимальная продукция может достигать нескольких миллионов особей на 1 л (*Oscillatoria amphibia*). В летнее и осеннее время синезеленые подавляют развитие других групп организмов. В оз. Круглом продукция синезеленых значительно меньшая и не превышает 200—300 тыс./л. Кроме синезеленых, в общей продукции фитопланктона видную роль играют протококковые, диатомовые, криптомонадовые и перидиниевые водоросли.

В зал. Косач количество синезеленых еще более снижается, выражаясь в нескольких десятках тысяч на 1 л, и в общей продукции фитопланктона подавляется другими группами организмов.

Таким образом, синезеленые данной системы водоемов на фитопланктон Северного Донца влияния не оказывают.

Распределение синезеленых в группе пойменных водоемов оз. Гора—оз. Гаёк—оз. Лебяжье в районе с. Андреевки Харьковской области

Между с. Андреевкой и с. Меловой на расстоянии около 30 км от г. Змиева (считая вниз по течению Донца) имеется группа генетически связанных между собой водоемов: оз. Гора—оз. Гаёк—оз. Лебяжье. Эта система водоемов была обследована дважды: в июле 1936 г., когда были произведены и морфометрические измерения данной группы озер, и в июле 1954 г.[3]

Оз. Лебяжье северной частью примыкает к песчаной боровой террасе левого берега долины Донца, берега же, не примыкающие к бору, окружены лугом. Озеро имеет 1455 м в длину и 565 м в ширину при максимальной глубине 1.75 м (средняя глубина 0.99 м). Площадь озера составляет 47.2 га, объем равен 496 тыс. м^3.

По данным обследования, произведенного в июле 1954 г., альгофлора озера была представлена 79 видами следующего состава: *Chrysophyta* — 1, *Pyrrophyta* — 1, *Volvocineae* — 4, *Protococcineae* — 12, *Conjugatae* — 2, *Cyanophyta* — 22.

Продукция синезеленых была чрезвычайно высокой и составляла почти 18 млн экз./л, причем подавляющая масса состояла из *Lyngbya limnetica* Lemm., продукция которой достигала свыше 13 млн экз./л. Высокая продукция синезеленых резко отразилась как на физических, так и на химических свойствах воды. Прозрачность по Секки составляла 38—40 см. В результате скопления и разложения синезеленых на дне ил издавал запах сероводорода.

Оз. Гаёк имеет вытянутую, неправильную форму и нижним отрезком непосредственно примыкает к оз. Лебяжьему, с которым связано узким протоком. Длина озера 1270 м при максимальной ширине 135 м. Наибольшая глубина обнаружена в северном плёсе озера, где она составляет 10.7 м (средняя глубина 2.3 м). Площадь озера равна 12.8 га, объем — 298 тыс. м^3. В общем озеро носит характер типичной речной старицы.

В систематическом составе планктона в 1954 г. обнаружено 59 видов, в том числе: *Crysophyta* — 2, *Pyrrophyta* — 1, *Euglenophyta* — 6, *Volvocineae* — 9, *Conjugatae* — 1, *Cyanophyta* — 2, *Bacillaryophyta* — 35. При таком значительном видовом разнообразии количественный состав фитопланктона в 1954 г. оказался очень бедным: общая продукция составляла всего 95 тыс. экз./л, преобладали диатомовые водоросли. Синезеленые практически отсутствовали. Однако в 1936 г. картина была несколько иная: общая продукция достигала 600 тыс. экз./л, а синезеленые составляли 145 тыс. экз./л.

Оз. Гора расположено к северо-западу от оз. Гаёк и связано с ним при помощи протока, сильно заросшего тростником. Озеро представляет неправильной формы водоем, вытянутый с востока на запад, и почти граничит с боровой, покрытой лесом террасой. Длина озера 1270 м, максимальная ширина около 135 м, площадь 12.8 га, объем 298 тыс. м^3, наибольшая глубина 5 м.

В составе альгофлоры в 1954 г. найдено 77 видов, из них синезеленых 8 видов. Фитопланктон оз. Гора отличается преобладанием подвижных форм, состоящих главным образом из хризомонад, вольвоксовых, пиро-

[3] Морфометрические измерения данной группы озер были произведены В. И. Бутом в 1936 г.

фитовых и особенно эвгленовых, что в общем характеризует озеро как водоем прудового типа. Общая продукция фитопланктона в 1954 г. составляла всего 98 тыс. экз./л, причем синезеленые практически отсутствовали. В 1936 г. общая продукция фитопланктона достигала 707 тыс. экз./л, но синезеленые были в количестве лишь 2.4 тыс. экз./л.

Северный Донец находится в данной системе водоемов в ближайшем расстоянии от оз. Гора, однако связь с ним бывает лишь в период половодья, так что в межень вся данная система озер является изолированной. В 1954 г. в Северном Донце в районе изучаемых озер встречено 60 видов водорослей, из них 34 вида диатомовых и всего лишь 1 вид синезеленых. Общая продукция фитопланктона составляла 8.3 тыс. экз./л. Синезеленые практически отсутствовали.

Основной вывод, который можно сделать относительно распространения синезеленых в системе оз. Лебяжье—оз. Гаёк—оз. Гора—р. Северный Донец, можно сформулировать следующим образом. В фитопланктоне развитие синезеленых достигает наибольшей интенсивности в крайнем звене системы — оз. Лебяжьем, граничащим с левобережной песчаной террасой, где они вызывают сильно выраженное «цветение». В промежуточных звеньях по мере приближения к Донцу синезеленые или резко убывают в количестве (1936 г.) или исчезают вовсе (1954 г.). В фитопланктоне Северного Донца синезеленые практически отсутствуют.

Изменения фитопланктона в системе связанных водоемов Краснооскольское водохранилище—р. Оскол—р. Северный Донец — канал Северный Донец — Донбасс

Изучение альгофлоры Краснооскольского водохранилища было одним из заданий в плане комплексных гидробиологических работ Кафедры низших растений Харьковского университета, проводившихся с 1958 по 1961 г. и ставивших целью изучение биологической продуктивности водохранилища. Со времени сооружения канала Северный Донец—Донбасс исследования приобрели и другое актуальное значение в связи с тем, что Северный Донец и Краснооскольское водохранилище стали источниками водоснабжения Донбасса.

При массовом развитии в водохранилище представителей альгофлоры возник вопрос, не распространяется ли обильное развитие фитопланктона, и в частности синезеленых водорослей, на канал Северный Донец—Донбасс.

Водохранилище, согласно проектным заданиям, имеет протяженность в 110 км с шириной в среднем в 3 км, а местами доходящей до 6 км, акватория его составляет 122 км^2, глубина у плотины гидроузла доходит до 12 м, емкость 550 млн/м^3 (рисунок).

При такой величине водохранилища, сильно изрезанной береговой линии и расчленении акватории на отдельные участки естественно, что состав альгофлоры и ее количественное развитие сильно меняются в зависимости от физико-географических, гидрологических и гидрохимических условий.

Для общей ориентировки в составе фитопланктона и, в частности, распространения в водохранилище синезеленых, мы используем материалы по фитопланктону пелагиали, т. е. открытых плёсов водохранилища, не заросших высшей водной растительностью. Пробы брались по фарватеру.

Для рассмотрения мы возьмем данные исследований 1959 г., пополнив их результатами наблюдений 1960 г.

В 1959 г. в водохранилище были обследованы следующие 7 пунктов: Лесная стенка на расстоянии 49 км выше плотины гидроузла, с. Базы — 38 км, с. Гороховатка — 32 км, с. Радьковские пески — 25 км, с. Комаровка — 19 км, с. Пристин на расстоянии 6 км выше плотины гидроузла и у плотины гидроузла.

В фитопланктоне каждого из данных пунктов найдено от 67 до 90 видов организмов. Максимум видов относится к протококковым и диатомовым водорослям, синезеленые же составляли 5—8 видов на пункт.

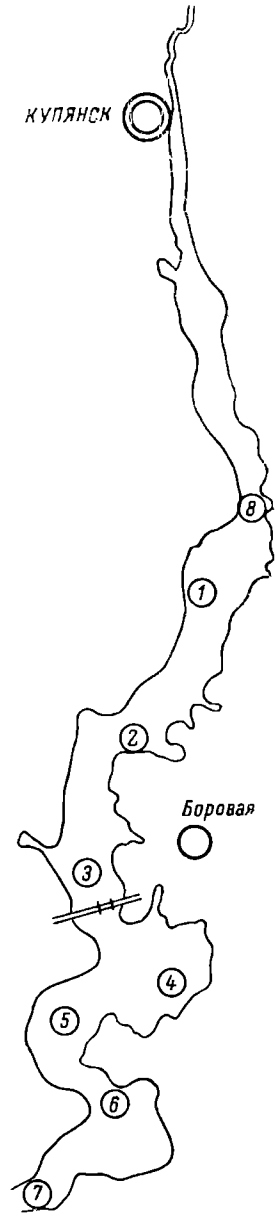
Количественный учет организмов фитопланктона показал резкое повышение общей продукции в пунктах, расположенных на расстоянии 25—38 км от плотины (с. Радьковские Пески—с. Гороховатка). Здесь общее количество организмов фитопланктона достигало 9 млн экз./л, причем синезеленые составляли 4—7 млн экз./л.

В тот же период в верхних частях водохранилища синезеленых было незначительное количество (9—12 тыс. экз./л). В нижних же частях водохранилища (ниже Гороховатки и Радьковских Песков) продукция синезеленых хотя и сильно снизилась сравнительно с указанным максимумом их развития, но у самой плотины количество их достигало еще 830 тыс. экз./л.

Интересно сравнение количественного состава фитопланктона Краснооскольского водохранилища и Оскола ниже плотины.

Если сравнить максимальную продукцию организмов, найденную в водохранилище у Радьковских песков, с соответствующей продукцией Оскола ниже плотины, то получим такие данные (в тыс. экз./л):

	Водохранилище	Оскол
Синезеленые	До 7000	До 221
Диатомовые	» 928	» 118
Протококковые	» 823	» 185
Эвгленовые	» 1000	» 68
Общая продукция	До 9000	До 645



Краснооскольское водохранилище.

Пункты взятия проб: в 1959 г. (*1—7*); в 1960 г. (*1—8*).

Таким образом, в Осколе ниже плотины гидроузла мы наблюдаем колоссальную убыль организмов фитопланктона: снижение общей продукции в 14 раз, а синезеленых в 21 раз. Основной причиной такого уменьшения продукции, по нашему мнению, следует считать: 1) влияние шлюзов, при работе которых гибнет масса организмов; 2) сильное течение в нижнем течении Оскола, являющееся неблагоприятным для массового развития.

Обратимся теперь к данным 1960 г. В этом году водохранилище было обследовано в период с 30 июня по 9 июля.

В связи с более высоким уровнем воды в водохранилище, затопившей более значительную территорию, в исследование был включен район с. Сеньково, отстоящий от гидроузла на 54 км. Остальные пункты исследований были примерно те же, что и в предыдущем году.

Пункт с. Сеньково относится к зоне мелководья, где над поверхностью воды выступают гидрофиты. В 1960 г. численность фитопланктона здесь достигла 3.5 млн экз./л, но максимум (7 млн экз./л) наблюдался несколько ниже — в 47 км от гидроузла (у с. Фомино), после чего шел равномерный спад, и у плотины гидроузла наблюдалось ничтожное развитие организмов: общая продукция фитопланктона составляла лишь 137 тыс. экз./л, а количество синезеленых не превосходило 1 тыс. экз./л. Высокая продукция в верхних частях водохранилища обусловливалась главным образом развитием *Aphanizomenon*, к которому примешивались в значительных количествах эвгленовые, вольвоксовые и протококковые.

В нижнем бьефе водохранилища и в Осколе ниже плотины снова наблюдалось повышение общей продукции фитопланктона, главным образом за счет развития диатомовой водоросли *Cyclotella*, но количество синезеленых не превосходило 20 тыс. экз./л.

К устью реки общая продукция фитопланктона снизилась до 373 тыс. экз./л, а синезеленые составляли лишь 3 тыс. экз./л.

Таким образом, исследование водохранилища в 1960 г. в общем снова выяснило чрезвычайно высокую продукцию синезеленых, но с максимумом, приходящимся на другие пункты. Вместе с тем исследования показали, что на отрезке Оскола от плотины гидроузла до устья наблюдается огромная убыль общей продукции фитопланктона и особенно синезеленых по сравнению с водохранилищем.

Влияние Краснооскольского водохранилища на Северный Донец

В 1960 г., кроме изучения систематического состава и продукции фитопланктона в устье Оскола, был также изучен его качественный и количественный состав в Северном Донце выше и ниже впадения Оскола. Систематическое изучение водорослей дало такие результаты: а) в Донце, выше впадения Оскола, найдено 40 видов с преобладанием диатомей, б) в устье Оскола встречено 62 вида с преобладанием протококковых, в) в Донце, ниже впадения Оскола, найдено 59 видов с преобладанием протококковых. Синезеленые были соответственно встречены в количестве 2, 8 и 3 видов. Количественный учет фитопланктона выяснил следующее: а) в Донце, выше впадения Оскола, общая продукция фитопланктона составляла 43 тыс. экз./л, б) в устье Оскола — 374 тыс. экз./л, в) в Донце, ниже впадения Оскола, — 319 тыс. экз./л.

Во всех трех пунктах главная масса фитопланктона состояла из протококковых и диатомовых, количество синезеленых было соответственно 3.4, 8.5 и 7.3 тыс. экз./л. Эти данные указывают на заметное повышение продукции фитопланктона в Донце под влиянием Оскола за счет протококковых и диатомовых водорослей, продукция же синезеленых как выше, так и ниже впадения Оскола остается ничтожной.

Из сказанного следует, что чрезвычайно интенсивное цветение синезеленых Краснооскольского водохранилища на количественном составе синезеленых Северного Донца не отражается.

Фитопланктон канала Северный Донец—Донбасс и его отношение к фитопланктону Северного Донца

На расстоянии около 60 км ниже впадения Оскола в Северный Донец расположен Райгородок, в районе которого начинается канал Северный Донец—Донбасс протяженностью около 120 км. Сколько-нибудь значительных протоков на расстоянии от устья Оскола до Райгородка не имеется, и, следовательно, состав планктона в данном пункте можно рассматривать как результат взаимного влияния Северного Донца и Оскола.

По наблюдениям в июле 1959 г., в Донце близ Райгородка в фитопланктоне содержалось 54 вида и среди них синезеленых только 4 вида. В так называемой пойменной части канала, равно как и на прочих участках канала, расположенных выше, наблюдалось постепенное снижение количества видов организмов фитопланктона, а именно: в пойменной части — 33, ниже станции второго подъема — 31, ниже станции третьего подъема — 17 и ниже станции четвертого подъема — 2. Организмы в пробах встречались очень редко, за исключением нескольких ведущих форм, куда относятся из вольвоксовых *Pandorina morum* (Müll.) Bory, из протококковых *Pediastrum duplex* Meyen, из диатомовых *Nitzschia sigmoidea* (Ehr.) W. Sm., *Melosira granulata* (Ehr.) Kütz. и некоторые виды *Navicula*. Синезеленые встречались очень редко, а в некоторых пунктах (ниже станций третьего и четвертого подъема) не встречались вовсе.

В 1960 г. канал был обследован в следующих пунктах: 1) конечный пункт близ г. Донецка; 2) ниже станции четвертого подъема; 3) ниже Часов Яра; 4) ниже станции первого подъема. Следует отметить почти полное отсутствие в фитопланктоне канала синезеленых. Они встречались как чрезвычайно редкие исключения, причем *Aphanizomenon* нигде не был встречен.

Изучение распространения синезеленых водорослей в системе сообщающихся водоемов поймы Северного Донца позволяет установить следующие закономерности:

1) чем далее в цепи сообщающихся водоемов озеро поймы отстоит от русла реки, тем более благоприятные условия создаются для развития синезеленых;

2) при обильном развитии синезеленых в фитопланктоне развивается комплекс различных видов синезеленых, но обычно доминирует один вид, остальные играют подчиненную роль;

3) усиленное развитие синезеленых, как и вообще всей продукции фитопланктона, ясно связано со степенью проточности водоема, и для развития синезеленых в фитопланктоне водоемов поймы Донца течение является неблагоприятным фактором.

Отмеченные факты, характерные для распространения синезеленых в сообщающихся пойменных озерах, в значительной степени относятся и к искусственной системе сообщающихся водоемов Краснооскольское водохранилище—р. Оскол—р. Северный Донец—канал Северный Донец—Донбасс.

Однако особенности Краснооскольского водохранилища, выражающиеся в его величине, изрезанности берегов, непрерывно меняющемся гидрологическом режиме и еще не стабилизовавшихся условиях химизма, распределения биотопов и биоценозов, обусловливают специфику в развитии и распространении синезеленых.

«Цветение» в Краснооскольском водохранилище, по наблюдениям в летние периоды 1959 и 1960 гг., имеет максимум развития в средней

части водоема (Гороховатка—Радьковские пески). Уже в пределах самого водохранилища «цветение» ослабевает по мере приближения к плотине.

Весьма характерно дальнейшее уменьшение продукции синезеленых под влиянием быстрого течения участка Оскола ниже плотины гидроузла до устья реки. Здесь общая продукция фитопланктона несколько возрастает по сравнению с приплотинной частью верхнего бьефа за счет усиленного развития диатомовых и протококковых, но продукция синезеленых продолжает уменьшаться, и в устье Оскола цветения как такового не наблюдается.

В Северном Донце под влиянием Оскола наблюдается некоторое повышение общей продукции фитопланктона, а привнесенные виды синезеленых не получают дальнейшего развития, и количественный состав их до самого Райгородка (начало канала Северный Донец—Донбасс) продолжает оставаться ничтожным.

В канале Северный Донец—Донбасс состав фитопланктона резко уменьшается как в качественном, так и количественном отношении, а развитие в фитопланктоне синезеленых практически сходит на нет.

Из всего вышеизложенного следует, что бурно развивающееся «цветение», вызванное синезелеными, ежегодно наблюдаемое как в крайних звеньях сообщающихся водоемов поймы Донца, так и в Краснооскольском водохранилище, на гидробиологический режим канала Северный Донец—Донбасс не оказывает никакого влияния. Можно считать, что синезеленые в фитопланктоне канала практически отсутствуют, а фактор течения воды в канале и в дальнейшем будет препятствовать их сколько-нибудь значительному развитию.

ЛИТЕРАТУРА

Шкорбатов Л. А. 1956. Планктон озера Белого, Змиевского района, Харьковской области. Уч. зап. Харьковск. унив. LXVII.

Кафедра низших растений Харьковского государственного университета им. А. М. Горького.

В. М. ШАЛАРЬ и А. И. НАБЕРЕЖНЫЙ

РОЛЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМАХ МОЛДАВСКОЙ ССР

В водоемах Молдавии, главным образом в прудах и водохранилищах, ежегодно наблюдается массовое развитие *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Периодически в отдельных водоемах заметной численности (до 5—10 млн кл./л) достигают виды *Anabaena* с преобладанием *A. spiroides* и *A. flos-aquae*. Из других синезеленых водорослей в водоемах Молдавии довольно широко представлены виды родов *Merismopedia*, *Oscillatoria*, *Gomphosphaeria*, *Gloecapsa* и др., но численность каждого из этих видов редко достигает 200—300 тыс. кл./л.

Массовому развитию *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* в условиях Молдавии на протяжении всего вегетационного периода способствует постоянное и достаточное наличие в водоемах всех форм биогенных веществ, количество которых колеблется в пределах 3.40—14.95 мг/л (Ярошенко, 1956; Бызгу, 1962). Кроме того, как показали много-

летние наблюдения, определенное значение для развития синезеленых имеют степень и особенности минерализации водной среды. Наиболее интенсивное развитие *Microcystis* и *Aphanizomenon*, ежегодно вызывающее «цветение» воды, наблюдается в высокоминерализованных водоемах с устойчивой сульфатно-натриевой водой. К этому типу водоемов относятся пруды Фалештского рыбхоза, Комратское водохранилище на р. Ялпуге, Кишкаренское водохранилище на р. Чулуке, пруды сел Гайдары и Валя Пержей Чадыр-Лунгского района, сел Старые Беличены и Препелица Лазовского района и др.[1] В этих водоемах в отдельные годы суммарная численность *Microcystis* и *Aphanizomenon* достигает свыше 5 млрд кл./л, что в пересчете на биомассу составляет примерно 0.8 кг/м^3.

Наименее интенсивное развитие *Microcystis* и *Aphanizomenon* наблюдается в водоемах с гидрокарбонатно-натриевым или гидрокарбонатно-магниевым характером воды, минерализация которой не превышает 1000 мг/л. Сюда относятся пруды Мындыкского и Кишиневского рыбхозов, пруд Ынтый Котовского района, пруд с. Башканы Криулянского района, пруд Онишканы Каларашского района и др. Как правило, в таких водоемах «цветение» воды за счет синезеленых наблюдается лишь в многоводные годы.

Промежуточное положение занимают водоемы с неустойчивой сульфатно-натриевой или гидрокарбонатно-магниевой, повышенно минерализованной водой. К этой группе относятся водоемы, расположенные на р. Быке.

Вегетация синезеленых водорослей в условиях Молдавии начинается обычно в первой половине июня, а в годы с ранней и теплой весной даже в мае, когда развивается главным образом *Microcystis aeruginosa*, затем появляется *Aphanizomenon flos-aquae*, и в дальнейшем оба вида бурно развиваются с одинаковой интенсивностью на протяжении почти всего вегетационного периода. Лишь в отдельных случаях (Дубоссарское водохранилище) с понижением температуры воды к осени наблюдается некоторое преобладание *Microcystis*. В других водоемах (Комратское и Кангазское водохранилища) в этот же период времени бурно (485 млн кл./л) развивался *Aphanizomenon*. Таким образом, отчетливо выраженного чередования массового размножения этих двух видов на протяжении вегетационного периода, как правило, не наблюдается, что объясняется, по-видимому, не столько их приуроченностью к определенной температуре, сколько постоянной и полной обеспеченностью биогенными веществами.

Интенсивное развитие синезеленых в водоемах Молдавии продолжается обычно до конца ноября. В годы же с мягкой зимой вегетация их, хотя и сильно задерживается, но не прекращается. В этом случае синезеленые играют важную роль в обогащении воды рыбохозяйственных водоемов кислородом.

Численность синезеленых водорослей возрастает с повышением температуры воды. Однако в Дубоссарском водохранилище максимум их численности приходится на период некоторого спада температуры и приурочен ко второй половине августа (рис. 1).

Синезеленые не достигают заметного развития или полностью отсутствуют в водоемах, где интенсивно развиваются нитчатые водоросли (*Cladophora*, *Spirogyra*) или заросли высшей водной растительности. Ярким примером подобного явления может служить Ягорлыкская заводь

[1] Данные по распределению водоемов в зависимости от степени минерализации воды были любезно предоставлены нам С. Е. Бызгу.

Дубоссарского водохранилища. На чистых плёсах заводи ежегодно наблюдается «цветение» воды с численностью синезеленых до 240 млн кл./л (Шаларь, 1960). В участках же, граничащих с чистыми плёсами, но заросших *Phragmites communis* и *Typha*, численность синезеленых не превышала 9 млн кл./л. Еще бóльшие различия наблюдаются в подобных случаях в ряде прудов и водохранилищ на малых реках. Причины такой взаимообусловленности пока окончательно не выяснены. Высказанные по этому вопросу мнения (Долгов, 1934; Кондратьева, 1957) требуют дополнительной проверки.

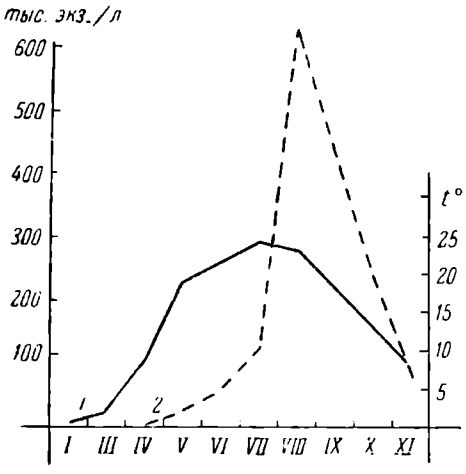


Рис. 1. Зависимость между развитием синезеленых водорослей и температурой воды на стационаре Цыбулевка Дубоссарского водохранилища в 1958 г.

Пункты сбора: *I* — р. Днестр (Каменка); *II* — Подойма; *III* — Пояны; *IV* — Рыбница; *V* — Зозуляны; *VI* — Жура; *VII* — Цыбулевка; *VIII* — Маловата; *IX* — Кучуры; *X* — завод Ягорлык; *XI* — р. Днестр (Дубоссары). *1* — температура воды; *2* — численность синезеленых водорослей.

Одним из важных факторов, отрицательно влияющих на развитие синезеленых, является степень проточности водоема. Например, в верхнем и среднем участках Дубоссарского водохранилища, где скорости течения обычно колебались в пределах 25—80 см/сек., численность синезеленых едва достигала 100—163 тыс. кл./л (Шаларь, 1962). По мере приближения к нижнему участку водохранилища и снижения скорости течения до нескольких сантиметров в секунду средняя численность синезеленых за четыре года (1956—1959) достигала здесь 12 млн кл./л при максимальной 118 млн кл./л (рис. 2).

В ясные штилевые дни основная масса *Microcystis* и *Aphanizomenon* концентрируется в верхних слоях воды. В ветреную погоду они сгоняются к берегам, образуя полосу до 2 м ширины и до 10 см толщины. Нередко (в Комратском водохранилище) из колоний *Microcystis* образуются шары весом до 1 кг и более. *Aphanizomenon* в шары не собирается.

В период «цветения» синезеленых наблюдается почти полное вытеснение протококковых и диатомовых водорослей. С другой стороны, в этот же период наблюдается возрастание численности ряда вольвоксовых (*Pandorina morum*, *P. kharkowiensis*, *Eudorina elegans*) и перидиниевых (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*) водорослей.

Вытеснение диатомовых и протококковых синезелеными объясняется, по-видимому, не столько выделением последними токсинов, сколько более интенсивным усвоением питательных веществ, а также тем, что массовое развитие синезеленых приводит к созданию неблагоприятных световых условий для других водорослей.

Проведенные в лабораторных условиях опыты с *Lyngbya* sp. и *Chlorella vulgaris* показали, что последняя нормально развивалась в питательной среде с добавлением культуральной среды и вытяжки из живой лингбии. Однако при совместном выращивании обоих видов наблюдалось вытеснение хлореллы, выразившееся в неуклонном снижении ее численности. Аналогичные опыты были проведены с *Microcystis aeruginosa*, *Scenedesmus quadricauda* и *S. acuminatus*. Угнетающего действия микроцистиса на зеленые водоросли обнаружить не удалось ни в тех опытах, когда он вво-

дился в виде живых колоний, ни тогда, когда использовались вытяжки или культуральные среды из-под *Microcystis*.

Хорошо переносит высокую концентрацию синезеленых и ряд животных организмов. Так, один из ведущих видов Cyclopidae водоемов Молдавии Acanthocyclops vernalis не теряет способности к воспроизводству даже при концентрации синезеленых свыше 10 млрд кл./л. Потеря способности к воспроизводству наступает у него лишь с понижением содержания кислорода до нескольких десятых долей мг/л.

Отдельные представители зоопланктона, как например Moina rectirostris, Diaphanosoma brachyurum, Bosmina longirostris и Paradiaptomus alluaudi, в естественных условиях нередко достигают наибольшей численности именно в период максимального развития синезеленых. Максимумы же численности коловраток приходятся обычно на период массового отмирания синезеленых, при котором происходит интенсивное загрязнение водоемов органическими веществами. В то же время при разложении *Microcystis* наблюдается массовое развитие бактерий и простейших, что имеет существенное значение в вертикальном распределении некоторых их потребителей — планктонных ракообразных. Например, в период «цветения» синезеленых в Дубоссарском водохранилище максимальные концентрации бактерий отмечены на глубине 8 м и в придонных слоях воды (Дымчишина, 1959), что связано с процессом погружения отмирающих водорослей. В этих же слоях преимущественно концентрируются рачки Cyclopidae (Набережный, 1962).

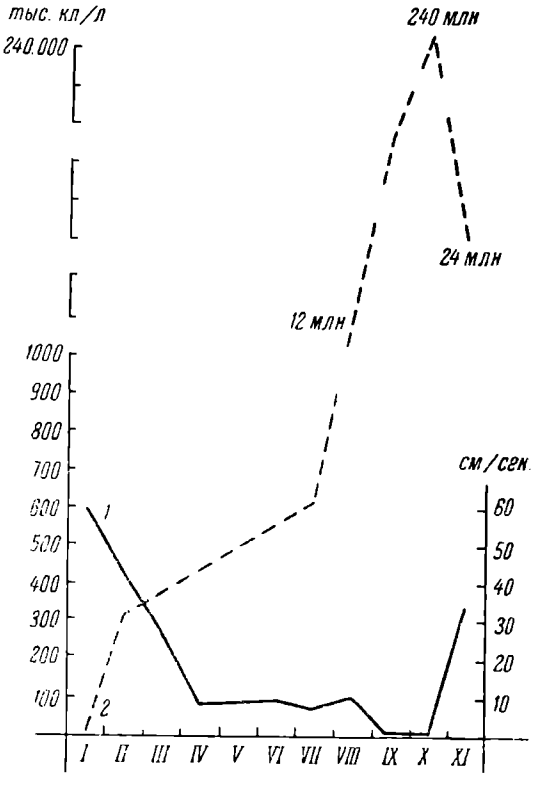


Рис. 2. Изменение численности синезеленых водорослей в зависимости от степени проточности в Дубоссарском водохранилище в августе 1958 г.

1 — скорость течения; *2* — численность синезеленых водорослей. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Некоторые же гидробионты непосредственно используют синезеленых в качестве пищи. Примером может служить коловратка Brachionus caliciflorus, которая в наших опытах несколько часов питалась нитями *Aphanizomenon*: в течение 3—4 минут эта коловратка «разжевала» нити 300—350 μ длины; иногда проглатывались целые нити *Aphanizomenon* 20—30 μ длины, но они через 15—20 минут выбрасывались вместе с испражнениями без каких-либо морфологических изменений.

Способность выдерживать высокую концентрацию живых синезеленых установлена и у некоторых Amphypoda. Например, рачок Rivulogammarus kischineffensis хорошо переносил концентрацию *Microcystis aeruginosa* в 11—12 млрд кл./л.

Совершенно иное влияние на животных гидробионтов оказывает вытяжка из отмерших синезеленых. Например, прибавление 10 мг вытяжки из высушенного *Microcystis* на 1 л воды приводит к смерти подопытных амфипод через несколько часов. Дозировки в 3—5 мг/л вытяжки высушенного *Microcystis* для этих ракообразных не оказывались смертельными.

Большие дозировки вытяжки высушенного *Microcystis* (свыше 1 г/л) оказались губительными также и для некоторых видов рыб (карп, карась, вьюн). В естественных же условиях лишь в отдельные жаркие дни (температура воды 28—29°) при концентрации синезеленых 4—5 млрд кл./л наблюдается некоторая пассивность в поведении карпов, что объясняется, по-видимому, повышенной температурой и резкими колебаниями концентрации кислорода в воде в течение суток. В подобных случаях перенасыщение воды кислородом достигает иногда 175% (и более) к норме насыщения. Временами же содержание его в воде может снижаться до угрожающего для рыб состояния (Ярошенко, 1956). Интересно, что в подобных условиях не наблюдается замора не только карпа, но и культивируемого в Молдавии чудского сига.

В отдельных случаях, как это имело место в 1960 г., в вырастном пруду Дубоссарского рыбопитомника плотность мальков карпа достигала 150 тыс. экз. на 1 га водной площади. Несмотря на интенсивное развитие синезеленых, в этом пруду (до 3.5 млрд кл./л) и чрезмерное его загрязнение, обусловленное искусственной подкормкой, замора малька не наблюдалось. Более того, в просмотренных 800 кишечниках мальков постоянными компонентами содержимого являлись *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, численность которых в отдельных кишечниках достигала 25 млн клеток.

Проведенные исследования питания чудского сига в условиях Молдавии (Набережный и др., 1960) также показали, что сиги интенсивно используют *Microcystis* в качестве пищи на протяжении всего года. Особенно возрастает трофическая роль *Microcystis* в январе—феврале, когда резко снижается биомасса рачкового планктона. В большей степени поедается эта водоросль толстолобиком, недавно вселенным в пруды республики. В отдельных кишечниках толстолобика годовалого возраста численность *Microcystis* в июле достигала 36 млн клеток.

Все это наталкивает на мысль, что массовые виды синезеленых — *Aphanizomenon* и *Microcystis*, нередко дающие в рыбохозяйственных водоемах Молдавии высокие концентрации, играют в целом положительную роль. Токсичными же для некоторых животных гидробионтов являются лишь продукты их распада. Отсюда напрашивается вывод о необходимости разработки способа регулирования численности синезеленых водорослей в процессе их развития и изыскания путей их наиболее эффективного использования.

ЛИТЕРАТУРА

Бызгу С. Е. 1962. Гидрохимическая характеристика малых водохранилищ Молдавии. Тр. Зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использ. внутренних (преснов.) водоемов южной зоны СССР, Кишинев.

Долгов Г. И. 1934. Исследование Магнитогорского водохранилища. Матер. совещ. ВОДГЕО, М.

Дымчишина Т. Д. 1959. Распределение сапрофитных бактерий в Дубоссарском водохранилище. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 7.

Заварзина Н. В. 1959. О веществах, тормозящих развитие *Scenedesmus quadricauda*. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IX.

Кондратьева Н. В. 1957. Про вплив заростей очерету на синьозелені водорості. Укр. Бот. журн., XIV, 2.

Набережный А. И. 1962. Вертикальные миграции зоопланктона в Дубоссарском водохранилище. Тр. Зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованного рыбохоз. использ. внутренних (преснов.) водоемов южной зоны СССР, Кишинев.
Набережный А. И., И. Ф. Кубрак, О. И. Вальковская, И. И. Дедю. 1960. Питание чудского сига, акклиматизированного в прудах Молдавии. Тр. Инст. биол. Молдавск. фил. АН СССР, 2.
Шалярь В. М. 1960. К вопросу изучения фитопланктона Дубоссарского водохранилища. Тр. Инст. биол. Молдавск. фил. АН СССР, 2.
Шалярь В. М. 1962. Влияние некоторых экологических факторов на развитие и распределение фитопланктона в Дубоссарском водохранилище. Вопр.экологии, V.
Ярошенко М. Ф. 1956. Гидрохимические особенности прудов Молдавии. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 5.

Институт зоологии
Академии наук Молдавской ССР.

Е. И. АКСЕНОВА

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА «ЦВЕТЕНИЕМ», ВЫЗЫВАЕМЫМ СИНЕЗЕЛЕНЫМИ ВОДОРОСЛЯМИ В ВОДОЕМАХ НИЖНЕГО ДОНА

Зарегулирование нижнего Дона не только изменило его гидрологический и гидрохимический режим, но и оказало существенное влияние на характер происходящих биологических процессов в низовьях реки.

Сооружение на Дону Цимлянского водохранилища со слабой проточностью, высокой прозрачностью и значительной концентрацией биогенных элементов при обилии света и тепла создало исключительно благоприятные условия для развития здесь синезеленых водорослей.

Большие массивы высшей растительности, плодородные почвы, затопленные Цимлянским водохранилищем (Лапицкий, 1958), и интенсивное разрушение берегов (Коккоулин и Коккоулина, 1958) явились дополнительным источником органического вещества, минерализация которого в водоеме шла интенсивно с первого года его существования (Гусева, 1958). В результате уже в июле 1952 г. в Цимлянском водохранилище отмечалось очень сильное «цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями (Вертебная, 1956). На протяжении 1953—1958 гг. сотрудники Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства Е. Г. Бойко и М. С. Шейнин, а с 1959 г. мы ежегодно наблюдали «цветения» воды Цимлянского водохранилища и нижнего Дона.

По нашим данным за 1959—1961 гг., в фитопланктоне приплотинного плёса Цимлянского водохранилища с июня по октябрь включительно преобладают синезеленые водоросли, составляющие 83—96% биомассы и 94—95% общей численности фитопланктона в среднем за вегетационный период.

Из литературы известно, что роль синезеленых водорослей особенно велика в круговороте азота. Последний, потребляясь в водохранилище интенсивно вегетирующими водорослями, поступает отсюда в Дон, в основном в виде органического вещества живого и мертвого фитопланктона, главным образом синезеленых водорослей.

Сопоставление концентрации общего азота и биомассы синезеленых водорослей за 1959—1961 гг. показало, что между этими величинами в нижнем Дону и его дельте имеется прямая зависимость (рис. 1). Аналогичный характер зависимости намечается между биомассой синезеленых и концентрацией общего фосфора. На основании этого можно предположить, что основная часть азота и фосфора в нижнем Дону имеет фитопланктонное происхождение.

Расчеты, сделанные на основании данных М. В. Федосова (1955), В. Г. Дацко (1959), В. Г. Дацко и В. Л. Васильева (1961) и И. К. Шело-

мова и др. (1960, 1962), показывают, что в 1956—1961 гг. концентрация органического азота в воде нижнего Дона возросла по сравнению с периодом до зарегулирования примерно на 25%, а минерального азота на 40—45%. Одновременное поступление из Цимлянского водохранилища большого количества синезеленых водорослей и азотистых соединений обусловило многократное увеличение количества фитопланктона в нижнем Дону.

После сооружения Цимлянского водохранилища в нижнем Дону стало регулярным летнее «цветение» воды, которое отмечается в те же месяцы, что и в Цимлянском водохранилище, и распространяется до Таганрогского залива.

Сопоставление наших данных по фитопланктону нижнего Дона за 1959—1961 гг. (Аксенова, 1962) с данными Л. И. Волкова (1936) за 1929—1930 гг. свидетельствует о том, что после создания Цимлянского водохранилища численность всех основных групп фитопланктона и особенно синезеленых водорослей в нижнем Дону резко увеличилась (табл. 1).

Одновременно изменилось соотношение основных групп фитопланктона. Если до зарегулирования стока Дона ведущими группами были диатомовые и зеленые водоросли, то в 1959—1961 гг. доминирующее положение заняли синезеленые, удельный вес которых в среднем по всему нижнему Дону возрос с 1 до 58—79% биомассы и с 23 до 85—90% общей численности фитопланктона.

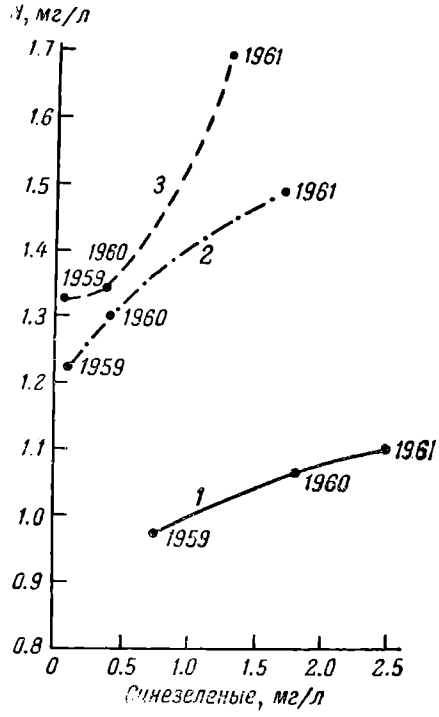


Рис. 1. Зависимость между концентрацией азота и биомассой синезеленых водорослей в различных участках нижнего Дона (в среднем за апрель—ноябрь).

1 — Дон в районе Романовская-Николаевская; *2* — Дон в районе Аксай—Колузаево; *3* — дельта Дона. *а* — 1959 г.; *б* — 1960 г.; *в* — 1961 г

Изучение сезонных изменений фитопланктона показало, что по мере нарастания температуры и увеличения солнечной радиации ведущая роль в водоемах нижнего Дона переходит от диатомовых и зеленых водорослей к синезеленым, которые господствуют в планктоне до ноября. Исключение составляет Северный Донец, в котором эта группа водорослей почти не развивается.

«Цветение» воды Цимлянского водохранилища и нижнего Дона, наблюдавшееся нами и другими исследователями (Вертебная, 1956; Кафтанников и др., 1961), было обусловлено развитием трех форм синезеленых водорослей: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena flos-aquae* f., *Aptekariana* Elenk. и *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk. В 1952, 1957, 1959 и 1960 гг. во время «цветения» воды среди названных видов доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*. В 1961 г. «цветение» воды было вызвано почти исключительно *Microcystis aeruginosa*. В июле 1961 г. впервые за три года наблюдений небольшое «цветение» воды отмечалось за счет синезеленой водоросли *Phormidium bijugatum* Kongiss. Наряду с доминирующей формой в значительно меньшем количестве встре-

Таблица 1

Количественные изменения фитопланктона нижнего Дона после его зарегулирования

(в среднем за апрель—октябрь)

Период	Годы	Зеленые		Диатомовые		Синезеленые		Весь фитопланктон	
		количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кг./л)	биомасса (мг/л)
До зарегулирования.	1929—1930	7.8	0.008	4.6	0.009	3.8	0.0002	16.2	0.017
После зарегулирования.	1959	402.7	0.078	212.7	0.254	3642	0.415	4268.8	0.805
	1960	509.8	0.054	636.2	0.596	7657.5	1.112	8841.0	1.797
	1961	262.5	0.059	419.2	0.393	6448	1.698	7147	2.170

Таблица 2

Количество синезеленых водорослей в поверхностном слое приплотинного плёса Цимлянского водохранилища в месяцы их максимального развития

Вид	Июль 1952 г.		Август 1959 г.		Июль 1960 г.		Сентябрь 1961 г.	
	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)	количество (тыс. кл./л)	биомасса (мг/л)
Aphanizomenon flos-aquae	299700	28.5	37080	2.33	542820	66.67	442	0.42
Anabaena flos-aquae	20700	2.1	12760	1.43	32040	3.44	0	0.0
Microcystis aeruginosa	12600	6.2	8408	1.69	159300	79.40	130751	56.11
Всего	333000	36.7	58248	5.45	734160	149.51	131193	56.15

чались из синезеленых *Anabaena Scheremetjevi* Elenk., *A. spiroides* Kleb., *Anabaenopsis Elenkinii* v. Miller, *A. Raciborskii* Wolosz., *Aphanizomenon Elenkinii* Kissel. и *Microcystis pulverea* (Wood) Forti Elenk. emend.

В Усть-Манычском водохранилище «цветение» воды вызывалось *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk. и *Phormidium bijugatum* Kongiss. Вследствие мелких размеров этих водорослей биомасса их при «цветении» не превышала 1.5—3.5 мг/л.

Во время «цветения» воды максимальное количество синезеленых отмечалось у поверхности и резко убывало с глубиной.

Особенно мощным было «цветение» воды Цимлянского водохранилища и нижнего Дона в июле 1960 г. (табл. 2). В Крутой балке водохранилища количество синезеленых достигло 2 млрд 200 млн кл./л при биомассе 510 мг/л.

В нижнем Дону количество синезеленых водорослей достигало в июле 1960 г. у станицы Романовской 87 млн кл./л при биомассе 12.3 мг/л.

То, что «цветение» воды в июле 1960 г. было самым интенсивным за три года наших наблюдений, вероятно, объясняется совпадением в этом месяце максимальных температур воды и воздуха с максимальным притоком солнечной радиации при отсутствии сильных ветров.

Во время штормовых ветров (до 14—18 м/сек.) нами отмечалось прекращение «цветения» воды.

Одним из основных факторов, определяющих интенсивность развития синезеленых водорослей в Цимлянском водохранилище, имеющем достаточно высокую прозрачность (160—360 см в июне), является солнечная радиация. За три года наших наблюдений наибольшая среднесезонная (июнь—октябрь) биомасса синезеленых водорослей и наибольшая интенсивность «цветения» воды в приплотинном плёсе Цимлянского водохранилища отмечались в 1960 г. при наибольшем притоке солнечной радиации:

	Поглощенная солнечная радиация (ккал./м²)	Биомасса синезеленых (мг/л)
1959 г.	53.5	4.15
1960 г.	60.5	11.18
1961 г.	54.4	5.80

Возможно, что с этим же фактором связано более позднее наступление пика «цветения» воды в 1961 г., когда максимальный приток солнечной радиации пришелся на август, тогда как обычно он приходится на июнь—июль.

В мелководном Усть-Манычском водохранилище с малой прозрачностью (30—40 см в июне) последняя, по-видимому, в большей степени определяет развитие синезеленых, чем величина солнечной радиации. В течение трехлетнего периода наблюдений «цветение» воды синезелеными имело здесь место в 1959 и 1961 гг. В 1960 г. синезеленые водоросли в Усть-Манычском водохранилище развития не получили. По-видимому, это связано с сильными ветрами летом 1960 г., что при глинистом грунте и малой глубине этого водохранилища привело к еще большему снижению его прозрачности.

Как установлено К. А. Гусевой (1962), важным фактором, сдерживающим развитие синезеленых водорослей, является содержание марганца. Сопоставление наших данных по синезеленым водорослям с данными по содержанию Mn⁺⁺ в Цимлянском водохранилище (Дацко и Краснов,

1962) также показало, что «цветение» воды, вызванное синезелеными, совпадает с минимальным содержанием в воде марганца:

	Концентрация Mn^{++} (мг/л)	Биомасса синезеленых (мг/л)
Апрель . . .	0.020	0
Май	—	0.005
Июнь	0.010	0.730
Июль	0.015	0.924
Август	—	0.353
Сентябрь . .	0.001	25.864

Гидрохимические наблюдения, проводившиеся параллельно с альгологическими, показали, что в момент пика «цветения» воды в Цимлянском водохранилище, нижнем Дону, его дельте и в Усть-Манычском водохранилище отмечаются минимальные концентрации минерального азота. Так, количество нитратного азота в поверхностном слое приплотинного плёса Цимлянского водохранилища в июле 1960 г. падало до аналитического нуля (рис. 2). В то же время продуцирование большой биомассы синезеленых водорослей сопровождается увеличением концентрации растворенного в воде органического азота. К концу вегетационного периода донские водоемы вновь обогащаются минеральным азотом за счет минерализации органического вещества отмершего фитопланктона.

Дефицита кислорода во время «цветения» воды, вызванного синезелеными, в нижнем Дону и поверхностном слое Цимлянского водохранилища не отмечалось. Однако в придонном слое Цимлянского водохранилища после чрезвычайно сильного «цветения» воды в августе 1960 г. содержание кислорода упало до 40% насыщения, а в июле 1961 г. до 5%. По-видимому, гибель осетровых, сазана и других донных рыб, зарегистрированная сотрудниками Цимгосрыбвода в августе 1960 г., была вызвана дефицитом кислорода, отмечавшимся в этом месяце в придонном слое Цимлянского водохранилища.

«Цветение» воды донских водоемов, вызываемое *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, сопровождается сокращением количества видов и численности протококковых и диатомовых водорослей. В Цимлянском водохранилище во время пика «цветения», вызываемого указанными видами синезеленых, происходит вытеснение из поверхностного слоя воды всех других видов фитопланктона, за исключением *Ceratium hirundinella*. Протококковые водоросли обнаруживаются в это время лишь начиная с глубины 3 м, вольвоксовые, диатомовые и эвгленовые — с глубины 5 м.

Это явление, помимо пищевой конкуренции, вероятно, объясняется тем, что в период массового развития одной-двух форм фитопланктона концентрация продуцируемых им веществ, как это экспериментально установлено И. Б. Заварзиной (1959), может повыситься настолько, что задерживает размножение других форм.

Мы попытались проследить также влияние синезеленых водорослей на беспозвоночных. По данным М. С. Шейнина (1960), во время «цветения» воды Цимлянского водохранилища наблюдалось опускание ветвистоусых рачков в средние слои водохранилища, тогда как в остальные месяцы максимальная их концентрация отмечалась у поверхности.

По наблюдениям того же автора, в месяцы максимальной концентрации синезеленых у Daphnia hyalina происходило образование эфиппиев и уменьшение количества яйценосных самок, что, как известно, имеет место при неблагоприятных условиях. Наибольшее количество эфиппиев

(1200 экз./м^3) отмечалось в поверхностном слое Цимлянского водохранилища.

Угнетения других групп зоопланктона при массовом развитии синезеленых водорослей не наблюдалось. Напротив, общая биомасса зоопланк-

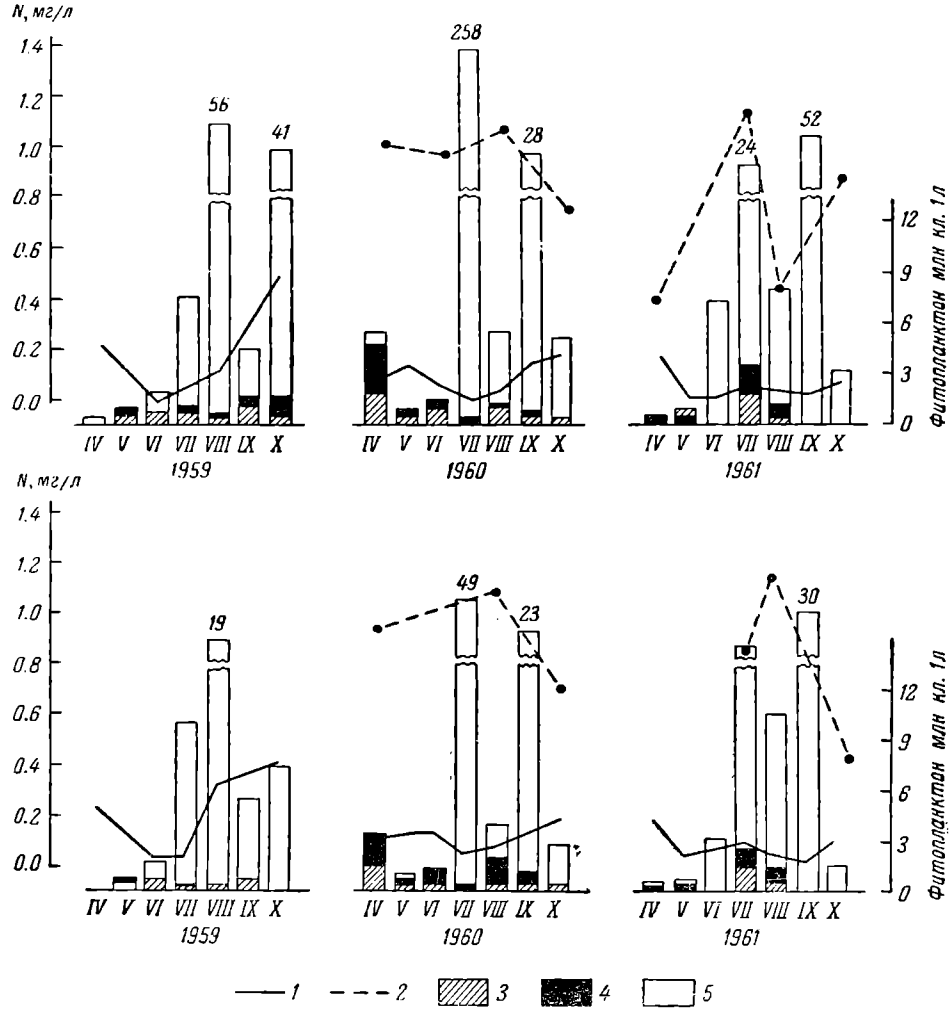


Рис. 2. Сезонные изменения фитопланктона и концентрации азота в воде нижнего Дона.

1 — азот минеральный; *2* — азот органический; *3* — зеленые водоросли; *4* — диатомовые; *5* — синезеленые.

тона в нижнем Дону после его зарегулирования значительно возросла (Шейнин, 1960).

Просмотр содержимого пищеварительного тракта основных зоопланктеров Дона и Цимлянского водохранилища (Cyclops strenuus, Acanthocyclops bicuspidatus, A. vernalis и Daphia hyalina) показал, что виды синезеленых водорослей, вызывающие «цветение» воды донских водоемов, не играют сколько-нибудь заметной роли в питании перечисленных зоопланктеров. По-видимому, в связи с этим прямое сопоставление биомассы

синезеленых водорослей и общей биомассы зоопланктона за 1959—1961 гг. не дало ясно выраженной зависимости ни по годам, ни по сезонам.

Тем не менее роль синезеленых водорослей для обитателей донских водоемов достаточно велика. Органическое вещество разлагающихся синезеленых является источником питания для бактерий, биомасса которых (по данным М. И. Зозулиной) возрастает в летние месяцы в Дону до 2.5 млн, а в поверхностном слое Цимлянского водохранилища до 4 млн кл./мл.

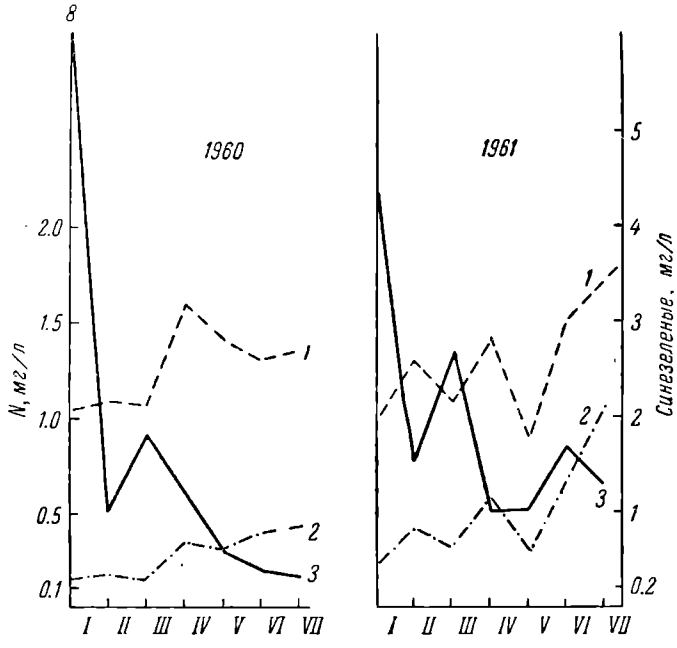


Рис. 3. Изменение биомассы синезеленых водорослей и концентрации азота в воде нижнего Дона от Цимлянского водохранилища до дельты (в среднем за апрель—октябрь).

Станции: *I* — Цимлянское водохранилище против плотины; *II* — Дон под Цимлянской плотиной; *III* — Дон в районе Романовская—Николаевская; *IV* — Дон у Кочетовской; *V* — Дон у Манычской; *VI* — Дон у Колузаево; *VII* — дельта Дона. *1* — азот общий, *2* — азот минеральный; *3* — синезеленые.

Значительное количество азотобактера (0.6—1 млн кл./мл), обнаруженное в июле и августе 1961 г. в Цимлянском водохранилище в Нижнем Дону, должно было вести к дополнительному обогащению водоемов азотом.

Кроме того, отмершие синезеленые водоросли служат пищей бентосным организмам. Так, в кишечниках мизид во время «цветения» воды в 1961 г. нами были обнаружены колонии *Microcystis aeruginosa*.

Как показали результаты наших наблюдений за распределением фитопланктона по продольной оси нижнего Дона, при поступлении из Цимлянского водохранилища и дальнейшем продвижении вниз по Дону происходит уменьшение численности и биомассы планктонных водорослей, причем в основном за счет группы синезеленых (рис. 3).

Причинами уменьшения количества синезеленых водорослей в Дону по сравнению с Цимлянским водохранилищем являются разбавление их концентрации глубинными слоями водохранилища и частичная гибель при сбросе через турбины Цимлянской ГЭС, а также неблагоприятное влияние речных условий.

Увеличение количества синезеленых водорослей в районе станиц Романовская—Николаевская происходит за счет дополнительного их поступления из верхних слоев водохранилища через 14-й и 15-й шлюзы.

У станицы Кочетовской сокращение количества синезеленых происходит как за счет разбавляющего действия вод Северного Донца, так и за счет изменения Северным Донцом химизма донских вод.

Ниже станицы Кочетовской количество синезеленых в 1960 г. непрерывно падало вплоть до дельты. В 1961 г. сокращения количества синезеленых ниже станицы Кочетовской не наблюдалось. Очевидно, это объясняется более благоприятными для синезеленых гидрологическими условиями (меньшей скоростью течения, более высокой прозрачностью) в низовьях Дона в маловодном 1961 г. Однако четкой зависимости между скоростью течения и численностью синезеленых в нижнем Дону и его дельте нами не обнаружено. По-видимому, отрицательное влияние на синезеленые водоросли оказывает не только величина скорости течения, но и продолжительность ее действия, а также понижение прозрачности воды, особенно в дельте, где скорость течения снижается до минимальной в Дону (0.3—0.2 м/сек.).

Несмотря на уменьшение количества синезеленых водорослей при передвижении их по Дону, они составляют 60—80% стока донского фитопланктона, т. е. ежегодно в Таганрогский залив поступает в виде живых синезеленых водорослей 10—12 тыс. т сырого органического вещества. Однако живой фитопланктон составляет лишь 4—10% стока хлорофиллсодержащего органического вещества в Таганрогский залив.

Одновременно с уменьшением биомассы живого фитопланктона при его передвижении от Цимлянского водохранилища до дельты Дона увеличивается концентрация общего и минерального азота в воде (рис. 3) как за счет минерализации отмершего фитопланктона, так и за счет дополнительного поступления биогенных элементов из Северного Донца. Следовательно, в Таганрогский залив Дон вносит, помимо больших масс живого фитопланктона, весьма значительное количество мертвого и уже переработанного в виде минеральных солей органического вещества. Доля последних в биогенном стоке Дона заметно возросла в 1960 и 1961 гг. Это обстоятельство, видимо, и обусловило чрезвычайно интенсивное развитие синезеленых водорослей в Таганрогском заливе в эти последние два года.

Таким образом, роль синезеленых водорослей в нижнем Дону особенно велика как преобразователей и переносчиков биогенных элементов из Цимлянского водохранилища в Таганрогский залив.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Е. И. 1962. Материалы по фитопланктону Нижнего Дона и смежных водоемов. Тр. Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз. 6.

Вертебная Н. Н. 1956. Микрофлора водоемов Волго-Донского судоходного канала им. В. И. Ленина. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXI.

Вертебная Н. Н. 1957. Санитарно-биологические исследования р. Дона и Цимлянского водохранилища в 1952—1953 гг. Тр. проб. и тематич. совещ., VII.

Волков Л. Н. 1936. Материалы к гидробиологии водоемов системы реки Дона. Изв. Ростовск. н/Д пед. инст., V.

Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Гусева Н. Н. 1958. О режиме биогенных веществ Цимлянского водохранилища. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., XLV.

Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР, М.

Дацко В. Г. и В. Л. Васильева. 1961. Изменения, наблюдаемые в выносе органического вещества и биогенных элементов водами р. Дон в Азовское море после сооружения Цимлянского водохранилища. Гидрохим. матер., XXXIV.

Дацко В. Г. и В. Н. Краснов. 1962. Содержание некоторых тяжелых металлов в водах и илах Цимлянского водохранилища. Гидрохим. матер., XXXV.
Заварзина Н. Б. 1959. О веществах, тормозящих развитие *Scenedesmus quadricauda*. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IX.
Кафтанникова О. Г., Мирошниченко М. П., Потоцкая И. В., 1961. Особенности развития планктона и бентоса Цимлянского водохранилища. Тр. совещ. Ихтиол. комисс. АН СССР, 11.
Коккоулин Л. П. и Л. В. Коккоулина. 1958. Некоторые материалы наблюдений за формированием берегов Цимлянского водохранилища. Сб. работ Цим. ГМО, Л.
Лапицкий И. И. 1958. Цимлянское водохранилище и его рыбохозяйственные особенности. Изв. Всесоюзн. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., XLV.
Федосов М. В. 1955. Химические основы кормности Азовского моря и прогноз ее изменения в связи с гидростроительством на реках. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морского рыбн. хоз. и океаногр., XXXI, 1.
Шейнин М. С. 1960. Зоопланктон Нижнего Дона, его водохранилищ и восточной части Таганрогского залива в годы зарегулированного стока. Тр. Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз., 1
Шеломов И. К., Е. В. Соколова, С. И. Ивченко. 1962. Биогенный сток Дона. Тр. Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз., 6.
Шеломов И. К., М. К. Спичак. 1960. О влиянии водохранилищ на гидрологический и гидрохимический режим низовьев рек. Докл. АН СССР, CXXXIII, 2.

Азовский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства.

А. Я. АЛДАКИМОВА

«ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ, ВЫЗВАННОЕ СИНЕЗЕЛЕНЫМИ ВОДОРОСЛЯМИ, И ИХ РОЛЬ В БИОЛОГИИ АЗОВСКОГО МОРЯ

Многолетние наблюдения на Азовском море показали, что для этого водоема характерно интенсивное, а часто и довольно длительное «цветение» воды, вызываемое разными группами водорослей, в том числе и синезелеными.

В связи с тем что Таганрогский залив Азовского моря является основным местом роста и откорма молоди и младших возрастных групп многих промысловых рыб, вопрос о «цветении» его воды представляет большой интерес.

Массовые формы синезеленых водорослей Азовского моря — это эвригалинные виды пресноводного происхождения: *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa flos-aquae*, в отдельные годы *Nodularia spumigena*.

В значительно меньшем количестве развиваются *Microcystis firma*, *M. salina*, *M. pulverea*, *Coelospherium Kützingianum*, *C. minutissimum*, *Aphanothece* sp., *Lyngbia limnetica*, *Aphanizomenon Elenkinii*, *Anabaena Knipowitschii*, *Merismopedia tennuissima*, *M. punctata*, *Dactylococopsis* sp. и др.

«Цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями в Азовском море, обычно начинается в июле, редко в конце июня, при температуре воды 24—26° и достигает максимума в августе—сентябре при установившейся теплой и безветренной погоде.

Распределение синезеленых водорослей в условиях Азовского моря определяется главным образом степенью его осолонения. Благодаря

неравномерному притоку пресных речных вод, а также связи его с Черным морем соленость в разных участках Азовского моря неодинакова и изменяется от 0 до 13—14‰. Массовое развитие синезеленых водорослей происходит при солености не выше 10‰.

Наибольшая площадь моря, занятая «цветением», была отмечена в 20—30-х годах, в период его сильного опреснения (со средней годовой соленостью 9—10.5‰). Синезеленые водоросли в то время являлись руководящими в планктоне как Таганрогского залива, так и открытого моря. Биомасса синезеленых водорослей, по данным П. И. Усачева (1927) и Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1938), составляла десятки и даже сотни граммов на 1 м³ воды.

В 40-х годах соленость моря повысилась, и особенно высоких значений (11.9—12.4‰) она достигла в первые годы после зарегулирования стока Дона (1952—1956).

В новых условиях «цветение» воды Азовского моря, вызванное синезелеными водорослями, отмечается только в Таганрогском заливе. Поскольку соленость воды залива колеблется в широких пределах (0—11‰) в зависимости как от стока Дона, так и особенно от ветров, вызывающих сгонные и нагонные течения, ареал синезеленых в одни годы охватывает все районы залива, в другие — восточный, центральный и только частично западный (рис. 1).

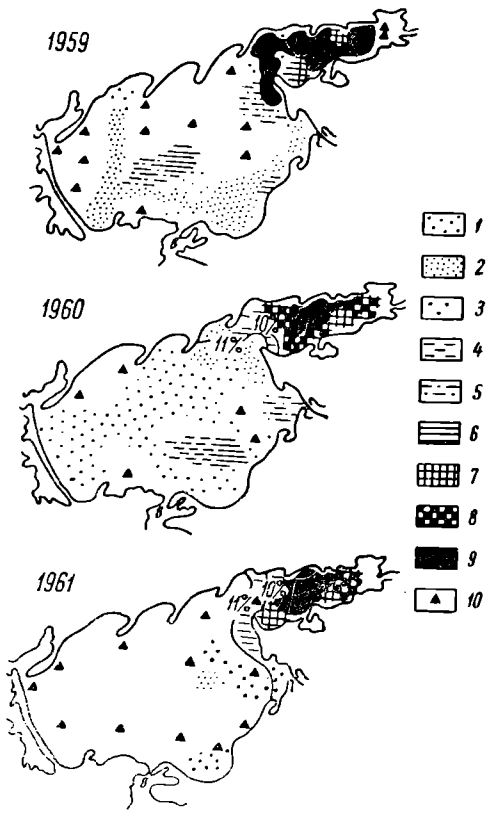


Рис. 1. Распределение синезеленых водорослей в Азовском море.

1 — менее 20 мг/м³; *2* — 20—50; *3* — 50—100; *4* — 100—200; *5* — 200—500; *6* — 500—1000; *7* — 1000—2000; *8* — 2000—5000 мг/м³; *9* — 5000 мг/м³—10 г/м³; *10* — не встречаются.

В тех районах залива, где соленость воды достигает 10.5—11‰, биомасса их резко падает. Доминирующую роль здесь приобретают солоноватоводные и морские виды водорослей, которые, однако, не дают такой высокой биомассы, как синезеленые.

В условиях зарегулированного речного стока «цветение» воды было отмечено в 1952—1953 гг., когда биомасса синезеленых водорослей в среднем по заливу в июле—августе соответственно составляла 7.5 и 8.7 г/м³, а в отдельных районах залива — 10—20 г/м³. В последующие годы (1954—1957) биомасса синезеленых водорослей сократилась до 200—600 мг/м³ (Пицык, 1956).

Вспышка развития синезеленых водорослей отмечена в 1958 г., максимальное «цветение» в 1959—1961 гг. «Цветение» воды в последние годы начинается в июле и с короткими перерывами продолжается зачастую до октября—ноября. Биомасса синезеленых водорослей в летние месяцы 1958—1961 гг. колебалась в пределах от 14 до 900 г/м³ (рис. 2).

Доминирующими видами среди синезеленых водорослей в 1958—1959 гг. были *Anabaena flos-aquae*, *Microcystis firma*, *M. salina*.

В 1960—1961 гг. роль *Anabaena* резко снизилась, более интенсивно развивались *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae*.

Как показали наши наблюдения, большое влияние на развитие синезеленых водорослей и сезонные колебания их биомассы в Азовском море

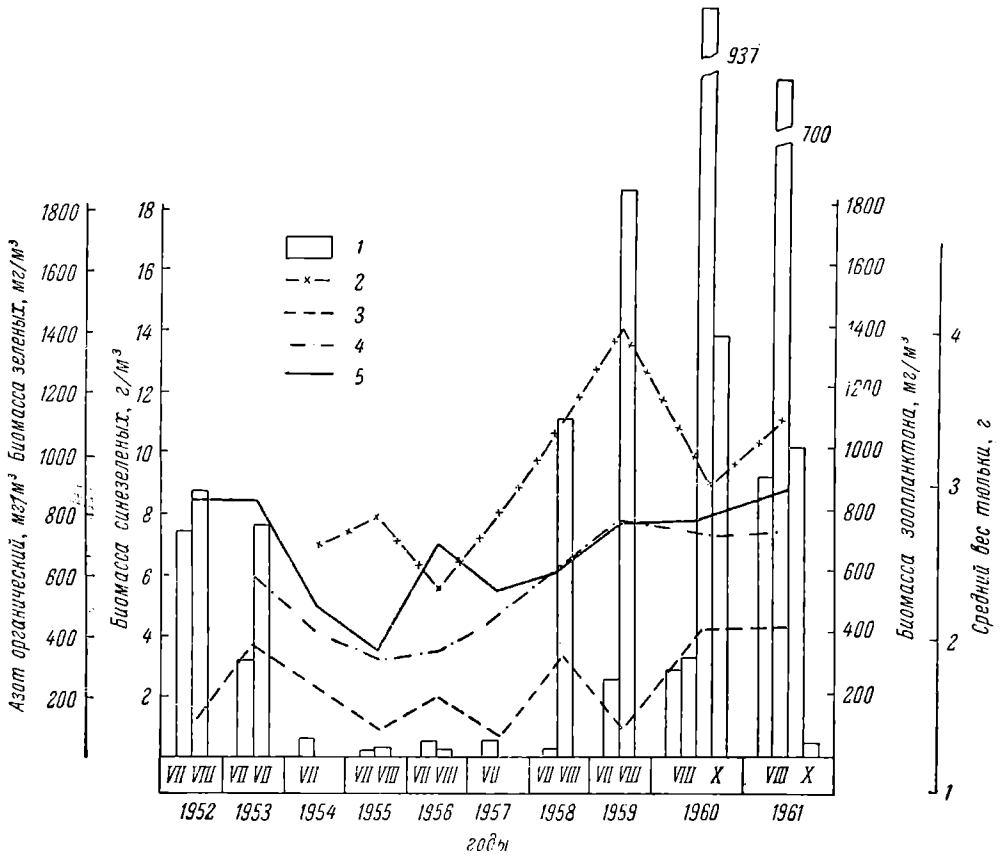


Рис. 2. Колебания показателей биологической продуктивности Таганрогского залива в 1952—1961 гг.

1 — биомасса синезеленых водорослей; *2* — содержание органического углерода; *3* — биомасса зеленых водорослей; *4* — биомасса зоопланктона (веслоногие); *5* — вес тюльки размером 60—65 мм. Содержание органического углерода, биомасса зеленых водорослей и биомасса веслоногих вычислены по средним показателям за июль—август.

оказывают штормовые ветры, обусловливающие интенсивные перемешивания и взмучивание водных масс и тем самым затрудняющие фотосинтез водорослей. Часть водорослей в таких условиях погибает. Из-за мелководности Таганрогского залива (средняя глубина 4—5 м) отмирающие синезеленые водоросли часто осаждаются на дно, не успев разложиться в толще воды. Другая часть выносится далеко в море. Однако концентрация синезеленых водорослей по мере удаления от залива сокращается до 20—1 мг/м³.

Масса отмирающих, но еще сохранивших свою структуру синезеленых водорослей отмечается в дночерпательных пробах как в Таганрогском заливе, так и в северо-восточной части открытого моря.

Значительное снижение биомассы синезеленых водорослей до 20—200 мг/м³, а иногда и полное выпадение последних из планктона наблюдается в придельтовой, более мелководной и легко взмучиваемой части Таганрогского залива.

Понижение прозрачности воды в дни штормовой погоды лишь на некоторое время затрудняет фотосинтез водорослей. Недостатка в притоке солнечной радиации к водной поверхности Азовское море благодаря своему географическому положению не испытывает. По прекращении действия ветра продукционный процесс синезеленых водорослей восстанавливается.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что развитие синезеленых водорослей и их распределение по акватории моря находится в зависимости от различных гидрологических факторов: температуры, солености, прозрачности воды. Величина же биомассы синезеленых водорослей определяется главным образом наличием в воде биогенных элементов — азота и фосфора. Последние могут образоваться в результате распада органического вещества, имеющегося в самом водоеме, или поступить извне.

Немалая роль в обогащении залива биогенными элементами принадлежит стоку Дона, который поддерживает содержание биогенных элементов на некотором уровне, восполняя потери, происходящие при водообмене, захоронении в грунт и других процессах (Шеломов и др., 1963).

В результате создания Цимлянского водохранилища и интенсивного «цветения» его воды, а также донской воды биогенный сток Дона в последние годы усилился. Особенно ярко это проявилось в повышении концентрации азота в нижнем Дону. Как показали наши расчеты, содержание органического азота в 1956—1961 гг. возросло в среднем на 25% по сравнению с тем, что наблюдалось до зарегулирования стока Дона, а минерального на 40%. При этом сброс органического азота летом увеличился примерно в 2 раза.[1]

Изменения, происшедшие в стоке Дона, не могли не сказаться на первичной продуктивности Азовского моря.

Сопоставление годичных колебаний биомассы синезеленых водорослей с количеством азотистых и фосфорных соединений, сбрасываемых Доном в Азовское море, показало, что именно в годы повышенного поступления азота и фосфора (в основном в виде их минеральных соединений), отмечается и более интенсивное развитие синезеленых водорослей в заливе (рис. 2).

Ослабление интенсивности развития синезеленых водорослей летом 1954—1957 гг. связано, по нашему мнению, с недостаточным поступлением в залив минерального фосфора со стоком Дона. Сброс минерального фосфора Дона в эти годы уменьшился по сравнению с предшествующими годами примерно в 3—5 раз и составлял всего 300—600 т в год (рис. 3).

Указанные изменения в поступлении фосфора со стоком Дона связываются с буферным действием Цимлянского водохранилища в годы его становления (Шеломов и др., 1963).

Синезеленые водоросли, интенсивно развиваясь в Таганрогском заливе, перехватывают биогенные элементы, поступающие со стоком Дона, аккумулируют их в своих клетках и тем самым на некоторое время обедняют водоем минеральными соединениями. Последнее особенно ярко проявляется в западном районе Таганрогского залива, где концентрация минерального азота (нитратов) убывает до 0—2 мг/м³ против 100—

[1] Для расчетов использованы данные В. Г. Дацко (1959), В. Г. Дацко и В. Л. Васильевой (1961), И. К. Шеломова и др. (1963).

230 мг/м³, отмечаемых в летние месяцы в восточной части Таганрогского залива.

Одновременно с потреблением минеральных солей и нарастанием биомассы синезеленых водорослей в заливе содержание органического вещества (представленного в основном азотистыми соединениями) повышается, достигая в момент пика «цветения» 1300—1600 мг/м³. В связи с этим среднее содержание органического азота в Таганрогском заливе

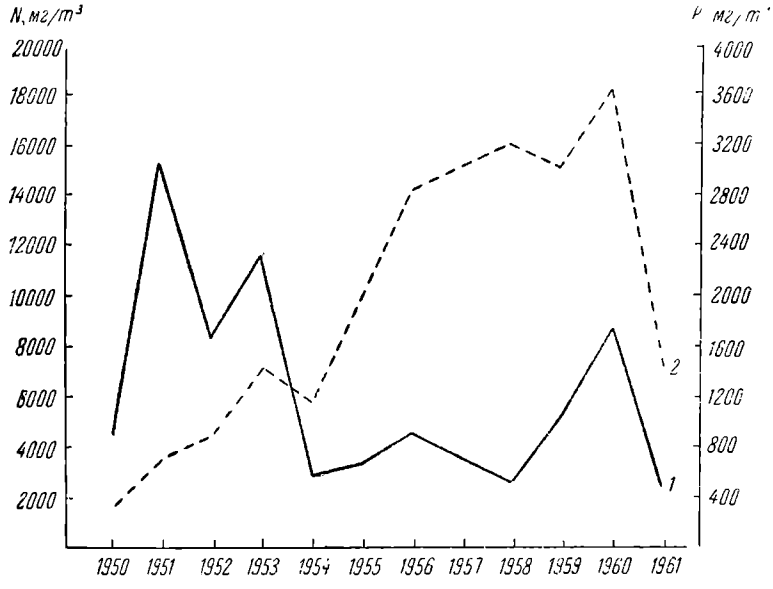


Рис. 3. Сброс биогенных элементов в Азовское море Доном за 1960—1961 гг.

1 — минеральный фосфор; *2* — минеральный азот.

в июле—октябре 1959—1961 гг. возросло по сравнению с годами, когда «цветение» не отмечалось, в 2—3 раза (рис. 2).

Таким образом, в настоящее время летом в открытом море из Таганрогского залива поступают воды, обедненные минеральными солями, но значительно обогащенные органическими веществами. Благодаря усиленному поступлению органического азота из Таганрогского залива в море, а также высокой оборачиваемости его в самом море, концентрация органического азота в море возросла в 1.5—2 раза и достигла в летние месяцы 1959—1961 гг. 900—1400 мг/м³ против 508—785 мг/м³ в 1952—1958 гг.

Обогащение залива минеральными соединениями отмечается к концу лета, когда в толще воды возрастает количество отмирающих синезеленых водорослей. Так, согласно данным гидрохимических исследований, концентрация нитратов от июля к концу августа—октябрю увеличивается в 3—5 раз и составляет в среднем по заливу 128—166 мг/м³ (данные 1959—1961 гг.)[2]

Повышение концентрации азотистых соединений в заливе в последние годы положительно сказалось на развитии зеленых водорослей, биомасса которых в летние месяцы 1958, 1960, 1961 гг. возросла примерно в 2—

[2] Химические данные заимствованы у И. К. Шеломова и Г. Д. Макаровой (гидрохимическая лаборатория АзНИИРХ).

5 раз (рис. 2). При этом биомасса диатомовых и перидиниевых водорослей осталась на том же уровне, что и в годы, когда массового развития синезеленых водорослей не отмечалось.

Интенсивное «цветение» воды в Таганрогском заливе, сопровождающееся нарастанием содержания органического вещества, не оказывает отрицательного влияния на его кислородный режим. В начале «цветения» воды на целом ряде станций отмечается пересыщение воды кислородом, доходящее до 130—140%. Даже после ночи, несмотря на потребление кислорода водорослями, а также к концу лета, когда в толще воды отмечалась масса детрита, содержание кислорода было достаточно высоким и обычно превышало 70—80% насыщения. Только на одной станции, в районе Кривой Косы, в августе 1961 г. в придонном горизонте было отмечено понижение кислорода до 53% насыщения.

Таганрогский залив характеризуется незначительными глубинами и преобладанием постоянных течений к открытому морю. При сильных ветрах восточного направления верховые течения возрастают, а при прекращении или ослаблении ветра в заливе сразу начинается течение обратного направления. Благодаря постоянному движению вод заморные явления в самом Таганрогском заливе не наблюдаются, но если они и бывают, то, по-видимому, очень непродолжительное время. Возможно, в тихую, жаркую погоду за косами имеют место заморные явления.

В открытом море, в условиях стагнации, особенно в его центральном, а также в юго-восточном районах (когда в последнем затрудняется перемешивание слоев воды) в связи с повысившейся концентрацией органического вещества вероятность дефицита кислорода с явлениями замора, возможно, увеличится.

Для выяснения трофической роли синезеленых водорослей нами было проанализировано питание животных организмов, населяющих Таганрогский залив и взятых непосредственно из водоема в период массового развития синезеленых.

Вскрытие кишечников червей Nereis succinea, N. diversicolor, Nephtis hombergii показало, что объектом питания последних в июле—октябре служила растительная масса, состоящая в основном из *Microcystis* и *Aphanizomenon*. Присутствие отдельных клеток, спор, гетероцист *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Coelosphaerium* среди бесструктурной зеленой массы было отмечено в кишечниках планктоноядных беспозвоночных — Calanipeda aquae dulcis, Centropages krojeri и у личинок Balanus. На основании этих данных мы пришли к выводу, что в летнее и осеннее время отмирающие синезеленые водоросли служат основной пищей беспозвоночных животных.

Вместе с тем в годы массового развития синезеленых водорослей (1956—1961) как в Таганрогском заливе, так и в открытом море (по данным Е. Н. Куделиной, А. Н. Новожиловой, И. Н. Старк, М. Я. Некрасовой и В. Н. Майского) отмечено повышение биомассы зоопланктона, бентоса, увеличение численности и упитанности планктоноядных рыб — тюльки и хамсы (рис. 2).

Таким образом, «цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, наблюдаемое в последние годы в Таганрогском заливе, оказывает скорее положительное, чем отрицательное воздействие на жизнь моря.

Таганрогский залив в годы зарегулированного стока Дона является местом активного созидания органического вещества, перемещающегося в дальнейшем в собственно море.

По величине первичной продукции, равной $45.5 \cdot 10^6$ т сухого вещества, последние годы можно охарактеризовать как высокопродуктивные

(Шеломов, Алдакимова, 1963). При этом значительная роль в процессе образования органического вещества в Азовском море принадлежит синезеленым водорослям.

ЛИТЕРАТУРА

Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М.
Дацко В. Г. и В. Л. Васильева. 1961. Изменения, наблюдаемые в выносе органического вещества и биогенных элементов водами р. Дон в Азовское море после сооружения Цимлянского водохранилища. Гидрохим. матер., XXXIV.
Куделина Е. Н., С. Д. Журавлева. 1963. Питание копепод и личинок балянусов в Азовском море. Тр. Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз., 6.
Майский В. Н. 1961. Закономерности динамики численности планктоноядных рыб Азовского моря. Тр. совещ. Ихтиол. комисс. АН СССР, 13, М.—Л.
Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1938. К изучению планктона Азовского моря. Тр. Ростовск. обл. биол. общ., 2.
Пицык Г. К. 1956. Количество, состав, распределение фитопланктона Азовского моря и характер его изменений под воздействием меняющегося режима. Аннот. к работам, выполненным ВНИРО в 1955 г., 1.
Усачев П. И. 1927. О фитопланктоне Азовского моря. Сб. в честь проф. Книповича, Л.
Шеломов И. К., А. Я. Алдакимова. 1963. О продуцировании органического вещества в Азовском море. Тр. Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз., 6.
Шеломов И. К., Е. В. Соколова, С. И. Ивченко. 1963. Биогенный сток Дона. Труды Азово-Черном. н.-иссл. инст. рыбн. хоз., 6.

Азовский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства.

А. И. ИВАНОВ

МАССОВОЕ РАЗВИТИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ И ЛИМАНАХ СЕВЕРНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Днестр и Днепр с Южным Бугом образуют при впадении в Черное море Днестровский и Днепровско-Бугский лиманы — наиболее крупные открытые лиманы северного Причерноморья и Украины. Изучение вопроса о роли синезеленых водорослей в продуцировании органического вещества в этих водоемах представляет интерес не только с рыбохозяйственной точки зрения, но и в связи с тем, что открытые лиманы оказывают значительное влияние на примыкающие к ним районы моря. По степени развития синезеленых водорослей оба водоема являются своеобразными полюсами в ряду Причерноморских лиманов.

Днестровский лиман

Фитопланктон Днестровского лимана носит в целом пресноводный характер с примесью солоноватоводных и морских форм. В зависимости от гидрологических условий отдельных участков лимана фитопланктон обнаруживает ряд отличий как в видовом составе, так и в показателях количественного развития. Наибольшее число морских форм обнаружено в южной (приморской), а пресноводных — в северной части лимана.

Для Днестровского лимана характерна исключительная количественная бедность фитопланктона. За весь период исследования (1951—1952 и 1957—1959 гг.) в лимане не наблюдалось «цветения» воды, планктонные

синезеленые водоросли в лимане встречались сравнительно в небольших количествах.

Главными факторами, ограничивающими развитие фитопланктона в Днестровском лимане, являются повышенная мутность и резкие колебания солености воды. В северной, наиболее опресненной, части лимана, где соленость воды более или менее постоянная, фитопланктон богаче, чем в других участках. Так, если по всему лиману средняя биомасса фитопланктона не превышала 267 мг/м^3, то здесь она достигла 570 мг/м^3, причем синезеленые водоросли в период их наибольшего развития (1951—1952 гг.) составляли 8% видового состава и 5% общей биомассы фитопланктона.

В средней части лимана, где действуют одновременно повышенная мутность и резкие колебания солености воды, фитопланктон очень беден, его средняя биомасса не превышала 60 мг/м^3, синезеленые водоросли составляли иногда до 8% видового состава и лишь 0.3% общей биомассы фитопланктона. В южной, приморской, части лимана при нагонных ветрах происходит обогащение фитопланктона морскими видами: средняя биомасса фитопланктона повышается здесь до 170 мг/м^3, однако синезеленые водоросли развиваются в очень малом количестве. Максимальная биомасса синезеленых водорослей, зарегистрированная в Днестровском лимане в 1951—1952 гг., была равна 8.2 мг/м^3 (в северной части лимана, в августе 1952 г.).

Столь слабое развитие синезеленых водорослей в Днестровском лимане связано также с незначительными глубинами лимана, способствующими, даже при незначительных ветрах, сильному взмучиванию его вод.

С постройкой Дубоссарской ГЭС и водохранилища увеличения общей биомассы фитопланктона в Днестровском лимане в результате частичной аккумуляции взвешенных наносов в Дубоссарском водохранилище не произошло, прозрачность воды в лимане мало изменилась.

Однако удельный вес группы синезеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона Днестровского лимана после постройки Дубоссарской ГЭС и водохранилища увеличился. В некоторые месяцы 1957—1958 гг. на долю синезеленых водорослей приходилось 26% видового состава и 23% общей биомассы фитопланктона в северной и соответственно 14% видового состава и 1% общей биомассы в средней части лимана. Максимальная биомасса синезеленых водорослей была равна 14.1 мг/м^3.

Некоторое увеличение биомассы синезеленых водорослей в Днестровском лимане после постройки Дубоссарской ГЭС и водохранилища можно, по-видимому, объяснить приносом их Днестром из Дубоссарского водохранилища, в котором синезеленые водоросли часто развиваются в массовом количестве.

Днепровско-Бугский лиман

В отличие от Днестровского Днепровско-Бугский лиман может служить примером водоема, для которого характерно массовое развитие синезеленых водорослей и обильнейшее их «цветение».

Гидрологический и гидрохимический режимы Днепровско-Бугского лимана находятся под большим влиянием, с одной стороны, Днепра и Южного Буга и, с другой, Черного моря.

В соответствии с делением Днепровского лимана по гидрологическим условиям на восточную, центральную и западную части в распределении различных по отношению к солености воды экологических групп водорослей в 1958—1960 гг. в лимане наблюдалась следующая картина: в восточ-

ной, преддельтовой, части лимана пресноводные диатомовые водоросли составили 51%, а пресноводные перидинеи 64% видового состава этих групп, в центральной части соответственно 48 и 50%, а в западной части 13 и 9%.

Видовой состав, а также количественное развитие отдельных систематических групп и руководящих видов водорослей в 1958—1961 гг. отличались большой изменчивостью. Так, летом 1958 г. в лимане получили наибольшее распространение в основном 3 фитопланктических комплекса: *Melosira granulata*, *Microcystis pulverea* и *Thalassiosira parva*.

Восточную часть лимана занимал комплекс *Melosira granulata*, средняя биомасса которого была равна 304 мг/м^3, в центральной части лимана — комплекс *Microcystis pulverea*, средняя биомасса которого достигла 3 400 мг/м^3. Этот комплекс сменился в западной половине центральной части лимана комплексом *Thalassiosira parva*, также с высокими показателями биомассы — 2600 мг/м^3. Прерванный в центральной части лимана комплекс *Melosira granulata* возобновляется в его западной части со средней биомассой 400 мг/м^3.

Удельный вес синезеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона в различных частях лимана был неодинаков: в восточной части представители этой группы (*Microcystis pulverea* и *M. aeruginosa*) достигли 49%, в центральной части — 83% общей биомассы; по мере продвижения на запад синезеленые водоросли теряли свое господство в планктоне лимана и на разрезе Прогной—Аджигиол составили лишь 4.6% общей биомассы.

Совершенно другая картина наблюдалась в Днепровско-Бугском лимане летом 1959 г., когда в составе фитопланктона преобладали диатомовые. Этот год характеризовался очень слабым количественным развитием синезеленых водорослей. Наибольшее распространение в лимане получил комплекс *Melozira granulata*, средняя биомасса которого в восточной части достигла 6500 мг/м^3, а в южной половине западной части лимана снизилась до 100 мг/м^3. Центральная часть лимана была занята комплексом *Stephanodiscus astraea* со средней биомассой 2900 мг/м^3. В низовье Бугского лимана получил распространение комплекс *Diatoma elongatum* (средняя биомасса 1200 мг/м^3), сменившийся по мере продвижения на север комплексом *Diatoma vulgare* (средняя биомасса 100 мг/м^3) и далее — *Sceletonema costatum* (средняя биомасса 100 мг/м^3). Северная половина западной части лимана была занята комплексом *Diatoma vulgare* (средняя биомасса 500 мг/м^3). Синезеленые водоросли составили в целом по лиману лишь 5% общей биомассы фитопланктона (против 27% летом 1958 г.).

Летний планктон 1960 г. был несколько сходен с планктоном 1958 г. наличием комплекса *Microcystis pulverea*, который развился в центральной части, в южной половине западной части Днепровского лимана и в северной части Бугского лимана. Средняя биомасса этого комплекса была равна 2400 мг/м^3. Восточная часть Днепровского лимана была занята комплексом солоноватоводной диатомовой водоросли *Chaetoceros heterovalvatus* (средняя биомасса 2200 мг/м^3); комплекс *Melosira granulata*, обильно представленный в летнем планктоне 1958 и 1959 гг., в 1960 г. встретился лишь у самого судоходного устья Днепра, причем биомасса его была всего лишь 40 мг/м^3.

В северной половине западной части Днепровского лимана и в северной части Бугского лимана развился комплекс синезеленой водоросли *Synechococcus* со средней биомассой 375 мг/м^3 (в Днепровском лимане) и 200 мг/м^3 (в Бугском лимане).

Характерным для летнего фитопланктона 1960 г. было обильное развитие синезеленых водорослей (главным образом *Microcystis pulverea* и *M. aeruginosa*), которые в центральной части лимана достигли 90%,

в западной части 97—99% общей биомассы фитопланктона, а в целом по лиману 54% (восточной части лимана 90% общей биомассы фитопланктона составили диатомовые водоросли *Chaetoceros heterovalvatus*).

Лето 1961 г. ознаменовалось в Днепровско-Бугском лимане редким по интенсивности «цветением» воды, вызванным синезелеными водорослями *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Биомасса фитопланктона (средняя по всему лиману) достигла 30 г/м^3, общие запасы синезеленых водорослей в лимане — 87 000 т. В отдельных пробах биомасса фитопланктона превышала 400 г/м^3.

Сравнивая наши данные за 1958—1961 гг. с данными А. Д. Приймаченко за 1951—1952 гг., можно указать, что в 1958 и особенно в 1959 г. удельный вес синезеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона Днепровско-Бугского лимана уменьшился. Если в 1951—1952 гг. синезеленые водоросли составляли в Днепровском лимане 48% общей биомассы фитопланктона, то в 1958 г. — 27%, а в 1959 г. — лишь 5%. Однако в 1960 г. доля синезеленых в общей биомассе фитопланктона лимана достигала 54, а в 1961 г. — 97%.

Северо-западная часть Черного моря

Наличие синезеленых водорослей в северо-западной части Черного моря определяется главным образом интенсивностью их развития в реках или лиманах, из которых водоросли выносятся в море.

В массовом количестве синезеленые водоросли за период исследования северо-западной части Черного моря (с 1954 по 1961 г.) встречались лишь в Приднепровско-Бугском районе моря. В Придунайском и Приднестровском районах, так же как и в Дунае и в Днестровском лимане, развитие синезеленых водорослей ограничивалось большой мутностью дунайских и днестровских вод.

Летом и осенью 1954 г. «цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, наблюдалось лишь в Приднепровско-Бугском районе моря в прибрежной полосе, простиравшейся от устья Днепровско-Бугского лимана на запад к Одессе. Биомасса синезеленых водорослей при этом колебалась в пределах 1—7 г/м^3 (главным образом за счет *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*). Характерно, что в зоне «цветения» (у мыса Аджиаск) с воздуха было обнаружено большое скопление скумбрии. Дефицита кислорода при этом не отмечалось.

В 1955 г. массового развития синезеленых водорослей в северо-западной части Черного моря не было. Летом максимальная биомасса этой группы была равна 80 мг/м^3, а осенью, в период заполнения Каховского водохранилища, совпавший с сильным нагоном в лиман морской воды, синезеленые водоросли отсутствовали не только в примыкающем к лиману районе моря, но и в самом лимане, представлявшем в тот период по составу своего планктона как бы залив моря.

В последующие годы показатели биомассы синезеленых водорослей в Приднепровско-Бугском районе моря были значительно ниже, чем в 1954 г.: в 1956 г. — 385 мг/м^3, в 1957 г. — 45, в 1958 г. — 45, в 1959 г. — 475, в 1960 г. — 160 мг/м^3.

Такое снижение биомассы синезеленых водорослей в Приднепровско-Бугском районе моря может свидетельствовать об уменьшившемся влиянии лимана на море в период заполнения Каховского, а затем Кременчугского водохранилищ.

Однако в 1961 г., в период обильнейшего «цветения» воды в лимане, вызванного синезелеными водорослями, максимальная биомасса этой

группы водорослей в северо-западной части Черного моря достигла 22 г/м³ (в основном за счет *Aphanizomenon flos-aquae*).

Интересным является также соотношение между степенью развития 2 массовых видов планктонных синезеленых водорослей — *A. flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* в море и в лимане.

В Днепровско-Бугском лимане, особенно в его центральной части, обычно доминируют виды рода *Microcystis*; по мере продвижения на запад к морю и особенно в море *Microcystis* вытесняется *Aphanizomenon flos-aquae* и *Oscillatoria*.

В более чистом виде это явление мы наблюдали в 1962 г. в Азовском море и в Цимлянском водохранилище. В июле 1962 г. в Цимлянском водохранилище, особенно у его средней и нижней части, было отмечено «цветение», вызванное *Microcystis aeruginosa*. В Дону, однако, количество *Microcystis* значительно уменьшилось, особенно в устье, а в Таганрогском заливе *Microcystis* был уже полностью вытеснен *Aphanizomenon flos-aquae*, который вызвал сильное «цветение» воды в Таганрогском заливе.

Очевидно, нити *Aphanizomenon* более устойчивы к повышенной мутности воды, чем слизистые колонии *Microcystis*.

Характерно, что в Придунайском и в Приднестровском районах моря если и встречались синезеленые водоросли, то это были в основном *Aphanizomenon* и *Oscillatoria*.

В заключение можно отметить, что в связи с массовым развитием синезеленых водорослей в наших водоемах все настоятельнее встает вопрос не только о разработке мер борьбы с «цветением», но и об использовании этих огромных запасов органического вещества для народнохозяйственных нужд (как источников витаминов, как удобрений и т. д.).

Работы, проводящиеся в настоящее время на Одесской биологической станции по определению биохимического состава синезеленых водорослей, дают основание предполагать, что синезеленые водоросли окажется возможным использовать как сырье для получения столь ценного препарата, как β-каротин.

Одесское отделение Института
биологии южных морей
Академии наук Украинской ССР.

Т. М. МИХЕЕВА

ЗНАЧЕНИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ РАЗЛИЧНОГО ТИПА ОЗЕР БЕЛОРУССКОЙ ССР

Результаты исследований фитопланктона озер Белоруссии дают некоторую возможность судить о значении синезеленых водорослей в фитопланктоне и первичной продукции озер различной степени трофности. В основу статьи положены наши материалы 1961 г. по изучению 30 озер Витебской области и материалы систематических наблюдений на озерах Нарочь, Мястро и Баторин.

Для Белорусской ССР характерны главным образом озера эвтрофного типа, богатые фитопланктоном. В видовом отношении фитопланктон белорусских озер не отличается большим разнообразием. В 30 озерах Витебской области в фиксированных формалином пробах осадочного планктона, взятых в феврале—марте и в июле—августе 1961 г., обнаружено только 203 вида водорослей (включая формы).

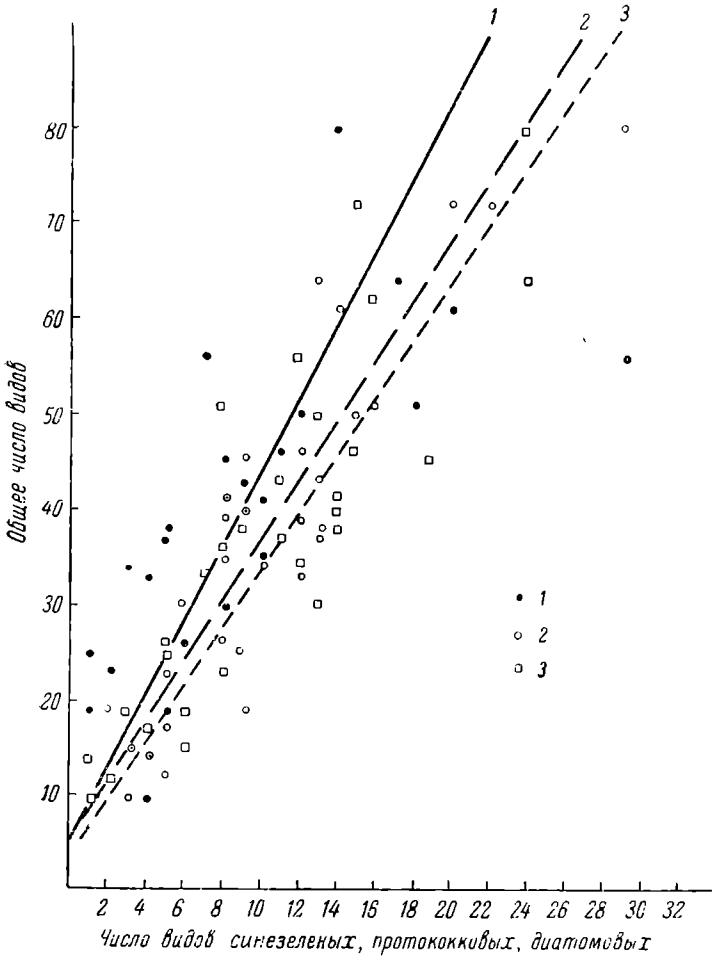
Несмотря на то что озера исследовались в период максимального развития планктонных синезеленых, последние занимали в общем фитопланктоне только третье место по числу видов (45 видов, или 22%) после диатомовых, которым принадлежит первое место (64 вида, или около 32%), и протококковых (58 видов, или 28%) (см. рисунок).

Среди синезеленых водорослей по частоте встречаемости в озерах к руководящим видам принадлежат *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. — 77%, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs — 77%, *Microcystis aeruginosa* Kütz. — 77%, *Anabaena spiroides* Kleb. — 65%, *Gomphosphaeria lacustris* Chod. — 50%. Только 20 видов синезеленых, включая названные, можно отнести к умеренно и широко распространенным в озерах БССР видам (встречаются в 10 и более процентах озер). Остальные виды могут быть пазваны редкими для БССР (1—10% встречаемости). Из них не указывались ранее для белорусских озер *Anabaena spiroides* f. *talyschensis* (Woronich.) Elenk., *A. fols-aquae* f. *intermedia* (Woronich.) Elenk. (эти 2 формы обнаружены в оз. Лохматое), *Microcystis aeruginosa* f. *pseudofilamentosa* (Grov.) Elenk. (в озерах Сесито и Большое Свино), а также *Calothrix clavata* G. S. West. (в оз. Лосвида).

В биомассе фитопланктона изученных озер синезеленые составляют в среднем 27%, а в некоторых озерах — до 50—80%, главным образом за счет видов, вызывающих «цветение», а именно *Anabaena flos-aquae*, *A. hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* Grun., *C. Kützingianum* Näg., или видов, имеющих большой индивидуальный вес — *Gomphosphaeria lacustris*, *Anabaena Lemmermannii* P. Richt., *Gloeotrichia echinulata* (I. S. Smith) P. Richt. и др.

Приведем некоторые данные, характеризующие «цветение» воды в отдельных белорусских озерах (табл. 1).

Несмотря на сильное «цветение» некоторых озер Витебской области, вызванное синезелеными водорослями, не отмечено ни единого случая отрицательного влияния последних на рыбное население этих озер. Скорее наоборот, вылов рыбы в таких озерах был значительно выше, чем в тех, где «цветение» отсутствовало.[1]



Соотношение общего числа видов синезеленых, протококковых, диатомовых водорослей с общим числом видов фитопланктона в озерах Витебской области.

1 — синезеленые; *2* — протококковые; *3* — диатомовые водоросли.

В нашем материале не обнаруживается также вытеснения синезеленых другими группами водорослей, как, впрочем, и обратного отрица-

[1] Впрочем, можно указать на наблюдавшийся нами случай замора рыб в оз. Червоном Гомельской области, происшедшего в ночь с 17 на 18 июля 1962 г.; этот замор, как мы полагаем, был следствием внезапного отмирания фитопланктона, главным образом *Aphanizomenon*, который вызвал в конце мая и первой половине июля «цветение» воды, достигнув при этом численности около 60 млн экз./л (длина отдельной нити 555 μ при общей биомассе фитопланктона 225.5 г/м³), и последовавшим вслед за этим интенсивным бактериальным окислением, приведшим к дефициту кислорода в воде.

Таблица 1

«Цветение» воды некоторых озер Белорусской ССР

Озеро	Прозрачность (м)	Глубина (м)	Вид, вызвавший «цветение»	Максимальная численность вида (экз./л)	Вес одного экземпляра (10^{-6} г)
Вымно.	1.0	6.0	*Anabaena flos-aquae* Bréb.	5000000	18
			Microcystis aeruginosa Kütz.	750000	2122
			Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.	695000	30
			Anabaena hassalii Witt.	100000	151
			A. spiroides Kleb.	45000	190
			Gomphosphaeria lacustris Chod.	30000	1164
Кастовье.	1.05	3.8	*Anabaena flos-aquae* Bréb.	18000	18
			Gloeocapsa limnetica (Lemm.) Hol.	20000	8
			Coenochloris pyrenoidosa Korschik.	1500000	2682
Кашо.	1.1—2.0	17.0	*Lyngbia limnetica* Lemm.	1450000	10
Малое Свино.	1.65	6.0	*Ceratium hirundinella* Bergh.	144300	1119
			Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.	1056000	30
			Lyngbia limnetica Lemm.	1000000	10
Большое Свино.	1.4	7.0	*Ceratium hirundinella* (O. T. M.) Bergh.	500000	1119
			Coelosphaerium dubium Grun.	52500	11507
			Anabaena flos-aquae Bréb.	44000	18
Островито.	1.6	4.0	*A. hassalii* Witt.	85000	151
			A. spiroides Kleb.	61200	190
			Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.	21200	30
Лохматое.	1.0	5.0	*Melosira italica* (Ehr.) Kütz.	284000	67
			M. varians Ag.	81500	76
Сосновское.	1.25	4.8	*Schröderia robusta* Korschik.	300000	2
Чернято.	1.25	8.5	*Anabaena flos-aquae* Bréb.	167000	18
			Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.	3500	30
			Gomphosphaeria lacustris Chod.	15000	1164
Сесито.	1.6	8.0	*Anabaena flos-aquae* Bréb.	100000	18
			Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.	20000	30

тельного воздействия со стороны синезеленых на другие группы. Там, где синезеленые в общей биомассе фитопланктона составляют 25% и выше, среднее число всех видов водорослей в озере равно 42, там, где синезеленые выражены незначительно, — только 30. Таким образом, число видов синезеленых растет параллельно с ростом общего числа видов фитопланктона (см. рисунок).

Представляет интерес случай одновременного «цветения» синезеленых водорослей *Aphanizomenon flos-aquae*, *Coelosphaerium dubium*, *Lyngbia limnetica* и представителя пирофитовых *Ceratium hirundinella*, наблюдавшийся нами в озерах Малое и Большое Свино Витебской области (табл. 1). Есть указания, что *Ceratium* исчезает при сильном развитии синезеленых. К. А. Гусева (1952) в Учинском водохранилище наблюдала, что *Ceratium* обычно появляется, когда начинает убывать количество диатомей, и хорошо уживается с синезелеными водорослями, появляющимися им на смену.

Мы не наблюдали такой зависимости развития *Ceratium* от той или иной группы фитопланктона. В озерах, где *Ceratium* достигал большой численности, и диатомовые, и синезеленые также имелись в значительном количестве, хотя процент синезеленых, как правило, в этих случаях несколько ниже процента диатомей.

Интересен также случай одновременного значительного развития ряда видов синезеленых и протококковых — *Anabaena flos-aquae*, *Gloeocapsa limnetica* и *Coenochloris pyrenoidosa* (табл. 1), а также *Aphanizomenon flos-aquae* (60 млн экз./л) и *Scenedesmus quadricauda* (1425 тыс. экз./л) в оз. Червонном.

Использовав имеющиеся в нашем распоряжении данные по одновременному определению биомассы фитопланктона и интенсивности фотосинтеза для озер Нарочь, Мястро и Баторин, а также на основании аналогичных собственных данных для ряда озер Витебской области мы нашли,

Таблица 2

Отношение максимального фотосинтеза к единице биомассы фитопланктона $\left(\frac{Ф}{Б}\right)$ для некоторых озер Витебской и Минской областей

Озеро	$Ф_{макс.}$ (мг О/л)	Биомасса (мг/л)	$\frac{Ф}{Б}$	Время исследования
Вымно.	3.81	11.40	0.33	16 VII 1961
Тиосто.	0.94	11.70	0.08	19 VII
Сесито.	3.43	2.67	1.28	23 VII
Езерище.	1.44	5.10	0.28	25 VII
Лосвида.	0.75	1.80	0.42	4 VIII
Мястро.	1.94	1.35	1.40	17 VI 1958
	2.29	2.65	0.80	8 VII
	3.03	4.45	0.67	29 VII
	2.30	2.22	1.03	30 VII
	2.51	1.23	2.04	31 VII
	2.74	5.58	0.49	19 VIII
	2.37	7.97	0.30	20 VIII
	1.93	3.43	0.56	11 IX
	0.92	2.81	0.32	2 X
	0.87	4.95	0.17	3 X
Баторин.	1.65	2.34	0.70	17 IV 1958
	3.66	3.59	1.00	9 VII
	2.28	3.03	0.75	10 VII
	4.44	5.83	0.76	29 VII
	2.55	2.18	1.20	30 VII
	1.62	9.82	0.16	20 VIII
	1.85	2.05	0.90	10 IX
	2.18	1.75	1.25	11 IX
	0.96	0.77	1.23	2 X
	0.82	1.64	0.50	4 X

что валовая первичная продукция, или истинный фотосинтез (максимальный фотосинтез у поверхности воды), в расчете на единицу биомассы фитопланктона (Ф/Б) в большинстве случаев составляет 0.3—1.2 мг О/мг биомассы за сутки (табл. 2). Названные величины Ф/Б относятся к высокопродуктивным эвтрофным озерам.

Родэ (Rodhe, 1958, цит. по: Винберг, 1960), сопоставляя величины максимального фотосинтеза с биомассой фитопланктона, получает так называемый коэффициент активности биомассы, т. е. количество ассимилированного за сутки углерода (в мг), приходящееся на 1 мг сырого веса планктона. Этот коэффициент у Родэ для разных озер колеблется в очень широких пределах. Для олиготрофных озер наблюдались только низкие значения коэффициента (в 6 случаях из 7 ниже 0.066), в более продуктивных озерах — как низкие, так и более высокие (до 0.27). В среднем коэффициент активности, по Родэ, близок к 0.12 мг О/мг сырого веса за сутки.

В работе Родэ и др. (Rodhe a. oth., 1960) приводятся как наиболее частые величины Ф/Б, равные 0.06—0.12 мг О/мг сырого веса за сутки.

Более близки к нашим данным отношения валовой первичной продукции к единице биомассы фитопланктона расчеты Ф/Б Вердайна (Verduin, 1960) для озера Эри. Преобразовав его величину (1.6 μ M CO_2/мл клеток в час), получаем цифру, равную примерно 0.51 мг О/мг биомассы за сутки.

Таким образом, наши данные по этому вопросу при сравнении их с литературными, особенно для средних широт, дают величины сходного порядка.

Некоторые авторы пытались найти корреляцию между первичной продукцией планктона и входящими в его состав систематическими группами водорослей. Как пример можно указать на работу И. Л. Пыриной (1961), в которой она приходит к выводу, что «интенсивность фотосинтеза диатомового планктона выше, чем планктона, состоящего из синезеленых».

Наши данные по этому вопросу, полученные на небольшом фактическом материале (табл. 3), свидетельствуют о том, что в водоемах в период «цветения» воды, вызванного отдельными представителями сине-

Таблица 3

Зависимость интенсивности фотосинтеза и величины $\frac{Ф}{Б}$ от состава фитопланктона

Озеро	$Ф_{макс.}$ (мг О/л)	$\frac{Ф}{Б}$	Биомасса синезеленых		Биомасса диатомовых	
			мг/л	% от общей	мг/л	% от общей
Вымно	3.81	0.33	5.7	49.2	4.4	39.8
Лосвида	0.75	0.42	1.1	54.0	0.36	26.7
Езерище	1.44	0.28	2.0	34.5	0.8	16.6
Сесито	3.43	1.28	2.67	11.0	0.57	23.0

Примечание. В оз. Сесито наряду с синезелеными *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae*, вызвавшими «цветение», в большом количестве развилась *Gleotrichia echinulata*, которая при расчете общей биомассы фитопланктона и биомассы синезеленых не принималась во внимание, поэтому цифра 1.28, вероятно, завышена, а цифры 2.67 и 11.0 занижены.

зеленых водорослей, максимальный фотосинтез (в мг О/л), или валовая первичная продукция, не ниже, чем при отсутствии «цветения», а в некоторых случаях интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу биомассы синезеленых (*Anabaena flos-aquae*, *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Microcystis aeruginosa*) выше средней, отнесенной к общей биомассе.

Для тех озер, где отсутствовали параллельные определения величин фотосинтеза и биомассы фитопланктона, но имелись определения содержания хлорофилла, выполненные Р. З. Ковалевской, мы попытались рассчитать максимальный фотосинтез по хлорофиллу, приняв условно, что суточное ассимиляционное число (САЧ) для всех исследуемых озер Витебской области равно 60. Сравнив затем величины интенсивности фотосинтеза с биомассой фитопланктона и пересчитав их на единицу биомассы синезеленых водорослей, мы установили, что в тех озерах, где доля синезеленых в общей биомассе фитопланктона составляет 25% и выше, интенсивность фотосинтеза на единицу биомассы выше, чем в озерах, где процент синезеленых ниже (в первом случае 0.51, во втором 0.45 мг О/мг биомассы). Если же предположить, что САЧ выше 60, указанное соотношение возрастет еще больше.

Следовательно, рассмотренные материалы не дают оснований считать, что синезеленые водоросли играют незначительную роль в процессе фотосинтеза в водоемах.

Использовав данные по биомассе и результаты определения хлорофилла в одновременно взятых пробах, мы установили, что среднее содержание хлорофилла в общей биомассе фитопланктона в сыром весе для 30 озер Витебской области (по 46 определениям) составляет $0.9 \pm 0.109\%$ при значительном расхождении крайних показаний — от 0.1 до 3.4% (коэффициент изменчивости очень велик: $81 \pm 8.4\%$). Эти цифры говорят о слабой корреляции между содержанием хлорофилла и общей биомассой фитопланктона. Не наблюдается также ясно выраженной зависимости содержания хлорофилла в фитопланктоне от типа водоема.

Приняв, что в сыром весе содержится 20% беззольного вещества, находим, что содержание хлорофилла в фитопланктоне Витебских озер равно 4.5% беззольного вещества, что сходно с данными других авторов (Винберг, 1960).

Г. Г. Винберг с соавторами (1958), сопоставив бихроматную окисляемость взвеси с содержанием хлорофилла, также установили, что в случаях сильного развития пресноводного фитопланктона содержание хлорофилла составляет 3—4% беззольного органического вещества.

Подведя итог сказанному, можно утверждать, что синезеленые водоросли практически не влияют на средний процент хлорофилла в общей биомассе фитопланктона, т. е. и при высоком и при низком содержании синезеленых в общей биомассе фитопланктона количество хлорофилла остается одним и тем же — 0.9%.

ЛИТЕРАТУРА

Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.

Винберг Г. Г., А. В. Лешина, З. Васильева. 1958. Материалы по первичной продукции рыбоводных прудов. Тр. биол. станц. на оз. Нарочь Белорусск. ун-тв., Минск.

Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Пырина И. Л. 1961. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.

Rodhe W., R. A. Vollenweider, A. Nauwerk. 1960. The primary production and standing crop of phytoplankton. Persp. mar. biology.
Verduin J. 1960. Phytoplankton communities of Western Lake Erie and the CO_2 and O_2 change associated with them. Limnol. a. Oceanogr., 5 (4).

Белорусский государственный университет
им. В. И. Ленина.

В. П. ЛЯХНОВИЧ и *Л. В. ПРОСЯНИК*

РАЗВИТИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПРУДАХ РАЗНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ В БЕЛОРУССКОЙ ССР

О роли синезеленых водорослей в интенсивно эксплуатируемых рыбоводных прудах существуют противоположные точки зрения. Особую остроту приобрел этот вопрос в последние годы в связи с работами по повышению продуктивности прудов путем удобрения.

Напомним, что специалисты прудового рыбоводства ФРГ очень высоко оценивают значение развития синезеленых водорослей в рыбоводных прудах, считая, например, массовое развитие *Aphanizomenon flos-aquae* L. (Ralfs.) показателем наиболее продуктивных прудов (Wunder, 1949). По мнению других исследователей, только те пруды хороши, в которых обильно развиваются протококковые и другие зеленые водоросли, развитие же синезеленых нежелательно (Мамонтова, 1959). Исходя из представлений о синезеленых как о трофическом тупике в водоеме рыбохозяйственного назначения, Л. Н. Мамонтова (1959), И. В. Комарова и др. (1959) рекомендуют постоянно поддерживать в воде прудов концентрацию азота на уровне 5—7 мг/л, чтобы воспрепятствовать развитию синезеленых и создать благоприятные условия для развития протококковых водорослей.

Пропаганда этих взглядов привела к тому, что синезеленые представляются теперь рыбоводу-практику стихийным бедствием, на борьбу с которым расходуются дорогостоящие и дефицитные азотные удобрения. Между тем внесение аммиачной селитры в пруды даже из расчета 7 мг/л чистого азота через каждые 2—3 дня, как это рекомендуется новым методом Л. Н. Мамонтовой, не достигает цели. Развитие синезеленых в прудах не подавляется, а расход азотного удобрения составляет 20—30 ц/га за сезон. Нам известны случаи, когда неопытные рыбоводы выпускали из прудов воду, «испорченную синезелеными», в разгар вегетационного периода и заменяли ее свежей.

Мы уже обращали внимание на сомнительность представлений о синезеленых как о трофическом тупике в водоемах рыбохозяйственного назначения (Ляхнович, 1958). Теперь имеется возможность рассмотреть вопрос о развитии синезеленых в рыбоводных карповых прудах разной продуктивности и попытаться оценить роль этой группы фитопланктона с рыбохозяйственной точки зрения.

В нашем распоряжении имеются данные разных лет (1953—1961 гг.) по 40 нагульным рыбоводным прудам Белоруссии. Пруды принадлежат 15 различным хозяйствам республики, расположенным в Минской, Брестской, Гродненской и Гомельской областях.

В производственных нагульных прудах белорусских хозяйств обильное «цветение» до недавнего времени было сравнительно редким явлением.

Таблица 1

Удельный вес синезеленых водорослей в фитопланктоне прудов разной рыбопродуктивности

Группа прудов	Количество прудов в группе	Площадь (га)		Рыбопродуктивность (кг/га)		Биомасса фитопланктона (г/м³)		Биомасса синезеленых			
								(г/м³)		(% от общей)	
		средняя	колебания	средняя	колебания	средняя	колебания	средняя	колебания	средняя	колебания
I	16	28	0.5—55	150	100—200	9.5	1.4—23.8	2.1	0.1—5.7	22	3.5—62.6
II	8	140	70—170	235	200—300	39.2	3.0—159.0	29.7	0.5—158	76	4.3—99.6
III	9	82	30—170	375	300—400	118.3	5.5—276.2	99.3	2.6—272	88	25.6—98.7
IV	7	34	3.5—144	550	500 и выше	207.0	6.4—433.4	165.0	0.7—387	80	42.4—100

Об этом свидетельствуют результаты наблюдений Н. И. Сретенской (1961), которые мы тоже используем для сопоставления с рыбопродукцией, а также материалы нашей лаборатории (Чернякова, 1961) и др.

Все 40 прудов, по которым имеются соответствующие данные, сгруппированы по величине их естественной рыбопродуктивности, как показано в табл. 1.

В I группе прудов с естественной рыбопродуктивностью в пределах 100—200 кг/га за сезон оказалось 40% всех обследованных прудов. Фитопланктон в этой категории прудов развивается слабо, и «цветения» воды не наблюдается. Суммарная средняя биомасса планктонных водорослей укладывается в пределы 1.4—23.8 г/м³, а удельный вес синезеленых водорослей в общей биомассе фитопланктона не выходит за пределы 3.5—62.6%. Средние показатели для группы в целом приведены в табл. 1.

Ко II группе отнесены пруды с естественной рыбопродуктивностью 200—300 кг/га. Они составили 20% всего числа обследованных прудов. Общая биомасса фитопланктона в прудах этой группы различается очень сильно: от 3.0 до 159 г/м³, средняя для группы — 39.2 г/м³. Существенно повышается удельный вес синезеленых водорослей в общей биомассе, достигая в крайних вариантах 96.6%.

Еще выше роль синезеленых в общей биомассе фитопланктона в III группе прудов с естественной рыбопродуктивностью 300—400 кг/га. В среднем синезеленые составляют 88% общей биомассы планктонных водорослей.

Мы не располагаем данными о нагульных прудах с рыбопродуктивностью 400—500 кг/га. Последнюю группу в нашем материале представляют пруды, выход рыбопродукции из которых равен 500—800 кг/га. Таких прудов оказалось 17.5% от общего числа обследованных. Для этих прудов характерны самые высокие показатели количественного развития фитопланктона (до 433.4 г/м³) и наибольшие абсолютные величины биомассы синезеленых водорослей (до 387.2 г/м³).

В одном случае синезеленые составили 100% биомассы фитопланктона, чего не наблюдалось ни в одной из предыдущих групп прудов. Однако по средним данным для последней группы прудов в целом характерен более низкий удельный вес синезеленых в общей биомассе фитопланктона. На долю синезеленых здесь пришлось лишь 80% общей биомассы, против 88% в прудах III группы (табл. 1).

Если в прудах I группы «цветение» воды не наблюдается совсем, во II группе оно наблюдается лишь изредка, то в прудах III группы оно, как правило, имеется, а наиболее интенсивный, длительный и устойчивый характер «цветение» носит в подавляющем большинстве прудов IV группы. «Цветение» воды в рыбоводных прудах Белоруссии чаще всего вызывается немногими видами синезеленых: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Microcystis aeruginosa* Kütz emend. Elenk., *Anabaena contorta* Bachm. Во всех случаях ярко выраженного «цветения» резко доминирует какой-либо один из этих видов. Несмотря на то что все рыбоводные пруды ежегодно спускаются на зиму до полного осушения и ложе их промораживается, а весной они наполняются свежей водой, нам не удалось наблюдать смены массовых форм синезеленых, обусловливающих «цветение». Из года в год повторяется развитие одного и того же вида, вызывающего «цветение» в каждом данном пруду. Такие методы воздействия, как известкование, внесение различного рода минеральных и органических удобрений, закладка в пруды огромного количества органических веществ в виде искусственных кормов для рыбы, создание или устранение проточности лишь изменяют масштаб явления, его количественные параметры, но не нарушают его качества. Очевидно, здесь мы имеем дело с очень устойчивыми экосистемами, для качественной перестройки которых перечисленные средства воздействия оказываются недостаточными.

В Белоруссии повсеместно наблюдается нарастающая эвтрофизация рыбоводных прудов, связанная со все увеличивающейся интенсивностью их хозяйственной эксплуатации. Наблюдения на одних и тех же прудах, проведенные в 1952, 1954, 1958 и 1960 гг., позволили установить, что в начале рассматриваемого периода биомасса фитопланктона в них едва достигала 8—10 г/м³, в середине она уже повысилась до 40—50 г/м³, а в последние годы часто достигает 250—300 г/м³ и более. Соответственно возрастала и естественная рыбопродуктивность прудов — от 150 до 600—800 кг/га.

Таким образом, на осредненных данных прослеживается прямая зависимость между увеличением биомассы фитопланктона, с одной стороны, и ростом рыбопродуктивности — с другой. А поскольку, как мы

Таблица 2

Соотношение фитопланктона и рыбопродукции в прудах разной продуктивности

Группа прудов	Рыбопродукция — P (кг/га)	Биомасса фитопланктона — B (кг/га)	B/P	Биомасса синезеленых — C (кг/га)	C/P	$B-C$	$\frac{B-C}{P}$
I	150	95	0.63	21	0.14	74	0.49
II	235	392	1.67	297	1.26	95	0.40
III	375	1183	3.15	993	2.65	190	0.51
IV	550	2070	3.76	1650	3.00	420	0.76

видели (табл. 1), при этом увеличивается удельный вес синезеленых в общей биомассе планктона, то легко прийти к заключению, что именно увеличение синезеленых является непосредственной причиной роста рыбопродуктивности. Однако такое заключение будет преждевременным. Нельзя упускать из виду того, что при «цветении» воды прудов, вызванном синезелеными, остальные группы планктонных водорослей тоже развиваются в больших количествах и образуют биомассу, гораздо более высокую, чем в прудах, где «цветение» отсутствует.

В табл. 2 представлены те же группы прудов по рыбопродуктивности и приведены осредненные данные по фитопланктону. Данные по биомассе планктона пересчитаны в кг/га для удобства сопоставления с рыбопродукцией. Отношение общей биомассы фитопланктона (B) к рыбопродукции (P) для I группы меньше единицы, а для IV — больше трех. Иными словами, чем выше рыбопродуктивность, тем больше биомассы фитопланктона приходится на единицу рыбопродукции. Отношение между биомассой синезеленых водорослей (C) и рыбопродукцией (P) от I группы прудов к IV увеличивается более чем в 20 раз. Если в прудах I группы на единицу рыбопродукции приходится только 0.14 синезеленых, то в прудах IV группы это отношение в среднем равно 3.0.

Если исключить из общей биомассы фитопланктона биомассу синезеленых и оставшуюся величину (B—C) сопоставить с рыбопродукцией, то получаются очень любопытные данные. Между этими показателями обнаруживается прямая зависимость, близкая к пропорциональной. В самом деле, в прудах с естественной рыбопродуктивностью 150 кг/га на каждый килограмм рыбопродукции в среднем приходится 0.49 кг биомассы фитопланктона без синезеленых, а для прудов с рыбопродуктивностью 375 кг/га соответственно 0.51. Значительное отклонение в большую сторону обнаруживается только в IV группе прудов.

На основании этих данных можно было бы прийти к выводу, что синезеленые не играют существенной роли в продукционном процессе и представляют действительно «трофический тупик», но нельзя забывать о том, что в тех прудах, где слабо развивается фитопланктон, большую роль в формировании первичной продукции играют макрофиты. Часто именно они составляют материальную основу продукционного процесса. Напротив, в прудах с сильным «цветением» макрофиты либо совсем отсутствуют, либо развиваются настолько слабо, что их можно не принимать в расчет. В таких прудах первичная продукция всецело базируется на фитопланктоне. Но в прудах, обильно зарастающих макрофитами, никогда не бывает высокой естественной рыбопродуктивности, а в прудах с обильным развитием синезеленых рыбопродуктивность, как правило, очень высокая.

Из наших материалов мы сделали выборку тех прудов, в которых общая биомасса фитопланктона превышала 80 г/м^3 (при таком развитии фитопланктона уже можно говорить о «цветении») и где синезеленые составляли более 80% общей биомассы. Таких прудов оказалось 10. В среднем для этой группы прудов общая биомасса фитопланктона оказалась равной 1810 кг/га. Удельный вес синезеленых достиг в среднем 1760 кг/га, или 97% общей биомассы. По величине рыбопродукции эти пруды укладываются в пределы 310—800 кг/га, т. е. характеризуются высокой и очень высокой естественной рыбопродуктивностью. Средняя рыбопродуктивность составляет 425 кг/га. На единицу рыбопродукции в среднем приходится 4.26 единиц биомассы фитопланктона, в том числе

4.15 единиц биомассы синезеленых. Вне всякого сомнения, в прудах этой группы именно синезеленые водоросли составляют ту материальную и энергетическую основу, за счет которой формируется высокая рыбопродуктивность.

Возможно, что в продукционных процессах рыбоводных прудов синезеленые утилизируются менее эффективно, чем другие группы планктонных водорослей. Во всех случаях обильного развития синезеленых и большого их удельного веса в планктоне на единицу рыбопродукции приходится большее количество биомассы водорослей. Быть может, это связано с тем, что массовые синезеленые, вызывающие «цветение» воды в прудах, лишь в слабой степени используются непосредственно кормовыми для рыб организмами, особенно планктонными фильтраторами (Сущеня, 1961). Утилизация же их через бактериальное звено удлиняет трофическую цепь и снижает коэффициент полезного действия синезеленых по сравнению с более мелкими формами фитопланктона. Следовательно, вполне возможно, что «цветение» рыбохозяйственных водоемов, вызванное синезелеными, менее выгодно, чем более мелкими формами, например протококковыми.

Наконец, несколько слов о случаях гибели рыб в связи с обильным «цветением» синезелеными. Такие случаи изредка имеют место в рыбоводных карповых прудах и чаще отмечаются в сильно эвтрофных естественных водоемах. Как показывают наблюдения, гибель рыб происходит не от «цветения», а от внезапного его прекращения. Дело в том, что крупные синезеленые, концентрируясь в верхних слоях воды, в гораздо большей мере, чем другие формы планктона, подвергаются ветровому сгону и при постоянном направлении ветров могут в колоссальных количествах накапливаться у наветренных берегов. Если при этом они попадают в зону густых прибрежных зарослей и ситуация не изменяется продолжительное время, водоросли погибают и быстро разлагаются. При этом содержание кислорода в воде такого участка водоема резко снижается, а иногда падает до нуля. Одного этого достаточно, чтобы вызвать замор рыб. Пока же синезеленые нормально вегетируют в количествах до 3 т/га живого вещества, никаких признаков заморных явлений на рыбоводных прудах не наблюдается.

На основании изложенного приходим к следующим выводам.

1. В рыбоводных прудах Белоруссии наблюдается усиление количества развития водорослей и параллельно происходит увеличение удельного веса синезеленых в общей биомассе.

2. Обнаруживается прямая количественная зависимость между биомассой фитопланктона и рыбопродуктивностью нагульных карповых прудов.

3. Сильное и устойчивое «цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, обеспечивает высокую рыбопродуктивность карповых прудов.

4. На нашем материале не обнаруживается угнетающего действия синезеленых на другие группы планктонных водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Комарова И. В., Л. Н. Мамонтова, Н. М. Калиш. 1959. Опыт увеличения естественной кормовой базы прудов путем частого внесения минеральных удобрений. Рыбная промышленность, 52.

Лях нович В. П. 1958. О биологических показателях рыбопродуктивности прудов. В сб.: Гидробиол. исслед. на рыбоводных прудах БССР, Минск.

Мамонтова Л. Н. 1959. Новые методы удобрения прудов аммиачной селитрой и суперфосфатом. Рыбная промышленность, 52.

Сретенская Н. И. 1961. Биомасса фитопланктона рыбоводных прудов Белорусского Полесья. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
Сущеня Л. М. 1961. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
Чернякова Э. Л. 1961. Биомасса фитопланктона в рыбоводных прудах колхозов и совхозов Белоруссии. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.
Wunder W. 1949. Fortschriftliche Karpfenteichwirtschaft. Stuttgart.

Белорусский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства.

Л. М. ЕРМОЛАЕВА

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ ПРУДОВ ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Исследования прудов Омской области проводились в течение 1950—1961 гг. Всего обследовано 43 пруда 7 районов области. Большинство из них изучалось систематически, обычно в весенне-летне-осенний периоды, в течение 2—4 лет.

Исследуемые пруды балочного и копаного типа имеют площадь до 1—3 га, редко до 12—17 га, глубину в среднем 1—2 м, некоторые до 7 м. Питаются они в основном за счет атмосферных вод, в связи с чем уровень воды в течение года и в разные годы заметно колеблется.

Физико-химический и биологический режим разных прудов имеет сходные черты, определяющиеся общностью климатических условий (резкая континентальность, частые сильные ветры, длинные солнечные летние дни) и источников питания, ландшафтом (степь и лесостепь с черноземами), сходством антропогенного воздействия на них (эксплоатация в основном для животноводческих и хозяйственно-бытовых целей). Благоприятные природные условия обусловливают эвтрофию водоемов, хороший прогрев воды, удовлетворительный кислородный режим (3—13.5 мг О/л) благодаря хорошей аэрации и фотосинтезирующей деятельности водорослей, слабую минерализованность воды. По солевому составу вода почти всех прудов относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе, второму типу вод по классификации О. А. Алекина (1953).

Синезеленые в исследуемых водоемах являются одной из наиболее характерных групп водорослей. Однако в видовом отношении они не отличаются большим разнообразием. В фитопланктоне и фитобентосе прудов встречено свыше 80 таксонов, из них у 65 установлена определенная видовая принадлежность. Водоросли относятся к порядкам: 1) хроококковых (семейства коккобактрейных, мерисмопедиевых, микроцистиевых, глеокапсовых, целосферивых, гомфосферивых); 2) постоковых (семейства анабеновых, афанизоменовых, сцитонемовых, ривуляриевых); 3) осцилляториевых (семейства осцилляториевых и псевдостоковых). Разнообразней других представлены роды *Microcystis* (10 видов и разновидностей), *Anabaena* (6), *Gloeocapsa* (6), *Oscillatoria* (16), *Phormidium* (6).

Самой распространенной формой в прудах является *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Водоросль не была обнаружена лишь в 5 копаных водоемах с очень грязной водой. Часто встречаются виды *Anabaena*, преимущественно в балочных и сравнительно крупных копаных прудах. Типичную для пресных вод водоросль *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Elenk., а также *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk. нельзя считать характерными для прудов, так как они встречены лишь в 13 прудах (12 балочных, 1 копаный) с более благоприятным режимом прозрачности

воды, чем в других, что указывает на их чувствительность к этому фактору. Другие виды *Microcystis* также не имеют широкого распространения. Для большей части прудов свойственны виды *Oscillatoria*. Среди синезеленых встречены редкие виды — *Dactylococcopsis scenedesmoides* Nyg. и *D. smithii* R. et F. Chod., нахождение которых в СССР до сих пор не указывалось.

Планктонные синезеленые разных прудов отличаются заметно большей общностью видов, нежели бентосные формы, что связано, возможно, с большей спецификой условий донных биотопов.

В составе фитопланктона исследуемых прудов синезеленые занимают обычно третье или четвертое место, что, вероятно, вообще свойственно для прудов (Евдущенко, 1953; Киселев, 1954, 1957; Радзимовский, 1962, и др.). В фитобентосе состав синезеленых обычно беден: от 1 до 2—3, реже до 6 видов.

В количественном отношении синезеленые во многих прудах отличаются богатым развитием. По численности они часто превосходят другие группы и даже характерные для прудов протококковые.

Развитию синезеленых в исследуемых водоемах благоприятствуют высокие летние температуры воды (до 28° С), богатое содержание биогенов (азот нитратный 0.1—5 мг/л, аммонийный 0.05—8, фосфор до 0.85, железо 0.5—1.0 мг/л), повышенное содержание органических веществ (окисляемость до 25—39 мг/л), слабощелочная и щелочная реакция воды (pH 7.1—8.2), небольшая минерализованность воды (сухой остаток 150—520 мг/л). Как показали наблюдения, водоросли сравнительно хорошо развивались и в осолоненной воде, содержащей сухого остатка до 2104 мг/л (пруды Тамбовский и Бывший колхозный).

Синезеленые в прудах часто вызывают «цветение» воды. Степень «цветения» обычно умеренная, когда численность водорослей измеряется 2—10 млн кл./л воды. В некоторых же прудах их численность иногда достигает сотен миллионов, а однажды в пруду села Борки (в июле) водорослей насчитывалось свыше 1 млрд кл./л воды.

Самой характерной и основной формой фитопланктона прудов является *Aphanizomenon flos-aquae*. Она и вызывает в большинстве случаев «цветение». Этот организм, как показывают наблюдения, не очень чувствителен к степени прозрачности воды, особенно когда другие условия — физические, трофические, метеорологические — благоприятствуют интенсивному развитию. Так, например, в пруду Пахомовском при «цветении», вызванном *Aphanizomenon*, численность его достигала свыше 100 млн кл./л (при прозрачности воды 10 см по Снеллену). Температурный диапазон интенсивного развития *Aphanizomenon* весьма широк. Интенсивность развития при низких температурах достигала 66 млн кл./л (при 9.5° в сентябре) и до 3 млн кл./л (при 6.5° С в октябре); при 27° численность превышает 100 млн кл./л. А. И. Якубова (1951) указывает на оптимум *Aphanizomenon*, равный 13.9—21°, максимум 26°. *Aphanizomenon flos-aquae* наряду с видами *Microcystis* и *Anabaena* имеет длинные периоды вегетации — начиная с апреля и до ноября при благоприятных условиях. Кроме *Aphanizomenon*, в массе развивались *Microcystis aeruginosa* (до 18 920 тыс. кл./л), *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (до 1800 тыс. кл./л), *M. pulverea* (Wood.) Forti Elenk. emend. (до 19 800 тыс. кл./л), *M. pulverea* f. *delicatissima* (W. et G. S. West) Elenk. (233 640 тыс. кл./л), *M. pulverea* f. *incerta* (Lemm.) Elenk. (до 3520 тыс. кл./л), *M. Grevillei* (Hass.) Elenk. emend. (до 2640 тыс. кл./л), *Anabaena Scheremetjevi* f. *macrosporoides* (Troitzk.) Elenk. (до 11 224 тыс. кл./л), *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. (до 368 тыс. кл./л), *A. cylindrica* f. *marchica* (Lemm.) Elenk. (до

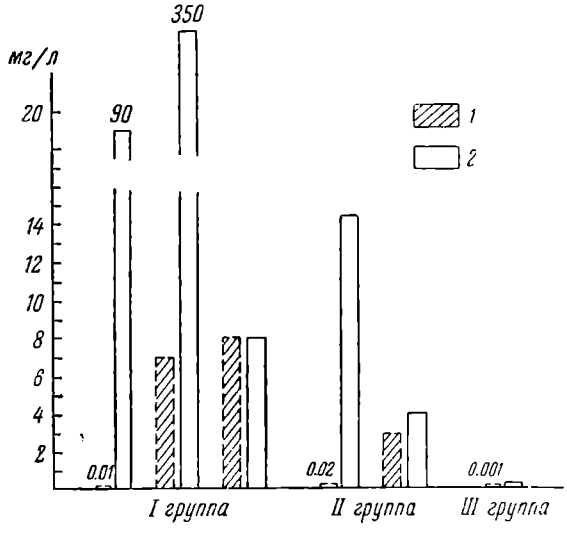
1503 тыс. кл./л), *Anabaena* sp. (до 5000 тыс. кл./л), *Gomphosphaeria lacustris* Chod. (до 6720 тыс. кл./л). Однако массовое развитие их наблюдается редко и лишь в некоторых крупных балочных прудах. Максимум вегетации *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *M. Grevillei* и *Anabaena Scheremetjevi* имел место в сентябре при температуре 12—13°, *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* — в мае (при 2°) и октябре (при 7°), остальные массовые формы — летом *M. aeruginosa* и ее форма *flos-aquae* — встречались постоянно и зимой и являются организмами с круглогодичным циклом. Максимум развития этой водоросли в сентябре наблюдали в прудах Д. А. Радзимовский и М. Л. Пидгайко (1959).

Развитие планктонных синезеленых по сезонам года характеризуется следующим. Ранней весной (в апреле) в фитопланктоне синезеленых обычно нет, за исключением редких колоний *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon*. В мае с повышением температуры в планктоне появляются другие виды *Microcystis*, а также *Gloeocapsa*, *Anabaena*, *Synechocystis*. В это время *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* дает вспышку. Биомасса синезеленых водорослей ничтожна (0.001—0.2 мг/л). В июне в значительных количествах иногда развиваются виды *Anabaena*, нарастает численность *Aphanizomenon*, и в ряде прудов начинается массовое его развитие (61 тыс. кл./л). Биомасса увеличивается до 1.5—4.4 мг/л. В июле вегетирует бóльшая часть видов синезеленых. В некоторых прудах богато развиваются виды *Microcystis*, *Anabaena*, *Gomphosphaeria*. В этом месяце *Aphanizomenon* дает максимум развития. Биомасса возрастает до 13.8 и 85.0 мг/л. В августе «цветение» продолжается, а в некоторых прудах достигает максимума (около 250 млн кл./л). Наибольшая численность *Aphanizomenon* наблюдалась при температуре воды 18—20°. Средняя биомасса близка к июльской — 3 мг/л, максимальная — до 17.4 мг/л. В ряде прудов «цветение» происходит и осенью. Такие продолжительные цветения в прудах нередки. В сентябре в некоторых прудах было обнаружено 194 400 тыс. кл./л *Aphanizomenon*, несмотря на невысокую температуру воды (10.5°). В это же время отмечался максимум вегетации *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*, *M. Grevillei* и *Anabaena Scheremetjevi* f. *macrosporoides*. Средняя биомасса снижается до 1 мг/л, максимальная до 13.8 мг/л. В октябре, в связи с падением температуры и недостатком света, резко беднеет видовой состав и уменьшается численность синезеленых, хотя *Aphanizomenon* иногда развивается в количестве 66 млн кл./л, виды *Anabaena* до 1—3 млн кл./л. Биомасса падает до 4.5—0.005 мг/л. В ноябре продукция синезеленых ничтожна. В планктоне попадаются редкие экземпляры видов *Merismopedia*, *Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Coelosphaerium*, *Gomphosphaeria*. Зимой встречаются лишь *Microcystis aeruginosa* и *M. aeruginosa* f. *flos-aquae*.

Описанная выше динамика видового состава и численности планктонных синезеленых характерна для больших балочных прудов. Наряду со сходством в различных прудах и в каждом пруду в течение года и в различные годы имеются свои, часто значительные отличия в характере и степени развития синезеленых, которые обусловливаются определенным сочетанием микроусловий в каждом водоеме.

В периоды «цветения» *Aphanizomenon* в прудах часто происходит резкое обеднение качественного и количественного состава фитопланктона. Совместное «цветение» отмечалось только с вольвоксовыми. Характерные для прудов протококковые также дают спад, хотя иногда они развиваются в это время довольно хорошо. Но высокие максимумы этих групп водорослей никогда не совпадали. Взаимоотношения синезеленых с другими водорослями, в частности с протококковыми, определяются в основном

трофической конкуренцией, и, в частности, недостатком азота для протококковых. Однако в некоторых прудах во время «цветения» обнаруживалось и высокое содержание азота (в пруду села Новая Роща: NH_4^+ — 0.2 мг/л, NO_3^- — 3.7 мг/л; в Пахомовском пруду: NH_4^+ — 4.0 мг/л; в пруду с. Борки: NH^- — 0.2 мг/л, NO_3^- — 4.2 мг/л), достаточное для активной вегетации протококковых, однако заметного развития этих водорослей не было. Следует отметить, что массовое развитие *Aphanizomenon* (свыше 100 млн кл./л) наблюдается при содержании азота, значительно превышающем максимальные дозировки, указываемые в литературе (Гусева, 1952). Наряду со сложной пищевой зависимостью несомненно имеют место антибиотические отношения в результате прижизненного выделения водорослями веществ, которые при определенных концентрациях оказывают существенное влияние на физиологическое состояние других организмов.



Соотношения летней общей биомассы фитопланктона и биомассы синезеленых водорослей в прудах Омской области.

1 — синезеленые; *2* — весь фитопланктон.

Во время массовой вегетации синезеленых обычно не наблюдается общего резкого спада в развитии зоопланктона. Но, как правило, зоопланктон в это время становится монотонным. В нем встречается 2—3 выносливых вида, развивающихся в большом количестве (до 723 тыс. экз./м^3), такие как Daphnia pulex, Diaptomus bacillifer, Moina rectirostris и некоторые другие (Чечуро, 1959).

Изучение вертикального распределения синезеленых в прудах (до 5—7 м глубины) показывает, что обеднение состава и особенно заметное снижение их продукции (до четырех с лишним раз) происходит уже на глубине 3 м. Учитывая невысокую прозрачность воды, следует считать, что важным фактором в вертикальном распределении синезеленых исследуемых прудов является свет.

В фитобентосе прудов в отличие от фитопланктона синезеленым принадлежит небольшая роль, в основном потому, что вообще донные сообщества в прудах представлены слабо. Развитию их не благоприятствуют неустойчивый гидрологический режим и большая мутность воды в прибрежье. Обычно синезеленые, преимущественно виды *Oscillatoria*, в меньшей степени *Phormidium*, развиваются в небольших количествах в составе биоценозов донных пятчаток, обрастаний и ила. Лишь в редких случаях отмечалось заметное их развитие с образованием «плюшек», всплывающих на поверхность со дна. Нередко нити бентосных синезеленых попадаются в планктонных пробах.

По характеру и степени развития альгофлоры исследуемые пруды делятся на 3 группы. Первая группа характеризуется высокой биомассой фитопланктона (до 550 мг/л) за счет массового развития 1—2 форм и

качественным однообразием видового состава. Вторая группа, наиболее многочисленная, отличается высокой численностью планктона, чаще умеренной или сравнительно небольшой биомассой при видовом разнообразии всей альгофлоры. В прудах третьей группы альгофлора бедна. Биомасса исчисляется в 0.9—0.001 мг/л. Роль синезеленых в этих прудах ничтожна. Развитию их особенно мешает сочетание очень низкой прозрачности воды (от сильной взмученности органо-минеральных частиц со дна в результате неорганизованной эксплоатации) с неустойчивым гидрологическим режимом. В ряде прудов первой и второй групп биомасса синезеленых иногда составляет незначительную долю большой биомассы фитопланктона (см. рисунок), однако чаще в прудах первой группы абсолютные величины биомассы синезеленых довольно значительны (в среднем 7 мг/л), хотя все же во много раз меньше общей высокой биомассы фитопланктона (в среднем 240—350 мг/л).[1] Иногда фитопланктон этих прудов полностью состоит из синезеленых, и биомасса их достигает 8 мг/л и свыше. В прудах второй группы синезеленые нередко составляют половину или бóльшую часть биомассы фитопланктона (в среднем 3—4 мг/л). Сравнительно небольшие величины биомассы синезеленых при массовой вегетации (десятки миллионов кл./л) объясняются малыми размерами их клеток.

Таким образом, в целом во многих прудах синезеленым водорослям принадлежит существенная роль в образовании первичной продукции. Благоприятствуя развитию зоопланктона, в основном через бактериальное звено и зообентос за счет детрита, синезеленые оказывают немалое влияние на биологическую продуктивность прудов. Развиваясь в значительных количествах, синезеленые обогащают воду витаминами (B_{12}, B_1), необходимыми для жизнедеятельности различных водорослей и организмов, что также положительно отражается на развитии кормовых гидробионтов. Обогащая воду органическими веществами, синезеленые способствуют поддержанию баланса биогенов в водоемах и особенно азота, содержащегося в клетках этих водорослей в сравнительно больших количествах (Гусева, 1952; Барашков, 1961, и др.).

Массовое развитие синезеленых в исследуемых прудах обычно не приводит к резкому ухудшению физико-химических свойств воды. Наоборот, развитие синезеленых, обладающих большей ассимиляционной поверхностью при высокой численности и малых размерах клеток, в сочетании с хорошей аэрацией (в результате постоянно дующих в сибирской степи и лесостепи ветров) благоприятно отражается на кислородном режиме водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Алекин О. А. 1953. Основы гидрохимии. Л.

Барашков Г. К. 1961. Химия синезеленых водорослей. Бот. журн., 46, 3.

Гусева К. А. 1952. «Цветение воды», его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Евдущенко А. В. 1953. Фитопланктон прудов степной зоны Украины и его сезонные изменения. Вестн. Днепропетровск. н.-иссл. инст., Гидробиология, X.

Киселев И. А. 1954. Материалы к флоре водорослей района среднего и нижнего течения р. Урала в пределах Чкаловской и Западно-Казахстанской областей. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 16.

Киселев И. А. 1957. Состав и динамика развития фитопланктона прудов рыбцово-шемайного питомника в связи с их удобрением. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, 7.

[1] Значительные величины биомассы планктона прудов первой группы нужно отнести за счет цветения крупными вольвоксами.

Радзимовский Д. А. 1962. О фитопланктоне прудов южных районов Николаевской и Херсонской областей УССР. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., II.
Радзимовский Д. А., М. Л. Пидгайко. 1959. Гидробиологический режим опытных прудов Черниговского рыбопитомника. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л.
Флорова И. А. 1952. Водоросли озер и прудов и их значение для типологии водоемов. Автореф. дисс. Киев.
Чечуро Е. Г. 1959. Состав и динамика зоопланктона некоторых прудов Омской области. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л.
Якубова А. И. 1951. Сезонные изменения фитопланктона и биологическая продуктивность водоемов окрестностей Томска. Тр. Томск. унив., 115.

Кафедра общей биологии
Омского медицинского института.

Ш. И. КОГАН

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ В ВОДОЕМАХ ТУРКМЕНСКОЙ ССР

Туркменская ССР расположена в самой жаркой и пустынной части Средней Азии. Большая часть территории занята песчаной пустыней Каракумы, где, кроме редких колодцев, нет никаких водоемов. Не лучше обстоит дело и в западной части республики, где широко развиты глинистые и солончаковые пустыни. Горные районы Туркменской ССР также отличаются исключительной сухостью: здесь очень мало речек и родников, а дебит их крайне незначителен.

На огромной территории Республики (почти 0.5 млн км^2) протекают 4 значительные реки — Аму-Дарья, Мургаб, Теджен и Артек. Последние 2 реки в летнее время пересыхают.

Озер также мало, а имеющиеся сосредоточены в основном в поймах рек.

В связи с крайне незначительным количеством атмосферных осадков земледелие возможно почти исключительно при искусственном орошении. Возникает необходимость в большом ирригационном строительстве, которое с каждым годом расширяется. Уже сейчас в республике имеется 10 крупных водохранилищ, большое количество крупных магистральных каналов и густая оросительная сеть. Мелиорация засоляющихся земель требует постоянного расширения дренажной сети.

В последние годы в связи с работами по акклиматизации в водоемах Туркменской ССР китайских растительноядных рыб построено несколько прудов, которых до этого в республике не было. Эти водоемы населены довольно богатой и разнообразной альгофлорой, среди которой синезеленые водоросли играют существенную роль.

К настоящему времени изученность альгофлоры водоемов Туркменской ССР можно в общем считать удовлетворительной, хотя отдельные группы водорослей изучены слабо. Общее количество видов, разновидностей и форм выявленных водорослей превышает 800, из них синезеленых до 120 форм (15%). Это количество синезеленых распределяется по 16 семействам и 25 родам. Наиболее богаты видами и формами следующие роды: *Oscillatoria* (40), *Phormidium* (13), *Gloeocapsa* (10), *Anabaena* (8), *Lyngbya* (8), *Microcystis* (6), *Merismopedia* (5). Бо́льшая часть синезеленых, встречающихся в водоемах республики, относится к широко распространенным. Эндемичных и редких видов мало. Из таких видов и форм можно указать следующие.

Anabaenopsis kelifii Kog. Найден только в планктоне оз. Часкак на Каракумском канале.

Cyanothrix Gardneri f. *longicellularis* Kog. Часто встречается в соленых водоемах, среди нитчаток.

Aphanothece salina Elenk. et Danil. Известна из соленых озер Западного Узбоя и зал. Карабогаз-Гол. Указывается также для Крыма (Еленкин, 1938).

Anabaena Bergii f. *minor* (Kissel). Kossinsk. Обычна в планктоне соленых и пресных водоемов. Указывается для Каспийского и Аральского морей (Голлербах и др., 1953).

Anabaenopsis Raciborskii Wolosz. В планктоне озер в пойме Мургаба и в водоемах Каракумского канала. Вне СССР указывается для водоемов Греции и о. Ява (Голлербах и др., 1953). Гесснер (Gessner, 1955) приводит эту водоросль в списке типичных тропических форм фитопланктона Зондских островов.

Pseudanabaena crassa Vozzhenn. Описана для бассейна Аму-Дарьи. Обнаружена в горных водотоках Копет-Дага.

Lyngbya majuscula Harvey. Типично морской вид, найденный в соленых озерах Западного Узбоя.

Для того чтобы оценить значение синезеленых в водоемах Туркменской ССР, рассмотрим особенности их распределения и их роль по типам водоемов.

В водохранилищах Туркменской ССР обнаружена 431 форма водорослей, среди которых синезеленых 56, или 13% общего числа форм. При этом в разных водохранилищах доля участия синезеленых колеблется слабо. Так, в Ташкепринском водохранилище из 241 формы водорослей синезеленых 33 (13%), в Сарыязинском из 103 форм синезеленых 12 (11.6%), в Третьем Гиндукушском — соответственно 106 и 18 (17%), в Теджепском — 118 и 14 (11.9%) и в Келифском — 263 и 30 (11.4%). Таким образом, только в Третьем Гиндукушском водохранилище синезеленые составляют 17% общего числа форм; в остальных процент их держится на уровне 11—13.

Если обратиться к наиболее важному водорослевому ценозу водохранилищ — к фитопланктону, то среди так называемых руководящих форм фитопланктона всегда присутствуют синезеленые. Таковыми в наших водохранилищах являются *Microcystis aeruginosa*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Anabaena Scheremetjevi*, *Oscillatoria mougeotii*. Правда, в связи со слабым количественным развитием фитопланктона в водохранилищах республики указанные формы только в отдельных случаях достигают массового развития и вызывают «цветение» воды, которое, кстати говоря, наблюдается здесь редко. Так, в Мургабских водохранилищах «цветение» воды отмечается только в небольших остаточных водоемах после их сработки и вызывается оно *Anabaena Scheremetjevi* и *Oscillatoria mougeotia*. Только в Третьем Гиндукушском водохранилище на Мургабе «цветение» воды охватывает всю акваторию водоема и вызывается массовым развитием *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi* и *Pediastrum simplex*.

В крупном Келифском водохранилище на Каракумском канале наиболее постоянным компонентом фитопланктона является *Gomphosphaeria lacustris*. Хотя она и не вызывает «цветения», но часто развивается в массовом количестве (свыше 1 млн кл./л). В других водорослевых ценозах водохранилищ (обрастания, фитобентос) синезеленые играют большую роль, главным образом нитчатые формы (виды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*).

В озерах Туркменской ССР роль синезеленых еще значительней, чем в водохранилищах. Из 451 формы водорослей, обнаруженных в озерах, синезеленых 71, или 15.7%. Возрастание процента синезеленых

в альгофлоре озер имеет место главным образом за счет соленых озер, в которых синезеленые нередко составляют одну треть всех водорослей.

В фитопланктоне пресноводных озер синезеленым принадлежит ведущая роль. Так, в поймепных озерах Мургаба руководящими формами фитопланктона являются *Microcystis aeroginosa* и *Gomphosphaeria lacustris*. В одном из поймепных озер Мургаба сильное «цветение» воды было вызвано интересной синезеленой водорослью *Anabaenopsis Raciborskii*, о которой говорилось выше.

В пресноводных озерах Западного Узбоя «цветение» воды вызывалось *Microcystis Grevillei* и *M. aeruginosa* (Коган, 1959).

В озерах среднего течения Аму-Дарьи среди руководящих форм фитопланктона наряду с *Microcystis* и *Gomphosphaeria* выступают еще виды *Merismopedia* и *Gloeocapsa* (Коган, 1960а).

В составе фитобентоса озер синезеленым принадлежит очень существенная роль, особенно при сильной минерализации воды. Так, в некоторых соленых озерах Западного Узбоя дно покрыто пленкой синезеленых, среди которых преобладают *Lyngbya aestuarii*, *L. majuscula*, *Cyanothrix Gardneri* f. *longicellularis*, *Gloeocapsa turgida*, *Spirulina major*.

Велика роль синезеленых в горных водотоках. Здесь они часто преобладают среди обрастаний на камнях и орошаемых скалах. Особенно многочисленны виды *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Cyanothrix* и других нитчатых форм.

В сернистых и термальных источниках синезеленые наряду с серобактериями составляют основную массу обрастаний и пленок. Наиболее часто здесь встречаются *Oscillatoria brevis*, *O. amphibia*, *O. terebriformis*, *O. amoena*, *O. formosa* и др. Нередки *Phormidium boryanum*, *Ph. interruptum*, *Ph. papillaterminatum*, *Spirulina major*, *S. subtilissima*, *S. labyrinthiformis*.

В качестве примера термального родника, в котором очень обильно развиваются синезеленые, можно привести родник Ходжа-Кайнар у подножия хребта Кугитанг-Тау. Этот родник имеет постоянную температуру 22° и довольно высокую минерализацию воды — плотный остаток равен 2263 мг/л, соленость по хлору — 894 мг/л. Синезеленые составляют почти половину всех форм водорослей, обнаруженных в роднике, причем по биомассе они преобладают. Пленки на камнях по дну и бетонированных стенках водораспределителя состоят из многочисленных *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya* (Коган, 1960а).

В оросительных каналах синезеленые играют довольно скромную роль. В фитопланктоне Каракумского канала в качестве руководящих форм выступают *Gomphosphaeria lacustris* и *Microcystis aeruginosa*. Они развиваются здесь в умеренных количествах, но в местах с замедленным течением и при обогащении воды биогенными элементами могут вызвать «цветение» воды.

На бетонных облицовках небольших оросителей синезеленые не образуют больших обрастаний, уступая здесь место зеленым нитчаткам и диатомеям (Коган, 1960б).

Наиболее интенсивное «цветение» воды, вызванное синезелеными (*Microcystis aeruginosa*, *Gomphosphaeria lacustris*), можно было наблюдать в прудах Института зоологии и паразитологии Академии наук Туркменской ССР на Каракумском канале, где выращиваются мальки китайских растительноядных рыб. Через 3—4 дня после внесения в пруды минеральных удобрений (суперфосфата и аммиачной селитры) синезеленые начинали развиваться в больших количествах (десятки миллионов клеток в 1 л воды).

Можно было бы предполагать, что вспышка в развитии синезеленых в удобренных прудах связана с довольно высокими летними температурами воды, которые в дневное время доходили до 30°. Однако в условиях Северного Кавказа при таких же высоких температурах (Озерецковская и Смирнова, 1959) в прудах, удобренных такими же удобрениями, синезеленые не развивались (Киселев, 1959).

С другой стороны, в тропической области, например на Цейлоне, синезеленые развиваются в водоемах в огромных количествах и в ряде случаев составляют до 95% их альгофлоры (Holsinger, 1955a, 1955b).

Здесь уместно остановиться на вопросе о некоторых географических закономерностях в распространении синезеленых водорослей. Хотя большая часть форм, встречающихся в водоемах республики, по своему распространению почти космополиты, все же имеются виды определенно тропического родства, которые для водоемов европейской части СССР не указываются. К таким видам можно отнести уже упоминавшиеся *Anabaenopsis Raciborskii*, *Cyanothrix Gardneri*, некоторые виды *Cylindrospermum*.

С другой стороны, в водоемах Туркменской ССР отсутствуют некоторые виды синезеленых, которые в европейской части СССР очень часто являются причиной «цветения» воды. Это в первую очередь *Aphanizomenon flos-aquae*, являющийся бичом водоемов умеренных широт, а у нас ни разу не встреченный. Это также ряд анабен (*Anabaena flos-aquae*, *A. Lemmermanii*, *A. spiroides*), *Woronichinia Naegeliana* и некоторые другие виды.

Приведенные факты географизма у синезеленых представляют определенный теоретический интерес и подтверждают взгляды выдающихся наших альгологов Н. Н. Воронихина (1946, 1951) и В. И. Полянского (1956) о плодотворности применения географического принципа при изучении водорослей.

Несколько слов о взаимоотношениях между разными систематическими группами водорослей, например между синезелеными и зелеными, в водоемах Туркменской ССР.

В Третьем Гиндукушском водохранилище на Мургабе наблюдалось «цветение», вызванное *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi* и некоторыми протококковыми, из которых особенно обилен был *Pediastrum simplex*. Общее количество клеток фитопланктона достигало 11.5 млн, и из них большая часть приходилась на *P. simplex* (Коган, 1958).

На Каракумском канале весной 1962 г. наблюдалось очень сильное «цветение», вызванное зеленой водорослью (*Binuclearia tenuis* при значительном участии синезеленых (*Oscillatoria mougeotii* и др.).

Данные о сильном «цветении» протококковыми при участии синезеленых приводятся в работе И. А. Киселева для водоемов Бухары (1931).

Таким образом, в водоемах Средней Азии не всегда можно говорить об антагонизме между разными видами, участвующими в «цветении». Здесь «цветение» может вызываться одновременным массовым развитием представителей различных систематических групп.

Очень интересен вопрос о взаимоотношениях между водорослями и высшими водными растениями. Отношения эти достаточно сложны и еще мало изучены. Здесь будут приведены лишь некоторые соображения по этому вопросу, возникшие у нас в результате наблюдений на водоемах Туркменской ССР.

Во многих водоемах республики имеет место исключительно интенсивное развитие погруженных макрофитов. Так, в некоторых пойменных озерах Мургаба биомасса подводных зарослей роголистника достигала

24 кг сырой массы на 1 м² (Коган, 1962). В таких водоемах в слое воды над зарослями роголистника и других макрофитов фитопланктон практически отсутствует, хотя вода здесь достаточно прозрачна и хорошо прогрета. Можно предполагать, что имеет место «перехват» биогенных элементов макрофитами.

С другой стороны, неоднократно приходилось наблюдать примеры угнетающего действия массового развития водорослей на погруженных макрофитов.

В оз. Ясхан на Западном Узбое ежегодно в летние месяцы наблюдается «цветение» воды, вызванное синезелеными. В результате накопления на дне мощного слоя отмирающих водорослей подводные макрофиты в озере развиты слабо. Случаи угнетающего действия плавающих скоплений нитчатых водорослей (*Spirogyra*, *Oscillatoria* и др.) на подводные заросли роголистника и урути описаны нами для пойменных озер Мургаба (Коган, 1955).

Банерьи (Banerji, 1936) описывает для водоемов Бенгалии случаи сильного «цветения», вызываемого *Microcystis aeruginosa* и *M. flos-aquae*. На поверхности воды образуется густая пленка этих водорослей, проникновение света к погруженным макрофитам затрудняется, и они начинают отмирать.

Приведенные примеры взаимного влияния водорослей и высших растений в водоемах республики еще раз подчеркивают ту большую роль, которую играют синезеленые в жизни водоемов.

В заключение хотелось бы обратить внимание альгологов и гидробиологов на ту роль, которую могут сыграть синезеленые водоросли в деле повышения плодородия почвы. В условиях среднеазиатских республик, где земледелие основывается почти исключительно на орошении, представляется возможным влиять на плодородие возделываемых почв и повышать урожаи сельскохозяйственных культур путем массового разведения в поливных водах синезеленых водорослей, особенно тех видов, которые обладают способностью к фиксации азота.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. 1946. Рецензия на статью Л. И. Курсанова «Понятие о виде у низших растений». Сов. бот., 3.

Воронихин Н. Н. 1951. О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 3.

Голлербах М. М., Е. К. Косинская, В. И. Полянский. 1953. Определитель пресноводных водорослей СССР. 2. Синезеленые водоросли. М.

Елепкин А. А. 1938. Синезеленые водоросли СССР, 1. М.—Л.

Киселев И. А. 1931. Опыт гидробиологической характеристики типовых водоемов Средней Азии. Тр. САГУ, сер. XII (География), 9, 11.

Киселев И. А. 1959. Фитопланктон прудов рыбцово-шемайного питомника. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 26.

Коган Ш. И. 1955. Материалы по флоре водорослей и фитопланктону водоемов бассейна р. Мургаб. Тр. Мургабск. гидробиол. станц., 3.

Коган Ш. И. 1958. Фитопланктон мургабских водохранилищ. Тр. Мургабск. гидробиол. станц., 4.

Коган Ш. И. 1959. Материалы по альгофлоре озер Западного Узбоя. Изв. АН Туркм. ССР, 1.

Коган Ш. И. 1960а. К альгофлоре озер среднего течения р. Аму-Дарьи. Изв. АН Туркм. ССР, 6.

Коган Ш. И. 1960б. Материалы по флоре водорослей водоемов горного массива в юго-восточной Туркмении. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Туркм. ССР, VI.

Коган Ш. И. 1960в. О водорослевых обрастаниях некоторых бетонированных каналов Ашхабадского района. Изв. АН Туркм. ССР, 3.

Коган Ш. И. 1962. Растительность водоемов Туркменской ССР. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, VII.
Озерецковская Н. Г. и Н. Ф. Смирнова. 1959. Гидрохимические исследования р. Псекупс и прудов Краснодарского края в связи с удобрением. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 26.
Полянский В. И. 1956. О виде у низших водорослей. М.—Л.
Banerji Y. 1936. Studies on the Myxophyceae of lower Bengal, I. Journ. Ind. Bot. Soc., 15, 2.
Gessner F. 1955. Hydrobotanik, I. Berlin.
Holsinger E. C. T. 1955a. The plankton algae of three Ceylon lakes. Hydrobiologia, 7, 1—2.
Holsinger E. C. T. 1955b. The distribution and periodicity of the phytoplankton of three Ceylon lakes. Hydrobiologia, 7, 1—2.

Институт ботаники
Академии наук Туркменской ССР.

Н. Н. КАНОДА

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ В ФИТОПЛАНКТОНЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПРУДОВ ТУРКМЕНИИ

Экспериментальные пруды (в количестве 18), где проводятся опыты с растительноядными рыбами, расположены в зоне Каракумского канала (первой очереди), которая проходит в юго-восточной части Туркмении. Пруды прямоугольной формы, площадью 0.4—3.0 га. Берега их невысокие, песчано-глинистые и вследствие сильного испарения воды покрыты налетом солей. Грунты, сильно фильтрующие вначале (после постройки прудов), постепенно заиляются и становятся менее водопроницаемыми. Глубина прудов 1.5—2.5 м. Прозрачность воды зависит от многих причин: от поступления воды из канала, от взмучивания пыльными ветрами, от массового развития фитопланктона, от наличия органических остатков и т. д. Наибольшая прозрачность в прудах характерна для холодного времени года (190—200 см). Температура воды в течение года колеблется в пределах 3—25°, pH в пределах 7.1—7.8, насыщение кислородом 79—96% (7.1—11.6 мг/л).

Постоянные наблюдения за гидрологическим режимом прудов и за развитием фитопланктона начались с момента заполнения их водой (с 1959 г.). В эти пруды в 1959 и в 1960 гг. запускались мальки белого амура и толстолобика (по 200 тыс. в каждый пруд). Известно, что толстолобики в течение всей жизни остаются стенопланктофагами. Поэтому в план работы входили разработка методов направленного формирования кормовой базы для этих рыб и изучение некоторых биологических взаимоотношений в кормовой цепи, начальным звеном которой является фитопланктон.

Фитопланктон экспериментальных прудов в основном однороден. Обнаружено 77 форм водорослей. Систематические группировки представлены в табл. 1. Преобладающее положение занимает группа зеленых водорослей, на втором месте — синезеленые.

Синезеленые водоросли в общей массе фитопланктона иногда составляют 30—50% (табл. 2), а в периоды цветения — почти 100%.

Наблюдения за сезонной динамикой фитопланктона показали, что в экспериментальных прудах *Microcystis aeruginosa* является постоянной и часто преобладающей формой. Наиболее интенсивно он развивается в летне-осенний период. Осенний период вообще можно считать благо-

приятным для развития синезеленых, так как осенью наблюдаются отдельные вспышки развития *Gomphosphaeria*, *Merismopedia* и отчасти *Oscillatoria*. Остальные формы (*Gloeocapsa*, *Nodularia*) представлены в незначительном количестве (табл. 2).

Изучалось влияние минеральных удобрений (суперфосфата и аммиачной селитры) на состояние фитопланктона.

В 1959 г. в один из экспериментальных прудов были 4 раза внесены минеральные удобрения. В первый раз удобрения вносились тотчас же после заполнения пруда водой (21 июня) — 24 кг суперфосфата и 24 кг аммиачной селитры (из расчета 60 кг/га). Через 4 дня наблюдалось светло-зеленое окрашивание воды от протококковых. 28 июня удобрения были внесены вторично — 32 кг суперфосфата (80 кг/га) и 24 кг аммиачной селитры; к первым числам июля развитие *Schroederia setigera* достигло 8—9 млн кл./л. 6 июля внесены суперфосфат и аммиачная селитра в тех же пропорциях (32 и 24 кг); на третий день отмечалось светло-зеленое окрашивание воды от массового развития протококковых (43 млн кл./л) и *Microcystis aeruginosa* (1 млн кл./л). Четвертый раз, 16 июля, в пруд было внесено 32 кг суперфосфата и 32 кг аммиачной селитры (80 кг/га водной площади). Наблюдалась прежняя картина: массовое развитие происходило за счет зеленых водорослей. Численность *M. aeruginosa* в периоды «цветения» составляла не более 1—3 млн кл./л.

Таблица 1

Распределение форм фитопланктона экспериментального пруда № 1 по систематическим группам

Систематическая группа	Количество форм	Процент к общему числу форм
Chrysophyta	2	2.6
Pyrrophyta	3	3.9
Euglenophyta	2	2.6
Chlorophyta	46	59.7
Bacillariophyta	11	14.3
Cyanophyta	13	16.9
Всего	77	100.0

В 1960—1961 гг. пруд № 1 минеральными удобрениями не удобрялся. Удобрением служили органические остатки после кормления рыб (куколкой шелкопряда, комбикормом, высшей водной и наземной растительностью). В 1961 г. отмечалось «цветение» воды, вызванное *Microcystis*. При подсчете клеток в 1 л было 1.5 млн.

Другой пруд (№ 6) в 1960 г. получил 150 кг суперфосфата и 150 кг аммиачной селитры (площадь пруда 0.4 га). «Цветение» в первые 2—3 дня было вызвано массовым развитием протококковых (*Coelastrum reticulatum* и *Schroederia setigera*). На 8—10-й день появились *Microcystis aeruginosa* в количестве 1—2 млн кл./л и в незначительном количестве *Merismopedia punctata*. Через 10 дней (12 июля) после внесения удобрений в пруд запускались мальки. Стала наблюдаться массовая гибель молоди рыб. Чтобы прекратить гибель мальков, пришлось создать сильную проточность воды в пруде. Не вполне выяснено, что явилось причиной гибели: избыток удобрения или массовое развитие водорослей.

Третий пруд летом 1960 г. характеризовался небольшим количественным развитием фитопланктона (основные формы — *Microcystis* и *Gomphospaeria*).

В пруду № 2 в конце лета 1961 г. отмечалось массовое развитие *Microcystis aeruginosa* (1—3 млн кл./л) и в небольшом количестве представлена планктонная синезеленая водоросль *Merismopedia punctata*. Летом 1962 г. *Microcystis aeruginosa* вызвал «цветение». Число клеток в 1 л превышало 30 млн.

Таблица 2

Динамика количественного развития фитопланктона в пруду № 1 за период с июля 1959 по декабрь 1960 г. (в тыс. кл./л)

Водоросли	1959 г.											
	Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Ноябрь		Декабрь	
	10	20	10	20	10	25	10	20	14	20	10	20
Chrysopyta	—	—	—	—	—	—	0.8	170	3.5	0.7	0.6	9.6
Pyrrophyta	—	—	—	0.2	20	15	1.5	0.8				
Euglenophyta	1	0.2	—	—	—	29	130.2	15				
Chlorophyta	9135	2083	13579	8422	950	1556	2213	3698	7.4	—	—	0.04
Bacillariophyta	242	1	91	10	345.2	2000	125	37	17.4	0.2		
Cyanophyta:												
Microcystis aeruginosa	1800	200	4200	15000	1500	940	280	700	220	112	24	3
Gomphosphaeria lacustris	—	—	—	—	—	375	2250	4250				
Nodularia sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	3.3			
Anabaena sp.	1	—	—	—	—	—	—	—				
Количество синезеленых	1801	200	4200	15000	1500	1315	2530	4950	223.3	112	24	3
Весь фитопланктон	11179	2284.2	17870	23432	2815.2	4915	5000.5	8860.8	251.6	112.9	24.6	12.64

Таблица 2 (*продолжение*)

Водоросли	1960 г.																				
	Январь		Февраль		Март		Апрель		Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь		Октябрь		Ноябрь		Декабрь
	10	20	10	21	11	21	10	20	23	10	20	10	20	10	10	20	10	20	11	22	10
Chrysophyta	—	—	0.4	0.8	12	0.1	9.8	—	0.4	—	5.2						—	2.6			
Pyrrophyta	—	—	—	—	0.1	0.2	1	0.9	0.5	0.2	0.8	0.04					—	0.04			
Euglenophyta	—	—	—	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	0.4	—	0.8	15				
Chloropyta	—	1.3	1.2	1.2	0.2	—	1.8	1.1	0.8	0.6	65	57.5	36.24	15.2	48.4	35.6	20370	36.5	0.2	0.1	
Bacillariophyta . . .	—	0.2	0.6	2.8	3.8	3.4	7.5	1.8	0.2	2.4	1.2	0.6	0.9	2	0.4	1	140				
Cyanopyta:																					
Microcystis aeruginosa	2	8	14	1	4	18	9	27	40	47	60	42	35	10	22.5	76	1950	50	27	5	3
M. pulverea . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	25								
Gloeocapsa sp. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8			
Gomphosphaeria acustris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	9	3	19	30	3050	2.4			
Merismopedia punctata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.2	51	20	37	10	45.5	22	6150	5	1		
Oscillatoria sp. . .	1	—	7	3.2	—	1	4	10	3												
Количество синезеленых	3	8	21	4.2	4	19	13	37	43	49.2	123	84	106	23	87	128	11150	58.2	28	5	3
Весь фитопланктон	3	9.5	23.2	9	20.1	22.7	34.8	40.8	44.9	52.4	195.2	142.14	143.14	40.24	135.8	165.4	31675	97.34	28.2	5.1	3

Таким образом, можно отметить, что *M. aeruginosa* — это постоянно присутствующий в фитопланктоне экспериментальных прудов Туркмении вид. Он часто вызывает «цветение», достигая численности 30 млн кл./л. Группа сипезеленых водорослей в целом по числу форм занимает в составе фитопланктона прудов второе место после *Chlorophyta*, но по количественному развитию часто выступает на первый план. Состав доминирующих форм однообразен.

Внесение минеральных удобрений (аммиачной селитры и суперфосфата) вызвало неоднократное «цветение» воды, обусловленное массовым развитием протококковых, а через некоторое время — *Microcystis aeruginosa* (1—3 млн кл./л). При очень больших дозах минеральных удобрений происходит интенсивное развитие водорослей и гибель мальков.

Институт зоологии и паразитологии
Академии наук Туркменской ССР.

Э. А. ШТИНА

АЗОТФИКСАЦИЯ У СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (ОБЗОР)

Биологическая фиксация азота представляет одну из наиболее важных и интересных проблем современной биологии. Значение ее проявляется в двух аспектах. С одной стороны, задачи увеличения сельскохозяйственной продукции, поставленные Программой КПСС, требуют использования всех резервов повышения почвенного плодородия. Особо остро стоит вопрос обеспечения урожая азотом, и не случайно еще Д. Н. Прянишников (1945, стр. 171), подчеркивая роль биологических факторов, писал: «. . . нечего и думать решать азотный вопрос в целом с помощью химической промышленности, в основе он должен быть разрешен через культуру азотособирателей». Естественно, что наряду с клубеньковыми бактериями в земледелии должны быть использованы и свободноживущие азотфиксаторы. С другой стороны, полная расшифровка механизма азотфиксации у микроорганизмов позволила бы технике использовать этот принцип связывания азота атмосферы и перевести азотную промышленность на новую, более совершенную технологию.

Среди многочисленных известных в настоящее время азотфиксирующих микроорганизмов особый интерес представляют организмы, сочетающие в одной клетке фотосинтез и способность к усвоению молекулярного азота, — фотосинтезирующие бактерии и синезеленые водоросли (*Cyanophyta*). Но если первые вряд ли имеют существенное значение из-за ограниченного распространения в природе, то синезеленые водоросли исключительно широко распространены в разнообразных пресноводных водоемах, в почвах и на скальных породах и в этих местообитаниях играют, по-видимому, немаловажную роль в круговороте азота.

История вопроса

Азотфиксация у синезеленых водорослей изучается уже в течение многих десятилетий; однако лишь в последние 25 лет появились планомерные работы в ряде стран.

Известно, что еще до открытия азотфиксирующих бактерий С. Н. Виноградским химик Бертло предположил возможность связывания азота почвой, населенной водорослями и другими низшими растениями (Виноградский, 1952). Синезеленые водоросли раньше других организмов привлекли внимание исследователей. Первые эксперименты, проведенные Франком (Frank, 1889) с целью доказать азотфиксацию у синезеленых, не были убедительными, так как испытуемые культуры не были бактериологически чистыми. Точно так же не дали достаточных доказательств способности водорослей фиксировать азот и работы Шлезинга и Лорана (Schlösing et Laurent, 1892), Бейеринка (Beijerinck, 1901), доказавшего

рост некоторых синезеленых на безазотистых средах, и Хейнце (Heinze, 1906). После работ ряда авторов, показавших отсутствие азотфиксирующей способности у зеленых водорослей, этот вывод был распространен на все группы водорослей и долгое время факты накопления азота водорослями объясняли деятельностью сопутствующих бактерий, поскольку были открыты азотфиксирующие бактерии.

Второй этап изучения азотфиксации у синезеленых начинается работами Древеса (Drewes, 1928), убедительно доказавшего, что бактериологически чистые культуры 3 видов синезеленых способны усваивать азот атмосферы. Исследование чистых культур синезеленых позволило не только расширить список видов азотфиксаторов, но и выяснить основные условия азотфиксации у синезеленых водорослей, интенсивность этого процесса и его связь с другими физиологическими функциями (Allison a. oth., 1937; De, 1939; Bortels, 1940; Fogg, 1942, 1951, 1956; Burris a. oth., 1942, 1946; Watanabe, 1950, 1959a, 1959b, 1959c; Allen, 1956; Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b; Venkataraman a. oth., 1959, и др.). Круг исследований расширяется территориально и тематически. Практическим итогом этого этапа исследований явились попытки культивирования азотфиксирующих синезеленых для удобрения рисовых полей.

В последние годы изучение азотфиксаторов перешло в новый, энзиматический этап — исследование азотфиксации в бесклеточных препаратах. Работы Бурриса с сотрудниками (Schneider a. oth., 1960; Wilson a. Burris, 1960) с бесклеточными препаратами 5 видов синезеленых показывают путь для выяснения интимных процессов фиксации азота, хотя, естественно, при таком подходе азотфиксация неизбежно отрывается от других процессов живой клетки.

Интерес к азотфиксации отражен в последних сводках, посвященных синезеленым (Fogg, 1947, 1956; Fott, 1959; Гусев, 1961; Venkataraman, 1961a).

Доказательства азотфиксации

Основным условием при доказательстве азотфиксирующих способностей является исследование водорослей, полностью освобожденных от сопутствующих бактерий. Для получения бактериологически чистых культур обычно применяют такие приемы: 1) выращивание культур, полученных из одной нити или из разрушенной при помощи вибратора массы водорослей, на безазотистых средах; 2) уничтожение сопутствующих бактерий антисептиками или ультрафиолетовым облучением; 3) повторные пересевы с проверкой чистоты на бактериологических средах.

Доказательства азотфиксирующей способности основываются на установленной способности бактериологически чистой культуры расти на безазотистой среде (Stokes, 1940; Fogg, 1951, и др.). Обычно это доказательство дополняется еще установлением факта накопления общего связанного азота в чистых культурах на безазотистой среде, определяемого методом Кьельдаля (Allison a. oth., 1937; De, 1939; Fogg, 1942, 1951; Watanabe a. oth., 1951; Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b; Watanabe, 1959a, 1959b, 1959c; Cameron a. Fuller, 1960, и др.).

Наиболее надежным методом оказалось применение тяжелого азота N^{15}, предпринятое Буррисом с сотрудниками (Burris a. oth., 1942, 1943; Williams a. Burris, 1952). Фиксация молекулярного N^{15} является наиболее чувствительным показателем и позволяет установить фиксацию азота даже на средах, первоначально богатых азотом.

Принцип изотопного метода состоит в следующем: в атмосферном воздухе содержится в среднем 0.364—0.39 атом-процента N^{15} (Работнова,

1946; Турчин и др., 1955), исследуемая культура выращивается на безазотистой среде в атмосфере с увеличенным содержанием N^{15}, если в испытуемом объекте атом-процент N^{15} будет выше 0.364, то это доказывает усвоение азота из воздуха. Этот метод применил и Ватанабе (Watanabe, 1959a, 1959b, 1959c).

В некоторых работах (Музафаров, 1953; Cameron a. Fuller, 1960) испытывались культуры синезеленых, неполностью освобожденные от бактерий. Признание испытуемых видов в качестве азотфиксаторов основывалось на том, что бактерии, выделенные из этих культур, не росли на безазотистых средах и в культурах развивались лишь после накопления органического вещества водорослей. Естественно, что изученные таким путем виды требуют дополнительной проверки.

Систематическое положение азотфиксирующих синезеленых водорослей

По мере расширения исследований список азотфиксирующих видов быстро удлиняется. В первой сводке Фогга (Fogg, 1947) упоминалось 14 видов, в сводке 1956 г. (Fogg, 1956a) — более 20; к 1962 г. это число возросло почти до 40 видов.

Вид	Литературный источник
Chlorogloea Fritschii Mitra.	Mitra, 1961.
Fischerella muscicola (Thur.) Gom.	Mitra, 1961.
Mastigocladus laminosus Cohn.	Fogg, 1951.
Nostoc paludosum Kütz. [syn. *Amorphonostoc paludosum* (Kütz.) Elenk.].	Fogg, 1947.
C. punctiforme (Kütz.) Hariot [syn. *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk.].	Drewes, 1928.
N. muscorum Ag. [syn. *Stratonostoc linckia* (Roth) Elenk. f. *muscorum* (Ag.) Elenk.].	Allison a. oth., 1937.
N. spongiaeforme Ag. [syn. *Stratonostoc Linckia* f. *spongiaeforme* (Ag.) Kütz.].	Fujiwara a. Okutsu, 1958.
N. commune Vauch. [syn. *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenk.].	Hérisset, 1946.
Anabaena ambigua Rao.	Fogg, 1947.
A. azollae Strasb.	Allison a. oth., 1937.
A. azotica Ley.	Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b.
A. azotica f. *alpha* Ley.	Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b.
A. catenula (Kütz.) Born. et Flah.[1]	Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b.
A. cycadeae Reinke.	Douin, 1953.
A. cylindrica Lemm.	Fogg, 1942.
A. fertilissima Rao.	Fogg, 1947.
A. gelatinosa Fritsch.	De, 1939.
A. humicola Bortels.	Fogg, 1947.
A. Lemmermannii P. Richt.	
A. levanderi Lemm.	Cameron a. Fuller, 1960.
A. naviculoides Fritsch.	De, 1939.
A. Scheremetjevi Elenk.	
A. spiroides Kleb.	Cameron a. Fuller, 1960.

[1] *Anabaena catenula*, упоминаемая Лей Шань-хао и др. (Ley Shang-hao a. oth., 1959a, 1959b), не исследована этими авторами и, очевидно, перенесена из списка Бейеринка (Beijerinck, 1901). *Tolypothrix polymorpha* и *T. rivularis* в списке Ватанабе (Watanabe, 1959a) не отмечены как бактериологически чистые, но автор сравнивает их по азотфиксации с бактериально чистыми культурами.

Точно так же не изучались в чистых культурах *Anabaena Lemmermanii* и *A. Scheremetjevi*.

A. variabilis Kütz.	Drewes, 1928.
Anabaenopsis circularis (G. S. West). V. Miller forma.	Watanabe, 1959a.
Cylindrospermum gorakhporense Singh.	Fogg, 1947.
C. licheniforme (Bory) Kütz.	
C. majus Kütz.	
C. sphaerica Prasad.	Venkataraman a. oth., 1959.
Aulosira fertilissima Ghose.	Fogg, 1947.
Scytonema Arcangelii Born et Flah.	Cameron a. Fuller, 1960.
S. Hofmannii Ag.	
Scytonema sp.	Mitra, 1961.
Tolypothrix tenuis Kütz.	Watanabe, 1959a.
T. polymorpha Lemm.	
T. rivularis Hansg.	
Calothrix brevissima G. S. West.	
C. parietina (Näg.) Thur.	Williams a. Burris, 1952.
Gloeothrichia echinulata (J. S. Smith) P. Richt.	Schneider a. oth., 1960.

Как видно из приведенного списка, почти все перечисленные виды относятся к порядку *Nostocales* [по системе А. А. Еленкина (1936)] класса *Hormogoneae*. В связи с этим надо подчеркнуть, что порядок *Nostocales* считается вершиной эволюционного развития *Cyanophyta* (Голлербах и Кукк, 1962). Все случаи, когда проверялись на азотфиксацию виды, относящиеся к порядку *Oscillatoriales* класса *Hormogoneae*, дали отрицательные результаты (Fogg a. Wolfe, 1954). Точно так же до последнего времени не было достоверных фактов азотфиксации у видов, относящихся к другим классам *Cyanophyta*. Поэтому считалось, что азотфиксаторами могут быть только те виды синезеленых, которые обладают гетероцистами (Fogg, 1956). Однако недавно азотфиксирующая способность обнаружена у *Chlorogloea Fritschii* Mitra, относящейся к классу *Chroococceae*, т. е. не имеющей гетероцист (Mitra, 1961).

Рассматривая филогенетические связи азотфиксирующих организмов, Буррис (Burris, 1961) называет синезеленые водоросли «вершиной эволюционной линии фиксации азота в свободноживущих организмах», причем отмечает, что эта способность, возникшая на ранних этапах эволюции, была настолько сохранена при развитии, что механизм азотфиксации не претерпел заметных изменений в течение сотен миллионов лет.

Особенности питания азотфиксирующих синезеленых

Общая физиология синезеленых водорослей изложена в ряде сводок (Fogg, 1953, 1956; Fott, 1959; Гусев, 1961), поэтому здесь уместно остановиться лишь на некоторых особенностях метаболизма, имеющих отношение к азотфиксации. При этом надо иметь в виду, что более или менее подробно изучена физиология лишь двух-трех видов и что другие виды могут обнаружить новые особенности.

Азотфиксирующие синезеленые являются фототрофами и могут жить на чисто минеральных средах (Fogg, 1956). Вместе с тем многие синезеленые способны к усвоению органических веществ и к росту в темноте. Степень миксотрофности различна. Так, эндофитный симбионт саговников *Anabaena cycadeae* растет гетеротрофно в темноте на различных сахарах, но фиксирует азот только в присутствии глюкозы (Winter, 1935). *Nostoc muscorum*, по данным Элиссона с сотрудниками (Allison a. oth., 1937), был способным расти и фиксировать азот в темноте в присутствии глюкозы,

но много слабее, чем на свету. Однако другой штамм *N. muscorum* (Kratz a. Myers, 1955) и *Anabaena cylindrica* (Fogg, 1953) оказались облигатными фототрофами. В опытах Аллен (Allen, 1952) гетеротрофный рост большинства испытанных видов был очень медленным; они сохраняли окраску в темноте, но не размножались; только несколько видов, в том числе *Nostoc muscorum*, росли на агаре с глюкозой.

Отмечается (Fogg, 1956), что у синезеленых, как и у фотосинтезирующих бактерий, нет никаких особенностей фотосинтеза, которые могут быть специфически связаны со способностью к азотфиксации; путь углерода в фотосинтезе и продукты фотосинтеза оказываются такими же, как у зеленых водорослей и у высших растений.

Источниками азота для азотфиксирующих синезеленых могут быть нитраты, соли аммония, молекулярный азот и некоторые органические соединения (Fogg a. Wolfe, 1954; Magee a. Burris, 1954); последние авторы отмечают хороший рост *N. muscorum* и одинаковый состав гидролизата при всех источниках азота. Иногда связанный азот в форме нитратов, аммония и аспарагина используется несколько быстрее, чем свободный (Allison a. oth., 1937). Кратц и Майерс (Kratz a. Myers, 1955) определили относительные константы роста *N. muscorum* при ассимиляции разных форм азота; они составили 0.37 с элементарным азотом, 0.50 с нитратами, 0.48 с аммонием и 0.54 с мочевиной. Более слабый рост на элементарном азоте Фогг (Fogg, 1956) связывает с недостатком молибдена. Аллен (Allen, 1958) показала, что при благоприятных условиях рост *Anabaena cylindrica* происходит с одинаковой скоростью как при связанном, так и молекулярном азоте.

Из особенностей минерального питания азотфиксирующих синезеленых следует отметить относительно высокую потребность в кальции (Allen, 1958) и необходимость натрия (Allen, 1952; Kratz a. Myers, 1955). К наиболее важным микроэлементам относятся молибден (Bortels, 1940; Wolfe, 1954), железо, марганец, бор (Eyster, 1958) и кобальт (Fogg, 1956). В питательные среды для синезеленых вводятся как необходимые компоненты вольфрам, ванадий и другие микроэлементы (Allen, 1952).

Условия и масштабы азотфиксации

Интенсивность азотфиксации, определяемая количеством накопленного в среде азота, выражается очень разнообразными цифрами (табл. 1).

В некоторых работах азотфиксация выражена другими показателями. Так, Буррис и др. (Burris a. oth., 1943), Шнейдер и др. (Schneider a. oth., 1960) и Ватанабе (Watanabe, 1959a, 1959b, 1959c) говорят об атом-процентах фиксированного тяжелого азота N^{15}: от 0.82 за 2 месяца у *Anabaenopsis circularis* (Watanabe, 1959a, 1959b, 1959c) до 7.64 за 8 дней у *Nostoc muscorum* (Burris a. oth., 1943). Фуллер с сотрудниками (Fuller a. oth., 1960) выражают накопленный азот в процентах к сухому весу водорослей, выращенных на безазотистой среде: *Scytonema Arcangelli* — 9.9%, *Anabaena spiroides* — 7.7%, *A. Levanderi* — 7.1%, *Scytonema Hofmannii* — 5.7% и т. д. Для *Anabaena Scheremetjevi* (Кузнецов, 1952) указана интенсивность усвоения азота на одну клетку за сутки: $1.2 \cdot 10^{-9}$ мг. Наконец, Эллисон с соавторами (Allison a. oth., 1937), наблюдавшие азотфиксацию у *Nostoc muscorum* в темноте, относят накопленный азот к использованной глюкозе, как это делают для гетеротрофных азотфиксаторов, и приводят цифру 10—12 мг азота на 1 г глюкозы.

Разноречивость приведенных цифр в какой-то степени объясняется методическими причинами, но в основном она отражает действительные

Таблица 1

Интенсивность азотфиксации в чистых культурах *Cyanophyta*

Вид	Объем среды (мл)	Длительность опыта (сутки)	Количество усвоенного азота (мг)	Литературный источник
Mastigocladus laminosus . .	100	15	2.48	Fogg, 1951.
Amorphonostoc paludosum . .	1000	90	19.7	Музафаров, 1953.
Nostoc punctiforme	250	60	2—3	Drewes, 1928.
N. muscorum	100	45	10	Allison a. oth., 1937.
N. linckia forma	100	4	0.7592	Ley Shang-hao a. oth., 1959.
Nostoc sp. sp.	100	42	2.5—4.3	Stokes, 1940.
Anabaena cylindrica	100	24	17.5	Fogg, 1942.
A. cylindrica	1000	—	140 *	Allen, 1958.
A. variabilis	250	60	2—3	Drewes, 1928.
A. variabilis forma	100	4	0.8614	Ley Shang-hao a. oth., 1959.
A. azotica	100	4	1.0146	
A. azotica f. *alpha*	100	4	0.9382	
Anabaena sp. sp.	100	60	3—5	Fritsch a. De, 1938.
Anabaenopsis circularis . . .	100	60	2.12	Watanabe, 1959.
Cylindrospermum sphaerica	75	55	3.92	Venkataraman a. oth., 1959.
Tolypothrix tenuis	100	60	5.2	Watanabe, 1959a.
Calothrix brevissima	100	60	3.4	

* Эта цифра получена из расчетов автора, что *A. cylindrica* дает ежедневный прирост 2 г сухого веса на 1 л среды и что сухое вещество содержит 7% азота.

колебания азотфиксирующей способности, связанные с двумя явлениями: 1) с зависимостью азотфиксации от условий культивирования и 2) с существованием физиологических рас в пределах вида, вследствие чего штаммы одного и того же вида, взятые из разных местообитаний, показывают разную активность (Venkataraman, 1961); правда, Форг (Fogg, 1956a) считает маловероятным существование неазотфиксирующих штаммов в пределах азотфиксирующего вида.

В связи с тем что фиксация азота у синезеленых, как и у других азотфиксаторов, идет параллельно росту (Fogg, 1956a), нелегко разграничить условия среды, действующие на рост, и факторы, оказывающие специфическое влияние на азотфиксацию. Поэтому ниже рассматриваются основные условия роста и азотфиксации.

Свет. Остается неясной возможность азотфиксации в темноте. Выше были упомянуты *Anabaena cycadeae* и эллисоновский штамм *Nostoc muscorum*, способные жить гетеротрофно и фиксировать азот в темноте, хотя и значительно медленнее, чем на свету. Большинство же изученных азотфиксирующих видов, являясь облигатными фототрофами, усваивает элементарный азот только на свету (Herisset, 1946; Fogg a. Than-Tun, 1958). Оптимальная интенсивность света для ассимиляции азота установлена для *Anabaena cylindrica* — 5500 метро-свечей (Fogg a. Than-Tun, 1960); по данным Аллен и Арнона (Allen a. Arnon, 1955a), рост *A. cylindrica* ускоряется с повышением интенсивности освещения по крайней мере до 16000 лк, причем при такой интенсивности рост был одинаковым как при круглосуточном, так и при 13-часовом освещении. Для *Nostoc muscorum* 12-часовое освещение оказалось лучше, чем непрерывное (Allison a. oth., 1937). Даже в бесклеточных препаратах водорослей азотфиксация на свету несколько выше, чем в темноте (Schneider a. oth., 1960).

Температура. Известна выносливость синезеленых к высоким температурам. В опытах Аллен (Allen, 1958) 40 различных культур хорошо росли при 35° С и продолжали нормально развиваться при 40°. Оптимальной температурой для ассимиляции азота у *Anabaena cylindrica* (при оптимальном освещении) оказалась 30°; при этой температуре отношение С : N составило 10, тогда как при 15 и 35° оно расширялось до 40 (Fogg a. Than-Tun, 1960). В бесклеточных препаратах интенсивная азотфиксация отмечена тоже при 28—30° (Schneider a. oth., 1960).

Концентрация углекислоты и азота. Температура, оказывая влияние на различные физиологические процессы, определяет, в частности, оптимальные концентрации углекислоты и азота. Так, для *A. cylindrica* при наилучшем освещении оптимальной концентрацией CO_2 при 15° была 0.1%, при 20° и выше — 0.25%; ассимиляция азота лимитировалась при 0.03% и тормозилась при 0.5% и более высоком содержании CO_2 (Fogg a. Than-Tun, 1960). Указан, однако, и более высокий оптимум содержания CO_2 для *Nostoc muscorum* — до 1% (Allison a. oth., 1937). Де и Сулейман (De a. Sulaiman, 1950) показали, что фиксация азота значительно возрастает в присутствии растений риса (виды водорослей не указаны), и объяснили это улучшенным снабжением углекислотой за счет дыхания корней риса; в почвенной смеси, которая снабжалась воздухом с 2% CO_2, фиксация была такой же высокой, как в культурах с рисом.

Необходим достаточный доступ воздуха для свободного проникновения азота в клетки водорослей, что достигается в культурах встряхиванием сосудов или выращиванием в тонком слое жидкости (Allen, 1958).

Полумаксимальный темп фиксации имеет место у синезеленых при парциальном давлении азота в 0.02 атм. — цифра того же порядка, что у *Azotobacter* и *Trifolium pratense* (Fogg, 1947).

Для азотфиксации в бесклеточных препаратах синезеленых анаэробные условия были так же благоприятны, как и аэробные (Schneider a. oth., 1960).

Соединения азота. Большой интерес представляет вопрос о зависимости азотфиксации от наличия связанного азота в среде. Предполагалось, что в присутствии легко доступного азота подавляется или совсем не происходит усвоение молекулярного азота (Fogg, 1947, 1953); присутствие нитратов считалось токсичным (De, 1939; Herisset, 1946). Однако в опытах Аллен (Allen, 1958) *Anabaena cylindrica* фиксировала азот при довольно высокой концентрации нитратов, хотя не фиксировала в присутствии аммония и мочевины (подобно *Azotobacter* и *Clostridium*). *Cylindrospemum sphaerica* фиксировал одинаковое количество азота как в безазотистой среде, так и в среде с нитратами (Venkataraman a. oth., 1959). Тем не менее иногда нитратный азот ухудшает развитие азотфиксирующих *Cyanophyta*. Причину этих расхождений надо искать, по-видимому, как в физиологических особенностях изучаемых видов, так и в сочетании факторов среды. Де (De, 1939) отмечает, например, что азотфиксация в присутствии нитратов улучшалась, если в среду добавляли небольшое количество почвенной вытяжки.

Минеральное питание. Специфическое значение для азотфиксации имеет снабжение некоторыми элементами. Бортельс (Bortels, 1940) установил необходимость молибдена для 7 видов синезеленых, для *Azotobacter* и *Clostridium* при их росте на безазотистой среде. Вольфе (Wolfe, 1954) уточнил, что относительно высокие концентрации молибдена нужны для *Anabaena cylindrica* при росте на нитратах (оптимум 0.1 мг/л) и особенно при росте на элементарном азоте (оптимум более 0.2 мг/л).

Был сделан вывод об участии молибдена в синтезе восстановленных соединений и, в частности, в фиксации азота. Аллен (1958) показала, что *A. cylindrica* при росте на нитратном или молекулярном азоте требует в 100 раз больше молибдена, чем *Scenedesmus* при росте на нитратах; но если для *Scenedesmus* при питании азотном в форме аммония или мочевины молибден не нужен, то для синезеленых этот вопрос неясен (Fogg, 1956a).

Необходимыми для интенсивного роста и азотфиксации синезеленых считаются сравнительно высокие количества кальция, натрия (Allen a. Arnon, 1955b; Venkataraman, 1961) и фосфора (De a. Mandal, 1956).

Несмотря на способность переносить довольно высокие концентрации солей (например, 1.5% NaCl), азотфиксирующие синезеленые не могли расти в морской воде, и до сих пор не обнаружено ни одной морской азотфиксирующей водоросли (Allen, 1958).

Значение pH для азотфиксирующих синезеленых обсуждалось еще в работе Эллисона и др. (Allison a. oth., 1937), когда для *Nostoc muscorum* были найдены пределы роста — pH 5.7—9 с оптимумом при pH 7—8.5; быстрое снижение роста наблюдалось при pH ниже 6.5. Приуроченность большинства синезеленых к нейтральным или щелочным условиям хорошо известна. Однако, по данным Фогга (Fogg, 1956), ион водорода не оказывает специфического влияния на фиксацию азота, как это было показано и для *Azotobacter*, а неодинаковое отношение к pH может зависеть от различного соотношения ионов в среде.

Определялось влияние различных почвенных бактерий на рост азотфиксирующих водорослей (Drewes, 1928; Fritsch a. De, 1938; De, 1939); фиксация и рост в присутствии бактерий были такими же, как в чистых культурах. В последнее время Бунт (Bunt, 1961) обнаружил, что бактерия *Caulobacter*, обитающая в слизи синезеленых, стимулирует азотфиксацию: если в чистой культуре *Nostoc* было накоплено 9.64 мг азота, то в совместной культуре *Nostoc* и *Caulobacter* азотфиксация составила 17.43 мг; *Caulobacter* в чистой культуре не способен фиксировать азот. При сравнении чистых культур со смешанными культурами водорослей первые давали больший прирост азота (Cameron a. Fuller, 1960). Не установлено потребности в органических факторах роста (Fogg, 1956).

Механизм и продукты азотфиксации

Комплекс условий, необходимых для фиксации азота синезелеными, показывает, что физиология азотфиксации у *Cyanophyta* такова же, как и у других азотфиксаторов (Fogg, 1953). Энзимная система, изученная пока только на примере *Nostoc muscorum*, оказалась такой же, как у *Azotobacter* и *Rhizobium*; нитрогеназа *Nostoc* также специфически ингибируется окисью углерода и водородом (Burris a. Wilson, 1946). Правда, изученные синезеленые (*Nostoc muscorum*, *Cylindrospermum sphaerica* и *Anabaena cylindrica*) не показывают корреляции между гидрогеназной активностью и азотфиксацией, какую можно видеть у *Azotobacter* и фотосинтезирующих бактерий (Fogg, 1956).

Общность механизма азотфиксации у водорослей и других микроорганизмов сделала синезеленых перспективными объектами для изучения энзиматической азотфиксации, хотя уровень ее у синезеленых ниже, чем у анаэробов (Schneider a. oth., 1960). Вместе с тем сочетание в одном организме азотфиксации и фотосинтеза вызывает особый интерес к этим организмам.

Изучение соотношения фотосинтеза и азотфиксации было предпринято Фоггом и Тан-Туном (Fogg a. Than-Tun, 1958, 1960). Хотя, как упомина-

лось выше, фотосинтез у азотфиксирующих растений не имеет каких-либо особенностей, — эти два процесса тесно связаны, когда протекают в одной клетке, и не случайно на свету азотфиксация идет интенсивнее (Fogg, 1956). Предполагается, что водородные доноры, необходимые для восстановления молекулярного азота и образующиеся у многих организмов независимо от света, здесь связаны с фотохимическими реакциями, так же как происходят от фотосинтеза энергия и углеродные скелеты, используемые в фиксации азота. Такая фотохимическая редукция подтверждена для облигатного фототрофа *Anabaena cylindrica*: водородные доноры, образуемые при фотолизе воды, оказались вполне пригодными для восстановления азота, хотя предполагается, что в процесс вовлечены и промежуточные переносчики водорода (Fogg a. Than-Tun, 1958).

Таблица 2

Аминокислоты, обнаруженные у азотфиксирующих *Cyanophyta*

Аминокислота	Содержание общего азота (%)	Присутствие аминокислот	
	Nostoc muscorum (Williams a. Burris, 1952)	*Anabaena cylindrica* (Fogg, 1952)	*Calothrix brevissima* (Watanabe a. oth., 1951)
Аланин	8.42	+	+
Аспарагиновая кислота	7.94	+	+
Глютаминовая кислота	5.97	+	
Глицин	5.05	+	
Изолейцин	2.76		
Лейцин	4.15	+	
Метионин	0.4		
Фениламин	1.94		
Пролин	2.88		
Серин	2.62	+	
Треонин	4.56	+	
Тирозин	0.81	+	
Валин	3.74	+	

Соотношение фотосинтеза и азотфиксации у *A. cylindrica* определялось по влиянию интенсивности света и концентрации CO_2 и азота на ассимиляцию углерода и азота (Fogg a. Than-Tun, 1960). Выяснилось, что, с одной стороны, ассимиляция азота зависела от концентрации CO_2 в газовой смеси и значение Q_{10} ассимиляции азота составляло 1.7 при 0.06% CO_2 и 4.0 при 0.5% CO_2. С другой стороны, скорость ассимиляции углерода удваивалась при увеличении содержания азота в смеси с 2 до 50%. Тесная зависимость ассимиляции азота от парциального давления CO_2 и ассимиляции углерода от парциального давления азота указывает на взаимосвязь указанных процессов. Можно предполагать, что азотфиксация водорослей связана с фотохимическими процессами более тесно, чем с дыханием, поскольку изменения интенсивности света оказывали относительно небольшое влияние на соотношение количеств ассимилированного углерода и азота. Однако изменения температуры более влияют на фиксацию азота, чем на фотосинтез (Fogg a. Than-Tun, 1960). Были и такие случаи, когда не удалось установить зависимость между количеством кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и азотфиксацией (De a. Mandal, 1956).

Путь азота в азотфиксации был исследован у *Nostoc muscorum* применением N^{15}. Наивысшая концентрация N^{15} была найдена в глютаминовой кислоте и в аммонии (Magee a. Burris, 1954). Свободный аммоний, выделяемый из реакционной смеси, содержал до 52 атом-процентов N^{15} (Schneider a. oth., 1960). Это подтверждает аммонийную гипотезу азотфиксации, высказанную С. Н. Виноградским. Основным углеродным соединением, вовлекаемым в метаболизм аммония, является, по Фоггу (Fogg, 1956), α-кетоглутаровая кислота.

Значительные количества фиксированного азота освобождаются в виде внеклеточных выделений. Это явление, многократно наблюдаемое у разных синезеленых, было подробно изучено у *Anabaena cylindrica* (Fogg, 1952). Общее количество внеклеточных веществ в молодой культуре *A. cylindrica* достигает 50% фиксированного азота, но сильно изменяется в зависимости от условий культивирования и возраста культуры. Меняется и состав освобождаемых веществ. В молодой культуре *A. cylindrica* большая часть внеклеточных выделений находится в органической форме, в старых культурах присутствуют небольшие количества аммония. Основными внеклеточными веществами оказались воднорастворимые полипептиды (Fogg, 1952), это отмечает и De (De, 1939) для *A. variabilis*. Освобождение внеклеточных полипептидов не связано с автолизом и происходит неизменно в сочетании с ростом в здоровой культуре (Fogg, 1956). Иногда внеклеточные выделения незначительны; например, в фильтрате *Nostoc muscorum* они составили только 1% общего азота (Magee a. Burris, 1954); такие случаи, по мнению Фогга (Fogg, 1956), могут быть обязаны лучшему снабжению микроэлементами.

Ввиду нестойкости полипептидов против гидролиза в старых культурах до 80% азота представлено аминокислотами (Fogg, 1952). Правда, Ватанабе (Watanabe a. oth., 1951) и в молодой культуре *Calothrix brevissima* нашел заметные количества аминокислот и не обнаружил полипептидов.

По составу аминокислот азотфиксирующие синезеленые не отличаются от других растений (табл. 2).

Распространение азотфиксирующих *Cyanophyta*

Виды синезеленых, способные к азотфиксации (см. список на стр. 162), широко распространены и часто обильны в трех местообитаниях: 1) в почвах, 2) на рисовых полях, представляющих своеобразный искусственный биоценоз, и 3) в пресноводных водоемах. Были попытки сравнить распространение и роль синезеленых-азотфиксаторов в разных географических районах. Так, Ватанабе (Watanabe, 1959), исследовавший 851 образец почв из Южной и Западной Азии и выделивший 33 вида азотфиксаторов, нашел, что на юге они встречаются чаще, чем на севере. Неоднократно повторяется в различных сводках (Fogg, 1956, и др.) вывод, полученный Стоксом (Stokes, 1940) о незначительной роли синезеленых как азотфиксаторов в почвах умеренного пояса. Однако этот вывод основан на единственном исследовании, когда при посеве 80 образцов почв лишь 35 из них дали рост синезеленых на безазотистых средах; количество особей синезеленых в этих почвах не определялось.

Исследования почв СССР позволяют говорить о повсеместном распространении азотфиксирующих видов синезеленых (Голлербах, 1936; Мейер, 1937; Мельникова, 1955; Попова, 1957; Кондратьева, 1958; Матвиенко, 1958; Кошелева и Новичкова, 1958; Штина, 1959, 1960; Штина и Большев, 1960, и др.). Всего в почвах СССР обнаружено 13 видов азотфиксаторов, причем большинство из них встречается во всех почвенных зонах, от тундры до пустыни, но приурочено к определенным местообитаниям, в частности к окультуренным почвам. Такими космополитами являются *Amorphonostoc paludosum*, *A. punctiforme*, *Stratonostoc Linckia* f. *muscorum*, *S. commune*, *Anabaena cylindrica*, *A. variabilis*, *Cylinrosperum licheniforme*, *C. majus*, *Tolypothrix tenuis*, реже встречаются *Stratonostoc Linckia* f. *spongiaeforme*, *Scytonema hofmannii*, *Calothrix brevissima* и *C. parietina*. В некоторых почвах азотфиксаторы развиваются в значительных количествах, выражаемых десятками тысяч клеток в 1 г почвы. Многие из пере-

численных почвенных видов встречаются и в водоемах, хотя не являются здесь массовыми. 3 вида, отмеченные как азотфиксаторы — *Anabaena Lemmermanii*, *A. Scheremetjevi* и *A. spiroides*, являются обычными возбудителями «цветения» воды. Правда, Фогг (Fogg, 1956) подчеркивает, что 2 вида, наиболее часто вызывающие «цветение» — *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, оказались неспособными к азотфиксации.

Азотфиксирующие синезеленые, в частности виды *Nostoc* и *Anabaena*, нередко встречаются в симбиозе с другими растениями: 1) с грибами во многих лишайниках, например в *Collema tenax* (Henriksson, 1951), *C. granosum*, *Leptogium lichenoides* (Bond a. Scott, 1955), *Peltigera praetactata* (Scott, 1956); 2) эндофитно в полостях у печеночников (Lhotsky, 1946; Bond a. Scott, 1955), папоротников и саговников (Winter, 1935; Allison a. oth., 1937; Bortels, 1940; Douin, 1953). Особо интересным случаем симбиоза является нахождение *Nostoc punctiforme* в клубеньках *Trifolium alexandrinum* (Bhaskaran a. Venkataraman, 1958). Ряд работ посвящен симбиозу папоротников *Azolla pinnata* и *A. caroliana* с азотфиксирующей водорослью *Anabaena azolla*; благодаря быстрому накоплению азота *A. azolla* используется в качестве зеленого удобрения рисовых полей (Bortels, 1940; Зыонг Хонг Хиен, 1957; Ли Ван-си, 1960). Некоторые физиологические аспекты симбиозов, включающих азотфиксирующие синезеленые, рассмотрены Фоггом (Fogg, 1956).

Значение азотфиксирующих *Cyanophyta* в природе

В природных условиях трудно разграничить азотфиксирующую активность самих синезеленых водорослей и деятельность сопутствующих им азотособирающих и олигонитрофильных бактерий, которые, как известно, обильно заселяют слизистые влагалища и колониальную слизь синезеленых (Jones, 1930; Красильников, 1956, и др.). Поэтому во многих случаях накопление азота обязано деятельности всего азотфиксирующего комплекса, основу которого составляют синезеленые водоросли; роль таких комплексов хорошо показана Б. А. Келлером (1948) и Н. А. Красильниковым (1956). В тех случаях, когда имеет место массовое развитие азотфиксирующих видов синезеленых, можно условно говорить о значении именно водорослей, хотя масштабы азотфиксации в природных условиях известны очень приблизительно.

Наиболее подробно изучено накопление азота водорослями на рисовых полях (табл. 3).

Полученные цифры очень разноречивы, что объясняется, очевидно, и разной степенью развития водорослей, и очень различными методами учета: в одних случаях определяется методом Кьельдаля прибавка азота в почве вегетационных сосудов (Watanabe a. oth., 1951; Nishigaki a. Shioiri, 1959, и др.), в других проводится анализ газов в почвенной атмосфере (De a. Mandal, 1956), в третьих определяется накопление азота в корочках синезеленых водорослей (Келлер, 1948; Cameron a. Fuller, 1960); наконец, иногда расчеты основаны на экстраполяции данных, полученных в водных культурах (Allen, 1956, 1958). Кроме того, одни исследователи вносили в почву определенную культуру азотфиксирующих синезеленых, другие же создавали условия для развития автохтонной альгофлоры испытуемой почвы. Поэтому приведенные в табл. 3 цифры не поддаются сопоставлению, но убедительно доказывают накопление азота в результате жизнедеятельности синезеленых водорослей.

Можно отметить следующие случаи, когда синезеленые, прямо или косвенно, имеют важное значение в накоплении азота.

Таблица 3

Накопление азота синезелеными водорослями в почве

Вид	Длительность опыта	Количество накопленного азота	Литературный источник
Не указан.	1 год.	70 кг/га.	Willis a. Green, 1948.
	1 год.	14.5 кг/га.	Prasad, 1949.
	5 лет.	30—220 мг на сосуд.	De a. Sulaiman, 1950.
Tolypothrix tenuis.	1 год.	22.4 кг/га.	Watanabe and oth., 1951.
Calothrix brevissima.	—	15 мг на сосуд.	Nishigaki, 1951 (цит. по: Мицуи, 1960).
Не указан.	6 недель.	15—79 кг/га.	De a. Mandal, 1956.
Nostoc sp.	1 год.	22 кг/га.	Piacco, 1956.
Anabaena cylindrica.	1 месяц.	53 кг/га.	Allen, 1956.
A. azollae.	1 месяц.	120—140 кг/га.	Зыонг Хонг Хиен, 1957.
Не указан (на свету).	15 дней.	40 мг на 100 г почвы.	
Не указан (в темноте).	15 дней.	10 мг на 100 г почвы.	Nishigaki a. Shioiri, 1959.
Корочки синезеленых.	1 год.	21—205 кг/га.	Келлер, 1948.
	4 недели.	От 0.08—0.09 до 0.12—0.14% (содержания азота).	Cameron a. Fuller, 1960.
Nostoc commune.	1 год.	30—38% (прибавки азота).	Singh, 1950.

1. На начальных этапах почвообразования, например на выветривающихся скальных породах; в крайних условиях существования азотфиксирующие синезеленые, автотрофные как по углеродному, так и по азотному питанию, являются пионерами растительности, предшествуя поселению гетеротрофных организмов (Еленкин, 1936). Синезеленые образуют первую ступень в смене растительности на некоторых эродированных почвах (Fogg, 1947). При биологическом освоении голых субстратов тундры большая роль в накоплении азота принадлежит *Stratonostoc commune* (Тихомиров, 1957).

2. Во многих почвах аридной зоны как целинных, так и окультуренных, существенным источником азота являются водорослевые корочки, включающие азотфиксирующие синезеленые и их симбионты бактерии (Келлер, 1948; Shields, 1957; Cameron a. Fuller, 1960; Fuller a. oth., 1960).

3. На рисовых полях азотфиксирующие водоросли признаны главными агентами поддержания почвенного плодородия (De, 1939; Singh, 1942; Watanabe a. oth., 1951; Venkataraman, 1961a, и др.).

4. В некоторых тропических почвах восстановление азота считается альгологическим процессом (Dutta a. Venkataraman, 1958; Mitra, 1961).

Для почв умеренной зоны пока нет конкретных данных об азотфиксирующей деятельности водорослей. Известны случаи, когда живая масса азотфиксирующих синезеленых очень велика: например, на дерново-карбонатных почвах разрастания *Stratonostoc commune* дают до 15 т/га (Штина, 1932б). Очевидно, эти массы вносят известный вклад в азотный баланс почвы. Однако во многих почвах умеренной зоны главное значение имеют водоросли, населяющие толщу почвы: виды *Amorphonostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*, роль которых в накоплении азота пока не изучена.

Точно так же мало исследовано участие синезеленых в круговороте азота в водоемах, хотя в общих чертах их роль в этом процессе не вызывает сомнения.

Использование азотфиксирующих синезеленых водорослей

Положительное влияние синезеленых азотфиксаторов на плодородие почвы обусловило разработку мероприятий по сельскохозяйственному использованию водорослей. Пока эти мероприятия ограничены только зоной рисовых полей и идут в двух направлениях: 1) внесение водорослей в почву в качестве удобрения и 2) стимуляция роста и азотфиксирующей деятельности автохтонной флоры синезеленых.

Инокуляция почвы водорослями, выращенными вне ее, получила название «альгализация» — термин введен Венкатараманом (Venkataraman, 1961a) аналогично термину «бактеризация». Опыты инокуляции почвы азотфиксирующими синезелеными, начатые Ватанабе (Watanabe a. oth., 1951), показали, что водоросли улучшают рост растений риса. Показательным является вегетационный опыт Аллен (Allen, 1958), в котором единственным источником азота для риса была *Anabaena cylindrica*: за время роста с 23 VII по 21 X растения в сосудах с безазотистой средой дали сухую массу 0.19 г на растение с содержанием азота 0.53 мг; в таких же сосудах, инокулированных *A. cylindrica*, средний сухой вес растения составил 2 г с содержанием азота 12.59 мг. Автор отмечает при этом, что в полевых условиях азот, фиксированный водорослями, доступен и культурам следующего года. Действительно, итоги полевых опытов Ватанабе, приведенные в табл. 4, показывают прогрессивную прибавку урожая при ежегодной инокуляции *Tolypothrix tenuis*. То же наблюдали в вегетационном опыте Де и Сулейман (De a. Sulaiman, 1950): в сосудах с водорослями урожай риса на четвертый и пятый годы опыта был не только выше, чем в отсутствии водорослей, но и значительно выше, чем в первый.

Таблица 4

Влияние синезеленых водорослей на урожай риса (в полевых и вегетационных опытах)

Вид	Условия опыта	Прибавка урожая (%)	Литературный источник
	Полевой опыт.	15—25	Watanabe a. oth., 1951, 1959.
Tolypothrix tenuis.	Полевой опыт:		
	1-й год.	4.6	Watanabe, 1956.
	2-й год.	11.2	
	3-й год.	14.6	
	4-й год.	19.6	
	5-й год.	22.9	
Не указан.	Полевой опыт.	10.2—12.2	Хосода, Такада, 1957.
Anabaena azotica.	» »	24.08	Ley Shang-hao a. oth., 1959b.
A. azotica f. *alpina.*	» »	17.8	
A. variabilis.	Вегетационный опыт.	18.7	
Tolypothrix tenuis.	Полевой опыт.	10	Кониси (цит. по: Мицуи, 1960).

Хотя данные табл. 4 показывают далеко не одинаковый эффект от удобрения водорослями рисовых полей, первые результаты оказались обнадеживающими. Поэтому в Японии, Китае, Индии развертываются массовые полевые испытания альгализации. Разработаны методы выращивания чистых культур синезеленых-азотфиксаторов (*Tolypothrix tenuis*, *Anabaena azotica* и др.), методы сохранения жизнеспособности водорослей и способы

внесения их в почву (Tamiya, 1957; Watanabe, 1959a, 1959b; Ley Shanghao a. oth., 1959b; Tseng Chi-mien a. oth., 1959). На 1 га вносится 2—11 кг водорослей из расчета на их сухой вес.

Эффект альгализации зависит от удобрения и повышается при одновременном внесении фосфорных удобрений и извести; в опытах Кониси (цит. по: Мицуи, 1960) влияние *Tolypothrix tenuis* в варианте без извести было очень незначительным. Есть данные, что известкование настолько улучшает рост синезеленых, что повышает урожай даже в тех случаях, когда не требуется изменения почвенной кислотности (Harada, 1954, цит. по: Venkataraman, 1961a).

Однако условия, необходимые для успешного использования «синезеленого удобрения», пока недостаточно выяснены. Поэтому наряду с положительными результатами альгализации бывают и отрицательные. Мицуи (1960), давая обзор опытов использования водорослей, заключает: «Я не могу пока решить, экономически выгодна инокуляция или нет».

Второй путь использования синезеленых водорослей — стимуляция их развития в почвах. Примером является прием, примененный Сингом (Singh, 1950) для улучшения щелочных почв (Usar) в Индии: на улучшаемой почве была задержана вода, что способствовало появлению пленки водорослей с преобладанием *Stratonostoc commune*; водоросли снизили pH с 9.5 до 7.6, улучшили водный режим, повысили содержание азота и органического вещества.

Для условий нашей страны неоднократно высказывались предположения о возможности поддерживать и стимулировать рост синезеленых водорослей в почвах для накопления азота (Келлер, 1948; Одинцова, 1953; Ничипорович, 1955). Что же касается экспериментальных данных, то пока можно привести лишь предварительные данные о наших вегетационных опытах (Штина, 1956, 1962а, 1962б), показавшие, что при внесении в почву *Amorphonostoc punctiforme* или *Stratonostoc Linckia* урожай зерна повышается на 13—20%.

В связи с использованием синезеленых встает вопрос о степени пригодности фиксированного водорослями азота в качестве источника азота для сельскохозяйственных растений. Упомянутые выше опыты (Watanabe a. oth., 1951, Allen, 1956, и др.) доказали, что азот водорослей может быть использован растениями. Однако лучше усваиваются не внеклеточные выделения свежих водорослей, а продукты разрушенных клеток. Фуллер с сотрудниками (Fuller a. oth., 1960) при выращивании проростков ячменя на разных источниках азота нашел следующее количество азота в растениях: контроль — 1.9%, в присутствии свежего *Nostoc* — 2.07%, с мацерированным *Nostoc* — 2.14%, с автоклавированным *Nostoc* — 2.6%. Поэтому в природных условиях усвоение азота водорослей связано с разрушительной деятельностью бактерий. Есть данные (Watanabe a. Kiyohara, 1960), что около 40% азота водорослей превращается в аммоний в течение 10 дней.

Как видно из обзора, в СССР пока нет планомерных исследований проблемы азотфиксации у синезеленых водорослей. Одной из важных задач альгологии является выявление и исследование азотфиксирующих видов *Cyanophyta*.

ЛИТЕРАТУРА

Бурис Р. (R. H. Burris) 1961. К вопросу об эволюции биологической фиксации азота. Тр. V Междунар. биохим. конгр., Симпозиум III, М.

Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почвы. М.

Голлербах М. М. 1936. К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, 3.

Голлербах М. М., Е. К. Косинская и В. И. Полянский. 1953. Определитель пресноводных водорослей СССР. 2. Синезеленые водоросли. М.
Голлербах М. М. и Э. Г. Кукк. 1962. Положение синезеленых водорослей в системе растений и их филогенетические связи, М.
Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6.
Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.
Елепкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л.
Зыонг Хонг Хиен. 1957. Использование азоллы для удобрений посевов риса в ДРВ. Докл. совещ. по вопрос. удобр., М.
Имшенецкий А. А. 1962. Эволюция биологической фиксации азота. Тр. V Междунар. биохим. конгр., Симпозиум III, М.
Келлер Б. А. 1948. Основы эволюции растений. М.
Кондратьева Н. В. 1958. К изучению размещения синезеленых водорослей в почвах в зависимости от агротехнических приемов. Укр. бот. журн., XV, 4.
Кошелева И. Т. и Л. Н. Новичкова. 1958. О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре. Бот. журн., 43, 10.
Красильников Н. А., 1956. Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. Усп. совр. биол., 41, 2.
Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.
Ли Ван-си. 1960. Исследование азотфиксирующей способности азоллы. Сельск. хоз. за рубежом, 2.
Матвиенко А. М. 1958. Почвенные водоросли окрестностей Харькова. Бот. журн. 43, 8.
Мейер К. И. 1937. Водоросли болотных почв долины реки Яхромы. Тр. Бот. сада Московск. унив., 1.
Мельникова В. В. 1955. О флоре сероземных почв Южного Таджикистана. Изв. АН Тадж. ССР, отд. ест. наук, 9.
Мицуи С. 1960. Минеральное питание риса, удобрение и мелиорация рисовых полей. М.
Музафаров А. М. 1953. Значение синезеленых водорослей в фиксации азота воздуха. Тр. Инст. бот. АН Узб. ССР, 2.
Ничипорович А. А. 1955. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М.
Одинцова С. В. 1953. Роль синезеленых водорослей в создании плодородия почвы. В сб.: Роль микроорганизмов в питании растений, М.
Попова Т. Г. 1957. Почвенные водоросли осваиваемых старопорошаемых земель Западной Сибири. Тр. Биол. инст. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 3.
Прянишников Д. Н. 1945. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.—Л.
Работнова И. Л. 1946. Новые данные по азотусвоению у микроорганизмов. Усп. совр. биол., 21, 3.
Тихомиров Б. А. 1957. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики. Бот. журн., 42, 11.
Турчин Ф. В., М. А. Гуминская и Е. Г. Плышевская. 1955. Исследование азотного обмена растений с применением азота N^{15} Физиол. раст., 2, 1.
Хосода, Такада. 1955. Влияние азотфиксирующей синезеленой водоросли *Tolypothrix tenuis* на рост растений риса. (На японском языке). Цит. по: РЖ Биология, 1, 1059, 1957.
Штина Э. А. 1956. О взаимодействии почвенных водорослей с высшими растениями. Вестн. Моск. унив., 6.
Штина Э. А. 1959. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, 12.
Штина Э. А. 1960. Зональность в распространении сообществ почвенных водорослей. Докл. сов. почвоведов к VII Междунар. конр. в США, М.
Штина Э. А. 1962а. Почвенные водоросли, пригодные для культивирования. Сб. докл. совещ. по культив. водорослей, Л.
Штина Э. А. 1962б. Опыт культивирования водорослей для удобрительных целей. Сб. докл. совещ. по культив. водорослей, Л.
Штина Э. А. и Н. Н. Болышев. 1960. Водоросли солонцов. Бот. журн., 45, 11.
Allen M. B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. Arch. Mikrobiol., 17, 1.
Allen M. B. 1956. Photosynthetic nitrogen fixation by blue-green algae. Scient. Monthly, 83, 2.
Allen M. B. 1958. Photosynthetic nitrogen fixation by blue-green algae. Trans. Intern. Conf. Solar Energy-Scient. Basis, 4.

Allen M. B. and Arnon D. J. 1955a. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. I. Growth and nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. Plant. Physiol., 30.

Allen M. B. and Arnon D. J. 1955b. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. II. Sodium requirement of *Anabaena cylindrica*. Physiol. Plant., 8, 3.

Allison F. E., S. R. Hoover and H. J. Morris. 1937. Physiological studies with nitrogen-fixing *Nostoc muscorum*. Bot. Gaz., 98, 3.

Allison F. E. and H. J. Morris. 1930. Nitrogen fixation by blue-green algae. Science, 71.

Beijerinck M. W. 1901. Ueber oligonitrophile Mikroben. Zentralbl. Bakteriol., 7.

Bhaskaran S. and G. S. Venkataraman. 1958. Occurence of a blue-green alga in the nodules *Trifolium alexandrinum*. Nature, 181, 4604.

Bond G. and G. D. Scott. 1955. An examination of some symbiotic system for fixation of nitrogen. Ann. Bot., 19, 73.

Bortels H. 1940. Ueber die Bedeutung des Molybdaens für stickstoffbindende Nostocaceen. Arch. Mikrobiol., 11.

Bunt J. S. 1961. Blue-green algae. Growth. Nature, 192, 4809.

Burris R. H., F. J. Eppling, H. B. Wahlin and P. W. Wilson. 1942. Studies of biological nitrogen fixation with isotopic nitrogen. Proc. Soil. Sci. Soc., Amer., 7.

Burris R. H., F. J. Eppling, H. B. Wahlin and P. W. Wilson. 1943. Detection of nitrogen fixation with isotopic nitrogen. Journ. Biol. Chem., 148, 2.

Burris R. H. and P. W. Wilson. 1946. Characteristics of the nitrogen fixing enzyme system in *Nostoc muscorum*. Bot. Gaz., 108, 2.

Cameron R. E. and W. H. Fuller. 1960. Nitrogen fixation by some algae in Arizona soils. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 24, 5.

De P. K. 1939. The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice-fields. Proc. Roy. Soc. (London), B, 127.

De P. K. and L. N. Mandal. 1956. Fixation of nitrogen by algae in rice soils. Soil Sci., 81, 6.

De P. K. and M. Sulaiman. 1950. Fixation of nitrogen in rice soils by algae as influenced by crop, CO_2 and inorganic substances. Soil Sci., 70, 2.

Douin R. 1953. Sur la fixation de l'azote libre par les Myxophycée endophytes des Cycadacées. Comp. Rend. Acad. Sci., 236, 9.

Drewes K. 1928. Über die Assimilation der Luftstickstoff durch Blaualgen. Zentralbl. Bakt., 76.

Dutta N. and G. S. Venkataraman. 1958. An. exploratory study of the algae of some cultivated and uncultivated soils. Ind. Journ. Agron., 3, 2.

Eyster C. 1958. The microelement nutrition of *Nostoc muscorum*. Ohio Journ. Sci., 58, 1.

Fogg G. E. 1942. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. I. Nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. Journ. Exp. Biol., 19.

Fogg G. E. 1947. Nitrogen fixation by the blue-green algae. Endeavour, 6.

Fogg G. E. 1951. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. II. Nitrogen fixation by *Mastigocladus laminosus*. Cohn. Journ. Exp. Biol., 2, 4.

Fogg G. E. 1952. The production of extracellular nitrogenous substances by a blue-green alga. Proc. Roy. Soc. (London), 139.

Fogg G. E. 1953. The metabolism of algae. London.

Fogg G. E. 1956. Nitrogen fixation by photosynthetic organism. Ann. Rev. Plant. Physiol., 7.

Fogg G. E. and Than-Tun. 1958. Photochemical reduction of elementary nitrogen in the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Biochim. Biophys. Acta, 30.

Fogg G. E. and Than-Tun. 1960. Interrelations of photosynthesis and assimilation of elementary nitrogen in a blue-green alga. Proc. Roy. Soc. (London), B, 153.

Fogg G. E. and M. Wolfe. 1954. The nitrogen metabolism of the blue-green algae (*Myxophyceae*). Symp. Soc. Gen. Microbiol., 4.

Fott B. 1959. Algenkunde. Jena.

Frank B. 1889. Ueber den experimentallen Nachweis der Assimilation freien Stickstoff durch erdbewohnende Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 7.

Fritsch F. E. and P. K. De. 1938. Nitrogen fixation by blue-green algae. Nature, 142.

Fujiwara A. and M. Okutsu. 1958. Культуральное и физиологическое изучение азотфиксирующей синезеленой водоросли *Nostoc spongiaeforme* Ag. Journ. Sci. Soil a. Manure, Japan, 29. (На японском языке).

Fuller W. H., R. E. Cameron and N. Raica. 1960. Fixation of nitrogen in desert soils by algae. Trans. 7th Intern. Congr. Soil Sci., II, 3 Comm.

Heinze B. 1906. Über die Stickstoffassimilation durch niedere Organismen. Landw. Jahrb., 35.

Henriksson E. 1951. Nitrogen fixation by a bacteria-free, symbiotic *Nostoc* strain isolated from Collema. Physiol. Plant., IV.

Hérisset A. 1946. Fixation de l'azote par le *Nostoc commune* Vauch. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 222.

Hérisset A. 1952. Influence de la lumière sur la fixation biologique de l'azote par de *Nostoc commune*. Bull. Soc. Chimie Biol., 34, 5—6.

Jones J. 1930. An investigation into the bacterial associations of some *Cyanophyceae* with especial reference to their nitrogen supply. Ann. Bot., 44.

Kratz W. A. and J. Myers. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. Journ. Bot., 42, 3.

Ley Shang-hao, Veh Tsing-chuan, Liu Fu-jui, Wang Lih-mei and Ts'ui Shi-kiung. 1959a. The nitrogen fixation of some blue-green algae from Chinese rice-fields. Acta Hydrobiol. Sinica, 4.

Ley Shang-hao, Veh Tsing-chuan, Liu Fu-jui, Wang Lih-mei and Ts'ui Shi-kiung. 1959b. The effect of nitrogenfixing blue-green algae on the yields of rice plant. Acta Hydrobiol. Sinica, 4.

Lhotsky. S. 1946. The assimilation of free nitrogen in symbiotic *Cyanophyceae*. Studia bot. Ceskoslov., 7, 1.

Magee W. E., R. H. Burris. 1954. Fixation of N_2 and utilization of combined nitrogen by *Nostoc muscorum*. Amer. Journ. Bot., 41, 9.

Mitra A. K. 1961. Some aspects of fixation of elementary nitrogen by blue-green algae in the soils. Proc. Nat. Acad. Sci. India, A31, I.

Nishigaki S. and M. Shioiri. 1959. Nitrogen cycles in the rice fields soil. I. The effect of the blue-green algae on the nitrogen fixation of atmospheric nitrogen in the water-logged rice soils. Soil a. Plant Food, 5, 1.

Okuda A. and M. Yamaguchi. 1952. Algae and atmospheric nitrogen fixation in paddy soil. Mem. Res. Inst. Food. Sci., Kyoto Univ., 2.

Piacco R. 1956. Alghe in risaia. Riss, 5, 9.

Prasad S. 1949. Nitrogen recuperation by blue-green algae in soils of Bihar and their growth on different types. Journ. Proc. Inst. Chemists (India), 21, 4.

Schlösing Th. et E. Laurent. 1892. Recherches sur la fixation de l'azote libre par les plantes. Ann. Inst. Pasteur, 6, 2.

Schneider K. C., C. Bradbeer, R. N. Singh, Wang Li-Chuan, P. W. Wilson, R. H. Burris. 1960. Nitrogen fixation by cellfree preparations from microorganisms. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 46, 5.

Scott G. D. 1956. Further investigation of some lichens for fixation of nitrogen. New Phytologist, 55, 1.

Shields L. M. 1957. Algae and lichen floras in relation to nitrogen content of certain volcanic and arid range soils. Ecology, 38, 4.

Shields L. M., C. Mitchell, F. Drouet. 1957. Alga- and lichenstabilized surface crusts as soil nitrogen sources. Amer. Journ. Bot., 44, 6.

Singh R. N. 1942. The fixation of elementary nitrogen by some of commonest blue-green algae from the paddy fields soils of the United provinces and Bihar. Ind. Journ. Agric. Sci., 12.

Singh R. N. 1950. Reclamation of «Usar» lands in India through blue-green algae. Nature, 165, 4191.

Stokes J. L. 1940. The role of algae in the nitrogen cycle of the soil. Soil Sci., 49, 4.

Tamiya H. 1957. Mass culture of algae. Ann. Rev. Plant Physiol., 8.

Tseng Chi-mien, Yeh Tsing-chuan, Ley Shang-hao, Liu Fu-jui and Wang Lih-mei. 1959. A method for conservation of the nitrogen fixing blue-green algae for inoculation. Acta Hydrobiol. Sinica, 4.

Venkataraman G. S. 1961a. The role of blue-green algae in agriculture. Sci. a. Cult., 27, 1.

Venkataraman G. S. 1961b. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. II. Nitrogen fixation by *Cylindrospermum sphaerica* Prasad under various conditions. Proc. Nat. Acad. Sci. India, A31, I.

Venkataraman G. S., N. Dutta, K. V. Natarajan. 1959. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. I. Nitrogen fixation by *Cylindrospermum sphaerica* Pras. Journ. Ind. Bot. Soc., 38, 1.

Watanabe A. 1950. Studies on the fixation of atmospheric nitrogen by blue-green algae. Miscell. Rep. Res. Inst. Nat. Resource, 17—18.

Watanabe A. 1956. On the effect on the atmospheric nitrogenfixing blue-green algae on the yield of rice. Bot. Mag., Tokyo, 69.
Watanabe A. 1959a Distribution of nitrogen-fixing blue-green algae in varions areas of South and East Asia. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 5, 1—2.
Watanabe A. 1959b. On the mass culturing of a nitrogen-fixing blue-green alga *Tolypothrix tenuis*. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 5, 1—2.
Watanabe A. 1959c Some devices for preserving blue-green algae in viable state. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 5, 3.
Watanabe A., A. Hattori, J. Fujita, T. Kiyohara. 1959. Large scale culture of a blue-green alga *Tolypothrix tenuis*, utilizing hot spring and natural gas as heat and carbon dioxide sources. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 5, 1—2.
Watanabe A. and T. Kiyohara. 1960. Decomposition of blue-green algas as affected by the action of soil bacteria. Journ. Gen. Appl. Microbiol., 5, 4.
Watanabe A., S. Nichigaki and G. Konishi. 1951. Effect of nitrogen-fixing blue-green algae on the growth of rice plants. Nature, 168, 4278.
Williams A. P. and R. H. Burris. 1952. Nitrogen fixation by blue-green algae and their nitrogenous composition. Amer. Journ. Bot., 39, 5.
Willis W. H. and V. E. Green. 1948. Movement of nitrogen in flooded soils planted to rice. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 13.
Wilson P. W. and R. H. Burris. 1960. Fixation of nitrogen by cellfree extracts from microorganisms. Science, 131, 3409
Winter G. 1935. Über die Assimilation des Luftstickstoff durch endophytische Blaualgen. Beitr. Biol. Pfl., 23.
Wolfe M. 1954. The effect of molybdenum upon the nitrogen assimilation of *Anabaena cylindrica*. Ann. Bot., 18, 71.
Yeh Tsing-chuan, Wang Lih-mei, Liu Fu-jui, Ley Shang-hao, Tseng Chi-mien, Shih Yu-cheh, Ts'ui Shi-kiung and Li Wan-chou. 1959. Mass culture of nitrogenfixing blue-green algae. Acta Hydrobiol. Sinica, 4.

Кировский
сельскохозяйственный институт.

Г. П. СЕРЕНКОВ и М. В. ПАХОМОВА

К БИОХИМИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Синезеленые водоросли, представляющие довольно обширную группу низших растений, весьма своеобразную и очень интересную с разных точек зрения, в химическом отношении изучены очень слабо, пожалуй даже хуже, чем многие другие группы низших растений.

Наиболее полно у синезеленых водорослей исследованы пигменты, которым посвящено довольно большое количество исследований. Об изучении же у этих водорослей таких веществ, как углеводы, аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты и другие азотсодержащие соединения, в литературе имеются только весьма отрывочные данные.

В настоящем сообщении основное внимание уделено азотсодержащим веществам.

Аминокислотный состав белков некоторых видов синезеленых водорослей

Аминокислотный состав белков водорослей изучен у ряда форм синезеленых водорослей.

При рассмотрении табл. 1 обращает на себя внимание очень высокое содержание основных аминокислот, особенно у *Anabaena flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Такое же высокое содержание основных аминокислот у *Nostoc muscorum* отмечали Мэйджи и Баррис (Magee a. Burris,

* Синоним *Microcystis aeruginosa*, принятый в американской литературе. (*Прим. ред.*).

1954). Аргинина в этой водоросли содержалось 19.7%, лизина — 5.3% и гистидина — 2.6%. В белках синезеленых водорослей содержится также много аланина, аспарагиновой кислоты, глютаминовой кислоты, глицина и лейцинов. Более ранними исследованиями качественного и количественного состава аминокислот у водорослей являются работы Мазура и Кларка (Mazur a. Clarke, 1938, 1942). Данные этих авторов показали отсутствие у *Phormidium* таких важных аминокислот, как цистин и лизин. Лизин является «незаменимой» аминокислотой, а цистин в своем составе содержит сульфгидрильную группу, которая, как известно, принимает активное участие в окислительно-восстановительных процессах клетки. Авторы объясняют отсутствие лизина и цистина у *Phormidium* примитивностью организма.

Возможно, что отсутствие у *Phormidium* цистина и лизина объясняется очень малым содержанием этих аминокислот, не улавливаемых примененным авторами для их учета малочувствительным методом, так как, по данным ряда исследователей, другие водоросли, как правило, содержали эти аминокислоты.

Некоторые колебания концентраций отдельных аминокислот у близких видов синезеленых водорослей можно объяснить разным физиологическим состоянием клеток (Смирнов, 1959), связанным с условиями среды, а также возрастными различиями. Ворк и Дьюи (Work a. Dewey, 1953) обнаружили α-ε-диаминопимелиновую кислоту в 3 видах синезеленых водорослей: *Anabaena cylindrica*, *Oscillatoria* sp. и *Mastigocladus laminosum*; ранее эта кислота была известна только у бактерий. Нами (Серенков и Пахомова, 1960) были найдены у *Aphanizomenon* цитруллин, γ-аминомасляная кислота и 3 неидентифицированных пятна, расположенные в зоне основных аминокислот, одно из которых, возможно, принадлежит α-диаминопимелиновой кислоте. У *Mastigocladus laminosus* были обнаружены все обычные аминокислоты (Евреинова и др., 1961).

Из приведенного следует, что белки синезеленых водорослей представляют собой сложные высокомолекулярные вещества. В составе гидролизатов рассмотренных синезеленых водорослей найдены обычные аминокислоты, являющиеся составными частями белков высших растений и животных, и какие-то специфические азотистые соединения, природа которых не установлена (у *Aphanizomenon*).

Нуклеиновые кислоты синезеленых водорослей

Мокридж (Mockeridge, 1927) впервые сделал попытку выделить нуклеиновые кислоты из клеток синезеленой водоросли *Nostoc*, но получить препарат нуклеиновых кислот ему не удалось. Тогда он провел гидролиз клеток и сумел обнаружить продукты гидролиза нуклеиновых кислот (фосфорную кислоту, пентозы, гуанин, цитозин, урацил и аденин), но им не был обнаружен тимин, и тем самым ставилось под сомнение наличие ядерного вещества в клетке синезеленых водорослей.

Исследованиями последних лет было показано, что в клетках синезеленых водорослей можно различить центральную часть — центроплазму и окрашенную периферическую часть — хроматоплазму. Было также показано, что центроплазма является аналогом ядра. Хроматиновые элементы, входящие в центроплазму, содержат ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота). В центроплазме обнаружены также частицы, содержащие РНК (рибонуклеиновая кислота). Ядерная оболочка и ядрышки не обнаружены (Гусев, 1961).

РНК синезеленой водоросли *Nostoc muscorum* давала положительную реакцию с орцином, что указывало на присутствие пентозы (Biswas, 1956). Хроматографический анализ гидролизата РНК позволил обнаружить обычные 4 основания: гуанин, урацил, цитозин и аденин.

Из этой же водоросли Бисвасом был получен препарат ДНК, который давал положительную реакцию по Дише, указывавшую на присутствие дезоксипентозы. Хроматографический анализ гидролизата ДНК позволил обнаружить только 3 основания, соответствующие гуанину, аденину и цитозину. Тимин хроматографически Бисвасом не был обнаружен. У этой же синезеленой водоросли Мэйджи и Буррисом (Magee a. Burris, 1954) с помощью N^{15} было показано наличие тимина. Следовательно, Мокридж и Бисвас не смогли обнаружить тимин в *Nostoc muscorum*, так как последний присутствовал в данной водоросли в очень малых количествах.

Таким образом, в настоящее время известно, что нуклеиновые кислоты синезеленых водорослей в своем составе содержат как рибонуклеиновую, так и дезоксирибонуклеиновую кислоты.

Помимо обычных нуклеотидов, Бисвасом (Biswas, 1960a) был найден в РНК *Anacystis nidulans* новый нуклеотид — метилцитидин, сахарным компонентом которого была 2-О-метилрибоза.

Количественное содержание нуклеиновых кислот у различных синезеленых водорослей сильно колеблется. Высокое содержание ДНК и РНК наблюдается у *Anabaena flos-aquae*, очень низкое — у *Mastigocladus laminosus* (табл. 2).

Таблица 2

Количественное содержание нуклеиновых кислот у синезеленых водорослей (в % к сухому весу)

Вид	По Огуру и Розену			Сумма НК по Шнейдеру	РНК по сумме нуклеотидов	ДНК по сумме оснований	Литературный источник
	РНК	ДНК	РНК + ДНК				
Lyngbia aestuarii . .	0.78	0.95	1.73	1.55		—	Серенков, Владыченская, 1962.
Aphanizomenon flos-aquae	3.40	1.19	4.59	4.49	3.02	—	Серенков и Пахомова, 1960.
Anabaena flos-aquae	2.84	3.49	6.33	—	2.50		
Mastigocladus laminosus	—		—	—	0.23	0.05	Евреинова и др., 1963

Особый интерес представляет изучение нуклеотидного состава РНК и соотношения азотистых оснований в ДНК, так как эти данные позволяют рассматривать синезеленые водоросли в эволюционном аспекте.

Этому вопросу посвящен ряд исследований (Biswas, 1956, 1960a, 1960b; Low, 1958; Серенков и Пахомова, 1960; Евреинова и др., 1961; Серенков, Владыченская, 1962). Данные по соотношению оснований в ДНК приводятся в табл. 3, а по нуклеотидному составу РНК — в табл. 4.

Таблица 3

Соотношение азотистых оснований в ДНК синезеленых водорослей

Вид	Содержание оснований (молярные проценты)				Пурины, пиримидины	$\frac{Г+Ц}{А+Т}$	$\frac{Г+Т}{А+Ц}$	Литературный источник
	Г	А	Ц					
Lyngbia aestuarii . .	29.57	19.42	30.72	19.56	0.96	1.54	0.98	Серенков, Владыченская, 1962.
Amorphonostoc punctiforme	27.28	23.90	25.88	22.8	1.03	1.15	1.02	
Aphanizomenon flos-aquae	21.99	29.14	22.11	26.76	1.04	0.79	0.95	Серенков и Пахомова, 1960.
Anacystis nidulans	29.5	23.3	24.8	22.3	1.12	1.18	1.07	Biswas, 1960a.
Anabaena flos-aquae	25.17	24.80	25.57	24.46	0.99	1.03	0.98	—
Mastigocladus laminosus	26.0	25.4	24.6	24.0	1.07	1.02	1.02	Евреинова и др., 1961.

Примечание. Г — гуанин, А — аденин, Ц — цитозин, Т — тимин.

Таблица 4

Нуклеотидный состав РНК синезеленых водорослей

Вид	Содержание нуклеотидов (молярные проценты)				Пурины, пиримидины	$\frac{Г+Ц}{А+У}$	$\frac{Г+У}{А+Ц}$	Литературный источник
	Г	$А_м$	Ц	У				
Lyngbia aestuarii . .	27.91	25.66	25.01	21.45	1.15	1.12	0.97	Серенков, Владычен-ская, 1962.
Amorphonostoc punctiforme	23.44	30.19	20.23	26.14	1.16	0.78	0.98	
Aphanizomenon flos-aquae	30.54	26.17	22.8	20.39	1.31	1.14	1.04	Серенков и Пахомова, 1960.
Anacystis nidulans	36.0	25.0	20.0	19.0	1.56	1.27	1.22	Biswas, 1960a.
Mastigocladus laminosus	29.59	23.03	27.04	20.34	1.21	1.27	0.96	Евреинова и др., 1961.
Anabaena flos-aquae	29.29	27.95	22.24	20.52	1.33	1.06	0.99	Серенков и Пахомова, 1960.

Примечание. Г — гуаниловая кислота, А — адениловая кислота, Ц — цитидиловая кислота, У — уридиловая кислота.

Было установлено также (Chargaff, 1950; Белозерский и Спирин, 1956; Ki Jong Lee a. oth., 1956), что в составе как РНК, так и ДНК, полученных из разных источников, содержится разное количество отдельных молекул нуклеотидов. Есть организмы, в ДНК которых сумма гуанилового и цитидилового нуклеотидов больше суммы аденилового и тимидилового нуклеотидов. Встречаются и такие организмы, у которых адениловый и темидиловый нуклеотиды преобладают над гуаниловым и цитидиловым нуклеотидами. В зависимости от того, какая пара нуклеотидов преобладает, и определяют тип ДНК. Таким типом могут быть в случае ДНК либо ГЦ-тип $\left(\frac{Г+Ц}{А+Т} > 1\right)$, либо АТ-тип $\left(\frac{А+Т}{Г+Ц} > 1\right)$. Было также показано, что нуклеотидный состав ДНК изменяется в бо́льшей степени, чем нуклеотидный состав РНК. Наибольшие вариации нуклеотидного состава ДНК наблюдаются у бактерий и водорослей, особенно у видов, относящихся к различным таксономическим группам (Спирин и Белозерский, 1957; Серенков, Пахомова, 1959; Белозерский и Спирин, 1960). В связи с этим был принят термин «видовая специфичность» (Chargaff, 1950). Видовая специфичность нуклеиновых кислот определяется не только количественным содержанием разных нуклеотидов, но и их последовательностью в полинуклеотидной цепи молекул нуклеиновых кислот. Иногда у бактерий, а также у водорослей видовая специфичность ДНК может быть использована в качестве одного из дополнительных признаков при решении спорных вопросов систематически (Белозерский и Спирин, 1960).

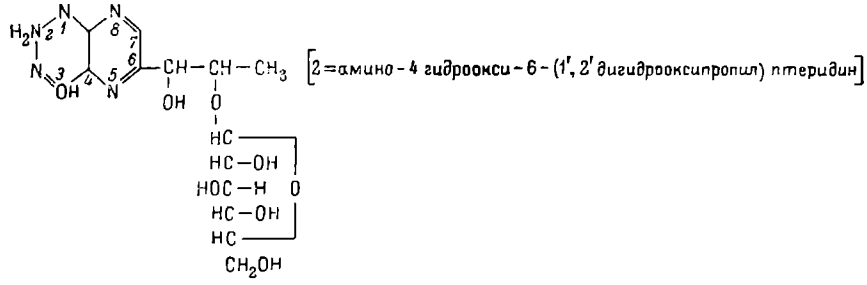
Среди синезеленых водорослей наблюдаются значительные колебания в нуклеотидном составе ДНК (табл. 3). Это можно объяснить только тем, что рассматриваемые синезеленые водоросли относятся к разным порядкам и семействам. Так, например, *Lyngbia* относится к порядку *Oscillatoriales*, а *Aphanizomenon* — к порядку *Nostocales*. Такое резкое изменение типа ДНК в пределах одного класса можно наблюдать только у некоторых групп бактерий (Спирин и Белозерский, 1957). Синезеленые водоросли имеют ряд признаков, сходных с бактериями, но теория филогенетической связи между этими двумя группами организмов является пока только гипотезой.

Хотя *Anabaena flos-aquae* и *Mastigocladus* и относятся к разным порядкам, по составу азотистых оснований в ДНК они очень близки (табл. 3). У приведенных в табл. 4 синезеленых можно отметить преобладание в составе РНК гуанилового и аденилового нуклеотидов, кроме *Amorphonostoc*, которая относится к редкому АУ-типу.

Изучение специфических азотистых соединений

Из некоторых видов синезеленых водорослей выделены специфические азотистые соединения, которые являются глюкозидами биоптерина.

Птеридины, полученные из различных видов синезеленых, отличаются природой сахара, связанного в боковой цепи кольца биоптерина. Структурная форма биоптеридина, выделенного из *Anacystis nidulans*, которая приводится в работе Форреста и др. (Forrest a. oth., 1958), имеет следующее строение:



Это соединение получают из суспензии клеток путем добавления уксусной кислоты и MgO_2. Птеридины переходят из клеток в раствор. Затем раствор концентрируется и наносится на полосы фильтровальной бумаги. Обнаруживают эти соединения на бумаге в ультрафиолете благодаря их синей флуоресценции. Показано, что выделенный из *Synechocystis* 2-амино-4-гидрокси-6-гидроксиметилптеридин включался в форме его тетрагидропроизводного в биосинтез соответственной части фолиевой кислоты (Hatfield a. oth., 1961).

Изучение токсичности синезеленых водорослей

За последние 80 лет многократно отмечалась токсичность синезеленых водорослей.

Первый случай был описан в 1878 г. в Австралии, где во время массового «цветения» воды, вызванного *Nodularia spumigena*, погибли пользовавшиеся водой овцы, лошади, собаки и свиньи. Считали, что «цветение» этой воды, вызванное нодулярией, ответственно за смерть животных. С тех пор накопилось немало сведений, указывающих на токсичность синезеленых водорослей в водоемах США, Канады, Израиля, Италии, Африки и СССР.

Остановимся на некоторых работах, которые связаны с выделением и идентификацией токсических веществ из синезеленых водорослей.

Из культуры определенной расы синезеленой водоросли *Microcystis aeruginosa* (Bishop a. oth., 1959) были выделены два токсических вещества, одно из которых обладало сильной, а другое слабой токсичностью. Оказалось, что сильнодействующий токсин FDF принадлежит водоросли, а слабодействующий имеет бактериальное происхождение и синтезируется бактериями, сопутствующими синезеленым водорослям. Выделенное ток-

сическое вещество представляет собой смесь 5 полипептидов, один из которых токсичен. Токсичный пептид является циклопептидом, состоящим из 10 аминокислотных остатков: *l*-аспарагиновая—1, *l*-глютаминовая—2, *d*-серин—1, *l*-валин—1, *l*-орнитин—1, *l*-аланин—2, *l*-лейцин—2. Следует обратить внимание на то, что серин присутствует в *d*-форме. Пептид обладает кислыми свойствами, которые обусловлены наличием аспарагиновой и глютаминовой кислот: хорошо растворим в воде, спиртах (этиловом, бутиловом и метиловом), обладает небольшим молекулярным весом. В связи с цикличностью пептид трудно гидролизуется кислотами и ферментами. Для биоиспытания применялись мыши весом 15—25 г; токсин, растворенный в воде, вводился внутривенно. За единицу токсичности принята «мышиная единица». Эта единица была определена как минимальное количество токсина, которое требуется для того, чтобы убить мышь весом 20 г. Показано, что летальная доза FDF — 0.47 мг/кг живого веса животного.

Из *Anabaena flos-aquae* был выделен токсический фактор, обозначенный V-FDF (Gorham, 1960). Химическая природа этого фактора не установлена; известно только, что V-FDF действует более быстро, чем FDF, обладает меньшим молекулярным весом, чем FDF, хорошо растворим в тех же растворителях, что и FDF из *Microcystis*. Испытания проводились только на мышах.

Нами также было получено токсическое вещество из *Anabaena flos-aquae*. Однако это вещество является смесью пептидов, так как хорошо растворяется в этаноле, воде, метаноле и бутаноле. Мы не можем сказать о степени его токсичности, так как нами не был получен индивидуальный токсин, а выделена смесь низкомолекулярных веществ, которые хорошо растворялись в бутиловом спирте и диализовались в воду. Выделенное из 6 г сухой *A. flos-aquae* вещество растворялось в 23 мл воды с добавлением 2 мл спирта для полного растворения (общий объем 25 мл). Белым мышам весом 20 г вводили 0.1, 0.2, 0.5 и 1 мл полученного вещества, что соответствовало токсическому веществу, полученному из 24, 48, 120 и 240 мг водорослей. Токсическое вещество вводили мышам внутримышечно. У мышей, получивших дозу 1 мл, через 10 мин. после введения начинались конвульсивные движения, а затем они лежали неподвижно и погибали через 3 часа. Введение меньших доз влияет на мышей угнетающе, но они продолжают жить более 2 суток. При ориентировочных опытах на рыбах с этими же веществами аналогичного результата получено не было. Можно предположить, что при сильных «цветениях» в водоемах начинается постепенный лизис клеток, из которых в воду переходят токсические пептиды, легко растворимые в воде. В местах больших скоплений отмерших синезеленых водорослей возможно образование больших концентраций токсического начала в воде.

Углеводы синезеленых водорослей

Изучение углеводов у синезеленых водорослей велось как по линии выделения препаратов полисахаридов, так и по линии дробного фракционирования отдельных групп углеводов из клеток водорослей.

С. В. Горюновой (1950) было проведено фракционированное определение углеводов у *Oscillatoria splendida*, основанное на использовании разного отношения к определенным растворителям (спирт, холодная и горячая вода, HCl), действию амилазы и показано, что данная водоросль не содержала соединений типа простых сахаров и сахарных спиртов, а также установлено отсутствие сахара типа крахмала. Декстрины присутствовали в количестве 1—2%. Было также установлено, что основная

масса клеток синезеленой водоросли представлена коллоидными веществами, относящимися к сложным полисахаридам типа пентозанов, маннанов, галактанов и галакто-пентозанов (63.09% на абсолютно сухой вес клеток).

Подобное фракционирование было проведено нами с *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena flos-aquae*.

Таблица 5

Содержание углеводов в синезеленых водорослях (в % к органическому веществу)

Вид	Спирторастворимые углеводы	Водорастворимые углеводы	Сахара			Сумма углеводов
			типа крахмала	типа гемицеллюлоз	типа клетчатки	
Aphanizomenon flos-aquae	1.98	1.78	3.30	0.27	0.11	7.44
Anabaena flos-aquae . . .	—	1.20	4.83	5.20	0.22	11.45

Из данных табл. 5 видно, что *Aphanizomenon* содержит около 2% спирторастворимых углеводов, в то время как у *Oscillatoria* данные углеводы отсутствовали. Хроматографически было показано, что спирторастворимые углеводы состоят из большого набора сахарных компонентов: галактозы, глюкозы, маннозы, арабинозы, ксилозы, рибозы, рамнозы и еще 4 неидентифицированных пятен, расположенных выше галактозы. Водорастворимые углеводы включали 4 компонента — галактозу, глюкозу, маннозу и ксилозу.

Половина всех углеводов у *Aphanizomenon* представлена углеводами типа крахмала, в основном из глюкозы. При хроматографии углеводов типа декстринов у *Anabaena flos-aquae* было обнаружено 6 компонентов: 2 уроновые кислоты, глюкоза, фруктоза, рибоза и еще какая-то пентоза неизвестной природы. В этой водоросли сахара типа крахмала также составляли половину всех углеводов, куда входили глюкоза, фруктоза, рибоза и одна уроновая кислота. В *A. flos-aquae* было обнаружено много углеводов типа гемицеллюлоз. В составе этой группы сахаров хроматографически установлено 11 углеводных компонентов: 3 уроновые кислоты, галактоза, глюкоза, фруктоза, арабиноза, ксилоза, рибоза, рамноза и еще одна пентоза неизвестной природы. Сахара типа клетчатки обнаружены в очень незначительном количестве. Возможно, небольшое количество, которое нам удалось определить, принадлежит не клетчатке, а предыдущей группе углеводов.

Из *A. cylindrica* был получен препарат полисахарида, который после гидролиза имел следующие компоненты: глюкозу, ксилозу, клюкуроновую кислоту, галактозу, рамнозу и арабинозу, определенных в молярных отношениях 5 : 4 : 4 : 1 : 1 : 1 (Bishop a. oth., 1954).

Бисвасом (Biswas, 1957) был выделен полисахарид из клеток синезеленой водоросли *Nostoc muscorum*. В состав этого полисахарида входили следующие моносахариды: галактоза, глюкоза, ксилоза, арабиноза, рибоза и 3 неидентифицированных углевода. Следует также отметить серию работ Фридерика (Fredrick, 1951, 1952, 1953a, 1953b, 1957, 1958; Fredrick a. Gentile, 1960), касающихся синтеза полисахарида в клетках *Oscillatoria princeps* при помощи ферментов типа фосфорилаз, в частности, наличия фосфорилазы, способной синтезировать полисахарид типа гликогена. Цепь этого полисахарида состояла из 14—16 глюкозных остатков; полисахарид

растворялся в холодной воде и осаждался спиртом. Фридерику удалось получить и полисахарид типа амилопектина, где связь в цепи 1—4 осуществляла фосфорилаза, а связь 1—6 «branching»-фермент, обозначенный им как BE.

В клетках *Phormidium*, *Nostoc muscorum* и *Nostoc* sp. найдены спирторастворимые моносахариды и дисахариды (глюкоза, манноза, фруктоза и сахароза (Norris a. oth., 1955).

Прочие вещества синезеленых водорослей

Имеется довольно много работ, касающихся определения общего азота, белка, фосфора, серы и зольных элементов синезеленых водорослей (табл. 6). Количество белка вычисляют, умножая белковый азот на коэф-

Таблица 6

Данные обоих анализов синезеленых (в % к сухому весу)

Вид	Зола	Общий азот	Азот нуклеиновых кислот	Белковый азот	Белок	Фосфор	Сера	Литературный источник
Aphanizomenon flos-aquae	4.75	13.94	0.73	13.21	82.56	1.40	1.22	Серенков и Пахомова, 1960.
Anabaena flos-aquae	9.18	9.44	1.01	8.43	52.68	1.20	—	
Mastigocladus laminosus	9.95	4.14	—	3.56	22.25	—	0.62	Евреинова и др., 1961.
Anabaena cylindrica	—	6.51	—	—	35.0	—	—	Fowden, 1954.
Aphanizomenon (морской вид)	—	8.01	—	—	—	1.20	—	Виноградов, 1944.
Microcystis sp.	—	8.15, 7.78	—	—	—	0.69	—	
Aphanizomenon (пресноводный вид)	—	9.3	—	—	—	0.49	—	Гусева, 1952.
Nostoc muscorum	—	6.05	—	—	—	—	—	Williams, Burris, 1952.
Calothrix parietina	—	3.71	—	—	—	—	—	
Diplocystis aeruginosa	—	4.13	—	—	—	—	—	

фициент 6.25. Колебания в содержании общего азота у различных синезеленых довольно большие. Даже у одних и тех же водорослей, по данным различных авторов, содержание общего азота варьирует, что, возможно, зависит от времени и места сбора водорослей. Кроме того, у одних синезеленых водорослей основную массу клетки составляют белковые вещества, а у других, очевидно, вещества полисахаридной природы.

Приведенный материал по биохимии синезеленых водорослей свидетельствует о значительном сходстве этой группы водорослей по химическому составу с другими группами водорослей.

Белки синезеленых водорослей представляют собой сложные, высокомолекулярные соединения с большим набором аминокислот. Что касается углеводов, то синезеленые водоросли имеют в своем составе моно-, ди- и полисахариды. Полисахариды построены из большого набора угле-

водных компонентов. Нуклеиновые кислоты синезеленых водорослей представлены как рибонуклеиновой, так и дезоксирибонуклеиновой кислотой.

В последнее время из синезеленых водорослей выделены новые специфические азотистые соединения — птеридины, возможное значение которых обсуждается.

Из синезеленых водорослей получены также пептиды, обладающие токсическим действием.

ЛИТЕРАТУРА

Белозерский А. Н. и А. С. Спирин. 1956. Современные представления о строении нуклеиновых кислот и их специфичности. Усп. соврем. биол., 41, 2.

Белозерский А. Н. и А. С. Спирин. 1960. Состав нуклеиновых кислот и систематика. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.

Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 6.

Горюнова С. В. 1950. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grev. М.—Л.

Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6.

Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и борьба с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Евреинова Т. Н., И. М. Давыдова, А. П. Суковер и С. В. Горюнова. 1961. Нуклеиновые кислоты термофильной синезеленой водоросли *Mastigocladus laminosus*. Докл. АН СССР, CXXXVII, 1.

Еленкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л.

Серенков Г. П., Н. С. Владыченская. 1962. Изучение нуклеиновых кислот некоторых видов водорослей. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. наук, 2.

Серенков Г. П., М. В. Пахомова. 1959. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых и рибонуклеиновых кислот некоторых водорослей и высших растений. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. наук, 4.

Серенков Г. П. и М. В. Пахомова. 1960. Изучение азотистых соединений водорослей. Вестн. Московск. унив., 6.

Серенков Г. П., М. В. Пахомова. 1961. Изучение углеводов некоторых видов водорослей. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. наук, 1.

Смирнов Н. Н. 1959. Изменение химического состава протококковых водорослей в зависимости от химического режима среды. Тр. Московск. техн. инст. рыбн. пром. и хоз., 10.

Спирин А. С. и А. Н. Белозерский. 1957. Сравнительное изучение состава рибонуклеиновых кислот у различных видов бактерий. Докл. АН СССР, CXIII, 3.

Bishop C. T., G. A. Adams and E. O. Hughes. 1954. A polysaccharide from the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Canad. Journ. Chem., 32, 11.

Bishop C. T., E. F. I. Anet and P. R. Gorham. 1959. Isolation and identification of the Fast-Death factor in *Microsyctis aeruginosa* NRC-1. Canad. Journ. Biochem. a. Physiol., 37.

Biswas B. B. 1956. Chemical nature of nucleic acids in Cyanophyceae. Nature, 177, 4498.

Biswas B. B. 1957. A polysaccharide from *Nostoc muscorum*. Sci. a. Culture, 22, 12.

Biswas B. B. 1960a. A methyl cytidine from the ribonucleis acid of *Anacystis nidulans*. Nature, 186, 4720.

Biswas B. B. 1960b. Characterization of deoxyribonucleis acid from *Anacystis nidulans*. Nature. 188, 4755.

Chargaff E. 1950. Chemical specificity of nucleis acids and mechanism of their enzymatic degradation. Experientia, 6, 201.

Fogg G. E. 1957. The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae. Bact. Rev., 20, 3.

Forrest H. S., C. van Baalen. 1957. Occurence of pteridines in a blue-green alga. Science, 125, 3250.

Forrest H. S., C. van Baalen, J. Myers. 1958. Isolation and identification of a new pteridine from a blue-green alga. Arch. Biochem. a. Biophys., 78, 1.

Fowden L. 1954. Comparison of the composition of some algae proteins. Ann. Bot., 18, 71.

Fredrick J. F. 1951. Preliminary studies on the synthesis of polysaccharides in the algae. Physiol. Plant., 4, 621.

Fredrick J. F. 1952. Preliminary studies on the synthesis of polysaccharides in the algae. II. A polysaccharide variant of *Oscillatoria*. Physiol. Plant., 5, 37.

Fredrick J. F. 1953a. Preliminary studies on the synthesis of polysaccharides in the algae. III. Induction of polysaccharides variants in *Oscillatoria princeps* by low temperatures. Physiol. Plant., 6, 96.
Fredrick J. F. 1953b. Preliminary studies on the synthesis of polysaccharides in the algae. IV. Branching characteristics of *Oscillatoria* polyglucosides. Physiol. Plant., 6, 100.
Fredrick J. F. 1957. Effect of surface activity and chelation phenomena on the activity of the polyglucosides synthesizing Enzymes of *Oscillatoria*. Physiol. Plant., 10, 844.
Fredrick J. F. 1958. Use of Chelation phenomen in studies of the structure and action mechanizm of *Oscillatoria* phosphorilase. Physiol. Plant., 11, 493.
Fredrick J. F. and A. C. Gentile. 1960. The effect of 3-1, 2,4-triazole on phosphorylase of *Oscillatoria princeps*. Arch. Biochem. Biophys., 86, 30.
Gorham P. R. 1960. Toxic waterblooms of blue-green algae. Canad. Vet. Journ., 1, 6.
Hatfield D. L., C. Van Baalen, H. S. Forrest. 1961. Pteridines in blue-green algae. Plant Physiol., 36, 2.
Ki Jong Lee, R. Wahl, E. Barbu. 1956. Contenu en bases puriques et purimiddiques des acides desoxyribonucleides des bacteries. Ann. L'inst. Pasteur, 212, 2369.
Low E. M. 1958. Composition on the Nucleic acids of some algae. Nature, 182, 4642.
Magee and A. H. Burris. 1954. Fixation of N_2 and utilisation of combined nitrogen by *Nostoc muscorum*. Amer. Journ. Bot., 41, 9.
Mazur A. and H. Clarke. 1938. The amino-acids of certain marine algae. Journ. Biol. Chem., 123, 3.
Mazur A. and H. Clarke. 1942. Chemical components of some autotrophic organismus. Journ. Biol. Chem., 143, 39.
Mockeridge F. 1927. An examination of *Nostoc* for nuclear materiales. Brit. Journ. Exp. Biol., 4, 3.
Norris L., K. S. Norris and M. Calvin. 1955. A survey of the rates and products of short-term photosynthesis in plants of nine Phyla. Journ. Exp. Bot., 6. 64.
Williams A., R. Burris. 1952. Nitrogen fixation by blue-green algae and their nitrogens composition. Amer. Journ. Bot., 39, 5.
Work E., D. L. Dewey. 1953. The distribution of D, e-diaminopimelic acid among various microorganisms. Journ. Gen. Microbiol., 9, 3.

Кафедра биологической химии
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова.

З. А. ВИНОГРАДОВА

БИОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ДНЕПРОВСКОГО ЛИМАНА И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Литературные данные о химическом составе синезеленых водорослей по состоянию на 1940 г. обобщены в известной серии монографий акад. А. П. Виноградова (1935, 1939, 1944).

Обзор Г. К. Барашкова (1961) включает данные о химии синезеленых водорослей, накопленные в период примерно за последние четверть века.

Из этих обзоров видно, что синезеленые, представляющие наибольший интерес среди других водорослей, потому что они принимают участие во многих чрезвычайно важных биохимических геохимических процессах в водоемах, крайне недостаточно изучены с химической точки зрения. Биохимическое же изучение синезеленых водорослей, особенно обитающих в морских и солоноватоводных водоемах, практически еще не начато.

Литературные данные, относящиеся преимущественно к пресноводным синезеленым, свидетельствуют о чрезвычайно большой роли этих водорослей как в продукции органического вещества, так и в биогенной миграции ряда химических элементов.

Уже известно более 20 видов синезеленых водорослей, фиксирующих атмосферный молекулярный азот.

Синезеленые водоросли особенно активно концентрируют гидроокиси железа и марганца, возможно также ванадия и молибдена, присутствие которых необходимо для биологической азотфиксации (Виноградов, 1944).

В золе синезеленых обнаружены также цинк, медь, йод, бор, натрий, хлор (Krishna-Pillai, 1956). Присутствие кобальта у синезеленых водорослей *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* из Рыбинского водохранилища отмечается В. В. Ковальским и С. В. Летуновой (1961).

Наконец, синезеленые водоросли принимают участие в образовании грязей озер и лиманов, своеобразных органических отложений — сапропелей и богхедов углей и нефтей (Виноградов, 1944).

Анализ весьма немногочисленных накопленных данных показывает, что по биохимическому составу синезеленые резко отличаются от всех других типов водорослей.

В связи с изучением биохимии планктона Черного и Азовского морей в сравнительно-биохимическом аспекте наше внимание было обращено также и на синезеленые водоросли северо-западной части Черного моря, главным образом в ее приднепровском районе и самом Днепровском лимане.

В июле—августе 1962 г. удалось собрать почти альгологически чистые культуры синезеленых водорослей *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* в Цимлянском водохранилище и в Азовском море, а также пробу *Nodularia spumigena* в Каспийском море; некоторые результаты биохимического анализа этих водорослей также вошли в данное сообщение.

Таблица 1

Химический состав синезеленых водорослей

Вид	Район лова	Дата лова	H_2O (%)	Содержание (в % на сухое вещество)				
				жиров	азота	белков	углеводов	золы
Microcystis aeruginosa + *Oscillatoria tenuis.*	Черное море, Очаков.	24 VIII 1959	84.97	3.10	5.06	31.62	59.56	5.72
Microcystis + *Oscillatoria tenuis.*	Очаков, Тендра.	24 VIII 1959	84.88	3.36	5.76	35.99	54.83	5.82
Microcystis aeruginosa.	Днепровско-Бугский лиман.	10 VI 1961	86.72	—	5.06	31.63	—	6.43
	Днепровско-Бугский лиман	10 VI 1961	89.05	0.8	4.42	27.59	69.01	2.60
	Цимлянское водохранилище.	29 VII 1962	94.38	4.22	6.12	38.25	52.23	5.30
Aphanizomenon flos-aquae + *Microcystis.*	Очаков.	18 VII 1961	88.93	3.41	6.71	41.93	32.33	22.33
Aphanizomenon flos-aquae.	Азовское море.	2 VIII 1962	86.54	5.06	7.63	49.69	40.31	4.94

Нами исследовались наряду с содержанием основных групп органических веществ (жиры, белки, углеводы) и общей зольностью также пигментный состав и стерины синезеленых водорослей. Результаты определений химического состава синезеленых водорослей, собранных в разных водоемах, представлены в табл. 1.

В химическом составе синезеленых водорослей (на примере *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*) наиболее характерным является высокое содержание азота (и белковых веществ), углеводов и сравнительно малое содержание жиров. Содержание азота у *Microcystis aeruginosa* колебалось в пределах 4.5—6% на сухое вещество. Для *Aphanizomenon flos-aquae* характерно еще большее содержание азота (6.71—7.63% на сухое вещество). По количественному содержанию азота оба вида приближаются к зоопланктонным организмам.

У исследованных нами видов диатомовых и зеленых водорослей содержание азота не превышает 3.5% на сухое вещество.

Калорийность синезеленых водорослей вдвое выше калорийности диатомовых и достигает калорийности мелких Copepoda (табл. 2).

Таблица 2

Калорийность синезеленых водорослей (в ккал. на 100 г сухого вещества)

Вид	Жиры	Белки	Углеводы	Суммарная калорийность
Microcystis aeruginosa + *Oscillatoria tenuis.*	29	129	244	402
	31	147	225	403
Microcystis aeruginosa.	7	113	283	403
	39	157	214	410
Aphanizomenon flos-aquae + *Microcystis aeruginosa.*	32	172	132	336
Aphanizomenon flos-aquae.	47	203	165	415

Основная доля суммарной калорийности *Microcystis aeruginosa*, в среднем равная 404 ккал./100 г сухого вещества, приходится на углеводы (около 60%). Калорийность белковых веществ составляет в среднем 33% общей калорийности *M. aeruginosa*. У *Aphanizomenon flos-aquae* из Азовского моря калорийность 100 г сухого вещества достигла 415 ккал., из которых на долю белковых веществ приходится 50%, на долю углеводов — 40%.

Калорийность *Microcystis aeruginosa* из Каспийского и Азовского морей впервые была определена А. П. Виноградовым (1939). Величины калорийности этой водоросли, отловленной нами в других водоемах (Днепровско-Бугский лиман, северо-западная часть Черного моря, Цимлянское водохранилище), оказались весьма сходными с данными А. П. Виноградова.

Не менее яркой отличительной чертой химического состава синезеленых водорослей является очень слабая минерализация клеток. Количественное содержание золы у исследованных видов синезеленых водорослей в 10—12 раз меньше, чем у диатомовых, и в 6 раз меньше, чем у зеленых водорослей.

Пигменты

Как известно, пигментный состав синезеленых водорослей, в частности по содержанию каротиноидов и их соотношению, чрезвычайно специфичен, что проявляется прежде всего в исключительно высоком содержании β-каротина (Goodwin, 1957; Tischer, 1958; Lefrançois, 1960).

Нами был исследован в сравнительном аспекте пигментный состав синезеленых водорослей (собранных в Днепровском лимане и в северо-западной части Черного моря, в Азовском море, Цимлянском водохранилище и в Каспийском море), а также зеленых (Каспий) и диатомовых водорослей (Черное море).

После извлечения пигментов из испытуемого материала ацетоном производилось разделение пигментов методом бумажной хроматографии, а затем определялось количественное содержание отдельных пигментов при помощи фотоэлектрического колориметра.

Идентификацию пигментов проводили при помощи СФ-4 по спектру поглощения элюатов отдельных полос, полученных на хроматограмме.

Результаты определения суммарного содержания пигментов синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей приведены в табл. 3.

Таблица 3

Пигменты (хлорофилл + каротин + ксантофиллы) синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей

Вид	Район лова	Дата лова	Суммарное содержание пигментов (γ/г сырого вещества)
Cyanophyceae			
Nodularia spumigena.	Каспийское море напротив Дербента.	20 VII 1962	722
Microcystis aeruginosa.	Цимлянское водохранилище.	29 VII 1962	793
Aphanizomenon flos-aquae.	Азовское море.	2 VIII 1962	1257
Chlorophyceae			
Spirogyra + *Zygnema* + *Mougeotia.*	Волго-Каспийский плавучий маяк, Каспийское море.	23 VII 1962	447
Diatomeae			
Nitzschia seriata.	Черное море, северо-западная часть.	12 III 1962	330
Sceletonema costatum.	Там же.	4 IV 1962	420 445

Из данных табл. 3 видно, что синезеленые водоросли (на примере *Nodularia spumigena* и *Microcystis aeruginosa*) по содержанию пигментов вдвое (а *Aphanizomenon* даже втрое) превосходят зеленые (*Spirogyra*+*Zygnema*+ + *Mougeotia*) и диатомовые водоросли (*Nitzschia seriata* и *Sceletonema costatum*).

Степень пигментации зеленых и диатомовых водорослей находится на одном уровне.

Специфичность пигментного состава синезеленых водорослей особенно четко проявляется при дифференцированном изучении хлорофилла и каротиноидов (табл. 4).

Таблица 4

Хлорофилл и каротиноиды некоторых планктонных водорослей

Вид	Район лова	Пигменты (γ/ г сырого вещества)				$\frac{X}{KH}$	$\frac{X}{K}$	$\frac{KC}{K}$	Каротин (% от суммы каротиноидов)
		хлорофилл (X)	каротин (K)	сумма ксантофиллов (KC)	сумма каротиноидов (KH)				
Cyanophyceae									
Nodularia spumigena.	Каспийское море.	698	45	192	237	2.9	15	4.2	19
Microcystis aeruginosa.	Цимлянское водохранилище.	773	37	168	205	3.7	21	4.5	18
Aphanizomenon flos-aquae.	Азовское море.	1225	161	155	316	3.9	8	0.9	50
Chlorophyceae									
Spirogyra + *Zygnema* + *Mougeotia.*	Каспийское море.	435	25	95	120	3.6	17	3.7	21
Diatomeae									
Nitzschia seriata.	Черное море.	325	4	52	56	5.8	81	13.0	7
Sceletonema costatum.	Там же.	411	4	36	40	10.0	102	9.0	10
		437	4	34	38	11.5	109	8.5	10

Синезеленые водоросли отличаются от зеленых и особенно от диатомовых водорослей как более высоким содержанием хлорофилла, так и исключительным богатством β-каротина.

Весьма характерным для синезеленых является отношение количества ксантофиллов к количеству каротина, которое колеблется в пределах от 0.5 (*Aphanizomenon*) до 2.0 (*Nodularia spumigena*). β-Каротин у *Nodularia spumigena*, *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* соответственно составляет 18, 19 и 50% суммы каротиноидных пигментов этих водорослей.

Среди изученных синезеленых водорослей самое высокое содержание β-каротина (16.15 γ/г сырого вещества) обнаружено у *Aphanizomenon flos-aquae* из Азовского моря.

В пробе планктона, собранной 18 июля 1961 г. в районе Очакова в северо-западной части Черного моря и состоявшей из 2 видов синезеленых водорослей — *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, было определено содержание каротиноидов в количестве 45 γ/г сырого вещества, из которых 17 γ/г сырого вещества оказалось β-каротином, что составляет около 38% суммы каротиноидов.

Как видно из изложенного, чистая проба *Aphanizomenon flos-aquae* без примеси *Microcystis* характеризуется еще более высоким относительным содержанием β-каротина (50% суммарного количества каротиноидов).

Зеленые водоросли (*Spirogyra*+*Zygnema*+*Mougeotia*) по содержанию каротина занимают промежуточное положение между синезелеными и диатомовыми водорослями.

Отношение $\frac{\text{ксантофиллы}}{\text{каротин}}$ у зеленых водорослей низкое и сходно с таковым у синезеленых. Каротин зеленых водорослей составлял 21% суммы каротиноидов.

Диатомовые водоросли характеризуются очень низким содержанием β-каротина, что составляет лишь 4—7% суммы каротиноидов и, наоборот, относительно бо́льшим количеством ксантофиллов. Отношение $\frac{\text{ксантофилл}}{\text{каротин}}$ у диатомовых колеблется в пределах 9—13.

Отношение $\frac{\text{хлорофилл}}{\text{каротиноиды}}$ у всех исследованных нами видов синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей оказалось примерно одного порядка.

Сравнение хроматограмм пигментов синезеленых водорослей *Microcystis* и *Aphanizomenon* позволяет установить наряду с большим сходством расположения полос и их последовательностью и некоторые отличия. Так, на восходящей хроматограмме *Aphanizomenon* после широкой полосы хлорофилла поднимается вслед за ксантофиллом еще одна полоса хлорофилла. Ксантофиллы расположены 2 полосами, одна из которых окрашена в розоватый цвет, а другая — в желтовато-оранжевый. Самая верхняя полоса — морковного цвета — представляет каротин.

Хроматограмма зеленых водорослей содержит над стартом 2 четкие и широкие полосы хлорофилла, затем расположена полоса ксантофилла, после которой заметна еще одна полоса, окрашенная в светло-зеленый цвет, и над ней четкая и широкая полоса β-каротина.

Витамины

Витаминный состав синезеленых водорослей изучен крайне недостаточно. Можно отметить лишь данные Брауна и др. (Brown a. oth., 1956) о содержании витамина B_{12} у *Anabaena cylindrica*, у которой обнаружено 0.63—1.1 μг B_{12} на 100 г сухого вещества. Из этой величины на долю витамина B_{12} приходится 65—70%, остальное (до 0.40 μг) — на псевдовитамин. Факторы А и В присутствуют лишь в виде следов.

Смит (1962) приводит данные тех же авторов, однако количество B_{12} дает в расчете на 1 г сухого вещества, что составляет 0.06 μг.

Исследованиями В. В. Ковальского и С. В. Летуновой (1961) на примере *Microcystis* и *Aphanizomenon* из Рыбинского водохранилища также установлено незначительное содержание витамина B_{12} у синезеленых водорослей.

Спектрофотометрическое изучение неомыляемой фракции *Microcystis aeruginosa*, собранной в Днепровско-Бугском лимане 5 IX 1958 позволило нам установить в ультрафиолетовой области спектра максимум поглощения света при длине волны 295 мμ. Как известно, максимум поглощения при 295 мμ является характерным для токоферола. На основании этого анализа нами (Виноградова, 1960) было высказано предположение о присутствии у синезеленой водоросли *Microcystis aeruginosa* витамина Е.

Стерины

Количественное содержание стеринов синезеленых водорослей определялось колориметрическим методом Мура и Баумана (Виноградова и Вендт, 1959). Указанный метод дает возможность производить раздельное определение провитаминов D (аргостерина и 7-дегидрохолестерина) и холестерина.

Наряду с колориметрическим методом нами применялся и спектрофотометрический метод, позволивший изучить неомыляемую фракцию водорослей. Этим путем было установлено присутствие эргостерина у *Microcystis aeruginosa* (Виноградова, 1960).

Результаты количественного определения стеринов в синезеленых водорослях приведены в табл. 5.

Таблица 5

Стерины синезеленых водорослей

Вид	Район лова	Дата лова	Процент неомыляемой фракции на сырое вещество	Процент неомыляемой фракции на сухой вес		Отношение провитамина к холестерину
				провитамины D	холестерин	
Microcystis aeruginosa + + незначительная примесь *Melosira granulata*.	Днепровский лиман.	5 IX 1958	1.19	0.78	2.22	1 : 2.8
Microcystis aeruginosa + + *Oscillatoria tenuis*.	Очаков.	24 VIII 1959	0.68	4.48	2.66	1 : 0.5
Aphanizomenon flos-aquae + + *Microcystis aeruginosa*.	»	18 VII 1961	0.21	3.86	Отсутствует.	
Aphanizomenon flos-aquae.	Азовское море.	2 VIII 1962	1.61	1.03	То же	

У синезеленых водорослей *M. aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* отсутствуют холестерин и холестеринподобные насыщенные стерины. В пробе, состоявшей из *Microcystis aeriginosa* с незначительной примесью диатомовой водоросли *Melosira granulata*, присутствие холестерина должно быть отнесено исключительно к *M. granulata*.

Стерины-провитамины Д обнаружены в заметных количествах как у *Microcystis*, так и у *Aphanizomenon*.

По имеющимся литературным данным (Fogg, 1956), синезеленые водоросли не синтезируют стеринов. Однако по другим сведениям в них, повидимому, содержится неомыляемое (подобное найденному у красной бактерии *Rhodospirillum rubrum*) еще не идентифицированное терпеноидное соединение (Гудвину, 1961).

Гудвин и Таха (Goodwin, Taha, 1951) отметили у *Oscillatoria* sp. присутствие стероидов, структура которых, однако, еще не расшифрована.

Результаты изучения биохимического состава синезеленых водорослей на примере *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, а также *Nodularia spumigena* позволили выявить ряд специфических особенностей состава этих водорослей.

Исходя из количественного содержания хлорофилла и каротиноидных пигментов у синезеленых водорослей, можно сделать вывод о том, что фотосинтетическая способность последних, по-видимому, выше, чем диатомовых и зеленых водорослей.

Исследованиями Рабиновича и его сотрудников (1961) установлено, что хлорофилл присутствует в живой клетке в нескольких формах, характеризующихся по меньшей мере двумя отличными фотохимическими

функциями. Поэтому представляет очень большой интерес детальное изучение хлорофилла и других вспомогательных пигментов синезеленых водорослей.

Обнаружение исключительно высокого содержания β-каротина в синезеленых водорослях позволяет ставить вопрос о необходимости и целесообразности их использования как исходного сырья для получения этого чрезвычайно важного и нужного препарата.

Слабая минерализованность, наличие ряда важных микроэлементов, относительно высокое содержание белковых веществ у синезеленых водорослей также подтверждают необходимость и актуальность поисков путей рационального использования огромных масс органического вещества, заключенного в них.

Если учесть всю огромную акваторию вновь созданных и создаваемых водохранилищ и существующих солоноватоводных водоемов, где в течение значительной части года синезеленые развиваются в массе, то для народного хозяйства нашей страны открываются несомненно очень большие, но еще вовсе не используемые резервы.

ЛИТЕРАТУРА

Баранков Г. К. 1961. Химия синезеленых водорослей (*Cyanophyceae*). Бот. журн., 46, 3.

Виноградов А. П. 1935. Химический элементарный состав организмов моря. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, III.

Виноградов А. П. 1939. Химический состав планктона ст. З. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, V.

Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря, III. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, VI.

Виноградова З. А. 1960. Динамика биохимического состава и калорийности планктона Черного моря в сезонном и географическом аспектах. Уч. зап. Одесск. биол. станц., 2. (На украинском языке.)

Виноградова З. А. 1961. Особенности биохимического состава и калорийности фито- и зоопланктона северо-западной части Черного моря в 1955—1959 гг. Уч. зап. Одесск. биол. станц., 3.

Виноградова З. А. и В. П. Вендт. 1959. Провитамины Д и стерины некоторых беспозвоночных Черного моря. В сб.: Витамины, IV.

Гудвин Т. 1961. Сравнительная биохимия каротиноидов. Эволюционная биохимия. Тр. V Междунар. биохим. конгр., Симпозиум III, М.

Ковальский В. В. и С. В. Летунова. 1961. Роль фито- и зоопланктона водоемов в миграции кобальта. Зоол. журн., 40, 6.

Рабинович Е. И. 1961. Перенос и запасание световой энергии при фотосинтезе. Механизм фотосинтеза. Тр. V Междунар. биохим. конгр., Симпозиум VI, М.

Серенков Г. П. и Н. С. Владыченская. 1962. Изучение нуклеиновых кислот некоторых видов водорослей. Научн. докл. Высш. шк., биол. науки, 2.

Смит Л. 1962. Витамин B_{12}. М.

Fogg G. E. 1956. The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae. Bact. Reviews, 20, 3.

Fogg G. E., Than-Tun 1958. Photochemical reduction of elementary nitrogen in the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Biochemie et biophys. acta, 30, 1.

Goodwin T. W. 1957. The nature and distribution of carotenoids in some blue-green algae. Journ. Gen. Microbiol. 17, 2.

Goodwin T. W. 1960. Algae carotenoids. Symp. Compar. Biol. Kaiser Foundat., 1.

Goodwin T. W., M. M. Taha. 1951. A study of the carotenoids echinenone and myxoxanthin with special reference to their probable identity. Biochem. Journ., 48.

Krishna-Pillai. 1956. Chemical studies on Indian seaweeds. I. Mineral constituents. Proc. Indian Acad. Sci., B, 44, 1.

Lefrançois G. 1960. Sur les pigments d'une algue bleu *Oscillatoria subbrevis* Schmidle méthode d'extraction, dosage et variations des teneurs en fonction de l'éclairement. Rev. cytol. et biol. végét., 22, 1.

Tischer J. 1958. Carotinoide der Sübwasseralgen. X. Über die carotinoide aus *Cladophora fracta*. XI. Über die carotinoide aus *Oscillatoria amoena*. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chem., 310, 1—6; 310, 1—3.

Одесское отделение
Института биологии Южных морей
Академии наук Украинской ССР.

Л. А. СИРЕНКО и *Т. Л. БОГДАНОВА*

К МЕТОДИКЕ ЛАБОРАТОРНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Изучение физиологии, биохимии и токсикологии синезеленых водорослей в последние годы начинает все больше привлекать внимание исследователей. Об этом свидетельствует появление в литературе как обобщающих литературных сводок (Барашков, 1961; Гусев, 1961), так и материалов по вопросам изучения фотосинтеза (Прат и Кубин, 1956), пигментных и ферментных систем (Goodwin, 1957; Garnier, 1958; Oh Eocha, 1958; Hattori, Fujita, 1959, и др.), питания (Kubin, 1959, и др.) и химии синезеленых водорослей. Однако данные работы немногочисленны, и физиолого-биохимические особенности этой своеобразной и интересной группы растений изучены совершенно недостаточно, что в значительной мере объясняется теми трудностями, которые возникают при культивировании синезеленых водорослей в искусственных условиях.

Для проведения физиолого-биохимических исследований нужно иметь значительную биомассу чистой культуры водоросли. Если получение большой массы в культуре зеленых водорослей, в частности протококковых, не вызывает трудностей, то с получением чистых культур синезеленых дело обстоит значительно сложнее. Развиваясь в огромном количестве в естественных водоемах в период «цветения», они очень медленно растут в альгологически чистых культурах, причем биомасса выращенного в культуре материала зачастую оказывается совершенно недостаточной для проведения физиолого-биохимических исследований. Это указывает на необходимость разработки более совершенных методов культивирования и усовершенствования известных питательных сред.

Исходя из этих соображений, мы начали изучать влияние различных описанных в литературе питательных сред и их модификаций на развитие биомассы альгологически чистых культур ряда синезеленых водорослей.[1]

Объектами исследования служили следующие водоросли: *Anabaena variabilis* (Kütz.) (штаммы, выделенные нами из Голосеевского пруда, Киев, и Б. В. Громовым из налетов на почве опытного поля Аккавакской опытной станции Научно-исследовательского института хлопка под Ташкентом), *Phormidium uncinatum* (Ag.) Gom. (выделен нами из Голосеевского пруда), *Ph. bijugatum* Kongiss. (выделен Б. В. Громовым из Финского залива); *Ph. autumnale* (Ag.) Gomm. (выделен Е. К. Михайловой, Институт ботаники Узбекской Академии наук), *Nostoc* sp., *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot (выделены Б. В. Громовым из налетов на почве Ботанического сада в Ленинграде), *Microcystis muscicola* (Menegh.) (выделен Б. В. Громовым из налетов на поле рисовой опытной станции под Ташкентом).

[1] Культуры получены из коллекции Б. В. Громова (Лаборатория микробиологии Биологического института Ленинградского университета), за что авторы, пользуясь случаем, выражают ему глубокую благодарность.

Определение культур до вида провизорно проведено Н. В. Кондратьевой (Академия наук УССР), которой авторы также выражают глубокую признательность.

Опыты проводились в двукратной повторности несколькими сериями (каждая схема опытов повторялась в двух-трех сериях). Альгологически чистые культуры водорослей выращивались при комнатной температуре в конических колбах емкостью 0.5—0.25 л с 250—150 мл среды на естественном освещении (в весенне-летний период) и с искусственным досвечиванием (в осенне-зимний период). Источником света служили лампы БС-40, полная мощность светового потока которых равнялась 6000 лк. Питательные среды готовились на дистиллированной и прокипяченной водопроводной воде.

В опытах испытывались среды Бенеке, Крейга и Трилиза, Тамия, Горюновой, Чу № 10 в модификации Джерлоффа, Чеснокова—Громова (среда для музейных агаризованных культур Лаборатории микробиологии Биологического института Ленинградского университета), а также разбавленные в 2 раза минеральные воды — Нарзан, Ессентуки №№ 4, 17, 20, Зварэ, Киевская, Смирновская, Миргородская, Лужанская, Джермук, Славяновская, Арзни.

Наиболее пригодными для выращивания синезеленых на жидких средах в наших условиях оказались среда Чу № 10 и среда Горюновой, приготовленные как на водопроводной, так и на дистиллированной воде. Среды имели такой химический состав (в г/л):

Среда Чу № 10	Среда Горюновой
$Ca(NO_3)_2$ — 0.04	$Ca(NO_3)_2$ — 0.5
K_2HPO_4 — 0.01	KH_2PO_4 — 0.3
Na_2CO_3 — 0.025	$MgCl_2$ — 0.1
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.02	$FeSO_4$ — 0.01
Na_2SiO_3 — 0.025	$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$ — 0.0015
Железо лимоннокислое — 0.003	NH_4VO_3 — 0.0015
Лимонная кислота — 0.003 (добавляются после стерилизации)	

На среде Чу № 10 все изучаемые культуры начинали развиваться раньше, чем на среде Горюновой. Эта разница во времени колебалась в интервалах 4—6 недель в зависимости от вида культивируемой водоросли. Меньший разрыв во времени развития водоросли в зависимости от среды выращивания характерен для *Phormidium uncinatum* и *Microcystis muscicola* — 3—4 недели. Больший разрыв характерен для *Nostoc*, *Anabaena*, *Phormidium bijugatum*, *Ph. autumnale*.

Однако, развиваясь на среде Чу № 10, водоросли довольно скоро, в пределах 1—2 недель роста, изменяли свой цвет (желтели). В большинстве случаев пожелтение было обратимым и после замены среды или подкормки восстанавливалась нормальная сине-зеленая окраска.

Развиваясь медленнее на среде Горюновой, водоросли в течение 2—3 месяцев сохраняли нормальную окраску и не требовали замены питательной среды. Это дает основание считать, что среда Горюновой может иметь определенное преимущество перед средой Чу № 10 при выращивании музейных культур на жидких средах.

О темпе роста исследуемых синезеленых водорослей на 2 испытывавшихся средах можно судить по данным табл. 1. Прирост биомассы зависит от среды выращивания и биологических особенностей вида. *Microcystis muscicola*, *Phormidium uncinatum* и *Ph. autumnale* хорошо развивались на среде Чу № 10 и значительно хуже на среде Горюновой. В первых

двух случаях биомасса была в 2 раза больше на среде Чу № 10, чем на среде Горюновой. *Ph. bijugatum*, наоборот, наиболее интенсивно рос на среде Горюновой.

Таблица 1

Прирост биомассы чистых культур (в мг/л сухого вещества) некоторых синезеленых водорослей на различных питательных средах (опыт 28 III — 21 V 1961)

Вид	Среда Чу № 10	Среда Горюновой
Microcystis muscicola (Menegh.) Elenk.	93.6	40.0
Phormidium uncinatum (Ag.) Gom.	255.2	120.0
Ph. bijugatum Kongiss.	64.0	100.8
Ph. autumnale (Ag.) Gom.	111.2	96.8

В дальнейшей работе особое внимание было уделено изучению темпа роста синезеленых на различных модификациях среды Чу № 10, поскольку на ней в наиболее короткие сроки нарастает большая биомасса культуры.

При составлении различных модификаций питательной среды мы исходили из предположения о том, что в жизнедеятельности синезеленых водорослей большую роль должны играть физиологически активные вещества — стимуляторы роста и витамины. Это предположение основано на следующем: во-первых, в естественных условиях массовому развитию синезеленых водорослей предшествует бурное нарастание массы зеленых, которые являются продуцентами физиологически активных веществ, выделяемых ими в воду в большом количестве; эти вещества не могут не влиять на развитие синезеленых водорослей. Во-вторых, являясь одной из древних групп хлорофиллоносных растений, синезеленые водоросли имеют много общего с бактериями, которые, как известно, требуют добавления в питательные среды целого ряда витаминов и физиологически активных веществ. В-третьих, в естественных условиях синезеленые водоросли растут в симбиозе с бактериями, которые поселяются в слизи, обволакивающей клетки синезеленых. Бактерии являются продуцентами некоторых физиологически активных веществ, в частности гетероауксина (Бершова, 1959), который не может не влиять на жизнедеятельность синезеленых водорослей. Кроме того, сами синезеленые водоросли являются продуцентами некоторых витаминов, выделяемых ими в среду, например B_{12}.

Исходя из этих предположений, мы провели ряд опытов по изучению влияния на накопление биомассы альгологически чистых культур синезеленых водорослей некоторых физиологически активных веществ и витаминов. Результаты опытов представлены в табл. 2—5.

В опытах изучалось влияние различных концентраций гетероауксина, отечественного гиббереллина, никотиновой кислоты, рибофлавина, аневрина, индолилуксусной кислоты. Указанные вещества добавлялись в растворенном виде к среде Чу № 10.

Как видно из табл. 2—5, брались довольно высокие концентрации исследуемых веществ. Это объясняется тем, что указанные вещества частично разрушаются при длительном стоянии в растворах, а кроме того, как показали предварительные опыты, синезеленые водоросли выдерживают еще более высокие концентрации физиологически активных веществ.

Таблица 2

Влияние условий выращивания на рост чистой культуры *Anabaena variabilis*

Вариант опыта	(17 VII — 14 VIII 1961)		(1 XI — 1 XII 1961)	
	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю
Контроль (среда Чу № 10)	102.4	100	3.2	100
Среда + 4 мг гетероауксина	—	—	22.1	690.6
Среда + 20 мг гетероауксина	250.0	244.1	28.6	893.7
Среда + 40 мг гетероауксина	—	—	26.0	812.1
Среда + 200 мг гетероауксина	258.8	252.7	99.4	3107.8
Среда + 20 мг рибофлавина	135.2	132.0	24.0	750.0
Среда + 40 мг рибофлавина	—	—	5.8	181.2
Среда + 4 мг аневрина		—	11.0	343.7
Среда + 20 мг аневрина	—	—	18.2	568.7
Среда + 200 мг аневрина	120.8	117.9	11.7	368.7
Среда + 20 мг никотиновой кислоты	132.8	129.6		
Среда + 20 мг гиббереллина	214.0	208.9		
Среда + 20 мг аневрина + 20 мг рибофлавина + 20 мг гетероауксина		—	81.2	2537.5

Из данных табл. 2 видно, что добавление к среде физиологически активных веществ резко увеличивает накопление биомассы водоросли. Наиболее интенсивно идет развитие культуры *Anabaena variabilis* при добавлении гетероауксина. Следовательно, в культуре эта водоросль для своего развития требует искусственного добавления физиологически ак-

Таблица 3

Влияние условий выращивания на накопление биомассы чистых культур *Anabaena variabilis* и *Microcystis muscicola*

Вариант опыта	*A. variabilis* (22 V — 16 VI 1962)		*M. muscicola* (7—20 VI 1962)	
	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю
Контроль (среда Чу № 10)	59.0	100	116.8	100
Среда + 20 мг гетероауксина	77.5	131.2	123.6	105.8
Среда + 40 мг гетероауксина	96.0	162.7	104.8	89.6
Среда + 5 мг индолилуксусной кислоты	54.5	92.3		
Среда + 10 мг индолилуксусной кислоты	71.0	120.3	126.3	108.5
Среда + 20 мг индолилуксусной кислоты	—	—	138.0	118.1
Среда + 20 мг никотиновой кислоты	—	—	136.8	117.1
Среда + 40 мг никотиновой кислоты	—	—	115.2	98.6
Среда + 10 мг гиббереллина	—	—	114.0	97.6
Среда + 20 мг гиббереллина	—	—	119.2	102.0
Среда + 20 мг гетероауксина и через 10 дней еще 20 мг	83.0	140.0		
Среда + 40 мг гетероауксина и через 10 дней еще 40 мг	83.0	140.0		

тивных веществ. Внесение последних в питательную среду в значительной мере стимулирует ее рост и развитие.

Особенно сильно эффект стимуляции проявился во второй серии опытов, когда развитие водоросли происходило в неблагоприятный осенне-зимний период (в природе развития этого вида не было). В культуре на среде Чу № 10 без добавления витаминов и физиологически активных веществ водоросль развивалась очень плохо.

Аналогичные результаты получены и в 1962 г. с культурой *A. variabilis*, выделенной из почвы. Однако необходимо отметить, что в этом случае эффект стимуляции ниже, чем в первом случае, т. е. в опытах с культурой, выделенной из водоема.

Как видно из данных табл. 3, с *Microcystis muscicola* получается еще менее значительный эффект стимуляции при добавлении гетероауксина. Более того, при добавлении 40 мг гетероауксина наблюдалось даже угнетение развития водоросли.

Наилучшее развитие *Microcystis* получено при добавлении отдельно индолилуксусной и никотиновой кислоты (витамин РР), причем на среде с витамином РР *Microcystis* очень долго сохраняет свой чистый сине-зеленый цвет, а на контрольной быстро желтеет.

Анализируя эти данные, можно прийти к выводу, что различные виды синезеленых водорослей избирательно относятся к различным физиологически активным веществам и необходимо, вводя в культуру тот или иной вид водоросли, выяснить оптимальную концентрацию наиболее эффективного для него стимулятора роста.

Подтверждение этого мы находим в результатах следующих опытов.

Как видно из данных табл. 4, *Phormidium bijugatum* и *Ph. autumnale* также по-разному относятся к добавлению в среду одних и тех же стимуляторов. *Ph. bijugatum* в подавляющем большинстве случаев отрицательно реагирует на добавление в среду физиологически активных веществ в исследуемых концентрациях. *Ph. autumnale*, наоборот, положительно реагирует на добавление в среду гетероауксина (20 мг/л).

Таблица 4

Влияние условий выращивания на накопление биомассы чистых культур *Phormidium bijugatum* и *Ph. autumnale*

Вариант опыта	*Ph. bijugatum*		*Ph. autumnale*	
	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю
Контроль (среда Чу № 10)	191.7	100	110.0	100
Среда + 20 мг гетероауксина	137.1	71.5	154.8	140.7
Среда + 40 мг гетероауксина	107.2	55.8	132.8	120.7
Среда + 5 мг индолилуксусной кислоты	140.4	73.2	121.2	110.1
Среда + 10 мг индолилуксусной кислоты	108.5	56.6	98.8	89.8
Среда + 20 мг гетероауксина и через 10 дней еще 20 мг	182.0	94.9	113.6	103.2
Среда + 40 мг гетероауксина и через 10 дней еще 40 мг	204.1	106.4		

По-разному относятся к одним и тем же концентрациям физиологически активных веществ представители рода *Nostoc* (табл. 5).

Как видно из данных табл. 5, *N. punctiforme* положительно реагирует на добавление к среде физиологически активных веществ и особенно ин-

Таблица 5

Влияние условий выращивания на накопление биомассы чистых культур *Nostoc*

Вариант опыта	*Nostoc* sp. (22 V—19 VI 1962)		*N. punctiforme* (22 V—20 VI 1962)	
	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю	мг сухого вещества на 1 л среды	% к контролю
Контроль (среда Чу № 10)	241.8	100	153.4	100
Среда + 20 мг гетероауксина	213.8	88.4	200.8	130.9
Среда + 40 мг гетероауксина	223.6	92.4	206.7	134.7
Среда + 5 мг индолилуксусной кислоты	254.1	105.1	208.0	135.6
Среда + 10 мг индолилуксусной кислоты		—	232.7	151.6
Среда + 20 мг гетероауксина и через 10 дней еще 20 мг	193.0	79.8	196.3	127.9
Среда + 40 мг гетероауксина и через 10 дней еще 40 мг	178.1	73.6	195.0	127.0

долилуксусной кислоты в концентрации 10 мг/л, *Nostoc* sp., наоборот, отрицательно. Виды синезеленых водорослей, развивающиеся быстрыми темпами (*Microcystis muscicola*, *Phormidium bijugatum*, *Nostoc* sp.), в большинстве случаев относятся к стимуляции отрицательно. Виды, характеризующиеся медленными темпами развития (*Anabaena variabilis*, *Phormidium autumnale*, *Nostoc punctiforme*), положительно реагируют на добавление к среде стимуляторов, причем эффект стимуляции сильнее проявляется при развитии водорослей в осенне-зимний период, т. е. тогда, когда в природе вид не развивается.

Проведенные опыты показали, что в явлениях нарастания биомассы синезеленых водорослей в культурах проявляется сезонность развития. С мая по август, а особенно в период интенсивной вегетации вида в природе, за одно и то же время водоросли в культурах накапливают значительно большую биомассу, чем в осенне-зимний. В этот период, преимущественно с декабря по март, они характеризуются очень замедленными темпами развития при наличии одинаковых условий проведения опыта.

Резюмируя все изложенное, мы приходим к следующим выводам: из исследованных 18 сред наиболее пригодными для развития альгологически чистых культур синезеленых водорослей являются среда Чу № 10 в модификации Джерлоффа и среда Горюновой. На среде Чу № 10 синезеленые водоросли развиваются значительно быстрее, чем на среде Горюновой. Разница во времени достигает 4—6 недель.

Добавление к среде Чу № 10 физиологически активных веществ и витаминов — гиббереллина, гетероауксина, индолилуксусной кислоты, аневрина, рибофлавина, витамина РР — оказывает значительное влияние на рост, развитие и нарастание биомассы исследуемых альгологически чистых культур синезеленых водорослей.

В реакции изучаемых водорослей на добавление в среду различных стимуляторов четко проявляется видовая специфичность. Разные виды поразному относятся к одним и тем же концентрациям физиологически активных веществ. Виды, характеризующиеся быстрым темпом развития, на добавление к питательной среде стимуляторов в исследуемых концентрациях реагируют отрицательно, развивающиеся медленно — положительно.

Наиболее отзывчивыми на стимуляцию оказались представители рода *Anabaena*, в меньшей мере *Phormidium autumnale* и *Nostoc punctiforme* и еще меньшей *Microcystis muscicola*, *Nostoc* sp., *Phormidium bijugatum*.

Максимальные приросты биомассы у представителей рода *Anabaena* наблюдались при добавлении к среде Чу № 10 гетероауксина в концентрации 20—200 мг/л; у *Nostoc punctiforme* — индолилуксусной кислоты в концентрации 5—10 мг/л; у *Phormidium autumnale* — гетероауксина в концентрации 20 мг/л; у *Microcystis muscicola* — индолилуксусной кислоты и витамина РР в концентрации 20 мг/л. Эффект стимуляции значительно отчетливее проявляется при развитии водорослей в осенне-зимний период, когда в природе вид не развивается.

Отзывчивость синезеленых водорослей на добавление в среду физиологически активных веществ дает основание присоединиться к сторонникам той точки зрения, что одной из причин массового развития синезеленых во время «цветения» является накопление в водоеме физиологически активных веществ, продуцируемых в основном другими хлорофиллоносными растениями.

ЛИТЕРАТУРА

Баранков Г. К. 1961. Химия синезеленых водорослей (*Cyanophyceae*). Бот. журн., 46, 3.

Бершова О. І. 1959. Вплив мікроелементів на утворення гетероауксину ґрунтовими мікроорганізмами. Мікробіол. журн., 21, 4.

Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6.

Прат С. и Кубин. 1956. Ассимиляция и дыхание термофильных синезеленых водорослей. Физиология растений, 3, 6.

Garnier J. 1958. Influence de la temperature et de l'éclairement sur la teneur en pigments d'*Oscillatoria subbrevis* Schmidle (*Cyanophycées*). C. R. Acad. sci., 246, 4.

Goodwin T. W. 1957. The nature and distribution of carotenoids in some blue-green algae. Journ. Gen. Microbiol., 17, 2.

Hattori Akihiko, Yoshihiko Fujita. 1959. Crystalline phyrocibilin chromoproteids obtained from a blue-green alga, *Tolypothrix tenuis*. Journ. Bicchem., 46, 5.

Kubin S. 1959. Catalase activity in thermal blue-green algae in relation to temperature. Biol. plant. Acad. Sci. Bohemo-Sl., 1, 1.

Oh Eocha C. 1958. Comparative biochemical Studies in the phycobilins. Arch. Biochem. a. Biophys., 73, 1.

Кафедра физиологии растений
Киевского ордена Ленина
государственного университета
им. Т. Г. Шевченко.

О. И. ФЕОКТИСТОВА

СИНЕЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ КАК ОБЪЕКТ МАССОВОЙ КУЛЬТУРЫ

В последнее время значительно повысился интерес к синезеленым водорослям в связи с тем, что они, несмотря на большое народнохозяйственное значение, остаются в то же время чрезвычайно мало изученными организмами. Синезеленые вызывают «цветение» воды в водохранилищах и в летние месяцы являются основными продуцентами органического вещества в водоемах. Наряду с бактериями и актиномицетами они способны к синтезу витамина B_{12} (Darken, 1953). Способность синезеленых к фиксации атмосферного азота позволяет использовать их для удобрения рисовых полей (Watanabe, 1959a, 1959b). Рядом исследователей (Strughold,

Benson, 1959; Still, 1960) отмечается возможность применения синезеленых водорослей для регенерации кислорода в замкнутых экологических системах. В связи с этим нам кажется своевременным и целесообразным более широко ставить вопрос о массовой культуре этих организмов. Получение высоких урожаев синезеленых откроет пути к дальнейшему всестороннему изучению их в условиях лабораторного эксперимента, позволит шире использовать в практических целях.

Литературные данные свидетельствуют о недостаточности опыта ведения массовой культуры синезеленых, и при разработке данного вопроса целесообразно исходить из опыта работ с протококковыми водорослями, для массовой культуры которых пригодными оказываются формы, характеризующиеся следующими признаками: «высокой интенсивностью фотосинтеза в широком диапазоне интенсивностей света, термофильностью, выносливостью к повышенным концентрациям минеральных солей в среде, устойчивостью против бактериального загрязнения» (Владимирова и Семененко, 1962). По-видимому, эти критерии остаются в силе и для массовой культуры синезеленых. Рассмотрение ряда физиологических свойств синезеленых водорослей позволяет говорить о том, что они отвечают требованиям массовой культуры и могут быть успешно введены в нее.

Перспективными для этой цели являются прежде всего термофильные водоросли. Продуктивность водорослей в значительной степени зависит от количества потребляемой ими световой энергии. Однако увеличение интенсивности света ведет к перегреву культуры. Возникает необходимость в термофильных формах. Пока не описаны штаммы *Chlorella*, растущие при температуре выше 39—40° С (Sorokin, 1953; Рубенчик и др., 1961). Температурные же оптимумы даже у нетермофильных синезеленых колеблются в пределах 25—35°. Среди синезеленых водорослей описано наибольшее число видов, обитающих в горячих источниках. Известно несколько видов *Phormidium* и *Oscillatoria*, температурный оптимум которых для природных вод равен около 80°, и несколько видов *Synethococcus* с оптимумом выше 60° (Drawert, 1959). В условиях лабораторной культуры ряд видов *Oscillatoria* имеет оптимум при 45—50°.

Для получения в короткие сроки больших урожаев водорослей имеет большое значение высокая концентрация минеральных солей в среде, главным образом азота. Интенсивная культура протококковых большинством исследователей ведется на среде Тамия, содержащей нитратный азот в количестве 700 мг/л. Синезеленые водоросли, по данным Э. А. Штины (1962), используют различные источники азота. Они хорошо растут на нитратном и аммонийном азоте, некоторые усваивают мочевину. Известно около 40 видов, фиксирующих атмосферный азот. При работе с неазотфиксирующими синезелеными обычно пользуются средами, содержащими также нитратный азот. Количество его составляет в среде Чу (Chu, 1942) 7 мг/л, в среде Хьюза (Hughes, 1958) — 80, в средах Кратца и Майерса (Kratz a. Myers, цит. по: Zehnder a. Gorham, 1960) —140— 160 и в среде Аллен (Allen, 1956) — 300 мг/л. Пока нет данных о культивировании синезеленых на средах, содержащих более 300 мг N/л. Однако можно полагать, что при всех равных физико-химических факторах среды могут быть созданы условия роста синезеленых при более высокой концентрации азота. Проблема азотного питания синезеленых в условиях массовой культуры может быть решена путем использования организмов, фиксирующих атмосферный азот.

Рядом авторов (Чесноков, 1961; Ничипорович и др., 1962) отмечено, что высокая продуктивность штаммов *Chlorella* наблюдается при освещенности в 11—20 тыс. лк. Большинство работ с синезелеными проводилось

при низких освещенностях: от 300 до 3000, реже 10 000 лк (Hughes, 1958; Halldal, French, 1958; Zehnder, Gorham, 1960). Однако Аллен (Allen, 1956) показала, что низкая освещенность является оптимальной лишь при употреблении сред с низким содержанием минеральных солей. В опытах Аллен с *Anabaena cylindrica* при наличии концентрированной питательной среды урожаи водорослей возрастал с увеличением интенсивности света до 16 000 лк. В лаборатории К. А. Гусевой при выращивании *Coelosphaerium dubium* и *Anabaena cylindrica* на среде Чу оптимум роста культур наблюдался при 16 000 и 18 000 лк.

Условия массовой культуры требуют снабжения водорослей достаточным количеством углерода. Источниками углерода для синезеленых могут быть карбонаты и свободная углекислота. Кратц и Майерс (Kratz a. Myers, 1955a) показали, что при определенных pH для синезеленых благоприятно наличие 4% CO_2. Положительным свойством синезеленых водорослей является способность их расти в условиях длительного непрерывного освещения. Иггена (Iggena, 1938) показала, что ряд бентосных синезеленых водорослей хорошо растет в условиях 19-часового светового дня. В наших опытах (Феоктистова, 1959) планктонные синезеленые водоросли *Coelosphaerium dubium* и *Microcystis aeruginosa* образовывали наибольшее количество органического вещества и давали наибольшую численность клеток на единицу световой энергии при круглосуточном освещении. По данным Аллен (Allen, 1956), при интенсивности света в 16 000 лк синезеленые одинаково хорошо росли на 13- и 24-часовом световом дне.

Однако при всех ценных свойствах синезеленых водорослей, дающих возможность говорить о перспективности их введения в массовую культуру, ряд обстоятельств затрудняет их выращивание и получение высоких урожаев. До настоящего времени остается открытым вопрос о сезонности синезеленых в условиях культуры, о потребляемых ими биогенных элементах. Эти водоросли трудно очистить от сопутствующей микрофлоры. Бактериально чистые синезеленые требуют сложных сред и соблюдения строгой стерильности. При введении синезеленых в массовую культуру приходится учитывать их способность образовывать запахи и быть токсичными на определенных стадиях развития. Все это затрудняет введение синезеленых водорослей в интенсивную культуру. Возможно, что в силу указанных причин данному вопросу в литературе уделяется так мало внимания.

Работы китайских (Jeh Tsing-chuan a. oth., 1959), японских (Watanabe, 1959a, 1959в) и американских (Allen, 1956; Strughold, Benson, 1959; Still, 1960) ученых говорят о возможности получения массовой культуры синезеленых водорослей в лабораторных и полупроизводственных условиях. Большинство авторов обращает существенное внимание не только на создание оптимальных условий культивирования, но и на подбор организмов, отвечающих условиям массовой культуры.

По литературным данным, наиболее перспективными для этих условий могут быть азотфиксирующие синезеленые, а также *Anacystis nidulans*, выделенный и идентифицированный Аллен (Kratz, Myers, 1955a). Температурный оптимум этого организма 41—45°, а для некоторых штаммов 77°, время генерации 2 час., пределы pH 7.0—9.0. Из числа азотфиксирующих синезеленых предлагаются для массовой культуры *Tolypothrix tenuis* (Watanabe, 1959b), *Anabaena cylindrica* (Allen, 1956), *Oscillatoria subbrevis*, *Amorphonostoc punctiforme*, *Stratonostoc commune*, *S. Linckia*, *Anabaena variabilis*, виды *Phormidium* (Штина, 1961).

Получаемые до сих пор урожаи синезеленых невысоки. Для большинства планктонных форм они не превышают 2—3 г сухого веса на 1 л за

Урожаи зеленых и синезеленых водорослей, получаемые при лабораторных и полупроизводственном методах ведения культуры

Тип водорослей	Условия культивирования	Освещение	Водоросли	Урожай (г сухого вещества за сутки)		Литературный источник
				в 1 л	на 1 м²	
Зеленые.	Лабораторные.	Искусственное.	*Chlorella.*	1.6—3.2	—	Пиневич и др., 1962.
				12 *	—	Владимирова и др., 1962.
	Полупроизводственные.	»	»	—	60	Чесноков, 1961.
				30.0 **	—	Пиневич, 1962.
		Естественное (в летние месяцы).	»	—	11—21	Tamiya, 1957.
				—	17—20	Чесноков, 1961.
				—	14—21	Русина, 1961.
Синезеленые.	Лабораторные.	Искусственное.	Азотфиксирующие.	2—3 ***	—	Allen, 1956.
	Полупроизводственные.	»	*Anabaena cylindrica.*	2.0	26	Allen, 1956.
		Естественное (в летние месяцы).	*Tolypothrix tenuis.*	0.2	—	Watanabe, 1959b, 1959c.
			Tolypothrix tenuis.		7.9	Watanabe, 1959a, 1959b.
			Anabaena azotica.		834	Jeh Tsing-chuan, 1959.

* За 10 дней культивирования.
** За 20 дней культивирования в проточной культуре.
*** За 20—60 дней культивирования.

20—60 дней культивирования (Allen, 1956). В работах Аллен для *Anabaena cylindrica* получены урожаи до 2 г сухого веса на 1 л в сутки, или 26 г/м², при высоком темпе роста этой культуры как в разбавленных, так и в густых суспензиях. Урожаи *Anabaena* приближаются к урожаям хлореллы в условиях интенсивной лабораторной культуры.

Ватанабе (Watanabe, 1959a, 1959b) разработал установку для получения в полупроизводственных условиях высоких урожаев *Tolypothrix tenuis*, который использовался в дальнейшем для удобрения рисовых полей. Рост *T. tenuis* осуществлялся в 3 этапа: в колбах на качалке, в резервуаре емкостью 30 л при освещенности 5000 лк и при температуре 32 °, а также под открытым небом. Максимальные урожаи водорослей составляли для резервуара 0.2 г сухого веса на 1 л за сутки, для открытой культуры — 7.9 г/м² в сутки. *T. tenuis* рос в асептических условиях и фиксировал азот в количестве до 1 г/м² в сутки. Урожаи *Tolypothrix*, полученные Ватанабе (Watanabe, 1959a, 1959b) под открытым небом, лишь несколько ниже урожаев хлореллы при тех же условиях (14—20 г/м² в сутки) (см. таблицу).

Китайские ученые (Jeh Tsing-chuan a. oth., 1959) при культивировании *Anabaena azotica* в открытых ваннах получали выход до 834 г сырого веса на 1 м² за 20 час.

Американскими учеными (Strughold a. oth., 1959) выделена и успешно выращивается культура *Anacystis nidulans*. Эта водоросль используется ими вместо хлореллы в опытах по регенерации воздуха в замкнутых экологических системах.

Таким образом, рассмотренные физиологические свойства синезеленых водорослей и результаты работ с *Anabaena cylindrica* (Allen, Arnon, 1955), *Anacystis nidulans* (Strughold a. oth., 1959), *Tolypothrix tenuis* (Watanabe, 1959a, 1959b) позволяют сделать вывод о возможности массовой культуры синезеленых водорослей в лабораторных и полупроизводственных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Владимирова М. Г., В. Е. Семененко, 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.

Владимирова М. Г., В. Е. Семененко, А. А. Ничипорович, 1962. Сравнительное изучение продуктивности различных форм одноклеточных водорослей. В сб.: Пробл. космич. биол., 2, М.

Ничипорович А. А., В. Е. Семененко, М. Г. Владимирова, 1962. Интенсификация фотосинтетической продуктивности культуры одноклеточных водорослей. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.

Рубенчик Л. И., В. А. Кордюм, З. В. Лазуревич, С. И. Черных, 1961. Термофильный вариант хлореллы. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по культивированию одноклеточных водорослей, Л.

Русина О. Н., 1961. Массовое культивирование хлореллы при разных способах перемешивания. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по культивированию одноклеточных водорослей, Л.

Феоктистова О. И. 1959. Влияние длины светового дня на образование органического вещества и размножение водорослей. Труды Инст. биол. водохр. АН СССР, 1 (4).

Чесноков В. А. 1961. Некоторые физиологические аспекты повышения продуктивности одноклеточных водорослей. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по культивированию одноклеточных водорослей, Л.

Штина Э. А. 1961. Перспективные для культивирования почвенные водоросли и их распространение. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по культивированию одноклеточных водорослей, Л.

Allen M. B. 1956. Photosynthetic nitrogen fixation by blue-green algae. Sci. Montly, 83, 2.

Allen M. B., D. J. Arnon. 1955. Studies of nitrogen fixation by blue-green algae. Plant physiol., 30, 4.

Chu S. P. 1942. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. Journ. Ecol., 30.

Darken M. A. 1953. Production of vitamin B_{12} by microorganisms and its occurence in plant. tissues. The bot. rev., 19, 2.

Drawert H. 1959. Planta, 37. (Цит. по: Гусев, 1961).

Halldal P., French. 1958. Algal growth in crossed gradients of light intensity and temperature. Plant physiol., 33, 4.

Hughes E. O. 1958. Toxicity of unialgal culture of *Microcystis aeruginosa*. Canad. Journ. Microbiol., 4, 3.

Iggena M. L. 1938. Beobachtungen über die Wirkung des Lichts auf das Wachstum von Blaualgen und Grünalgen. Arch. Microbiol., 9, 2.

Jeh Tsing-chuan, Wang Lih-mei, Lin Fu-jui, Ley Shang-hao, Tseng Chi-mien, Shih Yu-shen, Tsui Shi-kiung, Li Wan-chon. 1959. Mass culture of blue-green algae. Acta hydrobiol. Sinica, 4.

Kratz W. A., J. Myers. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. Journ. Bot., 42.

Sorokin C. 1953. A high-temperature strain of Chlorella. Science, 117, 3039.

Still E. W. 1960. High altitude chambers and pressure suits and their part in manned flights to the moon. Journ. Brit. Interplanet. Soc., 17, 8.

Strughold H., O. Benson. 1959. Space medical research. New Engl. Journ. Med., 261, 10.

Tamiya H. 1957. Mass. culture of algae. Ann. Rev. Plant Physiol., 8.

Watanabe A. 1959a. Distribution of nitrogen-fixing blue-green algae in various areas of south and east Asia. Journ. Gen. a. Appl. Microbiol., 5.

Watanabe A. 1959b. On the mass culturing of a nitrogen fixing blue-green algae *Tolypothrix tenuis*. Journ. Gen. a. Appl. Microbiol., 5, 1—2.
Watanabe A. 1959c. Some devices for preserving blue-green algae in viable state. Journ. Gen. a. Appl. Microbiol., 5, 3.
Watanabe A., A. Hattori, J. Fujita, T. Kiyohara. 1959. Large scale culture of a blue-green algae *Tolypothrix tenuis*, utilising hot spring and natural gas as heat and carbon dioxide sources. Journ. Gen. a. Appl. Microbiol., 5, 1—2.
Zehnder A., P. R. Gorham. 1960. Factors influencing on the growth of *Microcystis aeruginosa*. Canad. Journ. Microbiol., 6, 6.

Институт физиологии растений
Академии наук СССР.

ТОКСИЧНОСТЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ГРУППАМИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

С. С. ИВАНОВА

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О ТОКСИЧНОСТИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Цель настоящего сообщения — осветить состояние вопроса о токсичности синезеленых водорослей по имеющимся в отечественной и зарубежной литературе данным, с тем чтобы отчетливо представить те пути, по которым следует направить исследования в этом важном для различных отраслей народного хозяйства вопросе.

Первые сведения о ядовитом действии синезеленых получены из Австралии (Fransis, 1878). В 1878 г. в ряде пунктов по побережью оз. Александрина, расположенного в эстуарии Муррея, имели место многочисленные случаи падежа крупного рогатого скота и других домашних животных. Гибель их совпала с мощным «цветением» *Nodularia spumigena* в озере. Позднее в литературе время от времени появляются описания массовой гибели или отдельных случаев отравления домашних и диких животных и птиц в периоды массового развития синезеленых в водоемах различных частей света.

Многими авторами зарегистрирована очень быстрая смерть животных: в течение нескольких часов или даже минут (Fransis, 1878; Stewart a. oth., 1950; Olson, 1952, и др.). Токсическое действие синезеленых во многих случаях подтверждалось специальными опытами на различных лабораторных животных. Реже эксперименты проводились на домашних животных. Гибель или заболевание наблюдались как при инъекциях водорослей (Fitch a. oth., 1934; Deem a. Thorp, 1939; Mason a. Wheeler, 1942; Steyn, 1945; Louw, 1950; Scott, 1952), так и при скармливании подопытным животным свежих водорослей (Fitch a. oth., 1934; Deem a. Thorp, 1939; Steyn, 1945; Stewart a. oth., 1950). Нет оснований сомневаться в том, что при определенных условиях некоторые синезеленые вызывают заболевание или гибель многих млекопитающих животных и птиц за короткое время.

Отмечены случаи, когда в период усиленного размножения синезеленых наблюдалось заболевание и гибель рыб (Steyn, 1945; Prescott, 1948; Кун, 1960, и др.). Существуют две точки зрения на причины, вызывающие гибель рыб в период интенсивного развития синезеленых. Ряд авторов рассматривает гибель рыб как результат отравления токсинами синезеленых (Кун, 1960; Кун и др., 1961). Другие исследователи (Prescott, 1948, Ingrham a. Prescott, 1954, и др.) придерживаются иной точки зрения на причины заболевания и гибели рыб в период интенсивного размножения синезеленых и связывают его с развитием гнилостных процессов, выделением ядовитых газов (аммиак, метан, сероводород) и слабой насыщенностью воды кислородом. Массовое развитие планктонных синезеленых водорослей представляет серьезную угрозу не только рыбному и сельскому хозяйству, но, возможно, и человеку.

В Америке, в некоторых районах восточной Виргинии и северо-западных районах США, в засушливые теплые годы наблюдались внезапные эпидемии гастроэнтерита и других кишечных заболеваний (Tisdale, 1931). Тщательные исследования показали, что вспышки эпидемий возникали или одновременно с бурным «цветением» водоемов синезелеными или через незначительное время после него. Высказывается предположение, что кишечные заболевания, возникшие в этот период, обусловлены действием какого-то токсического вещества, образовавшегося при разложении водорослей, и отравлением людей через воду. Синезеленые, как и некоторые высшие растения, могут вызывать различные аллергические заболевания и воспалительные процессы кожной ткани человека, а также оказывать вредное воздействие на здоровье человека и через пищу, главным образом при потреблении рыбы, взятой из водоема в период его «цветения». Такого рода заболевание человека в зависимости от географического положения очага его возникновения получило название «гаффской», «юксовской» и «сартланской» болезни. Немецкие исследователи пытались отыскать в рыбе те ядовитые вещества, которые поступали в зал. Фриш-Гафф (Балтийское море) со сточными водами целлюлозных фабрик (мышьяк и др.). Полученные ими данные были неубедительны и противоречивы. Появление этого заболевания на озерах Юксово (Ленинградская обл.), Укшозеро (Карелия) и Сартлан (Новосибирская обл.), где не имеется никаких промышленных предприятий, загрязняющих водоемы, оставляет в силе предположение о том, что одним из путей проникновения токсинов в организм человека является поступление токсических веществ из водорослей и накопление их в теле рыб.

Имеются указания на аккумуляцию токсинов синезеленых и других ядовитых водорослей в тканях рыб и беспозвоночных. Так, в районе американского оз. Пальмира, на берегу Тихого океана, многими рыбами поедается *Lyngbia majuscula*, в результате чего мясо рыб становится ядовитым для людей. Аналогичные факты аккумуляции токсических веществ получены и в отношении перидинеи *Ganyaulaux catenella*. Из калифорнийских мидий Mytilus californiacus и съедобных ракушек Saxidomus giganteus, питающихся этой перидинеей, выделен в чистом виде яд, который относится к наиболее сильным ядам для человека.

Перейдем теперь к данным о взаимоотношениях синезеленых и беспозвоночных. Известно, что ряд массовых форм синезеленых в определенных условиях ядовит для планктонных ракообразных. Так, водные вытяжки, полученные Л. П. Брагинским (1955) из водорослей рода *Microcystis*, оказались исключительно токсичными для дафний и циклопов, более слабое действие проявлял *Aphanizomenon flos-aquae*. Ядовитой для дафний оказалась и *Anabaena variabilis* (Гусев, 1961). Однако было бы большой ошибкой считать, что влияние синезеленых на беспозвоночных может сводиться лишь к их прямому токсическому действию. Взаимоотношения синезеленых и беспозвоночных более многообразны; они очень сложны и противоречивы. Приведем ряд наиболее ярких примеров. Обычно в Райгродских озерах в Польше самки Endiaptomus graciloides откладывают яйца круглый год. В озере же Кривом, где с самой весны до осени в большом количестве развиваются синезеленые, самки E. graciloides откладывают яйца только зимой. Это явление рассматривается как приспособление данной популяции к специфическим условиям озера, в то же время не отрицается и возможность тормозящего явления на развитие E. graciloides токсинов, выделяемых синезелеными. В подтверждение этого предположения можно привести данные Ф. А. Гуревича, что присутствие *Oscillatoria* оказывает тормозящее действие на развитие яиц лягушек.

Известно, что пищевая роль планктонных синезеленых очень скромна (Гаевская, 1955). К этому еще следует добавить, что, не представляя кормовой ценности для большинства зоопланктеров (Мануйлова, 1959; Сущеня, 1961, и др.), синезеленые в некоторых случаях как бы препятствуют использованию полноценных пищевых ресурсов. По наблюдениям Г. А. Васильевой (1959), в тех случаях, когда в водоемах находились одновременно синезеленые и зеленые водоросли, последние потреблялись ветвистоусыми в значительно меньших количествах, чем это происходило в отсутствие синезеленых. Отрицательное воздействие синезеленых на организмы зоопланктона может проявляться и косвенным образом в результате антагонизма между этими водорослями и бактериями. При интенсивном нарастании массы синезеленых известны многочисленные случаи резкого падения численности бактерий (Разумов, 1948; Гусева, 1952; Мануйлова, 1959, 1962). К сожалению, до настоящего времени в вопросе о взаимоотношениях фитопланктона и бактерий существуют еще значительные разногласия (Разумов, 1948; Горюнова, 1949, 1950; Lefévre et cet., 1952; Гусева, 1952, и др.), и этот вопрос нуждается в детальном изучении. Однако уже и сейчас становятся очевидными некоторые последствия антагонизма между синезелеными и бактериями. При падении численности бактерий в период «пика» развития синезеленых условия питания зоопланктеров резко ухудшаются, и это влечет за собой снижение интенсивности их размножения. Из работы Е. Ф. Мануйловой (1962) хорошо видно, что в зоне максимума «цветения» размножение ветвистоусых может прекращаться даже полностью. Однако в литературе приводятся факты и положительного влияния синезеленых на население водоемов. Так, Е. Ф. Мануйлова (1962) наблюдала именно в период развития синезеленых максимальную численность и биомассу зоопланктона.

Совсем не исключена также возможность, что среди синезеленых мы встретим виды, которые не только не оказывают отрицательного воздействия, а, напротив, при определенных условиях стимулируют развитие беспозвоночных. Ведь известно, что фитонциды одних растений обладают бактерицидными свойствами, других — бактериостатическими, т. е. только задерживают рост и размножение бактерий, а третьих могут стимулировать развитие микроорганизмов (Токин, 1948). Известно, например, из работы Л. П. Брагинского (1955), что среди скоплений содержавшихся in vitro *Gloeotrichia natans* дафнии и циклопы жили неделями, откладывали яйца и нормально развивались, причем концентрировались именно среди скоплений *Gloeotrichia*. Новак (Novácк, 1961) отмечает, что в период массового развития в прудах *Aphanizomenon flos-aquae* численность веслоногих и коловраток резко уменьшилась, однако количество Daphnia pulex при этом увеличивалось.

Совершенно очевидна необходимость дальнейших исследований взаимоотношения массовых видов синезеленых и беспозвоночных. Следует выявить характер влияния синезеленых в различных их концентрациях, при различных условиях на плодовитость, развитие, питание и другие стороны жизнедеятельности беспозвоночных. Углубленное изучение этих вопросов явится существенным звеном в решении проблемы биологической продуктивности водоемов.

В последние годы сделано много усилий в области изучения природы токсинов синезеленых. Общее число видов синезеленых, которые упоминаются как ядовитые для рыб, млекопитающих, птиц или беспозвоночных, по тем данным, которыми мы располагали, равно 11. К ним относятся: *Microcystis aeruginosa*, *M. flos-aquae*, *M. toxica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. variabilis*, *Gloeotrichia echinulata*, *G. pisum*,

Rivularia fluitans, *Nodularia spumigena*, *Coelosphaerium Kützingianum*.

Первая попытка выделить токсин синезеленых принадлежит Фич и соавторам (Fitch a. oth., 1934). Эта попытка оказалась неудачной, но авторам удалось установить, что яд, содержащийся в водорослях, органического происхождения, нелетуч, устойчив к теплу.

Несколько позднее появляются работы, авторы которых приходят к заключению, что отравление синезелеными является результатом совместного действия нескольких веществ. По данным Стейна (Steyn, 1945), водоросль *Microcystis toxica* содержит сильный печеночный яд и фотосинтетический агент фикоциан, вызывающий поражение кожи у скота. Исследования Лоу (Louw, 1950) показали, что содержащееся в *M. toxica* вещество, которое вызывает повреждение печени, является по своим химическим свойствам алкалоидом. Ашворт и Масон (Ashworth a. Mason, 1946) установили, что яд *M. aeruginosa* по патологическому эффекту и химическим свойствам весьма близок к термостабильному яду гриба бледной поганки (*Amanita phalloides*).

Проведенные недавно исследования (Hughes a. oth., 1958, и др.) ядовитых свойств культур *Microcystis aeruginosa* выявили, что штамм водорослей NRC-1 содержит 2 токсических начала: а) токсин, источником которого являются бактерии и который вызывает гибель подопытных мышей через длительный промежуток времени, и б) токсин самих водорослей, который вызывает быструю смерть животных и выделяется в окружающую среду лишь при деструкции клеток, т. е. является эндотоксином.

Эти данные подтверждаются исследованиями и других авторов (Louw, 1950, и др.), которые показывают, что токсичность водной суспензии *M. aeruginosa* и других синезеленых увеличивается, когда стенки клеток разрушаются или при естественном разложении, или при использовании таких приемов, как быстрое замораживание и оттаивание, высушивание и т. п., освобождающих, по-видимому, токсины водорослей.

При отмирании синезеленые выделяют яд в воду. Однако с какого-то момента разложения они теряют свои ядовитые свойства (Steyn, 1945; Fitch a. oth., 1934). Имеются наблюдения, указывающие, что, после того как водоросли начнут разлагаться и давать отвратительный запах, гибель животных в водоемах, «цветущих» синезелеными, прекращается (Scott, 1952). Правда, можно предположить, что животных просто отпугивает запах гниющих водорослей.

Восприимчивость животных к яду зависит от ряда факторов, обусловливающих их состояние, а также и от способа попадания яда в их организм. Синезеленые являются токсичными для большинства животных (мыши, крысы, морские свинки, кролики, рыбы) при подкожной или внутрибрюшинной инъекциях и в меньшей степени, а иногда даже и совсем неядовиты при введении через рот. Очевидно, животные организмы имеют какие-то защитные противоядные вещества, которые частично или полностью обезвреживают яды. Возможно, наличием таких нейтрализующих веществ и объясняются случаи поедания рыбами и беспозвоночными синезеленых, обладающих высокой токсичностью.

Степень ядовитости синезеленых водорослей зависит от их концентрации в воде (Louw, 1950). Очень важным является то обстоятельство, что водоросли, собранные в разное время года и в разные периоды их развития, обладают токсичностью различной силы (Olson, 1952). Высказывалось предположение, что *Anabaena flos-aquae* наиболее токсична в период спорообразования. В лабораторных условиях токсичность культур также может значительно варьировать. Так, по данным Олсона (Olson, 1952), летальная

доза *Microcystis aeruginosa* для 20-граммовой мыши от одной пробы к другой колеблется в пределах 13—68 мг. В то же время штамм *M. aeruginosa*, выращенный в минеральной среде другими исследователями, совсем не был токсичен для мышей. Хьюз и др. (Hughes a. oth., 1958) приходят к заключению, что *M. aeruginosa* особенно токсичен в период наиболее интенсивного развития. Фич и др. (Fitch a. oth., 1934) также утверждают, что водоросли более ядовиты, когда молоды и свежи. Напрашивается аналогия с высшими растениями, у которых фитоцидная мощность и ядовитые свойства на протяжении года сильно изменяются.

По всей вероятности, токсические свойства синезеленых отчетливо проявляются лишь при сочетании определенных условий среды.

К сожалению, до настоящего времени неизвестны факторы, регулирующие токсичность синезеленых. Чаще всего в работах, где говорится о ядовитом действии синезеленых, сведения об условиях произрастания водорослей в этот период носят самый общий характер. Например, большинство авторов считает, что отравление животных синезелеными происходит при массовом их развитии в засушливые и особенно теплые годы с высокой летней температурой воды, низким ее уровнем и большим запасом питательных веществ (Stewart a. oth., 1950; Olson, 1952; Scott, 1952, и др.). Отсутствие глубокого анализа физиологического состояния и условий (температуры, световых и др.), в которых произрастают синезеленые, приводит часто к противоречивым взглядам на их токсичность.

ЛИТЕРАТУРА

Брагинский Л. П. 1955. О токсичности синезеленых водорослей. Природа, 1.

Васильева Г. А. 1959. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб. Тр. Московск. техн. ихт. рыбн. пром. и хоз., X.

Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Тр. совещ. Ихтиол. комисс. АН СССР, 6. М.—Л.

Горюнова С. В. 1949. Прижизненные выделения летучих веществ в окружающую среду синезеленой водорослью *Oscillatoria splendida*. Докл. АН СССР, XIV, 2.

Горюнова С. В. 1950. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grev. М.—Л.

Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6.

Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., IV.

Куи М. С., 1960. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Зоол. журн., 39, 10.

Куи М. С., Д. Л. Теплый, Т. В. Астахова. 1961. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Вопр. ихтиол., 17.

Мануйлова Е. Ф. 1959. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXIV.

Мануйлова Е. Ф. 1962. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXVII.

Разумов А. С. 1948. Взаимоотношения между сапрофитными бактериями и планктоном в водоемах. В сб.: Вопр. санит. бактериол., М.

Сущеня Л. М. 1961. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск.

Токин Б. П. 1948. Фитонциды — целебные вещества растений. В сб.: Фитонциды, М.

Ashworth C. T., M. T. Mason. 1946. Observations on the pathological changes produced by a toxic substance in the blue-green algae (*Microcystis aeruginosa*). Am. Journ. Path., 22.

Deem A. W., F. J. Thorp. 1939. Toxic algae in Colorado. Journ. Amer. Veterin. Medical Assoc., 95, 742.

Fitch C. P., L. M. Bishop and oth. 1934. «Water bloom» as a cause of poisoning in domestic animals. Cornell Veterin., 24, 1.

Francis G. 1878. Poisonous Australian lake. Nature, 18, 11.
Hughes E. O., P. R. Gorham, A. Zehnder. 1958. Toxicity of a unialgal culture of *Microcystis aeruginosa*. Canad. Journ. Microbiol., 4, 3.
Ingram W. M. and G. W. Prescott. 1954. Toxic fresh-water algae. Amer. Midl. Naturalist., 52, 1.
Lefèvre M., H. Jakob, M. Hisbet. 1952. Auto et hétéroantagonisme chez les algues d'eau douce in vitro et dans les collections d'eau naturelles. Ann. station centr. d'hydrobiol. appl., 4.
Louw P. G. J. 1950. The active constituent of the poisonous alga, *Microcystis toxica* Stephens. S.-O. African indust. chem., 4.
Mason M. F., R. E. Wheeler. 1942. Observation upon the toxicity of bluegreen algae. Proc. Amer. Soc. Exper. Biol., 1.
Novák M. 1961. Zmeny ve slozeni planktonni biocenózy v obdobi masového výskytu sinice *Aphanisomenon flos-aquae*. Sb. Ces. sl. AZV. Zivos. výroba, 6, 4.
Olson T. A. 1952. Toxic plankton. Water a. sewage works, 99, 2.
Prescott G. W. 1948. Objectionable algae with reference to the killing of fish and other animals. Hydrobiologia, 1, 1.
Scott R. M. 1952. Algal toxins. Public works. March.
Stewart A. G., D. A. Barnum and J. A. Henderson. 1950. Algal poisoning in Ontario, Canada. Canad. Journ. Comp. Med., 14.
Steyn D. G. 1945. Poisoning of animals and human beings by algae. So. African Journ. Sci, 41.
Tisdale E. S. 1931. Epidemic of intestinal disorders in Charleston, west Virginia, occuring simultaneously with unprecedented water supply conditions. Amer. Journ. Public. Health, 21.

Калининградский технический институт
рыбной промышленности и хозяйства.

И. Н. СМИРНОВ и *О. И. ФЕОКТИСТОВА*

ВЛИЯНИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НА ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Синезеленые водоросли находятся в многообразных взаимоотношениях с остальным населением водоемов. Попытаемся представить всю совокупность воздействий синезеленых водорослей на другие водные растения и на водных животных.

Большое значение синезеленых водорослей в жизни остального населения пресноводных водоемов связано с тем, что они синтезируют значительную часть поступающего в водоемы органического вещества. Водоемы обогащаются органическим веществом за счет прижизненных выделений и в результате гибели этих водорослей (Горюнова, 1950б; Fogg, 1953, 1956; Fogg a. Westlake, 1955; Forrest a. oth., 1957; Zender a. Gorham, 1960). О. И. Феоктистова (1960) показала, что при распаде синезеленых водорослей органическое вещество выделяется в воду быстрее и в большем количестве, чем при распаде диатомовых и зеленых.

Рассмотрим прежде всего влияние синезеленых водорослей на водных животных.

Выделения синезеленых водорослей оказывают некоторое влияние на водных беспозвоночных и рыб. Проведенные нами (Смирнов, Феоктистова, 1962) опыты, в которых на планктонных животных воздействовали фильтратами культур, вытяжками и взвесями синезеленых водорослей, показали, что угнетающее действие имеет место только при высоких концентрациях водорослей, изредка наблюдаемых в природе. Только немногие виды планктонных беспозвоночных чувствительны к выделениям синезеленых.

Таблица 1

Смертность беспозвоночных в водных вытяжках при различных концентрациях органического вещества

Вид рачков	Концентрации органического вещества (в г/л исходной навески водорослей)																	
	15.0		5.5		2.7		2.1		1.5		0.8		0.4		0.2		Контроль	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
	Диатомовый фитопланктон Рыбинского водохранилища 9/10 *Melosira*																	
Eudiaptomus coeruleus.	—	—	2/3	50	1/6	100	5	10	1/6	70	1 1/2	20	27 1/2	0	20 1/2	10	23	10
	—	—	5	100			22	100	1/2	100	4 1/2	30			27 1/2	40		
									3	10	20 1/2	100	—	—	—	—	22	0
									4 1/2	80			—	—	—	—	20	30
									20 1/2	100								
Daphnia longispina.	—	—	—	—	—	—	22	100	—	—	—	—	—	—	—	—	22	0
Lynceus brachymrus.	—	—	—	—	20	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	30
	Культура диатомей *Nitzschia* sp.																	
Eudiaptomus coeruleus.	—	—	2	80	1/6	90	—	—	1/4	30	18	10	—	—	25	10	23	10
			6	100	1/2	100			1/2	70	24	20				—	—	—
									1	90								
									1/2	90			—	—	—	—	—	—
									21	100			—	—	—	—	—	0
Lynceus brachyurus.	—	—	—	—	—	—	—	—	20	20	—	—	—	—	—	—	20	
	Культура зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda*																	
Eudiaptomus coeruleus.			2	100	1/3	60	—	—	1/3	10	1/2	80				23	10	
	2	55			1 1/10	100			1/2	50	2	100						
	23	100							1 1/2	80								
									2 1/2	90								
									1/2	100								
									27	40								
Lynceus brachyurus.	—	—	—	—	20	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	0	
	Культура зеленых водорослей *Chlorella* sp.																	
Eudiaptomus coeruleus.	—	—	—	—	—	—	1 1/3	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Daphnia longispina.	—	—	—	—	—	—	1 1/3	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
							3	40										
							5	80										
							22	90										

Примечание. Здесь и в табл. 2: А — через сколько часов гибнут, Б — смертность (%). Длина экземпляров Eudiaptomus coeruleus 1.3—1.8 мм, Daphnia longispina 1.9—2.0, Lynceus brachyurus 3.0 мм.

Фильтраты, взвеси и вытяжки, полученные из *Coelosphaerium dubium* Grun., оказались более токсичными, чем из *Microcystis aeruginosa* Kütz. Elenk. emend. Позже мы наблюдали, что рачки Eurycercus lamellatus (O. F. Müller), Lathonura rectirostris (O. F. Müller) во взвеси *Coelosphaerium dubium* жили более двух суток, но не размножались.

В связи с тем что в литературе имеется ряд сообщений об угнетающем действии синезеленых водорослей на рыб, было интересно получить представление о влиянии на водную фауну массового развития и других водорослей, в первую очередь диатомовых и зеленых. Нами проведены опыты по изучению воздействия этих водорослей на некоторых беспозвоночных.

Из числа исследованных беспозвоночных лишь веслоногий рачок Eudiaptomus coeruleus (Fischer) погибал в заметном количестве при воздействии синезеленых водорослей или полученных из них вытяжек. Этот сравнительно чувствительный вид был в основном испытан и в опытах с диатомовыми и зелеными водорослями. Опыты проводились по методике, изложенной в предшествующем сообщении (Смирнов и Феоктистова, 1962), при температуре около 20° С.

Испытание вытяжек из диатомовых водорослей, полученных из взвесей водорослей концентрацией 0.8 г/л и более органического вещества, показало, что все Eu. coeruleus погибали за сутки (табл. 1). Вытяжки из зеленых водорослей оказались гибельными в этой же концентрации. Вытяжка из синезеленых водорослей для Eu. coeruleus гибельна в концентрации около 0.11 г/л, т. е. более токсична. Другие испытанные ракообразные оказались более стойкими к вытяжкам водорослей.

Заметная гибель Eu. coeruleus наблюдалась также в культуральной жидкости зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. (табл. 2) и во взвеси диатомового планктона. Культуральная жидкость диатомей не оказывала угнетающего действия. В культурах *Nitzschia* sp. и *Scenedesmus quadricauda* диаптомус оставался живым.

Таблица 2

Смертность Eudiaptomus coeruleus в фильтратах и взвесях диатомовых водорослей и зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* (0.06 г/л органического вещества, 3—4 млн кл./л)

Фильтраты				Взвеси						Контроль	
Nitzschia sp.		*Scenedesmus quadricauda*		диатомовый фитопланктон		*Nitzschia* sp.		*Scenedesmus quadricauda*			
А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
25	0	25 47 48	10 45 65	2 6	20 80	25	0	25 48	0 0	23	10

Таким образом, вытяжки из диатомовых и зеленых водорослей при высокой концентрации, соответствующей наивысшей наблюдаемой в природе, гибельно действуют на Eudiaptomus coeruleus. Токсическая концентрация вытяжки из диатомовых и зеленых несколько выше токсической концентрации синезеленых. Содержание кислорода в вытяжках было достаточным (6 мг/л). Возможно, что угнетающее действие оказывают вещества антибиотического характера, обнаруженные в культуральной жидкости и в клетках диатомей (Denffer, 1948) и зеленых водорослей (широко известные работы Р. Пратта, М. Лефевра и их сотрудников).

Случаи токсического действия синезеленых водорослей на рыб широко известны (Deem a. Thorp, 1939; Grant a. Hughes, 1953; Винберг, 1954; Ing-

ram a. Prescott, 1954; Гаевская, 1955). Описаны случаи гибели при массовом развитии синезеленых водорослей карпа Cyprinus carpio L., окуней Perca flavescens Mitch., Lepomis gibbosus L., сомика Ameiurus melas melas Raf. Прескотт (Prescott, 1948) экспериментально показал, что в густой разлагающейся взвеси *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. быстро погибают рыбы (в том числе и карп).

В связи с этим отравляющему влиянию синезеленых водорослей приписывались и случаи гибели рыб от неясных причин, наблюдавшиеся, в частности, в низовьях Волги (Астахова, Кун и др., 1960; Кун, 1960; Кун и др., 1960, 1961). В опытах этих авторов отмечалась гибель сазанов, получивших инъекции живых или стерилизованных синезеленых водорослей. Отсюда авторы заключают, что сазан заболевает в результате отравления синезелеными водорослями, и приходят к выводу о необходимости борьбы с ними. В опытах, проведенных с целью выяснения характера действия синезеленых на рыб в низовьях Волги (Кун и др., 1961), при изучении влияния синезеленых на сазана «для ускорения процесса воздействия» использовали концентрации синезеленых 0.3 г/мл — намного большие, чем встречающиеся в природе.

Однако один из авторов (Д. А. Теплый), повторив совместно с В. В. Михайловым (Михайлов и Теплый, 1961) опыты такого рода на несколько бо́льшем числе рыб, пришел к противоположному выводу. Авторы содержали сазанов во взвеси живого *Microcystis aeruginosa*. В течение двух недель не было обнаружено заметного отрицательного действия. Кроме того, *M. aeruginosa* вводили сазанам через рот и подкожно, причем некоторым рыбам давались свежие водоросли, а части из них — водоросли, подвергшиеся предварительному высушиванию. Погибли только те сазаны, которым были введены подкожно предварительно высушенные водоросли.

Молодь рыб быстро погибает в густых взвесях синезеленых водорослей, а также в фильтратах и вытяжках из них (Смирнов и Феоктистова, 1962).

Предположение о связи сартланской болезни (миоглобинурии) с массовым развитием синезеленых водорослей в оз. Сартлан (Винберг, 1954) встретило возражения (Берман и Струсевич, 1957).

При поисках причин отрицательного действия синезеленых на животных Горхэм с сотрудниками (Hughes a. oth., 1958; Bishop a. oth., 1959; Gorham, 1960; Gorham a. oth., 1961) обнаружил у *M. aeruginosa* токсин, вызывающий быструю гибель млекопитающих, который выделяется прижизненно и представляет собой циклический полипептид. Этот токсин продуцируется быстро делящимися и растущими водорослями, причем значительная часть продуцируемого токсина обнаруживается в культуральной жидкости (Gorham a. oth., 1961). Токсин обнаруживается не у всех штаммов, так как его продуцирование зависит от внешних и внутренних причин. Ранее Шелюбский (Shelubski, 1950) показал, что этот токсин растворим в воде, 96°-м этаноле, метаноле, термостабилен — в нейтральном растворе и не разрушается даже при нагревании до 120° в течение получаса, но быстро разрушается щелочью, хорошо поглощается активированным углем. Причиняющий быструю гибель млекопитающих токсин был обнаружен Горхэмом и его сотрудниками (Gorham a. oth., 1961) также у некоторых штаммов *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb, однако он не был найден у *Coelosphaerium kützingianum* Näg., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata* (J. S. Smith) P. Richt.

Кроме быстродействующего токсина, в культурах *Microcystis aeruginosa* этими же авторами обнаружены 3 медленно действующих токсина, продуцируемых сопутствующими бактериями. Присутствующие в культурах *M. aeruginosa* грамм-отрицательные кокки, диплококки, коккоба-

циллы и бациллы при инъекциях вызвали медленную гибель млекопитающих.

Отрицательное действие синезеленых водорослей на других представителей населения водоемов должно быть сопоставлено с их положительным значением.

Имеется ряд указаний на поедание массовых планктонных синезеленых водорослей животными. Севанские дафнии поедают и переваривают *Gloeocapsa limnetica* и *Aphanothece clathrata*; эти водоросли заглатываются также веслоногим рачком Arctodiaptomus spinosus (Мешкова, 1952). *Microcystis* поедается веслоногим рачком Mesocyclops leuckarti (Уломский, 1953), личинками Simulium (Пчелкина, 1950). Фотт (Fott, 1959) описывает опыты, в которых молодь карпа хорошо росла, получая в качестве пищи только *Microcystis*. Планктонная коловратка Euchlanis dilatata lucksiana питается в основном, высасывая содержимое клеток *Aphanizomenon flos-aquae* (Деньгина, 1961). Анабена поедается инфузориями из рода Holotricha (Винберг, 1954). Африканская рыба Tilapia nilotica поедает и переваривает *Spirulina* и *Anabaenopsis*, но не переваривает *Microcystis* (Ross, 1955). Tilapia esculenta поедает фитопланктон, переваривает диатомей, но синезеленых не переваривает (Fish, 1951). Морская синезеленая водоросль *Hydrocoleum cantharidosmum* (Montaque) Gomont. служит пищей рыбе Forcipiger longirostris, морская синезеленая водоросль *Lyngbya aestuarii* (Mertens) Liebman — молоди рыбы Chanos chanos (Tilden, 1937).

Фламинго на африканских озерах питаются *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. (Воронихин, 1953). Живой *Aphanizomenon flos-aquae* усваивается личинками Tendipes plumosus L. (Сорокин и Мешков, 1958).

Имеется также ряд случаев специализации животных на питании донными синезелеными. К числу таких животных относятся личинки ручейников Neuronia ruficrus Scop., Limnophilus rhombicus L. (Коленкина, 1951). Внутри колоний *Stratonostoc verrucosum* f. *parmelioides* (Kütz.) Elenk. (syn. *Nostoc parmelioides* Kütz.) живут личинки хирономид Cricotopus fuscatus Wirth., C. nostocicola Wirth., питающиеся исключительно внутренней слизью колоний и нитями водоросли (Brock, 1960). Отметим, что ни внутри колоний *Sphaeronostoc pruniforme* (Ag.) Elenk., ни на их поверхности нам не удавалось найти животных. Есть указание, что нитевидные синезеленые поедает Amoeba verrucosa (Догель, 1951).

Однако до сих пор не опровергнуто утверждение о том, что большинство водных животных — как планктонных, так и бентических — не поедает синезеленые водоросли (Гаевская, 1955; Сущеня, 1958, 1961; Ермолаева, 1962). Большинство личинок ручейников отказывается от поедания синезеленых (Коленкина, 1951).

Причины непоедания синезеленых водорослей большинством водных животных можно искать в механических свойствах водорослей и химическом составе в сопоставлении с особенностями биологии животных. Многие синезеленые водоросли образуют крупные колонии, пучки нитей или бывают окружены слизью, что препятствует их потреблению планктонными животными. Действительно, в опытах Лефевра (Lefèvre, 1950), проведенных в связи с наблюдавшимся им в период интенсивного развития *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk. (syn. *A. gracile* Lemm.) исчезновением планктонных ветвистоусых рачков, было показано, что эту водоросль совершенно не заглатывают ни Daphnia pulex De Geer, ни D. magna Strauss, вскоре погибшие от истощения. Хотя живой *Aphanizomenon flos-aquae* и может усваиваться Daphnia longispina O. F. M.

(Сорокин и Мешков, 1958), потреблению этой водоросли препятствует форма снопообразных пучков, в которые соединены ее длинные нити.

Новак (Novák, 1961) и Е. Ф. Мануйлова (1962) наблюдали, что вспышка развития синезеленых водорослей сопровождается падением численности планктонных животных. Отчасти это может быть объяснено уходом планктонных животных в другие слои воды.

D. magna, которую в опытных целях кормили осцилляторией, отставала в росте и не образовывала яиц; этого не наблюдалось при кормлении хлореллой (Родина, 1948).

Указывались факты прохождения синезеленых с неповрежденными оболочками через кишечники животных без утраты жизнеспособности у циклопов (Fryer, 1957) и у птиц (Proctor, 1959).

При всем своеобразии химизма синезеленые водоросли по соотношению основных химических компонентов близки к протококковым (табл. 3).

Таблица 3

Состав синезеленых водорослей (в % к сухому весу)

Вид	Белки	Липиды	Углеводы	Зола	Литературный источник
Aphanizomenon flos-aquae	43.7—87.23	3.57	4.45	4.75—7.51	Серенков, Пахомова, 1960; Феоктистова, 1960.
Anabaena cylindrica	40.7	2—12	—	—	Барашков, 1960.
Sphaeronostoc pruniforme	23.46	7.48	62.56	6.46	Определение А. В. Ананичева.

Указывалось, что содержание небелкового азота у синезеленых водорослей может превышать содержание белкового азота. Зависимости между накоплением белка и жира, известной для зеленых водорослей, у синезеленых нет; большая часть углеводов синезеленых водорослей устойчива к гидролизу (Барашков, 1960). Аминокислотный состав белка синезеленых водорослей сходен с таковым у протококковых водорослей и диатомей (см. статью Г. П. Серенкова и О. И. Пахомовой в настоящем сборнике).

Положительно характеризует синезеленые водоросли как пищевой ресурс для водных животных то обстоятельство, что эти водоросли относятся к числу организмов, способных синтезировать витамин B_{12}. Содержание витамина B_{12} составляет (в μг/кг сухого веса) у *Calothrix parietina* (Näg.) Thur. 640, у *Microcystis* (*Diplocystis*) *aeruginosa* 240, у *Anabaena cylindrica* Lemm. до 1000 (Гусев, 1961).

В связи с этим кобальт необходим для *Microcystis* (*Diplocystis*) *aeruginosa*, *Calothrix parietina* (Näg.) Thur., *Coccochloris peniocystis*, *Stratonostoc Linckia* f. *muscorum* (Ag.) Elenk. (syn. *Nostoc muscorum* Ag.). Для *Nostoc muscorum* оптимальна концентрация кобальта 0.4 μг/л, однако кобальт используется и при концентрациях до 0.002 μг/л; присутствие кобальта сказывается и на накоплении водорослями общего азота.

О. И. Феоктистова (1961) показала на примере нескольких видов синезеленых, что их прирост зависит от концентрации кобальта во внешней среде. Для *Aphanizomenon flos-aquae* оптимальной концентрацией оказалась 0.1 μг Co/л, а для *Coelosphaerium dubium* Grun и *Anabaena spiroides* Kleb. — 0.01 μг Co/л. Накопление витамина B_{12} этими водорослями в известных пределах пропорционально концентрации кобальта в растворе. Наибольшее содержание витамина B_{12} отмечено в водорослях при повышен-

ных концентрациях кобальта в среде, при которых прирост водорослей уже уменьшается. В *Aphanizomenon flos-aquae* при оптимальной концентрации кобальта содержится 340 μг витамина B_{12} на 1 кг сухого веса, при концентрации кобальта 5 μг/л достигает 640 μг/кг сухого веса. При оптимальной для роста концентрации кобальта *Coelosphaerium dubium* содержит 72 μг витамина B_{12}/кг, а при 5 μг/л Co — 330; *Anabaena spiroides* — соответственно 209 и 633. Не лишне отметить, что численность *Aphanizomenon flos-aquae* достигает 170 млн кл./л воды (Стройкина, 1960), что соответствует биомассе 10 г/л.

В *Sphaeronostoc pruniforme* содержится 0.034% к сухому веществу витамина А, 0.008% витамина B_1, 0.003% витамина B_{12} (определение А. В. Ананичева).

Иногда беспозвоночные используют синезеленые водоросли как субстрат. На *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur. живет коловратка Collotheca algicola, на *Gloeotrichia echinulata* (D. S. Smith) P. Richt. — Lindia euchromatica (Edmondson, 1944). Коловратка Euchlanis dilatata lucksiana Hauer, питающаяся *Aphanizomenon flos-aquae*, прикрепляет яйца к нитям этой синезеленой водоросли (Деньгина, 1961). В колонии *Rivularia* откладывают яйца жуки, клещи Frontipoda musculus (Müller), Limnesia maculata (Müller), Hydrocetes sp., в колониях этой водоросли также встречаются коконы турбеллярий (Müller-Liebenau, 1956). Самки хирономид Cricotopus fuscatus и C. nostocicola, личинки которых живут внутри *Nostoc parmeloides*, откладывают яйца на колонии этого ностока (Brok, 1960).

Наоборот, известны животные, отрицательно относящиеся к синезеленым водорослям как субстрату. Брюхоногий моллюск Coretus corneus не помещает кладки на осток. Осциллатория оказывает тормозящее действие на развитие яиц лягушки Rana temporaria L. (Гуревич, 1955).

Синезеленые водоросли, помимо прямых воздействий на водные организмы, влияют на них и косвенно, изменяя среду обитания. Так, Прескотт (Prescott, 1948) полагает, что на рыб могут отрицательно действовать вещества, поступающие в воду при разложении синезеленых водорослей, а именно сероводород и гидроксиламин. При массовом развитии синезеленые вызывают резкие изменения содержания кислорода, pH, а также температурного и светового режима.

Л. И. Брагинский (1955) испытывал действие одно-двухнедельных настоев синезеленых на беспозвоночных. Настои *Aphanizomenon flos-aquae* оказывали на планктонных животных слаботоксическое действие, настои из *Microcystis* были более токсичными, а из *Gloetrichia* имели положительное действие.

И. И. Семенова (1960) сообщает о гибели рыб в результате ухудшения газового режима, вызванного массовым развитием синезеленых водорослей.

Некоторые синезеленые водоросли используют органические вещества, присутствующие в водном растворе, и в этом отношении могут оказываться зависимыми от других растений и животных. *Anabaena variabilis* Kütz., *Nostoc muscorum* Ag., *Synechococcus lividus* могут потреблять мочевину в качестве источника азота (Kratz, Myers, 1955; Dyer, Gafford, 1961), *Phormidium persicinum* (Reinke) Gom. может усваивать азот из аспарагина (Pintner a. Provasoli, 1958), *Microcystis aeruginosa* усваивает азот мочевины и 8 аминокислот (McLachlan a. Gorham, 1962). *Phormidium persicinum* может использовать в качестве источников фосфора аденилovую кислоту, гуаниловую кислоту, цитидиловую кислоту, глицерофосфат (Pintner, Provasoli, 1958).

Ph. persicinum облигатно нуждается в витамине B_1 и в витамине B_{12}, причем последний может быть заменен любым вариантом кобаламина (Pintner, Provasoli, 1958).

Потребность в органическом питании так велика у *Oscillatoria splendida* Grew., что, как позволяют думать данные С. В. Горюновой (1955), эта водоросль может улавливать, убивать и усваивать бактерий и мелких животных. При наличии такого питания колония осциллатория процветает.

Относительно некоторых синезеленых известно, что они не используют органических веществ. Например, *O. rubescens* DC. неспособна извлекать азот из органических соединений. Потребность в витаминах указывалась только для *Phormidium persicinum*, а для *Oscillatoria rubescens* установлено, что она не нуждается во внешнем источнике витаминов (Staub, 1961).

Возможно все же, что использование органических веществ достаточно распространено у синезеленых водорослей, с чем связано обрастание ими других растений и животных.

Синезеленая водоросль *Lyngbya endophytica* Elenk. et Hollerbach встречается в слизи колоний коловратки Conochilus unicornis Rouss., *Phormidium mucicola* Huber et Naumann найдена в слизи коловраток Collotheca mutabilis (Hudson), C. pelagica (Rousselet) (Graaf, 1953) и Floscularia (Голлербах и др., 1953); *Oscillatoria mucicola* Woronich. встречается в слизи коловраток Conochilus unicornis Rouss., C. volvox (Голлербах и др., 1953). На лягушачьей икре живет *Oscillatoria quasiperforata* Skuja (Голлербах и др., 1953). *Sokolovia neumaniae* Elenk. живет на клещах Neumamia triangularis Pier. (Еленкин, 1936). *Aphanothece protohydrae* Hayren обрастает нематоду Leptonemella aphanothecae Gerlach. *Dactylococcopsis* обрастает нематод L. cincta и L. pollita (Wieser, 1959).

Синезеленые водоросли, поселяющиеся на животных, переносятся ими. Известен также ряд других случаев, когда животные способствуют расселению синезеленых.

Птицы переносят синезеленые водоросли на лапках, перьях, клювах и в содержимом пищеварительного тракта (Proctor, 1959; Schlichting, 1960).

Хорошо известны многочисленные случаи обрастания различными синезелеными диатомей, зеленых водорослей, сфагнума, зеленых мхов, покрытосеменных растений. Некоторые синезеленые обрастают другие синезеленые. Так, *Chamaesiphon pseudopolymorphus* F. E. Fritsch и *Ch. regularis* F. E. Fritsch растут на *Phormidium*, *Galothrix scytonemicola* Fild. — на *Scytonema* (Еленкин, 1936, 1938, 1949; Голлербах и др., 1953).

Взаимоотношения синезеленых водорослей и бактерий, судя по имеющимся данным, могут быть положительны и отрицательны. Широко известно присутствие бактерий в культурах водорослей или на поверхности их клеток (Гаевская, 1946; Staub, 1961).

С другой стороны, показано, что микроцистис и анабена выделяют вещества, отрицательно действующие на бактерий (Menel, 1956; Lefèvre et cet., 1952); осциллатория также отрицательно действует на бактерий (Горюнова, 1950а). На основании этих данных А. С. Разумов (1948, 1953) считал синезеленые водоросли антагонистами бактерий.

Возможно, причина различий в действии синезеленых водорослей на бактерий кроется в различной видовой принадлежности бактерий.

З. С. Гаухман и Ф. П. Рябов (1962) нашли, что при активной вегетации синезеленых количество бактерий снижается, а с началом отмирания синезеленых возрастает.

Между синезелеными и другими водными растениями также известны отношения разного характера. Выделяемые синезелеными водорослями органические соединения могут оказывать положительное воздействие на рост других водорослей и жгутиковых.

Надо отметить, что на синезеленых живут и представители других типов водорослей. В колониях *Rivularia* живут диатомеи (Müller-Liebenau, 1956), на различных синезеленых живут протококковые водоросли (Коршиков, 1953).

Напротив, некоторые специфические выделения синезеленых водорослей оказывают угнетающее действие на другие виды синезеленых и на зеленых водорослей (Flint a. Moreland, 1946; Lefèvre et cet., 1951, 1952).

Фогг и Миллер (Fogg a. Miller, 1958) указывают, что полипептид, выделяемый в воду *Anabaena cylindrica* при его концентрации 16 мг/л способствует развитию водоросли *Monodus subterraneus* Boye-Pet. (Xanthophyta), а при концентрации 80 мг/л угнетает ее.

С другой стороны, есть водные растения, отрицательно действующие на синезеленых. В густых зарослях тростника наблюдается угнетение развития планктонных синезеленых водорослей, в том числе *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea* (Wood) Forti Elenk. emend., *Lyngbya limnetica* Lemm. (Кондратьева, 1957).

Картина связей синезеленых водорослей с другими водными организмами, таким образом, оказывается достаточно сложной.

На связи синезеленых с другими организмами несомненно оказывает сильное влияние состояние среды. Однако никаких данных об этом нет.

Итак, существует влияние синезеленых водорослей на водных животных, бактерий и на другие водные растения. Отрицательное действие синезеленых водорослей на некоторых представителей населения водоемов проявляется лишь при очень больших концентрациях и зависит как от видового состава фитопланктона (или фитобентоса), так и от видового состава фауны. Синезеленые водоросли обогащают водоемы органическим веществом и витамином B_{12} и служат пищей многим водным животным. Обнаруженные у некоторых видов синезеленых водорослей токсины не оказывают универсального отрицательного действия на другие водные организмы.

ЛИТЕРАТУРА

Астахова Т. В., М. С. Куи, Д. Л. Теплый. 1960. О причине заболевания сазана Нижней Волги. Докл. АН СССР, CXXXIII, 5.

Барашков Г. К. 1960. Химия синезеленых водорослей *Cyanophyceae*. Бот. журн., 46, 3.

Берман Ю. З. и А. В. Струсевич. 1957. Сартланская болезнь — алиментарно-токсическая пароксизмальная миоглобинурия. Тр. Новосибирск. мед. инст. и Барабинск. отд. Всесоюзн.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 23.

Брагинский Л. П. 1955. О токсичности синезеленых водорослей. Природа, 1.

Брумштейн М. С., К. В. Горбунов, Ю. В. Курочкин, А. Ф. Коблицкая, В. В. Криницкий и А. В. Москаленко. 1960. О причинах массового заболевания сазана в дельте Волги. Вопр. ихтиол., 14.

Винберг Г. Г. 1954. Токсический фитопланктон. Усп. соврем. биол., 38, 2 (3).

Воронихин Н. Н. 1953. Растительный мир континентальных водоемов. М.—Л.

Гаевская Н. С. 1946. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. IV. Новый метод получения бактериологически чистых культур водорослей в короткие сроки времени. Бюлл. МОИП, отд. биол., CI, 2.

Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Тр. совещ. ихтиол. комисс. АН СССР, 6, М.

Гаухман З. С., Ф. П. Рябов. 1962. О взаимоотношениях между синезелеными водорослями и бактериофлорой Среднего Днепра и Днепровского водохранилища. Вопр. экологии, V.

Голлербах М. М., Е. К. Косинская, В. И. Полянский. 1953. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, 2. М.—Л.
Горюнова С. В. 1950а. Слизистые вещества *Oscillatoria*. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.
Горюнова С. В. 1950б. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grew. М.
Горюнова С. В. 1955. Явление хищничества у синезеленых водорослей. Микробиология, XXIV, 3.
Гуревич Ф. А. 1949. Синезеленые водоросли и эмбрионы пресноводных животных. Докл. АН СССР, LXVIII, 5.
Гуревич Ф. А. 1955. О взаимоотношении растений и животных в свете проблемы фитонцидов. Сб. научн. тр. Красноярск. мед. инст.
Гусев М. В. 1961. Синезеленые водоросли. Микробиология, XXX, 6.
Гусева К. А. 1951. Взаимоотношения фитопланктона и сапрофитных бактерий в водоеме. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, 1.
Деньгина Р. С. 1961. Зоопланктон шхерной части Ладожского озера. Комплексные исследования шхерной Ладожского озера. Тр. Лабор. озероведения, XII.
Догель В. А. 1951. Общая протистология. М.
Еленкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л.
Еленкин А. А. 1938. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, I. Л.
Еленкин А. А. 1949. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, II. М.—Л.
Ермолаева Л. М. 1962. О питании рачка бокоплава (*Gammarus lacustris* Sars.). Зоол. журн., 41, 8.
Коленкина Л. В. 1951. Питание личинок некоторых ручейников. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 3.
Кондратьева Н. В. 1957. Про вплив заростей очерету на синьозелені водорості. Укр. бот. журн. XIV, 2.
Коршиков О. А. 1953. Визначник прісноводних водоростей Украïнськоï РСР. У. Підклас протококкові (*Protococcineae*). Київ.
Косова А. А. 1958. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. Тр. Астраханск. гос. заповедн., 4.
Куп М. С. 1960. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Зоол. журн., 24, 10.
Куп М. С., Т. В. Астахова, Д. Л. Теплый. 1960. Почему гибнет сазан в дельте Волги? Природа, 5.
Куп М. С., Д. Л. Теплый, Т. В. Астахова. 1961. О причинах заболевания сазана в дельте Волги. Вопр. ихтиол., 17.
Мануйлова Е. Ф. 1962. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОИП, отд. биол., XX, 1.
Мешкова Т. М. 1952. Зоопланктон озера Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станц., 13.
Михайлов В. В., Д. Л. Теплый. 1961. О токсичности синезеленых водорослей реки Волги. Зоол. журн., 40, 11.
Пчелкина Н. В. 1950. О питании некоторых водных личинок двукрылых. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., 2.
Разумов А. С. 1948. Взаимоотношения между сапрофитными бактериями и планктоном в водоемах. В сб.: Вопр. санит. бактер., М.
Разумов А. С. 1953. Микробиальный планктон воды. М.
Родина А. Г. 1948. Водоросли как пища Cladocera. Докл. АН СССР, LIX, 2.
Семенова Н. И. 1960. Причины гибели сиговых в Псковском озере в августе 1959 года. Н.-техн. бюлл. Гос. н.-иссл. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., Л.
Сереников Г. П., М. В. Пахомова. 1960. Изучение азотистых соединений водорослей. Вестн. Московск. унив., Биология, почвоведение, 6.
Смирнов Н. Н., О. Н. Феоктистова. 1962. О токсичности синезеленых водорослей. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 5 (8).
Сорокин Ю. И., А. Н. Мешков. 1958. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).
Стройкина В. Г. 1960. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения 1957 и 1958 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 8—9.
Сущеня Л. М. 1958. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Автореф. дисс. Минск.
Сущеня Л. М. 1961. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск.

Уломский С. М. 1953. Новое в экологии некоторых видов веслоногих ракообразных (Copepoda) Mesocyclops Leuckarti (Claus) 1851. Докл. АН СССР, XL, 2.
Феоктистова О. И. 1960. Влияние отмерших водорослей на численность сапрофитов. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3 (6).
Феоктистова О. И. 1961. Влияние кобальта на численность планктонных синезеленых водорослей и на синтезирование ими витамина B_{12}. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 10.
Bishop C. T., E. F. J. Anet and P. R. Gorham. 1959. Isolation and identification of the fast-death factor in *Microcystis aeruginosa* NRC-1. Canad. Journ. Biochem. a. Physiol., 37.
Brandenburg T. O. and F. M. Shigley. 1947. «Water bloom» as a cause of poisoning in livestosk in North Dacota. Journ. Amer. Vet. Med. Assoc.
Brock E. M. 1960. Mutualism between the midge Cricotopus and the alga *Nostoc*. Ecology, 41, 3.
Deem A. W., F. J. Thorp. 1939. Toxic algae in Colorado. Journ. Amer. Vet. Med. Assoc., 95, 742.
Denffer D. 1948. Über einen Wachstumshemmstoff in alterenden Diatomeentenkulturen. Biol. Zentralbl., 67, $^1/_2$.
Dyer D. L., R. D. Gafford. 1961. Some characteristics of a thermophilic blue-green alga. Science, 134, 3479.
Edmondson W. T. 1944. Ecological studies of sessile Rotatoria. I. Factors affecting distribution. Ecol. Monogr., 14, 1.
Feldmann J. 1956. Une nouvelle cyanophycée endophyte (*Myxobyella dilseae*, nov. sp.). Bull. Soc. Bot., 103.
Fish G. R. 1951. Digestion in Tilapia esculenta. Nature, 167, 4257.
Fitch C. P., L. M. Bishop and oth. 1934. «Water bloom» as a cause of poisoning in domestic animals. Cornell Veter., 24, 1.
Flint L. H. and C. F. Moreland. 1946. Antibiosis in the blue-green algae. Amer. Journ. Bot., 33.
Fogg G. E. 1953. The metabolism of algae. London.
Fogg G. E. 1956. Nitrogen fixation by photosyntetic organisme Ann. Rev. Plant. Physiol., 7.
Fogg G. E., J. D. A. Miller. 1958. The effect of organic substances on the growth of the freesh water alga *Monodus subterraneus*. Verhandl. Intern. Ver. Limnol., 13, 2.
Fogg G. E., G. F. Westlake. 1955. The importance of extracellular products of algae in freshwater. Proc. Theor. a. Appl. Limnol., XII.
Forrest H. S., C. Van Baalen, J. Myers. 1957. Occurence of pteridines in a blue-green alga. Science, 125, 3250.
Fott B. 1959. Algenkunde. Jena.
Fryer G. 1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. Journ. Animal Ecology, 26, 2.
Gorham P. R. 1960. Toxic water blooms of blue-green algae. Canad. Vet. Journ., 1, 6.
Gorham P. R., A. Zehnder. 1958. Toxicity of a unialgal culture of *Microcystis aeruginosa*. Canad. Journ. Microbiol., 4, 3.
Gorham P. R. and oth. 1961. Laboratory studies on the toxins produced by water-blooms of blue-green algae. A Talk presented to the American Public Health Association Annual meeting, Detroit, Michigan, November 14, Manuscript.
Graaf F. D. 1953. Commensal organisms in the colonies of Conochilus unicornis Rousselet with a note on *Phormidium mucicola* Huber et Naumann. Hybrobiologie, 4.
Grant G. A., E. O. Hughes. 1953. Development of toxicity in blue-green algae. Canad. Journ. Health, 44, 9.
Hughes E. O., P. R. Gorham, A. Zehnder. 1958. Toxicity of a unialgal culture of *Microcystis aeruginosa*. Canad. Journ. Microbiol., 4, 3.
Ingram W. M. and G. W. Prescott. 1954. Toxic fresh-water algae. Amer. Midl. Naturalist, 52, 1.
Jakob H. 1954. Sur les propriétes antibiotiques energiques d'une algue du sol. Comptes rend. acad. sci., 238, 20.
Jakob H. 1957. Etudes sur certaines substances metaboliques liberées dans le milieu de culture par le *Nostoc muscorum* Ag. Comptes rend. sci., 244, 14.
Kratz W. A., J. Myers. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. Journ. Bot., 42, 3.
Lefèvre M. 1950. *Aphanizomenon gracile* Lemm. cyanophyte défavorable au zooplankton. Ann. stat. centrale d'hydrobiol. appl., 3.

Lefèvre M. 1959. Ecologie des Cyanophycées d'eau douce. Antibiose chez les algues. Bull. Soc. francais physiol. veget., 5, 4.
Lefèvre M., H. Jakob. 1951. Compatibilites et antagonismes entre algues d' eau douce dans les collections d' eau naturelles. Trav. assoc. intern. limnol. theor. et appl., XI.
Lefèvre M., H. Jakob, M. Nisbet. 1952. Auto et hétéroantagonisms chez les algues d'eau douce in vitro et dans les colleactions d'eau naturelles. Ann. stat. centrale d'hydrobiol. appl., 4.
Lefèvre M., M. Nisbet, H. Jakob. 1949. Action des substances excretées en culture par certaines espèces d' algues sur le metabolisme d' sutres especes d' algues. Trav. Assoc. intern. limnol. theor. et appl., X.
McLachlan J. and P. R. Gorham. 1962. Effects of pH and nitrogen sources on growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. Canad. Journ. Microbiol., 8.
Menel E. 1956. Antibiotika latky ziskanez ras. Cescoslov. hygiena, 1, 1.
Müller-Liebenau J. 1956. Die Besiedelung der *Potamogeton*-Zone ostholsteinischer Seen. Arch. Hydrobiol., 52, 4.
Novák M. 1961. Zmeny ve siozeni planktonní biocenózy v obdobi masového výskytu sinice *Aphanizomenon flos-aquae*. Sb. Ces. sl. AZV. Zivoc. výroba, 6, 4.
Pintner I. J., L. Provasoli. 1958. Artifitial cultivation of a redpigmented marine blue-green alga *Phormidium persicinum*. Journ. Gen. Microbiol., 18, 1.
Prescott G. W. 1948. Objectionable algae with reference to the killing of fish and other animals. Hydrobiologia, 1, 1.
Pringsheim E. G. 1949. The relationship between Bacteria and Myxophyceae. Bacteriological reviews, 2.
Proctor V. W. 1959. Dispersal of fresh-water algae by migratory water birds. Science, 130, 3376.
Ross R. 1955. [Выступление по докладу Prowae G. A.] Proceed. Internat. associ. theoret. a. applied limnol., XII.
Schlichting H. E. Jr. 1960. The role of waterfowl in the dispersal of algae. Trans. Microscop. cos., 79, 4.
Shelubsky M. 1950. Observations on the properties of a toxin produced by *Microcystis*. Proceed. Internat. assoc. theoret. a. applied limnol., XI.
Staub R. 1961. Ernährungs-Physiologisch autecologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge *Oscillatoria rubescens* DC. Schweiz. Zeitschr. Hydrol., 23, 1.
Tilden J. E. 1937. The algae and their life relations. Minnesota.
Wieser W. 1959. Eine ungewöhnliche Assoziation zwischen Blaualgen und freilebenden marinen Nematoden. Osterr. Bot. Zeitschr., 106, 1—2.
Zehnder A., P. R. Gorham. 1960. Factors influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenkin. Canad. Journ. Microbiol., 6, 6.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

Л. И. РУБЕНЧИК, О. И. БЕРШОВА и Ж. И. КИНЖИНИК

К ВЗАИМООТНОШЕНИЮ ANABAENA С БАКТЕРИЯМИ И АКТИНОМИЦЕТАМИ

Литература по вопросу о взаимоотношениях между синезелеными водорослями и другими микроорганизмами невелика (Разумов, 1948; Гусева, 1951; Горюнова, 1955; Новожилова, 1957; Субботина и Титова, 1959). Подавляющее большинство работ, посвященных данному вопросу, было проведено с нечистыми культурами синезеленых водорослей, что затруднило возможность выяснения действительного характера взаимного влияния указанных микроорганизмов.

Мы поставили перед собой задачу — выяснить влияние бактерий и актиномицетов, широко распространенных в водоемах и почве УССР, на синезеленые водоросли, которые вызывают наиболее интенсивное «цветение» воды — представителей родов *Anabaena*, *Microcystis* и *Aphanizomenon*. Исследования проводились в связи с проблемой биологической

борьбы с «цветением» воды в водоемах, разрабатываемой в Институте микробиологии АН УССР.

Нам не удалось получить из лабораторий Советского Союза, а также из коллекции Пратта (Чехословакия) бактериологически чистых культур этих водорослей. Поэтому мы были вынуждены заняться выделением и очисткой таких культур. Это чрезвычайно сложная и трудоемкая работа пока проведена с положительными результатами только в отношении *Anabaena*.

Пробы воды из прудов окрестностей Киева, содержащие обильную культуру этой водоросли, высевались на различные жидкие, полужидкие и твердые среды (Гусевой, Грюновой, Пратта, Чу и др.). Посевы выдерживались при различных температурах и степени освещения.

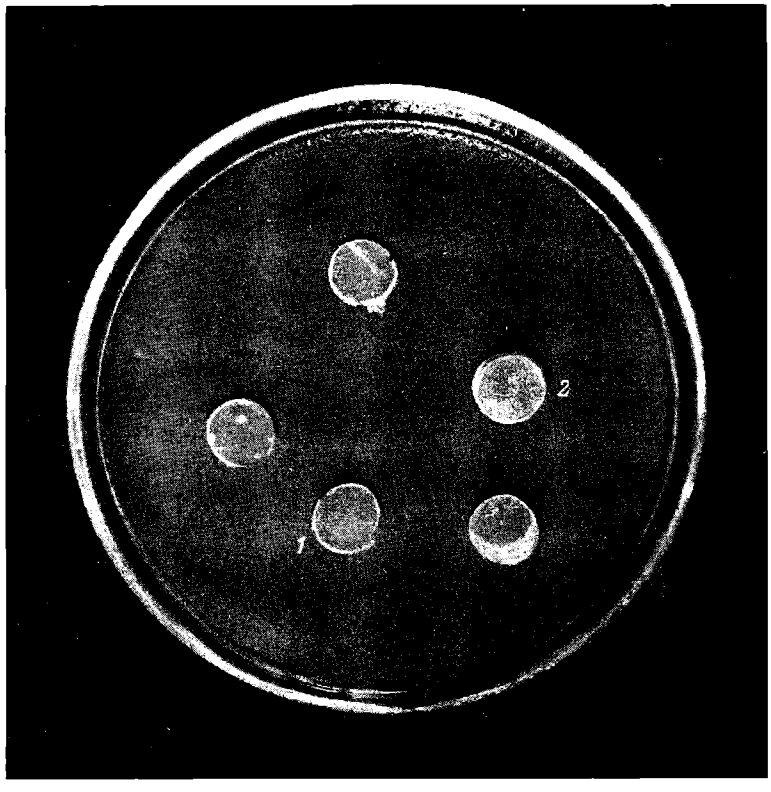
Лучшей средой для выращивания *Anabaena* оказалась среда Пратта, на которой в дальнейшем при всех последующих работах и выращивались водоросли при 25—30° С и освещении люминесцентными лампами с освещенностью в 900—1000 лк. Выраставшие на твердой среде колонии *Anabaena* были загрязнены различными другими водорослями и бактериями. Однако после ряда последовательных пересевов различных разведений материалов и на твердой среде удалось получить алгологически чистую культуру *A. Hassallii*.

Для очистки ее от бактерий были использованы риванол, а также антибиотики (биомицин, стрептомицин, полимиксин, левомицетин, синтомицин и др.) в различных дозировках и комбинациях. Это позволило уменьшить количество сопутствующих бактерий, но не избавиться от них полностью. Увеличение же доз антибиотиков выше 1 мг/мл, что, возможно, уничтожило бы бактерии, приводило к разрушению клеток водоросли. Полное же устранение бактерий было достигнуто при действии ультрафиолетовых лучей (ртутно-кварцевая лампа ПРК-4) на частично очищенную и предварительно диспергированную путем встряхивания с бусами культуру водоросли (при расстоянии от источника облучения в 25 см и экспозиции 5 мин.). Увеличение экспозиции сверх 5 мин. вело к разрушению клеток водоросли. Таким путем была получена безупречно чистая культура *Anabaena*, не дававшая роста бактерий при посевах на различные минеральные и органические питательные среды.

В поисках микроорганизмов, антагонистически действующих на *Anabaena*, было испытано 680 штаммов бактерий и 158 штаммов актиномицетов, выделенных из пресных вод и почв УССР. Эти микроорганизмы, выращенные на соответствующих твердых средах, в виде блоков накладывались на агаризованную среду с посевом газоном *Anabaena*. Культуры бактерий брались в возрасте 2, актиномицетов — в возрасте 7 суток. О действии микроорганизма судили по зонам отсутствия роста *Anabaena* вокруг блоков или же его усиления (см. рисунок). Таким путем было выявлено 28 штаммов бактерий и 3 штамма актиномицетов — антагонистов водоросли, принадлежащих к родам *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Actinomyces*. В табл. 1 приведен видовой состав микробов-антагонистов по отношению к *Anabaena*.

Как видно из приведенных данных, наибольшим антагонизмом к *Anabaena* из всех взятых микроорганизмов обладали *Bacillus mycoides*, *Pseudomonas fluorescens melochlora* и некоторые другие виды из рода *Bacillus*. Так как разновременные высевы из зон отсутствия роста *Anabaena* не обнаруживали жизнеспособных клеток водоросли, то можно считать, что действие вышеуказанных микроорганизмов было альгицидным.

В другой серии опытов влияние бактерий на размножение *Anabaena* определялось путем одновременного посева чистых культур бактерий-антагонистов и водоросли. В 50 мл жидкой среды Пратта в эрленмейеров-



Антагонистическое действие бактерий на *Anabaena Hassallii*.

Газон на чашке — растущая Anabaena Hassallii. 1 — блок с культурой *Pseudominas fluorescens*; *2* — блок с культурой *Bacillus idosus*.

Таблица 1

Антагонистическая активность микроорганизмов к *Anabaena*

Вид	Величина радиуса зоны угнетения (мм)	Вид	Величина радиуса зоны угнетения (мм)
Pseudomonas coadunata	1	*Bacillus mycoides*, штамм 1	5
Bacillus idosus	1.5	*Bac. mycoides*, штамм 2	6
Bac. salivarius	2	*Chromobacterium sulfureum*	6
Bacterium guttatum	2	*Bacterium agile*	6
Bacillus mucosus, штамм 1	2	*Pseudobacterium mutabile*	6
Bacterium nitrificans	3	*Pseudomonas fluorescens*	6
Bacillus virgatus	3	*Ps. multistriata*	7
Bacterium rugosum	3	*Ps. fluorescens melochlora*	8
Bacillus intermedius	3	*Bacillus mycoides*, штамм 3	9
Bac. medisporus	4	*Actynomyces globisporus*	1
Mycobacterium luteum	4	*A. coelicolor*	4
Bacillus mucosus, штамм 2	4	*A. olivaceus*	4
Bac. simplex	5		

ских колбах емкостью в 200 мл вносили одинаковое количество клеток *Anabaena*, в часть этих колб добавляли клетки соответствующих бактерий (20 млн/мл). Через 5 суток выросшая культура *Anabaena* отфильтровывалась, промывалась на фильтрах, высушивалась до постоянного веса и взвешивалась на аналитических весах. Разница в весе материала в контрольных и опытных колбах позволяла судить о действии испытуемых бактерий на степень размножения водоросли. Все опыты ставились в 4 повторностях.

Как видно из табл. 2, при совместном выращивании с антагонистами биомасса *Anabaena* уменьшалась на 14.3—48.6% в зависимости от того, какой вид бактерий-антагонистов использовался в опыте.

Таблица 2

Действие бактерий-антагонистов на развитие *Anabaena*

Вид	Сухой вес *Anabaena* (мг)		
	Водоросль	Водоросль + + бактерии	Уменьшение биомассы (%)
Pseudomonas fluorescens melochlora	7.0	6.0	14.3
Bacillus mycoides	7.0	5.5	21.5
Mycobacterium luteum	7.0	5.2	25.8
Bacillus virgatus	7.0	4.9	30
Bac. intermedius	7.0	4.5	35.8
Chromobacterium sulfureum	7.0	4.4	37.2
Bacterium nitrificans	7.0	4.3	38.7
Bacillus simplex	7.0	4.2	40
Bacterium agile	7.0	4.1	41.6
Bacillus mucosus	7.0	4.1	42.9
Bacterium rugosum	7.0	3.8	48.6

В то же время ряд бактерий, которые в опытах с применением метода блоков проявляли антагонистическое действие к водоросли, в жидкой среде такого действия не показали. Это обстоятельство, быть может, объясняется тем, что они не могли с достаточной интенсивностью размножаться в указанной среде, где основным источником углерода служили мертвые клетки *Anabaena* или продукты ее жизнедеятельности.

Мы испытали также действие культуральных жидкостей, полученных после фильтрования культур бактерий, выращенных на соответствующих жидких средах (минеральная среда с сахарозой и мясо-пептонный бульон). В эрленмейеровские колбы с 50 мл среды для водоросли вносили одинаковые количества клеток *Anabaena* и соответственно 0.5 мл культуральной жидкости бактерий. Через 5 суток определялся сухой вес выросшей водоросли. Полученные результаты (табл. 3) показали, что продукты жизнедеятельности, содержащиеся в культуральной жидкости бактерий, в большинстве случаев действовали гораздо сильнее, чем живые культуры соответствующих бактерий (табл. 2, 3): биомасса водоросли в присутствии фильтрата уменьшалась на 38.8—100%, т. е. до полного отсутствия роста. Это можно объяснить тем, что при совместном выращивании с водорослью на среде Пратта в условиях освещения бактерии развивались сравнительно слабо и продуктов их жизнедеятельности оказывалось меньше, чем при внесении в среду культуральной жидкости соответствующей бактерии.

Таблица 3

Действие культуральной жидкости бактерий на *Anabaena*

Вид	Сухой вес *Anabaena* (мг)		
	водоросль	водоросль + фильтрат	Уменьшение биомассы (%)
Mycobacterium luteum	6.7	4.1	38.8
Bacillus mycoides	6.7	3.6	46.3
Bac. virgatus	6.7	3.5	47.8
Pseudomonas fluorescens melochlora	6.7	3.0	55.3
Bacillus intermedius	6.7	2.5	62.9
Bac. medisporus	6.7	1.1	83.6
Bacterium nitrificans	6.7	0	100
Bacillus mucosus	6.7	0	100
Bacterium rugosum	6.7	0	100

При широком испытании всех культур наряду с проявлением антагонизма под действием некоторых культур бактерий (20 штаммов) и актиномицетов (19 штаммов) имело место и усиление роста *Anabaena* вокруг блоков, наложенных на газон этой водоросли. Такие культуры относились к родам *Mycobacterium* и *Bacterium*. По-видимому, эти микроорганизмы образуют вещества, положительно влияющие на развитие *Anabaena*.

Среди взятых актиномицетов процент форм, стимулирующих рост *Anabaena*, оказался значительно выше, чем среди бактерий.

ЛИТЕРАТУРА

Горюнова С. В. 1955. Явление хищничества у синезеленых водорослей. Микробиология, XXIV, 3.

Гусева К. А. 1951. Взаимоотношения фитопланктона и сапрофитных бактерий в водоеме. В сб.: Пробл. гидробиол. внутренних вод, 1. Л.

Новожилова М. И. 1957. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, XXVI, 2.

Разумов А. С. 1948. Взаимоотношения между сапрофитными бактериями и планктоном в водоемах. В сб.: Вопр. санит. бактер., М.—Л.

Разумов А. С. 1953. Микробиальный плактон воды. М.

Субботина А. С. и А. В. Титова. 1959. Вопросы иммунологии, микробиологии и эпидемиологии кишечных инфекций. Днепропетровск.

Институт микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного
Академии наук Украинской ССР.

А. К. НЕГРАШ и А. С. БОНДАРЕНКО

АЛЬГИЦИДНАЯ АКТИВНОСТЬ ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНЫХ РАСТЕНИЙ В ОТНОШЕНИИ КУЛЬТУРЫ СИНЕЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ ANABAENA FLOS-AQUAE

Видовой состав и интенсивность развития водорослей (в том числе и синезеленых) в водоемах в значительной мере зависят от степени зарастания их макрофитами.

По мнению некоторых исследователей (Кондратьева, 1952; Круглова, 1952), среди факторов, регулирующих жизнь водных биоценозов, большую роль играют фитонциды водных растений. В связи с этим возникает вопрос: нельзя ли явление фитонцидоносности водных и прибрежных растений использовать для борьбы с «цветением» воды в водоемах?

Мы поставили перед собой задачу исследовать действие фитонцидов водных и прибрежных растений на синезеленые водоросли.

В настоящем сообщении приводятся результаты изучения альгицидного действия in vitro 90 водных, ацетоновых и эфирных экстрактов из 34 видов и прибрежных растений по отношению к синезеленой водоросли *Anabaena flos-aquae*. Изученные растения собраны в прудах окрестностей Киева. Видовая принадлежность растений установлена сотрудником Института ботаники АН УССР Т. Я. Омельчук.

Растения исследовались в свежесобранном и воздушно-сухом состояниях. Из свежесобранных растений получали водные и ацетоновые, а из сухих — эфирные экстракты.

Исследование альгицидных свойств экстрактов проводилось методом выращивания водорослей на питательной среде, содержащей различные концентрации испытуемых препаратов. Метод состоит в следующем.

В пробирки с 2 см^3 расплавленной твердой среды Пратта вносили по 2 см^3 растворов различной концентрации исследуемого препарата в жидкой среде Пратта. Содержимое пробирок тщательно перемешивали и охлаждали до 40°. Затем добавляли по 0.2 мл взвеси клеток *Anabaena* (в 1 мл взвеси содержалось 5 тыс. клеток водоросли) и после повторного перемешивания содержимого давали ему застыть при косом положении пробирок, которые затем помещались в люминостат при 32° на 7—10 суток. Степень угнетения роста водорослей в присутствии препаратов определялась путем сравнения с ростом на среде без препарата и выражалась в условной шкале (от + до +++++).

Как показали исследования (см. таблицу), большинство изученных видов растений обладает альгицидной активностью.

Так, многие водные экстракты подавляли рост *Anabaena flos-aquae* в разведениях 1 : 100—1 : 1600. Наиболее активными среди них (1 : 800—1 : 1600) были экстракты из корней аира тростникового (*Acorus calamus*), рогоза широколистного (*Typha latifolia*), стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*), осоки (*Carex* sp.) а также из листьев манника водного (*Glyceria aquatica*), поручейника широколистного (*Sium latifolium*), роголистника (*Ceratophyllum demersum*), крестовника ушастого (*Senecio auraticus*).

Экстракты, полученные с помощью органических растворителей (эфира или ацетона), в большинстве случаев обладали более высокой активностью — до 1 : 10 000. Из них наибольшую активность (1 : 5000—1 : 10 000) проявили эфирные экстракты из корней камыша (*Scirpus lacustris* L.), листьев манника водного (*Glyceria aquatica* Whbl.), осоки (*Carex* sp.), наяды морской (*Najas marina* L.), а также ацетоновый экстракт из рдеста плавающего (*Potamogeton natans* L.).

Активность экстрактов из водных и прибрежных растений по отношению к *Anabaena flos-aquae* (f. *flos-aquae*)

Семейства и виды растений	Часть растения	Экстракты	
		водные	эфирные и ацетоновые
Сем. Araceae			
Acorus calamus L.	Листья.	1 : 300	
	Корни.	1 : 800	
Сем. Labiatae			
Lycopus europaeum L.	Цветы, листья, стебли.	1 : 106	1 : 2500
	Корни.	<1 : 142 *	<1 : 5000
Mentha arvensis L.	Листья, стебли, цветы.	<1 : 152 *	1 : 2500
	Корни.	—	<1 : 5000
Сем. Sparganiaceae			
Sparganium simplex Huds.	Листья, цветы.	<1 : 84 *	1 : 2500
	Корни.	<1 : 118 *	<1 : 2500
Сем. Gramineae			
Glyceria aquatica Whbl.	Листья.	1 : 900 *	1 : 5000
	Корни.	<1 : 108 *	<1 : 2500
Сем. Umbelliferae			
Sium lancifolium MB.	Листья.	<1 : 200	1 : 770 **
	Корни.	<1 : 400	1 : 1600 **
S. latifolium L.	Листья, стебли.	1 : 800	
	Корни.	1 : 600	
Сем. Cruciferae			
Roripa amphybia Bess.	Листья, стебли, цветы, корни.	1 : 172	
Сем. Nymphaeaceae			
Nymphaea alba	Листья, стебли.	<1 : 200 *	
Nuphar luteum Smith.	Цветы.	1 : 400	
Сем. Ranunculaceae			
Caltha palustris L.	Листья.	1 : 300	
	Корни.	1 : 140	
Ranunculus repens L.	Корни.	1 : 610	
Сем. Najadaceae			
Najas marina L.	Листья, стебли.	<1 : 84 *	1 : 10 000
Сем. Scrophulariaceae			
Gratiola officinalis L.	Корни.	<1 : 420	
Veronica sp.	Листья, стебли.	1 : 600	
	Корни.	1 : 1200	
Сем. Cyperaceae			
Heleocharis eupalustris Lindb.	Листья, цветы.	1 : 100 *	1 : 2500
	Корни.	—	1 : 2500

* Экстракты из воздушно-сухих растений.
** Ацетоновые экстракты.

Продолжение

Семейства и виды растений	Часть растения	Экстракты	
		водные	эфирные и ацетоновые
Scirpus lacustris L.	Листья, стебли.	<1 : 182 *	1 : 2500
	Корни.	<1 : 143 *	1 : 5000
Carex sp.	Листья.	1 : 400	1 : 4200 **
	Корни.	1 : 1000	1 : 830 **
Сем. **Primulaceae**			
Lysimachia vulgaris L.	Листья.	<1 : 340	
	Корни.	<1 : 220	
Сем. **Typhaceae**			
Typha latifolia L.	Цветы.	1 : 250	1 : 260 **
	Листья.	1 : 330	1 : 260 **
	Корни, корневища.	1 : 1000	1 : 400 **
Сем. **Ceratophyllaceae**			
Ceratophyllum demersum L.	Листья.	1 : 880	
	Зеленая часть.	<1 : 250	1 : 3000
Сем. **Lemnaceae**			
Lemna minor L.	Все растение.	1 : 660	1 : 1250
Сем. **Potamogetonaceae**			
Potamogeton perfoliatus L.	Листья, стебли.	<1 : 144 *	1 : 2500
P. peclinatus L.	Зеленая часть.	1 : 480	1 : 2500
P. nodosus Poir.	Листья, стебли.	<1 : 160 *	1 : 2500
P. natans L.	Зеленая часть.	1 : 340	1 : 7700
Сем. **Compositae**			
Bidens cernuus L.	Цветы, листья, стебли.	<1 : 164 *	1 : 2500
	Корни.	—	1 : 2500
B. tripartitus L.	Листья, цветы, стебли.	<1 : 148 *	1 : 2500
	Корни.	<1 : 200 *	1 : 2500
Senecio auraticus D. C.	Листья, стебли.	1 : 1000	
	Корни.	<1 : 500	
Сем. **Butomaceae**			
Butomus umbellatus L.	Листья, цветы, стебли.	<1 : 100 *	1 : 2500
	Корни.	1 : 440 *	1 : 5000
Сем. **Alismataceae**			
Sagittaria sagittifolia A.	Листья, плоды.	1 : 770	1 : 2500
	Корни.	1 : 1660	1 : 2500
Alisma lanceolatum With.	Листья, стебли, плоды.	<1 : 90 *	1 : 2500
	Корни.	<1 : 200 *	1 : 5000
Alisma plantago-aquatica L.	Листья.	<1 : 142	
Сем. **Cladophoraceae**			
Cladophora fracta L.	Зеленая часть.	<1 : 200	1 : 2500

С целью разработки ускоренного метода определения альгицидного действия исследуемых препаратов мы испытали большое количество красителей (свыше 80) на способность окрашивать мертвые и не окрашивать живые клетки *A. flos-aquae*. В результате было установлено, что наиболее пригодной для этой цели является краска нейтральный красный, которая не окрашивает живых клеток водоросли *A. flos-aquae* и диффузно окрашивает мертвые клетки.

Методика определения альгицидного действия испытуемых препаратов с помощью нейтрального красного состояла в следующем.

В пробирки, содержащие 0.9 мл жидкой среды Пратта, вносили по 0.1 мл растворов испытуемого препарата в различной концентрации, тщательно перемешивали и добавляли по 0.1 мл взвеси клеток водоросли. Пробирки с содержимым встряхивали и помещали на 24—48 час. в люминостат при 32°. По истечении указанного времени производилось определение количества мертвых клеток. Для этого капля жидкости из опытных пробирок помещалась на предметное стекло, смешивалась с каплей 0.1%-го раствора краски нейтральный красный и через 3—5 минут микроскопировалась. Определение процента погибших клеток производилось путем подсчета их не менее чем в 10 полях зрения микроскопа.

Сопоставление данных об альгицидной активности, полученных контактным методом и путем выращивания на средах в присутствии различных количеств испытуемых веществ, показало в большинстве случаев совпадение результатов.

Следует, однако, иметь в виду способность некоторых веществ реагировать с краской и тем препятствовать окраске мертвых клеток водорослей. В этом случае возможны ошибки.

ЛИТЕРАТУРА

Кондратьева Н. В. 1952. Синезеленые водоросли водоемов замедленного стока правобережного Украинского Полесья. Автореф. дисс. Киев.

Круглова В. М. 1952. О фитонцидах водных растений. В сб.: Фитонциды, их роль в природе и значение для медицины, М.

Институт микробиологии им. Д. К. Заболотного
Академии наук Украинской ССР.

К. А. ГУСЕВА и *С. П. ГОНЧАРОВА*

О ВЛИЯНИИ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА РАЗВИТИЕ ПЛАНКТОННЫХ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

В экспериментальных условиях угнетение фитопланктона высшей водной растительностью изучали Хаслер и Дженс (Hasler a. Jönes, 1949). В условиях водоема это явление было прослежено нами на мелководьях прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в районе Борка. По мере развития водной растительности здесь в начале августа особенно резко снижается численность планктонных синезеленых водорослей.[1] Такого же рода явления отмечались в литературе неоднократно (Embody, 1928; Wiebe, 1934; Bennett, 1942, и др.) и объяснялись пищевой конкуренцией водорослей и макрофитов. К этому фактору необходимо прибавить еще и

[1] См. статью К. А. Гусевой в настоящем сборнике.

затенение. При разрастании высшей водной растительности снижаются проникновение света и прогреваемость водной толщи. Оба эти фактора весьма существенны для синезеленых водорослей.

После работ Б. П. Токина (1948) и Ф. А. Гуревича (1953) наблюдаемую в зарастающих водоемах депрессию водорослей пытаются объяснять токсическими свойствами прижизненных выделений высших водных растений.

Выяснению влияния этих веществ на водоросли посвящена статья А. К. Неграша и А. С. Бондаренко в настоящем сборнике. Авторами испытано непосредственное влияние ацетоновых и эфирных экстрактов из высших водных растений, а также их соков на жизнеспособность синезеленой водоросли *Anabaena*. Реакция водорослей на ацетоновые и эфирные вытяжки для разрешения поставленной нами задачи не представляет большого интереса, поскольку эти растворители извлекают главным образом жиры и липоиды, не растворимые в воде. Соки большинства прибрежных растений, по данным указанных авторов, оказались эффективными альгицидами. Однако эти растения соприкасаются с водой лишь частично. Кроме того, вызывает сомнение, насколько прижизненные выделения высших водных растений по своему химическому составу тождественны тканевым сокам.

Наши исследования были проведены с погруженной высшей растительностью и имели своей задачей не только констатацию угнетающего действия макрофитов на водоросли, но и выяснение других возможных взаимодействий при совместном обитании в водоеме этих двух групп растительных организмов. Данная работа лишь начата и пока не претендует на окончательные выводы.

Основные условия постановки опытов были следующими: одинаковые по биомассе (1.4 г на 0.5 л среды) водные растения помещались в минеральную среду Чу, засеянную синезеленой водорослью *A. Scheremetjevi*. Все подопытные сосуды выдерживались при одних и тех же условиях температуры и освещения. Через 5—10 дней производились подсчет клеток *Anabaena*, химический анализ водной среды на азот, фосфор и определение pH среды.

Таблица 1

Развитие *Anabaena* в культуре высших водных растений

Вид	Количество клеток *Anabaena* в 1 см³		pH	Азот (мг/л)	Фосфор (мг/л)
	2 X	13 X			
Spirodela polyrhiza	8480	0	6.9	1.0	0.04
Lemna minor	8480	130	7.3	4.0	0.48
L. trisulca	8480	3100	7.3	3.0	0.04
Potamogeton perfoliatus	8480	12140	7.3	4.0	0.02
P. lucens	8480	31010	7.3	4.0	0.11
Elodea canadensis	8480	24220	7.3	1.0	0.24
Контроль	8480	10280	7.3	4.0	1.50

Как видно из табл. 1, содержание азота ни в одном из сосудов не падало ниже концентраций, необходимых для развития *Anabaena*. Поскольку эта водоросль относится к азотфиксирующим, солевой азот не может лимитировать ее развитие.

Содержание фосфора заметно снизилось во всех сосудах почти до критических концентраций, но pH понизился только в сосуде, где находи-

лась *Spirodela*. В этом сосуде *Anabaena* погибла полностью. В сосудах с другими представителями рясковых (*Lemna minor*, *L. trisulca*) численность *Anabaena* была ниже, чем в контроле, в то время как в сосуде с *Potamogeton lucens* и *Elodea canadensis* этого не наблюдалось. Здесь численность *Anabaena* была даже несколько повышенной по сравнению с контролем. Также реагировали на присутствие рясковых *Coelosphaerium dubium* и *Microcystis aeruginosa* (табл. 3).

Таблица 2

Влияние *Spirodela polyrhiza* на развитие и изменение pH среды

Количество экземпляров *S. polyrhiza*	Количество клеток *Anabaena* в 1 см³		pH
	19 VIII	6 IX	
0	6700	61300	7.2
4	6700	6350	6.8
8	6700	2160	6.4
16	6700	0	6.2

Опыты, проведенные с различным количеством экземпляров *Spirodela*, показали, что, чем больше было их помещено в сосуды с культурой *Anabaena*, тем ниже падал pH среды (табл. 2) и соответственно снижалась численность водорослей.

Для выяснения того, за счет каких веществ происходит подкисление выделяемых стеблями, листочками или корешками, последние были отрезаны и помещены в сосуды отдельно от стеблей. Через 5 дней бóльшая часть *Anabaena* в сосуде, где были корешки, погибла (табл. 4), а в сосуде со стеблями численность водорослей была такой же, как в контроле. Аналогичный опыт, поставленный с корешками *Hydrocharis* и *Polygonum*, таких результатов не дал.

Для бóльшей уверенности в правильности нашего предположения о том, что угнетающее влияние *Spirodela polyrhiza* на синезеленые водо-

Таблица 3

Развитие *Coelosphaerium* и *Microcystis* в культурах высших водных растений

Вид	Количество клеток в 1 см³			
	Coelosphaerium		*Microcystis*	
	26 X	4 XI	18 XI	29 XI
Spirodela polyrhiza	20900	5000	—	—
Lemna trisulca	20900	24000	49000	0
Контроль	20900	63000	49000	114000

росли сводится к подкислению среды (что ухудшает условия существования *Anabaena*, так как она не может развиваться при pH ниже 7.0), был поставлен опыт с совместной культурой *Spirodela polyrhiza* и *Anabaena* при pH среды 8.0 (подщелачивание 0.5% KOH). Контролем служила культура, в которую KOH не вносили и где среда имела первоначальное значение pH=7.3. Через 10 дней в подщелоченной культуре число клеток *Anabaena* оказалось в 2 раза большим, чем в неподщелоченной. Остальные рясковые (*Lemna minor* и *L. trisulca*) подкисляли среду в меньшей степени. Культуральная жидкость из-под ряски, обработанная углем по методу Н. Б. Заварзиной и засеянная культурой *Anabaena*, способствовала в большей степени росту этой водоросли, чем жидкость, не подвергнутая

Таблица 4

Развитие *Anabaena* при внесении в культуру различных частей высших растений

Вид	Части растений	Число клеток *Anabaena* в 1 см³
Spirodela polyrhiza.	Корешки.	52
	Стебли.	282
Hydrocharis morsus ranae.	Корешки.	278
	Листья.	270
Polygonum amphibium.	Корешки.	560
	Листья.	418
Контроль.		286

Таблица 5

Развитие *Anabaena* в культуральной жидкости из-под высших растений
(20 IX—28 X 1961 г.)

Вид	Число клеток *Anabaena* в 1 см³	
	с углеванием	без углевания
Spirodela polyrhiza	2510	990
Lemna minor	5690	3390

углеванию (табл. 5). Кроме уже упомянутых видов, были испытаны и другие погруженные и полупогруженные растения, из которых явно угнетающее действие на *Anabaena* оказывал *Myriophyllum* (табл. 6). Были проведены опыты и с укореняющимися водными растениями. Нарезанные небольшими кусочками, эти растения помещались в культуру *Anabaena*. В этих случаях отмечалось также угнетающее действие некоторых из них на водоросль (табл. 6). Укореняющиеся растения могут оказывать влияние на развитие водорослей в водоеме, главным образом в период осенних и весенних паводков, когда они полностью покрываются водой.

Таблица 6

Влияние высших водных растений на развитие *Anabaena*

Вид	Число клеток *Anabaena* в 1 см³	Вид	Число клеток *Anabaena* в 1 см³
Погруженные и полупогруженные растения		Укореняющиеся растения	
		Glyceria aquatica	142
Myriophyllum spicatum . . .	0	*Alisma plantago aquatica*	360
Ceratophyllum demersum . . .	317	*Equisetum fluviatile* . . .	152
Stratiotes aloides	152	*Sparganium polyedrum* . .	210
Callitriche palustris	589	Контроль	310

Из приведенных фактов видно, что депрессия синезеленых в присутствии высших растений может объясняться не только пищевой и световой конкуренциями, но и влиянием веществ, продуцируемых некоторыми из этих растений.

ЛИТЕРАТУРА

Гуревич Ф. А. 1953. К вопросу о протистоцидных свойствах водорослей и прибрежно-водных растений. Сб. научн. тр. Красноярск. мед. инст., 3.

Токин Б. П. 1948. Фитонциды — целебные вещества растений. В сб.: Фитонциды. М.

Bennett G. W. 1942. Management of small artificial lakes. Bull. Ill. Nat. Hist. Survey, 22.

Embody G. C. 1928. Principles of pond fertilization. Trans. Amer. Fish. Soc., 58.

Hasler A. D. and E. Jönes. 1949. Demostration of the antagonistic action of large aquatic plans on algae and rotifers. Ecology, 30, 3.

Wiebe A. H. 1934. Noctural depressions in the dissolved oxygen in fish-ponds with special reference to an excess of coarse vegetation and of fertilizers. Trans. Amer. Fish. Soc., 64.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

Ю. И. СОРОКИН, А. В. МОНАКОВ, Э. Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКАЯ, Е. А. ЦИХОН-ЛУКАНИНА и *Р. А. РОДОВА*

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОУГЛЕРОДНОГО МЕТОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ТРОФИЧЕСКОЙ РОЛИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Главным недостатком существующих методов изучения питания водных животных является отсутствие простого и надежного метода определения усвояемости кормовых объектов. Визуальный учет потребления недостаточен для заключения о пищевой ценности корма. Метод длительного воспитания на той или иной пище требует много времени и не всегда применим, поскольку не все животные переносят условия опыта. В Институте биологии внутренних вод АН СССР для изучения питания водных беспозвоночных был применен радиоизотоп углерода C^{14}. Применение этого изотопа позволило с большой чувствительностью определять потребление и степень усвояемости разных видов пищи водными беспозвоночными в кратковременных опытах. С применением радиоуглеродного метода изучалось питание тендипедид и олигохет (Сорокин и Мешков, 1958; Поддубная и Сорокин, 1961), представителей Cladocera, Copepoda (Монаков и Сорокин, 1961; Маловицкая и Сорокин, 1961), коловраток (Сорокин и Мордухай-Болтовская, 1962) и личинок рыб (Панов и Сорокин, 1962). В 1962 г. были проведены опыты с личинками рыб, моллюсками Valvata pulchella, Anisus vortex, с хирономидами Cricotopus silvestris, с планктонными рачками Daphnia, Diaptomus, Sida, Simocephalus, Heterocope, Polyphemus и с инфузориями Paramaecium caudatum Ehrb. В качестве пищи, меченной C^{14}, в опытах использовались бактерии, водоросли, растительный детрит и животные (коловратки, рачки и инфузории).

Основной принцип метода сводится к следующему. Пищевые объекты, в данном случае водоросли, метятся C^{14}. С этой целью последние выращиваются в культурах в среде, в которую добавляется радиоактивный карбонат $Na_2C^{14}O_3$. Меченные C^{14} водоросли предлагаются изучаемым животным в кратковременном опыте (3—6 час.). По окончании опыта животные пересаживаются в воду с неактивным кормом и освобождают свои кишечники от непереваренных остатков меченного C^{14} корма. Затем в препаратах животных определяется радиоактивность C^{14}, попавшего в состав их тела в результате усвоения меченного C^{14} корма. Поскольку перенос C^{14} в процессе усвоения осуществляется в составе органических молекул, удельная активность вещества меченого корма при переходе его в тело питающегося им животного остается постоянной. Определив количество органического углерода корма, приходящегося на 1 импульс его активности (Cr), и измерив активность C^{14} в составе животного-консумента (r),

мы можем рассчитать количество органического вещества, усвоенного им за время опыта:

$$Ca = Cr \cdot r$$

Величина Cr равна отношению общего содержания углерода в пищевом объекте к его радиоактивности. Радиоактивность водорослей определяется на фильтрах, радиоактивность мелких беспозвоночных и личинок рыб — на высушенных препаратах или путем мокрого сожжения последних и измерения активности осадков $BaCO_3$. В первом случае предварительно определяется самопоглощение излучения C^{14} в их телах. Порядок измеряемых величин потребленного и усвоенного вещества меченого корма 10^{-5} мг С.

Следует подчеркнуть, что величина Ca, измеряемая в подобных опытах, несколько ниже истинной величины усвоения меченых водорослей, поскольку часть усвоенного консументом меченого органического вещества за время опыта будет израсходована им на основной обмен и покинет его тело в виде CO_2 и продуктов выделения. Однако, как показали специальные опыты, эти потери C^{14} сравнительно невелики даже у животных с очень интенсивным обменом, поскольку основной обмен в данном случае идет не столько за счет вновь усвоенного меченого органического вещества, сколько за счет основной массы немеченого органического вещества их тела. Дафнии, например, теряют за счет основного обмена около 14% усвоенного C^{14} меченых водорослей в расчете на сутки (Монаков и Сорокин, 1961).

Полученные в наших кратковременных опытах величины Ca мы пересчитывали на сутки с тем, чтобы получить сопоставимые результаты в опытах разной продолжительности (от 3 до 6 час.). Чтобы судить об относительной интенсивности питания водных животных, взятых из одной и той же популяции при потреблении ими разных видов водорослей в параллельных опытах, мы рассчитывали в процентах суточный индекс усвоения (или, точнее, процент суточного обновления веществ тела за счет питания меченым кормом). Индекс усвоения (P) равен процентному отношению суточной величины Ca к общему содержанию углерода в теле животного. Величина этого индекса взята в качестве критерия сравнительной интенсивности питания в присутствии различных видов водорослей. Сравнивая величины этого индекса при питании животных диатомовыми, зелеными и синезелеными водорослями в параллельных опытах, мы могли судить об их сравнительной пищевой ценности.

Опыты с планктонными ракообразными

Для опытов были взяты следующие виды из Рыбинского водохранилища: а) беспозвоночные (ветвистоусые рачки) Daphnia longispina, Ceriodaphnia quadrangula, Simocephalus vetulus, Sida crystallina; б) водоросли *Scenedesmus quadricauda*, *Nitzschia* sp., *Chlorella pyrenoidosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena Scheremetjevi*. Опыты ставились в сосудах емкостью 100 мл. Рачки, отловленные в водоеме, рассаживались по 20—40 шт. Затем в сосуды добавляли взвесь водорослей из расчета их концентрации в опыте 5—7 г/м³ биомассы. Контролем на адсорбцию C^{14}, не связанную с питанием, и на естественную радиоактивность рачков служили аналогичные опыты с убитыми рачками. Результаты опытов, представленные на рис. 1, показали, что пищевая ценность разных видов синезеленых водорослей сильно варьирует. Такие представители синезеленых, как *Aphanizomenon*, *Coelosphaerium*, по своей пище-

вой ценности не уступают зеленым и диатомовым водорослям. С другой стороны, *Anabaena* и *Microcystis* используются слабо и не могут удовлетворить пищевые потребности изученных нами видов.

Наши опыты были проведены с дисперсно распределенными нитями *Aphanizomenon* и с клетками *Coelosphaerium*, соединенными в небольшие

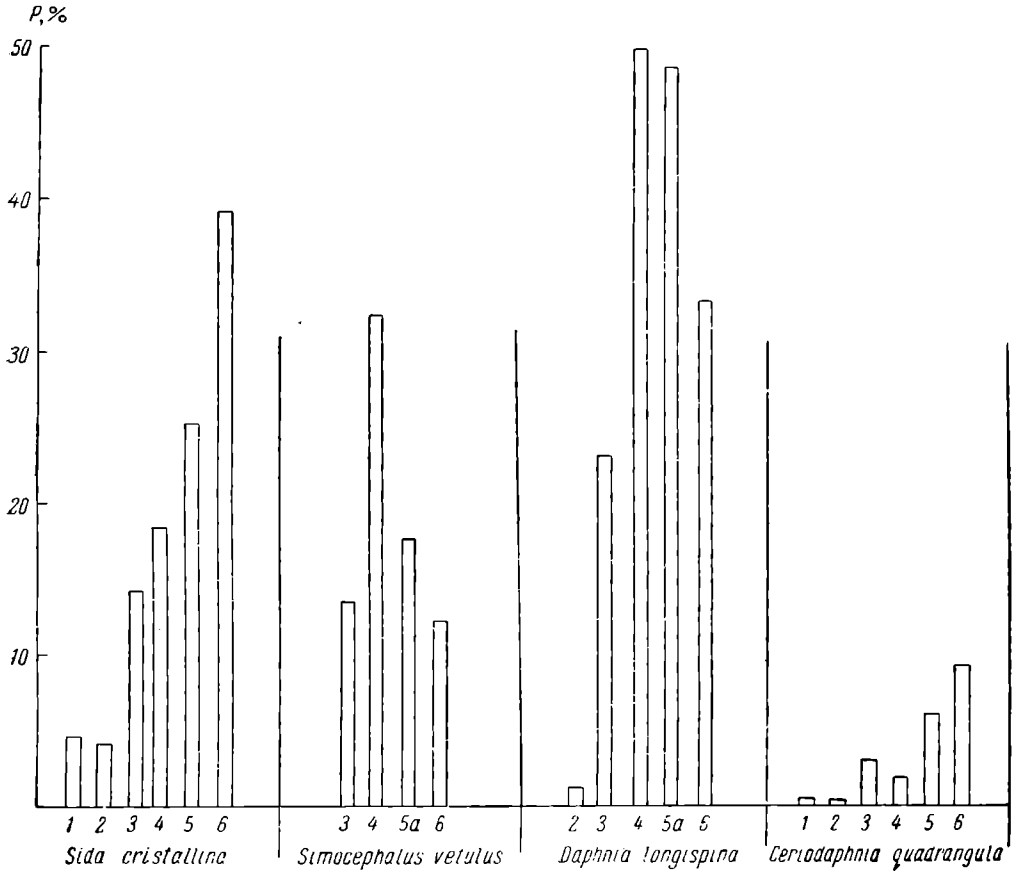


Рис. 1. Сравнительная скорость усвоения меченных C^{14} водорослей планктонными ракообразными.

1 — Anabaena; 2 — Microcystis; 3 — Aphanizomenon; 4 — Coelosphaerium; 5 — Chlorella; 5a — Scenedesmus; 6 — Nitzschia.

скопления. В таком виде эти водоросли хорошо потреблялись и усваивались. В природе они встречаются чаще всего в виде крупных колоний, что, вероятно, снижает их доступность для фильтраторов.

Опыты с парамецией Paramaecium caudatum

Paramaecium caudatum рассаживались для опытов по 50 шт. в каплю воды (0.2 мл), помещенную на предметное стекло с лункой. В каплю воды с инфузориями добавлялись меченые водоросли. Через 3—9 час. инфузорий фиксировали, отмывали от меченых водорослей и помещали на стекло для измерения радиоактивности их тел. В этих опытах необходимо было исключить вероятность попадания C^{14} в тела инфузорий при поедании

ими бактерий, которые сопутствуют водорослям и метятся за счет их клеточных выделений. В противном случае трудно было бы решить вопрос о том, могут ли инфузории поедать и переваривать клетки водорослей как таковые. С этой целью те водоросли, которые легко отмываются от бактерий, очищались от них многократным центрифугированием или промыванием на фильтрах. Водоросли, плотно адсорбирующие бактерии (*Coelosphaerium*, *Microcystis*), метились C^{14} в течение 2—3 час. в присутствии сильной дозы антибиотиков.

Результаты опытов (рис. 2) показывают, что инфузории способны

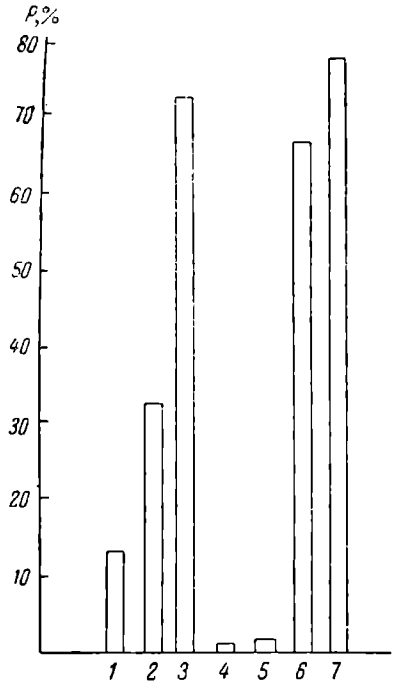


Рис. 2. Сравнительная скорость усвоения меченых C^{14} водорослей и бактерий инфузорией Paramaecium caudatum.

1 — бактерии; *2* — *Chlamydomonas*; *3* — *Chlorella*; *4* — *Anabaena spiroides*; *5* — *Microcystis*; *6* — *Coelosphaerium*; *7* — *Aphanizomenon*.

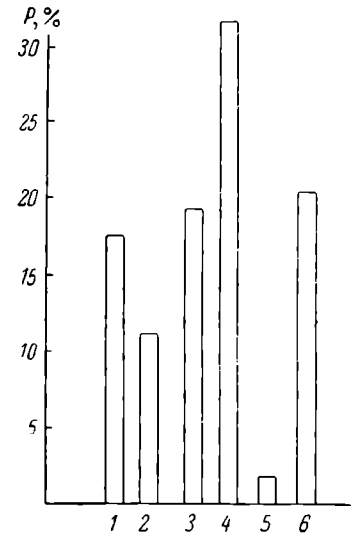


Рис. 3. Сравнительная скорость усвоения меченых C^{14} водорослей Cricotopus silvestris.

1 — *Coelosphaerium*, живые; *2* — *Coelosphaerium*, разложившиеся; *3* — *Aphanizomenon*, живые; *4* — *Nitzschia*, живые; *5* — *Scenedesmus*, живые; *6* — *Scenedesmus*, убитые.

питаться водорослями, в том числе и синезелеными. Так же как и рачки, они используют *Aphanizomenon*, *Coelosphaerium*, *Anabaena*, *Microcystis*, хотя последние по размерам клеток и их агрегатному состоянию мало чем отличаются от первых.

Опыты с Cricotopus silvestris

Для опытов были взяты животные, выведенные из одной кладки с определенной видовой принадлежностью. Опыты ставили в небольших плоскодонных кристаллизаторах, на дне которых осаждался тонкий слой меченого корма (водорослей). В 50 мл воды сажали по 15—20 экз. Ввиду того что в естественных условиях на дно, где обитает данный вид, попадают полуразложившиеся водоросли, в этих опытах животным наряду с живыми предлагались водоросли, которые были убиты нагреванием и

подвергались затем бактериальному распаду в термостате при 30° С в течение двух суток.

Результаты опытов (рис. 3) указывают на то, что синезеленые водоросли *Coelosphaerium* и *Aphanizomenon* являются хорошим кормом для данного вида, не уступая в этом отношении убитым нагреванием зеленым водорослям. Как было показано нами ранее, живые зеленые водоросли плохо перевариваются тендипедидами.

Опыты с моллюском Valvata pulchella

Схема опыта была аналогична вышеописанной. В каждый кристаллизатор сажали по 6 экз. Результаты опытов показали, что живые синезеленые водоросли *Aphanizomenon*, *Coelosphaerium*, *Anabaena* используются

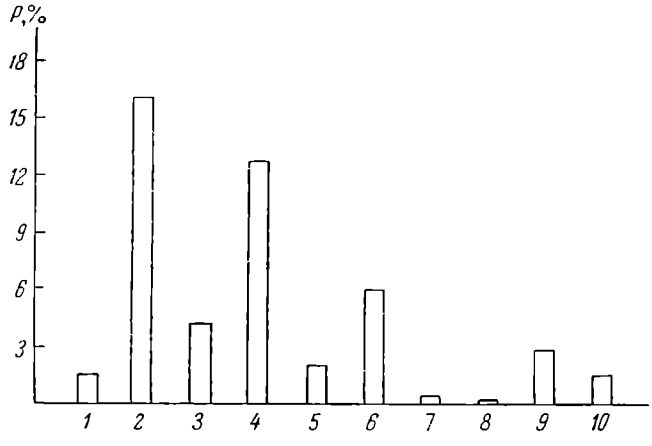


Рис. 4. Сравнительная скорость усвоения меченых C^{14} водорослей Valvata pulchella.

1 — *Aphanizomenon*, живые; *2* — *Aphanizomenon*, разложившиеся; *3* — *Coelosphaerium*, живые; *4* — *Coelosphaerium*, разложившиеся; *5* — *Scenedesmus*, живые; *6* — *Chlorella*, живые; *7* — *Microcystis*, живые; *8* — *Microcystis*, разложившиеся; *9* — *Anabaena*, живые; *10* — *Anabaena*, разложившиеся.

моллюском с той же интенсивностью, как и живые зеленые. Высокие величины индекса усвоения были получены при потреблении животными полуразложившихся синезеленых водорослей *Aphanizomenon* и *Coelosphaerium*. Как и в опытах с другими животными, очень слабо использовался *Microcystis* — живой и разложившийся. Разложившаяся *Anabaena* потреблялась хуже, чем живая (рис. 4).

Суммируя эти, пока предварительные, но все же достаточно четкие результаты, можно сделать следующее заключение. Разные виды синезеленых водорослей обладают различной пищевой ценностью для водных животных. Одни из них могут быть прекрасной пищей, не уступая в этом отношении диатомовым и зеленым. *Aphanizomenon* и *Coelosphaerium* одинаково хорошо используются в живом и полуразложенном состоянии как планктонными, так и бентосными животными. С другой стороны, *Anabaena* и особенно *Microcystis* использовались животными очень слабо, а в ряде случаев и совсем не использовались.

Для того чтобы разобраться в причинах неодинаковой пищевой ценности синезеленых, необходимы дальнейшие экспериментальные и экологические наблюдения. Вопрос о трофической роли синезеленых достаточно сложен. Несомненно, что пищевая ценность даже одного и того же вида в условиях водоема может сильно меняться в зависимости от физиологического и агрегатного состояния популяции водорослей, обитающих в этом водоеме. Поэтому лабораторные опыты необходимо сочетать с наблюдениями в природе. В качестве одного из основных лабораторных и полевых экспериментальных методов изучения пищевой ценности синезеленых водорослей следует рекомендовать радиоуглеродный метод.

ЛИТЕРАТУРА

Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961. Экспериментальное исследование питания Diaptomus с помощью C^{14}. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 4 (7).

Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 4 (7).

Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1962. Влияние предварительного голодания на активность питания личинок густеры. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 13.

Поддубная Т. Л. и Ю. И. Сорокин. 1961. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещениями в грунте. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 10.

Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958а. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5).

Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958б. Применение радиоактивного углерода для определения усвояемости протококковых водорослей мотылями Tendipes plumosus. Докл. АН СССР, отд. биол., СIII.

Сорокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания Asplanchna priodonta с помощью C^{14}. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 12.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

Д. А. ПАНОВ и Ю. И. СОРОКИН

О РОЛИ ФИТОПЛАНКТОНА В ПИТАНИИ ЛИЧИНОК ЛЕЩА, ПЛОТВЫ И ГУСТЕРЫ

В литературе имеются сведения о потреблении планктонных водорослей личинками рыб, но нет почти никаких материалов о переваримости и усвояемости этого вида корма. Высказываются только предположения, что слабо развитая пищеварительная система личинок не может переварить растительный корм. Поэтому водоросли как пища (с точки зрения энергетической) существенного значения для личинок иметь не могут; их роль сводится лишь к снабжению личинок различными витаминами. Значением водорослей в питании личинок леща, плотвы и густеры мы заинтересовались в связи с исследованиями питания и оценкой обеспеченности их пищей в Рыбинском водохранилище. Основной пищей личинок этих видов рыб является зоопланктон, но в их кишечниках иногда в значительном количестве встречаются и водоросли.

Исследования проводились по двум направлениям: определялось потребление водорослей личинками в естественных условиях; параллельно

Таблица 1

Потребление водорослей личинками рыб в Рыбинском водохранилище

Этап развития личинок	Длина (в мм)	Степень наполнения кишечников животной пищей (‰)	Частота встречаемости растительной пищи в кишечниках личинок (в %)	Отношение растительной пищи ко всей потребленной (% по объему)	Основные виды водорослей, встречающихся в кишечниках личинок
Плотва, 1959 г.					
D_2	11.5	53.5	18.0	3.6	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*.
E	14.5	106.7	30.0	4.3	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Closterium*, *Microcystis aeruginosa*, нитчатки.
E — F	17.0	82.5	65.0	8.2	*Aphanizomenon flos-aquae*, нитчатки, *Microcystis aeruginosa*, *Closterium*.
F	18.0	37.5	62.0	22.1	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Pediastrum*, *Anabaena Scheremetjevi*.
F — Q *	23.4	57.3	84.0	31.4	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena*, *Microcystis*, нитчатки.
Q	23.7	25.2	81.0	41.6	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis*, *Anabaena*.
Плотва, 1961 г.					
B — C_1	7	5.0	31.0	31.5	Переварено.
D_1	10	86.7	16.0	6.8	
D_2	11	131.9	19.0	6.2	*Aphanizomenon flos-aquae*.
E	14.5	121.8	11.0	3.1	
F	18.0	42.7	10.0	10.0	
Лещ, 1959 г.					
C_2	8	20.7	3.0	0.01	*Closterium*, *Pediastrum*.
D_2 — E	14.5	79.5	27.0	4.5	*Closterium*, *Eudorina*, *Anabaena*.
E	15.5	55.4	18.0	1.6	*Microcystis*, *Eudorina*.
E — F	18.3	33.2	41.0	6.5	*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis*.
Густера, 1959 г.					
	7.9	26.6	5.0	0.7	*Pediastrum*.
	11.5	110.9	25.0	3.4	*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*.
	13.5	150.1	18.0	2.2	*Aphanizomenon*, *Closterium*, *Pediastrum*.
	17.8	81.9	36.0	12.0	*Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena Scheremetjevi*.
Густера, 1961 г.					
	7.0	27.0	28.0	3.0	*Closterium*.
	8.3	90.0	8.0	3.0	

* Начало малькового периода.

в лаборатории ставились опыты по изучению потребления и усвоения различных водорослей в сравнении с животной пищей. В опытах был применен радиоактивный углерод (C^{14}), что значительно облегчило нашу задачу.

Рассмотрим вначале, в каких количествах потребляются водоросли личинками рыб в естественных условиях и какое влияние оказывает на этот процесс концентрация животной пищи в водоеме.

За время наших работ на водохранилище (1959—1962 гг.) наиболее резко отличались по количеству зоопланктона два года — 1959-й и 1961-й; они и взяты нами для сопоставления. В 1959 г. численность зоопланктона в период питания личинок в среднем составляла 120 экз./л при биомассе 1 мг/л, в 1961 г. эти величины достигали соответственно 470 экз./л и 4 мг/л.

Данные о потреблении фитопланктона личинками леща, плотвы и густеры в эти годы представлены в табл. 1. Из таблицы видно, что обеспеченность животной пищей повлияла на отношение личинок к водорослям: личинки всех трех видов в малокормном 1959 г. потребляли больше фитопланктона, чем в высококормном 1961-м.

Сказалась также и видовая специфика личинок. Так, личинки леща потребляли фитопланктон только в малокормном по зоопланктону году, в то время как личинки плотвы питались водорослями и в 1959 и в 1961 гг. Следовательно, для личинок леща водоросли являются лишь заменяющей пищей, для личинок же плотвы, особенно в конце личиночного периода, они являются одним из необходимых объектов питания. Личинки густеры занимают промежуточное положение. Они потребляли водоросли как в 1959, так и в 1961 г., но в небольшом количестве.

Качественный состав водорослей, встречающихся в кишечниках личинок, довольно разнообразен, но по количеству преобладают синезеленые, особенно *Aphanizomenon flos-aquae*. Эта водоросль в годы со слабым развитием зоопланктона у личинок плотвы на этапах E, F (конец личиночного периода) в среднем составляла $^1/_5$—$^1/_4$ часть объема пищи, а у некоторых особей кишечники были сплошь наполнены водорослями. В начале малькового периода количество водорослей в кишечниках плотвы в среднем уже равнялось 40% потребленной пищи. Личинки леща и густеры потребляли водоросли в меньшем количестве, причем преобладания синезеленых над остальными группами у них почти не наблюдалось.

Результаты наблюдений в природе позволяют констатировать лишь интенсивность потребления водорослей личинками, но остается неизвестной другая сторона процесса питания, а именно усвоение этого вида корма. Для получения данных об усвоении водорослей в сравнении с усвоением животной пищи были поставлены опыты с применением радиоактивного углерода. Было проведено 2 серии опытов, методически отличавшихся друг от друга (табл. 2).

В первой серии (опыты I, V, VIII) была применена следующая методика: подопытным личинкам (по 40 шт. в каждом аквариуме) были заданы меченные C^{14} водоросли из расчета 15 мг/л; по истечении 2 час. (за это время пища еще не успевала перевариться и углерод не терялся с экскрементами) личинки извлекались из сосудов с меченым кормом, и половина их (20 шт.) пересаживалась в аквариумы с немеченым животным кормом, а из остальных готовились препараты для просчета приобретенной радиоактивности. Исходя из полученных величин радиоактивности личинок, мы рассчитали количество потребленного меченого корма в единицах органического углерода. Отношение углерода потребленной пищи к углероду тела личинок дало индексы потребления.

Таблица 2

Питание личинок леща и плотвы растительным и животным кормом

Вид корма	Лещ											Плотва					
	этап C_1				этап C_2	этап D_1		этап F				этап E		этап F			
	опыт I				опыт II	опыт III	опыт IV	опыт V				опыт VI	опыт VII	опыт VIII			
	индексы потребления (‰) — П	индексы усвоения (‰) — У	усвояемость (%) — У/П	отношение усвоенного растительного корма к животному (%) — $\frac{Р}{Ж}$	$\frac{Р}{Ж}$	$\frac{Р}{Ж}$	$\frac{Р}{Ж}$	П	У	$\frac{У}{П}$	$\frac{Р}{Ж}$	$\frac{Р}{Ж}$	$\frac{Р}{Ж}$	П	У	$\frac{У}{П}$	$\frac{Р}{Ж}$
Bosmina longirostris . .	35.0	21.0	60.0	100	100	100	100	90.0	67.0	74.0	100	100	100	71.0	55.0	77.0	100
Daphnia hyalina . . .	—	—	—	—	—	—	—	318.0	208.0	65.0	310.0	—	—	—	—	—	—
Aphanizomenon flos-aquae	1.5	0.7	46.0	3.3	9.4	1.2	2.9	0.2	0.1	50.0	0.1	0.7	27.0	78.0	40.0	51.0	72.7
Coelosphaerium dubium	10.0	2.7	27.0	13.0	8.3	7.0	0.4	0.9	0	0	0	15.6	2.2	16.8	8.3	49.0	15.1
Anabaena Scheremetjevi	—	—	—	—	—	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Microcystis aeruginosa	—	—	—	—	0	2.5	—	0.8	0.1	13.0	0.1	0.7	1.7	—	—	—	—
Scenedesmus quadricauda	0.3	0.1	33.0	0.5	3.2	0.3	0.3	0.6	0.2	33.0	0.3	0.2	1.9	7.0	0.9	13.0	1.6
Protococcus viridis . .	—	—	—	—	—	0.9	—	—	—	—	—	0.8	—	—	—	—	—
Chlamydomonas sp. . .	—	—	—	—	—	2.2	—	—	—	—	—	0.3	—	—	—	—	—
Nitzschia sp.	2.3	1.0	43.0	5.0	48.0	—	5.1	9.2	5.3	57.0	8.0	—	184.0	53.0	29.0	55.0	52.7

На немеченом корме личинок содержали в течение 5 час. с тем, чтобы их кишечники полностью освободились от меченой пищи. После этого личинок вылавливали и определяли радиоактивность их тела. Полученные величины характеризовали усвоение личинками меченого корма.

Соотношение показателей усвоения и потребления дало коэффициенты усвояемости водорослей.[1]

Параллельно определялось потребление и усвоение животного корма (босмин и дафний), что позволило подойти к оценке пищевого значения различных видов фитопланктона в сравнении с животной пищей.

Вторая серия опытов (опыты II—IV, VI и VII) была проведена по несколько упрощенной методике. В ходе этих опытов мы предполагали получить представление лишь о конечном эффекте питания личинок растительным и животным кормом. Для этого личинки содержались на меченом корме в течение 2 суток, затем они переводились на немеченый животный корм. По истечении 5 час. с момента пересадки личинки вылавливались и определялась их результирующая активность, приобретенная в процессе потребления и усвоения пищи, за вычетом потерь на обмен веществ. Данные опытов позволяют установить, насколько различные виды водорослей могут заменять животную пищу при ее отсутствии или остром недостатке.

Результаты опытов обеих серий характеризуют зависимость интенсивности использования водорослей от видовой принадлежности личинок. Так, у личинок леща количество органического углерода, усвоенного при питании водорослями, не превышало 48% по отношению к таковому при питании животной пищей. В то же время у личинок плотвы это отношение достигало 70 и даже 184% (опыт VII).

Из исследованных водорослей лучше всего усваивалась личинками *Nitzschia* sp. (видовая принадлежность не установлена), на втором месте оказалась *Aphanizomenon flos-aquae*, затем *Coelosphaerium dubium*. Другие водоросли усваивались личинками очень слабо.

В ходе опытов установлена зависимость потребления водорослей от их морфологического облика (колонии, единичные клетки) и возраста. Например, в опытах I, III, V, VI, когда *Aphanizomenon flos-aquae* был представлен единичными клетками, эта водоросль заглатывалась личинками очень слабо, а когда личинкам была предложена та же водоросль в виде колоний, потребление ее сильно возросло (опыты II, VII, VIII). *Coelosphaerium dubium* лучше потреблялся в тех случаях, когда его культура была свежей (опыты I, II, VI), а когда она приобретала специфический запах, то использовалась личинками гораздо хуже.

Как и следовало ожидать, усвояемость водорослей оказалась несколько ниже, чем усвояемость босмин и дафний. Как правило, лучше усваивались те водоросли, которые интенсивнее потреблялись личинками. Так, коэффициенты усвояемости *Nitzschia* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Coelosphaerium dubium* были равны 40—50%, остальные водоросли имели более низкие показатели.

Обобщая материалы наблюдений в природе и экспериментальные данные, можно отметить следующее.

Для личинок леща, густеры и плотвы, обитающих в водохранилище на общих биотопах, синезеленые водоросли имеют определенное пищевое

[1] Обнаруженные величины усвояемости несколько ниже истинных вследствие потерь части усвоенного вещества, меченного C^{14}, на дыхание и выделение во время опыта. Однако, поскольку вновь усвоенное вещество корма лишь частично используется в обменных процессах, эти потери невелики.

значение. Личинки плотвы поглощают эти водоросли в значительных количествах в качестве пищи. Личинки леща и густеры используют водоросли в небольшом количестве, но переход личинок плотвы на потребление водорослей способствует снижению конкуренции между личинками этих трех видов рыб из-за животной пищи.

Среди всех водорослей, в том числе синезеленых, встречающихся в кишечниках личинок, в количественном отношении преобладает *Aphanizomenon flos-aquae*. Эта водоросль занимает доминирующее положение и в планктоне водохранилища в период «цветения».

Усвояемость водорослей, наиболее часто встречающихся в кишечниках, составляет 40—50%. Если принять усвояемость животной пищи (дафний и босмин) за 1, то усвояемость водорослей будет равна 0.6—0.7. Этим коэффициентом можно пользоваться при оценке обеспеченности пищей личинок рыб.

Для личинок на ранних этапах развития водоросли имеют значение не только как пища, но их потребление, кроме того, способствует правильному функционированию и развитию пищеварительной системы.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР.

Г. Я. ЗАЙЦЕВА

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ РЫБАМИ КАХОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В настоящем сообщении приведены сведения, полученные в результате анализа содержимого желудков и кишечников более чем 6000 рыб, принадлежащих к 17 видам (в том числе леща — 1343 экз., густеры — 696, тюльки — 1000, синца — 504, чехони — 481, уклеи — 164, плотвы — 194 экз. и т. д.), пойманных на отличающихся по ряду морфологических, гидробиологических и гидрохимических особенностей участках Каховского водохранилища в разные сезоны 1956—1959 гг.

Весь материал обработан по единой качественно-количественной методике, что дало возможность получить вполне сравнимые данные.

Период наших наблюдений, который соответствует первым годам становления гидрохимического и биологического режима водохранилища, характеризуется большими локальными, сезонными и годовыми изменениями, которые в значительной степени освещены в настоящем сборнике в статьях Я. Я. Цееба с соавторами и А. И. Денисовой и Ю. Г. Майстренко. Средняя биомасса зоопланктона за вегетационный период 1958 и 1959 гг. по сравнению с 1956 и 1957 гг. (по данным Я. Я. Цееба) снизилась в 4—6 раз. Кроме того, в 1958 и 1959 гг. интенсивное развитие зоопланктона наблюдалось непродолжительный отрезок времени: всего 1—1.5 месяца — с конца июня до начала августа, в то время как нагул рыб продолжался весь теплый период года, до поздней осени включительно. Биомасса зоопланктона в указанные годы в среднем равнялась 0.1—0.3 г/м^3, в то время как в 1957 г. она в среднем за вегетационный период составила 3.15 г/м^3, а в районе бывших Конских плавней — наиболее мелководном и высококормном районе водохранилища — биомасса в июле достигала 15.7 г/м^3. В первые 2 года существования водохранилища одновременно со вспышкой развития зоопланктона наблюдалось также массовое разви-

тие фитопланктона, особенно теплолюбивого его комплекса — синезеленых водорослей, биомасса которых равнялась 197—397 г/м³. В последующие годы численность и биомасса синезеленых водорослей значительно снизились, однако оставались на достаточно высоком уровне в летний и осенний периоды года, достигая максимума развития в заливах верхнего и нижнего участков водохранилища.

Различия в качественном составе и количественном развитии кормовых для рыб организмов не могли не сказаться соответствующим образом на питании рыб, и в частности на потреблении ими синезеленых водорослей.

Синезеленые водоросли, главным образом такие виды, как *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, массовое развитие которых в теплый период года вызывало «цветение» воды в водохранилище, как в чистом

Состав пищи (в % по весу) взрослых рыб в Каховском водохранилище летом 1957 и 1958 гг.

Вид	Растения		Животные					Детрит	Прочие
	водоросли	высшие	веслоногие	ветвистоусые	личинки и куколки тендипедид	моллюски	рыбы		
1957 г.									
Лещ	0.6	1.9	2.4	2.2	39.3	0.1	—	51.0	2.5
Густера	3.3	13.5	1.1	6.00	14.4	51.4	—	8.6	1.7
Сазан	—	6.1	0.3	0.1	17.5	72.6	—	3.4	
Плотва	36.7	36.4	0.2	22.6	—	—	—	4.0	0.1
Клепец	—	—	—	—	71.8	—	—	25.4	2.8
Голавль	—	100							
Ерш	—	—	—	0.6	98.2	—	—	—	1.2
Носарь	—	—	—	—	95.0	—	—	5.0	
Язь	1.4	—	—	—	0.5	98.1			
Уклея	57.7	—	—	39.3	2.7	—	—	—	0.3
Синец	19.1	—	13.0	55.2	2.1	—	—	0.7	9.9
Тюлька	—	—	31.0	67.0	—	—	—	—	2.0
Чехонь	63.3	—	1.5	34.0	0.95	—	—	—	0.25
Судак	—	—	—	—	—	—	100		
Окунь	—	—	—	—	—	—	98.4		
Берш	—	—	—	—	—	—	100		
Жерех	—	—	—	—	—	—	100		
1958 г.									
Лещ	0.1	2.1	43.1	0.4	2.7	32.7	2.9	—	16.0
Густера	3.7	0.4	9.02	0.1	2.8	2.4	78.1	—	3.5
Сазан	0.5	—	17.3	—	2.4	9.4	69.8	—	0.6
Плотва	32.1	2.6	1.0	0.2	52.8	6.1	—	—	5.2
Клепец	—	2.6	34.0	29.0	1.4	26.1	—	—	6.9
Голавль	30.3	49.0	9.5	—	0.1	10.5	—	—	0.6
Ерш	—	0.6	0.5	—	—	78.6	—	0.2	20.1
Носарь	—	—	90.0	—	—	10.0			
Уклея	42.4	—	—	0.1	18.8	34.5	—	—	4.2
Синец	8.1	0.9	13.1	17.4	58.2	1.1	—	—	1.2
Тюлька	—	—	—	6.4	92.3	—	—	—	1.3
Чехонь	55.6	—	—	—	29.4	2.8	—	11.7	0.5
Судак	—	—	—	—	—	0.1	—	99.9	
Окунь	—	—	—	2.5	30.0	—	—	57.5	10.0
Берш	—	—	—	—	—	—	—	100	
Жерех	—	—	—	—	—	—	—	100	
Щука	—	—	—	—	—	—	—	100	

виде, так и в виде составной части детрита в том или ином количестве встречены в составе пищевого комка у большинства исследованных видов рыб (см. таблицу). Не обнаружены синезеленые водоросли в содержимом желудочно-кишечного тракта хищных рыб (окунь, судак, щука, жерех и др.). Удельный вес водорослей и детрита в пище разных видов рыб при одинаковых условиях среды и у рыб одного и того же вида, но при разном состоянии кормовой базы колебался от 1—3 до 50—60 и даже 100% веса всего содержимого. Величина индексов наполнения желудков и кишечников рыб (отношение веса содержимого к весу тела в продецимилле) колебалась при этом от единиц до 300 $^0/_{000}$ и выше.

Остановимся более подробно на характеристике питания тех рыб (уклея, чехонь, синец), места обитания которых совпадают с зонами интенсивного «цветения» воды, вызванного синезелеными водорослями, а также рыб, в пищевом спектре которых эти водоросли при определенных условиях приобретают значительный удельный вес.

У к л е я. Летом и осенью 1956 г. уклея питалась преимущественно ветвистоусыми ракообразными (Daphnia hyalina, Bosmina longirostris, Chydorus sphaericus и др.) и куколками тендипедид, массовое развитие которых наблюдалось в водоеме. В последующие годы (весь теплый период 1957 г., весна и лето 1958 г.) в пище уклеи наряду с упомянутыми организмами встречаются синезеленые водоросли, которые в отдельные сезоны года составляли в среднем 42—57% веса всего содержимого. Исключение составляли рыбы, пойманные на бывшем русловом (верхнем) участке водохранилища, где благодаря сохранившемуся течению синезеленые водоросли развивались очень слабо и не имели практически никакого значения в питании рыб.

Максимальное количество синезеленых водорослей в составе пищевого комка уклеи, достигающее 80—90% его веса, наблюдалось у рыб осенью 1958 и 1959 гг. Средние индексы наполнения при этом соответственно равнялись 51.3 и 72.1 $^0/_{000}$.

Ч е х о н ь. Питается в основном низшими ракообразными и личинками насекомых, более крупные экземпляры — рыбами (тюлькой). Синезеленые водоросли в составе пищи были обнаружены осенью 1956—1959 гг. и летом 1957 и 1958 гг. Удельный вес их в среднем для всех рыб колебался в пределах 28.5 (1956 г.) — 78.0% (1959 г.) веса содержимого пищи, индексы наполнения — в пределах 20—139 $^0/_{000}$. В отдельных случаях содержимое кишечников чехони целиком состояло из синезеленых водорослей (например, у рыб, пойманных осенью 1959 г. на нижних участках водохранилища).

С и н е ц. Как и предыдущие виды, питается преимущественно низшими ракообразными. Однако при недостатке в водоеме последних в отличие от уклеи и чехони переходит на потребление придонных организмов, в частности личинок разных видов тендипедид, ракушковых раков и др. Синезеленые водоросли в пище синцов обычно встречались в небольших количествах и составляли в среднем летом 1956 г. 3.18%, летом 1957 г. 19.1%, летом и осенью 1958 г. соответственно 8.1 и 4.3%. Правда, пища рыб, пойманных осенью 1958 г. в Васильевском заливе, где в это время наблюдалось очень сильное развитие синезеленых, почти целиком состояла из колоний *Microcystis* и *Aphanizomenon*, среди которых единично встречались ветвистоусые ракообразные, чаще всего Leydigia leydigia. Осенью 1959 г. содержимое кишечников синцов на 80% по весу состояло из синезеленых водорослей.

Т ю л ь к а. Относится к рыбам, численность которых в водохранище из года в год возрастает. Достаточно сказать, что, по данным А. Ф. Ля-

шенко, количество молоди тюльки на орудие лова (трал + волокуша) в 1959 г. по сравнению с 1956 г. возросло более чем в 4 тыс. раз (с 45 до 189644 экз.) и составило 98% всей выловленной молоди. Питается тюлька преимущественно ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. В период наших исследований синезеленые водоросли почти совершенно не встречались в составе пищи тюльки летом 1957 и 1958 гг., несмотря на высокую численность их в верхних горизонтах водохранилища, и в значительном количестве, составляя иногда 90—100% веса всего содержимого, они встречались в пище тюльки осенью 1958 и 1959 гг. Среди массы водорослей, составлявших пищевой комок тюльки, из животных организмов чаще всего встречались Chydorus и Bosmina. Индексы наполнения были низкими. Исключение составляли рыбы, пойманные на верхнем русловом участке водохранилища, где пища их целиком состояла из ветвистоусых ракообразных (Diaptomus gracilis, D. graciloides, Daphnia hyalina, Diaphanosoma, Bosmina) и веслоногих (Cyclops strenuus, Cyclops sp.) (явление, аналогичное тому, которое мы наблюдали в питании уклеи). Индексы наполнения при этом были довольно высокими (осенью 1960 г. они достигали 200‰) и значительно превышали индексы наполнения рыб, питавшихся синезелеными водорослями на других участках.

Плотва. По характеру питания в отличие от ранее рассмотренной группы рыб плотва относится к типичным бентофагам и так же, как и в других водоемах, обладает хорошо выраженной пищевой пластичностью. В условиях Каховского водохранилища в одних случаях она выступает как потребитель преимущественно животной пищи, главным образом моллюсков, ракообразных, личинок тендипедид, в других — как потребитель высших и низших растений. Эти изменения могут носить как локальный, так и сезонный характер. Примером последнего может служить характер питания плотвы в Рогачикском и Миловском заливах летом и осенью 1958 г. В первом случае пища пойманных рыб на 80% состояла из низших ракообразных, и только 10—12% ее веса составили водоросли. Индексы наполнения были низкими — 8.6 и 6.9‰. Во втором случае пища рыб в основном состояла из синезеленых водорослей и остатков высших растений. Индексы наполнения у рыб, пойманных в Миловском заливе, колебались в пределах 96—154‰, в Рогачикском они достигали 392.7‰.

В среднем удельный вес водорослей в пище плотвы колебался от 5.3 (осень 1958 г., когда плотва в основном питалась дрейссеной) до 50% (осень 1956 г.).

При всем разнообразии отдельных частных случаев в питании рыб вообще и в питании планктофагов в частности можно наблюдать довольно четко выраженную общую тенденцию к повышению удельного веса водорослей в составе содержимого желудочно-кишечного тракта рыб в периоды низкой численности и биомассы животных в водоеме. Это явление особенно ярко проявилось в питании всех рыб осенью 1958 и особенно 1959 гг., когда зоопланктон водохранилища был чрезвычайно беден.

Переход некоторых видов рыб к потреблению синезеленых водорослей ведет к ослаблению напряженности пищевых отношений как между отдельными видами рыб, так и между разновозрастными категориями одного вида, а также способствует более полному использованию трофических возможностей водоема.

Приведенные данные об особенностях питания рыб в Каховском водохранилище в первые годы его становления свидетельствуют, во-первых, о большой встречаемости синезеленых водорослей в желудках и кишечниках многих видов рыб разного возраста (начиная от личинки и

кончая взрослыми половозрелыми особями), во-вторых, о большом их удельном весе, который достигает при определенных условиях 90 и даже 100% веса всего содержимого при довольно высоких индексах наполнения (до 300‰ и выше), в-третьих, о разрушении структуры колоний и клеток, изменении окраски синезеленых водорослей по мере продвижения их от переднего к заднему отделу кишечника рыбы, а у рыб, имеющих желудок, при переходе из желудка в кишечник.

Степень разрушения колоний и отдельных клеток бывает разной и зависит, в частности, от количества заглоченных водорослей. Чем больше водорослей находится в кишечнике рыбы, тем степень их разрушения обычно бывает меньшей, и наоборот.

Все эти факты можно расценивать как указание на то, что синезеленые водоросли при значительной концентрации их в водоеме активно заглатываются некоторыми видами рыб и в дальнейшем используются ими в качестве пищи. Однако питание синезелеными водорослями, вероятнее всего, является вынужденным, так как оно проявляется обычно в периоды низкой численности или полного отсутствия других, более подходящих пищевых объектов.

Институт гидробиологии
Академии наук Украинской ССР.

Л. П. БРАГИНСКИЙ

К МЕТОДИКЕ ОТБОРА ОРГАНИЧЕСКИХ АЛЬГИЦИДОВ, ЭФФЕКТИВНЫХ ПРОТИВ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Разрабатывая тему «Цветение воды в водоемах и обрастание каналов и меры борьбы с этими явлениями», Институт гидробиологии Академии наук УССР начал, в числе других исследований,[1] поиски средств регулирования численности синезеленых водорослей и предотвращения их массового развития в тех водоемах, где оно в той или иной степени может служить помехой в хозяйственной деятельности (промышленное и питьевое водоснабжение, работа тепловых электростанций и др.).

Одним из таких поисковых направлений является выяснение эффективности и целесообразности применения органических альгицидов — веществ с избирательной токсичностью против определенных видов водорослей, в том числе против синезеленых, вызывающих «цветение» воды, — *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* и др.

В советской научной литературе вопрос об органических альгицидах специально до сих пор не освещался, поэтому при обсуждении его часто возникают не всегда обоснованные аналогии с гербицидами. Между тем изучение органических альгицидов имеет свою собственную историю, основу которой заложили в начале 50-х годов известные альгологи висконсинской школы — Фитцджеральд и Джерлофф и физиолог Скуг (Fitzgerald a. oth., 1952). Они впервые испытали на чистых культурах синезеленых водорослей 6 специфических ядохимикатов и пришли к выводу об особенно высокой альгидной активности 2,3-дихлорнафтохинона (и вообще хинонов). В 1954 г. этот препарат был испытан на 10-гектарном озере Сполдинг-Понд в штате Висконсин, где удалось подавить весьма интенсивное «цветение», вызванное одновременным развитием *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* и др. В следующем году была опубликована работа Пальмера и Мэлони (Palmer a. Maloney, 1955), где изложены результаты испытаний альгицидной активности 75 различных препаратов, описана методика их отбора («скрининг») и указаны классы органических соединений, среди которых могут быть найдены эффективные альгициды. В 1956 г. эта методика была усовершенствована Фитцджеральдом (Fitzgerald, 1956), испытавшим альгициды в 6 различных концентрациях. Мэлони предложил методику отбора альгицидов против нитчатых водорослей и испытал (вслед за Фитцджеральдом) ряд эффективных препаратов из группы производных мочевины — монурон (СМУ), диурон и др. Он же провел опыты

[1] См. в настоящем сборнике статьи Я. Я. Цееба, А. И. Денисовой и Ю. Г. Майстренко, К. С. Владимировой, Д. А. Радзимовского, Г. Я. Зайцевой и других сотрудников Института гидробиологии АН УССР.

с альгицидами в прудовых хозяйствах и показал, что с их помощью можно подавить массовое развитие кладофоры и одновременно стимулировать развитие одноклеточных протококковых водорослей (*Chlorella*, *Scenedesmus*). В 1958 г. опубликована также методика испытания альгицидного эффекта на твердых средах (Jansen a. oth., 1958). В 1959 г. описан и начат производством гранулированный препарат гексиловый эфир 2,4-Д, который вносят в водоемы по льду зимой с помощью сеялки; по мере стаивания льда препарат поступает в воду и в дальнейшем предотвращает развитие синезеленых водорослей. В 1962 г. появились сообщения о широком применении монурона в водоснабжении США для устранения водорослей (Palmer, 1962).

Количество испытанных за рубежом препаратов с альгицидной активностью еще в 1959 г. превысило 500 наименований. Из них для производственных испытаний отбираются лишь немногие, удовлетворяющие ряду жестких требований. Эти препараты должны а) обладать избирательной токсичностью для определенных видов и групп водорослей при концентрациях не свыше 1—2 мг/л (а желательно 0.05—0.1 мг/л); б) при внесении в водоемы не накапливаться в них и легко включаться в круговорот веществ (что легче всего может быть достигнуто при условии избирательной ассимиляции этих веществ другими видами водорослей или микроорганизмами); в) не портить запаха и вкуса воды и не ухудшать ее газового режима; г) не оказывать токсического действия на рыб, беспозвоночных, теплокровных животных (высокий коэффициент надежности, по: Neururer u. Slanina, 1960); д) быть безопасными для человека (при использовании на водоемах питьевого и культурно-бытового назначения); е) не оказывать корродирующего действия на металлы (при использовании на технических водоемах); ж) быть экономичными.

Весь комплекс испытаний, в ходе которых происходит поэтапное отсеивание непригодных веществ, получил в литературе название скриннинга (от англ. to screen — «просеивать через сито»).

Основной принцип первичного отбора альгицидов для дальнейшего изучения, или предварительного скриннинга, — это установление характера подавляющего действия препарата на рост водорослей в культурах.

Экспериментальная методика, предложенная для этой цели в работах Пальмера, Мэлони и Фитцджеральда, основана на очень высокой технике ведения альгологически (а зачастую и бактериологически) чистых культур водорослей. Угнетение роста устанавливается по визуальным показателям, по изменениям численности и биомассы клеток или колоний водорослей, определяемым с помощью методов, принятых при ведении массовых культур (счет в камерах, определение сырого и сухого веса центрифугата и т. д.). Опыты ведутся длительный срок (не менее месяца) и контролируются на 3-й, 7-й, 14-й, 21-й и 28-й дни. Первоначально отбор ведется при концентрации альгицида 2 мг/л, а затем при варьирующих концентрациях от 0.04 до 32 мг/л. Необходимые условия проведения опыта: стабильное люминесцентное освещение и температура, соблюдение строгих требований к чистоте культуры, точно подобранная буферизированная среда (для синезеленых применяются преимущественно среды Чу № 10 в модификации Джерлоффа, Чу № 11, среды Фитцджеральда, Аллен—Арнона и Каффрона).

Изучение органических альгицидов в нашей Лаборатории было начато с выяснения элементарных вопросов:

1) доказательства альгицидного эффекта;

2) подбор тестов, характеризующих этот эффект с качественной и количественной стороны;

3) проверка на основе подобранных тестов уже описанных в зарубежной литературе и в какой-то мере испытанных препаратов;

5) сравнение характера действия этих препаратов с другими, предложенными химиками-синтетиками.

Основное значение имеет, разумеется, подбор тестов. Однако использовать описанную выше американскую методику оказалось невозможным ввиду того, что Лаборатория недавно организовалась и не была достаточно оборудована. В то же время настораживало два обстоятельства: 1) необходимость пользования таким малоизученным критерием, как скорость роста синезеленых в культуре, и 2) чрезвычайная длительность опытов.

Поэтому была сделана попытка найти иные критерии к оценке токсичности испытуемых препаратов и разработать более простые и доступные тесты, описание которых составляет основной предмет настоящего сообщения.

Для исследования использовался преимущественно натуральный материал — взвеси водорослей, собиравшихся на водоемах в период «цветения», причем признавались пригодными только те сборы, которые при микроскопировании оказывались состоящими из более или менее однородной массы колоний одного или двух видов планктонных синезеленых (*Microcystis aeruginosa* + *Aphanizomenon flos-aquae* или *A. flos-aquae* + + *Anabaena spiroides* и т. д.). Этот же материал высевался на среду Чу № 10 в модификации Джерлоффа или выдерживался на естественной воде в зависимости от длительности и условий проведения опыта. Во многих же случаях опыты проводились непосредственно у водоемов, в полевых условиях.

В тех случаях, когда проводились более или менее длительные наблюдения, собранный материал переносился на среду Чу № 10 и экспонировался в колбочной культуре при устойчивых условиях температуры (22—27° для *Microcystis aeruginosa* и 25—32° для *Anabaena*) и освещении обычной лампой (75 вт) через окошко термостата. В устойчиво чистой культуре поддерживалась одно время только *Anabaena variabilis*, выведенная в Институте микробиологии АН УССР из сухого материала.

Вначале, оценивая альгицидный эффект испытуемых веществ, мы пытались опереться на следующие критерии:

1) визуальные показатели — изменения цвета, мутности культуральной жидкости (взвеси), тургора (в шаровидных колониях *Nostoc* и *Rivularia*) и консистенции (в желеобразных колониях)[2] и т. д.;

2) микроскопические показатели — распад колоний на клетки, трихомы и другие микроскопически видимые изменения пигментации; морфологические нарушения в структуре колоний и отдельных клеток;

3) реакция с витальными красителями;

4) для эпифитных форм (*Rivularia aquatica*) — опадание с субстрата;

5) явления лизиса.

Характерные изменения внешнего вида культур и взвесей синезеленых, а также типичные микроскопически видимые нарушения, вызываемые одним из наиболее подробно изучавшихся препаратов (монурон), сведены в таблице.

Отметим, что, как правило, все эти изменения возникают только при длительной (не менее недели, а часто и 2—3 недели) экспозиции подопытного материала с монуроном; причем, несмотря на наличие контролей, обычно сохраняющих более или менее нормальный вид, остается неясным, не являются ли наблюдаемые изменения следствием сдвигов pH, колеба-

[2] Наряду с изучением планктонных синезеленых попутно велись наблюдения за донными формами (*Nostoc*, *Tolypothrix*) и эпифитами (*Rivularia aquatica*).

Показатели токсического влияния монурона на синезеленые водоросли

Вид	Показатели	
	визуальные	микроскопические
Microcystis aeruginosa.	Пожелтение, уменьшение мутности взвеси, лизис.	Изменение окраски колоний в желтую и светло-желтую, альбинизация при сохранении устойчивости структуры колонии.
Aphanizomenon flos-aquae.	То же.	Не наблюдались.
Anabaena variabilis (в культуре).	Прекращение или торможение роста, побледнение, лизис.	Обесцвечивание клеток, распад на отдельные клетки, при окрашивании 0.1%-м нейтральротом убитые клетки краснеют.
A. spiroides + *A. Schereme'jevi.*	Пожелтение, обесцвечивание, лизис.	
Rivularia aquatica.	Пожелтение, опадание с субстрата, лизис.	Пожелтение колоний, распад на отдельные трихомы.
Oscillatoria Agardhii.	Торможение роста, пожелтение, лизис.	Пожелтение и обесцвечивание, убитые окрашиваются 0.1%-м нейтральротом в ярко-красный цвет.

ний температуры, накопления продуктов обмена веществ водорослей и других побочных процессов, с которыми тем более необходимо считаться, что пока совершенно не выяснены вопросы об аутотоксическом действии метаболитов *Microcystis aeruginosa* и других синезеленых, о возможности автолиза культуры и т. д.

Более надежным является эффект опадания с субстрата, отмечаемый у эпифитных видов синезеленых (*Rivularia aquatica*) при высоких концентрациях монурона (свыше 5 мг/л), что, однако, представляет только ограниченный интерес.

Для оценки токсического действия альгицидов было бы наиболее желательно точно дифференцировать нормальные, отравленные и мертвые колонии и клетки водорослей.

Проверка эффективности окрашивания раствором нейтральрота (в концентрации 0.1%) ряда массовых форм синезеленых — заведомо живых и убитых кипячением — показала, что им хорошо дифференцируются живые и мертвые колонии и клетки *Microcystis pulverea*, *Anabaena variabilis*, *A. spiroides* и других анабен, а также различных видов *Oscillatoria*. Однако наиболее интересующий нас вид — *Microcystis aeruginosa* окрашивался во всех случаях, и живой, и мертвый, *Aphanizomenon flos-aquae* иногда окрашивался в мертвом виде довольно четко, иногда очень нечетко, часто окрашивался и свежий живой материал.

Такие же результаты получены и с препаратом ТТХ (триметилтетразолийхлорид чешского производства), который очень хорош для дифференциации живых и мертвых *Anabaena* и *Oscillatoria*, но не дает убедительных результатов с *Microcystis* и *Aphanizomenon*.

Наконец, лизис культуры как показатель токсического действия альгицидов представляется достаточно сложным явлением, которое в каждом отдельном случае требует специального анализа. Так, *Aphanizomenon flos-aquae* лизируется очень легко и не только под влиянием каких-либо веществ, но и спонтанно, а *Microcystis aeruginosa* под влиянием альгицидов может потерять окраску, но сохранить структуру колонии и т. д.

Учитывая недостатки всех упомянутых методов дифференциации живого, мертвого и отмирающего материала, представлялось целесообразным испытать функциональные тесты, указывающие на состояние метаболических процессов у изучаемых объектов. Естественно, напрашивалась мысль о применении в первую очередь кислородного теста, поскольку интенсивность фотосинтеза культуры, определяемая по количеству выделенного за определенный промежуток времени кислорода, может рассматриваться как надежный показатель ее физиологической активности и жизнеспособ-

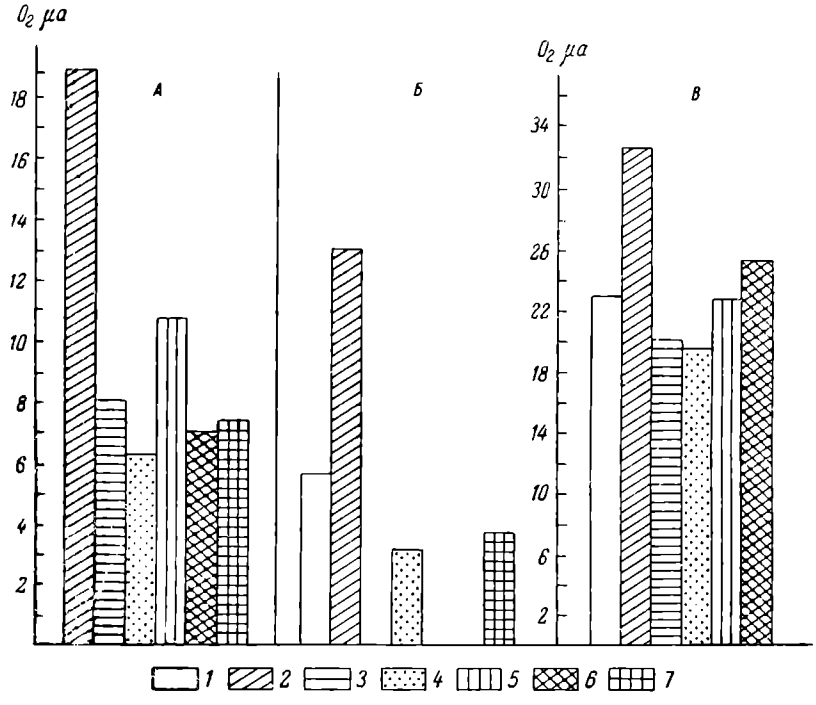


Рис. 1. Влияние органических альгицидов на фотосинтез водорослей.

А, *Б* — *Aphanizomenon* (лабораторные опыты с исходным низким содержанием кислорода); *В* — *Anabaena spiroides* (полевой опыт с исходным высоким содержанием кислорода). *1* — исходное содержание кислорода; *2* — контроль; *3* — монурон; *4* — диурон; *5* — фенурон; *6* — атразин; *7* — фигон.

ности, а при постановке различных серий в стандартных или сопоставимых условиях экспозиции количество выделенного или поглощенного за единицу времени культурой или взвесью кислорода можно рассматривать как показатель силы действия альгицида, т. е. охарактеризовать токсический эффект количественно. Это положение было подтверждено экспериментально.

Примененный вариант кислородного метода имел следующие специфические особенности: 1) кислородные склянки насыщались взвесью водорослей в концентрациях, характерных для «цветения» (0.5—12 тыс. колоний, пучков или нитей в 1 мл); материал предварительно микроскопировался и просчитывался; 2) определялась исходная величина O_2, а после экспозиции — его содержание в склянках опытных и контрольных серий; 3) варьировались среда (вода, среда Чу, другие среды), длительность постановки опыта и концентрации вносимых веществ; 4) экспозиция проводилась на стендах либо при ярком дневном свете, либо при освеще-

нии люминесцентными лампами ДС-30 с общей освещенностью стенда 3000 лк; экспозиция в темноте не приводилась, так как при этом обычно происходит гибель подопытного материала; 5) для большей точности постановки опытов склянки с синезелеными водорослями ввиду наклонности последних к всплыванию желательно периодически переворачивать, для стабилизации температуры помещать в аквариум с водой.

Погружение склянок в естественный водоем, как это обычно делается в опытах с применением кислородного метода, ухудшает результаты, так как освещенность в водоеме недостаточна, а синезеленые при этих условиях in vitro быстро погибают.

Для облегчения и ускорения работы в 1962 г. метод Винклера был заменен определением O_2 с помощью золотого электрода по Оле и Эпштейну. При использовании золотого электрода не происходит разрушения экспонируемых водорослей, которые после определения O_2 могут быть оставлены для дальнейшей экспозиции, просчитаны, промикроскопированы (с окраской и без нее), что дает возможность одновременно получить несколько характерных показателей с одного и того же экспозиционного сосуда.

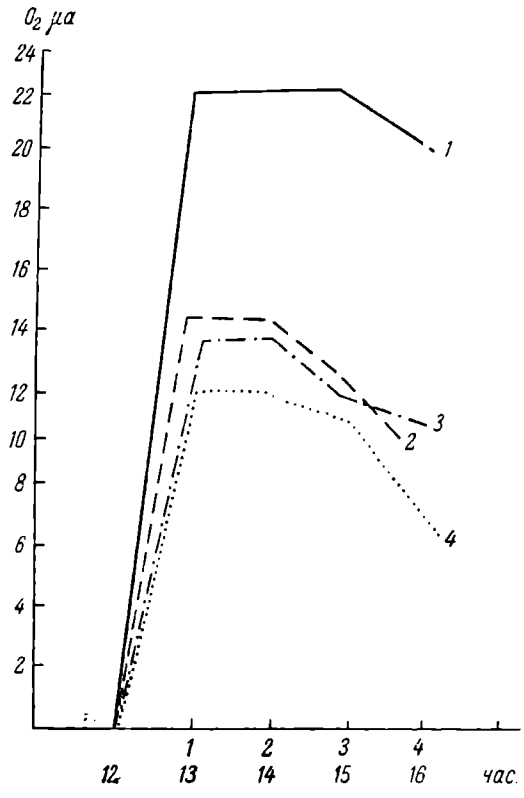


Рис. 2. Угнетение фотосинтеза *Anabaena spiroides* под влиянием альгицидов. Полевой опыт в рыбхозе «Совки» 15 августа 1962 г. Экспозиция на открытой платформе, температура воздуха 25—27°. Концентрация альгицидов 2 мг/л. Четырехчасовой опыт (начало в 12 час. дня).

1 — контроль; *2* — диурон; *3* — монурон; *4* — фитон.

С помощью обоих вариантов кислородного метода (по Винклеру и с золотым электродом) летом 1961 и 1962 гг. проведен цикл экспериментов на *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena Scheremetjevi*, *A. spiroides* и ряде других форм, а в зимний период 1961/62 г. — также на зеленых одноклеточных водорослях *Scenedesmus quadricauda* и *S. obliquus* (всего 200 серий с общим количеством до 2000 отдельных опытов).

Испытаны как альгициды следующие вещества: производные мочевины — монурон, диурон, фенурон; производные *S*-триазина — симазин и атразин, 2,3-дихлорнафтохинон (он же дихлон, фитон, фритон, 2,3-DNQ и 2,3-CNQ), трихлорфенол, ацетилсалициловая кислота и ряд других соединений.

Как установлено, заметное снижение содержания O_2 в опытах в сравнении с контролями (в случае тормозящего действия вещества) или значительное превышение содержания O_2 (в случае стимулирующего действия) выявляется достаточно четко как на дневном свету, так и при экспозиции

с освещением лампами ДС-30 через 2—4 часа, но в последнем случае наиболее отчетливо при 16—24-часовой экспозиции. Опыты с более чем суточной экспозицией не ставились. Однако даже при короткой экспозиции часто отмечался лизис *Aphanizomenon* как в опытных, так и в контрольных сериях.

Для первоначальной ориентировки все испытывавшиеся вещества вносили в кислородные склянки в стандартной концентрации 2 мг/л, в последующих опытах концентрация варьировалась в пределах 0.1—20.0 мг/л.

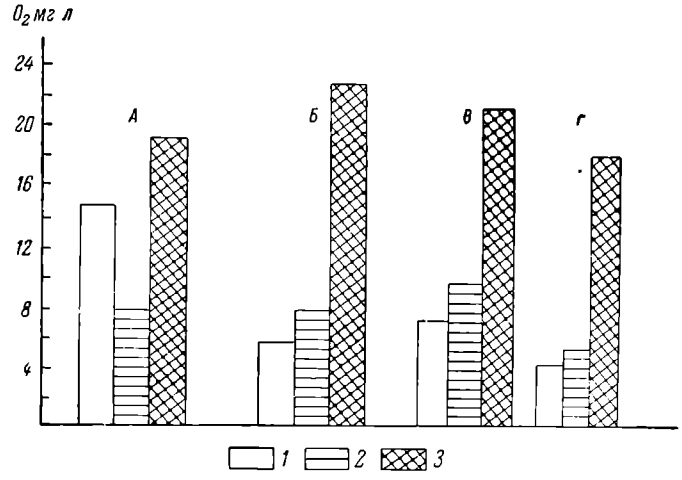


Рис. 3. Угнетение фотосинтеза *Microcystis aeruginosa* под влиянием альгицидов. Средние показатели по 4 сериям (40 опытов и 10 контролей в каждой). Суточная экспозиция при освещении лампами ДС-30 (3000 лк), концентрация 2 мг/л.

А — монурон; *Б* — диурон; *В* — фенурон; *Г* — атразин. *1* — исходное содержание кислорода; *2* — опыт (среднее;) *3* — контроль (среднее).

Как видно из рис. 1—3, оценивать расхождения между опытами и контролями можно как по итоговым результатам после окончания экспозиции склянки, так и по кривым динамики накопления кислорода в течение периода экспозиции, что особенно легко сделать на основе электрометрического метода. Как наглядно видно из этих рисунков, наиболее резко выраженным тормозящим действием на фотосинтез испытанных синезеленых водорослей обладает диурон производное мочевины, содержащее в составе молекулы, кроме фенольного кольца, 2 атома хлора и 2 метильные группы. Следующими двумя высокоактивными веществами являются монурон и атразин, очень резко тормозящие фотосинтез синезеленых, правда значительно меньше, чем диурон; несколько менее активен 2,3-дихлорнафтохинон, наиболее токсичный для анабены (вызывает быстрый, в течение одного-двух часов, лизис *Anabaena spiroides*). Альгицидная активность фенурона — препарата, не содержащего в молекуле атомов хлора, значительно ниже, чем других импортных препаратов.

Испытания тем же методом альгицидной активности соответствующих веществ по отношению к культурам *Scenedesmus quadricauda* и *S. obliquus*, выращенным на средах Майерса и Кнопа, показали, что на эти виды альгициды, эффективные против синезеленых водорослей, тоже могут оказывать некоторое угнетающее действие, особенно диурон, однако в боль-

шинстве случаев это угнетение невелико и не выходит за пределы допустимой ошибки опыта. У ряда испытанных отечественных препаратов отмечена стимуляторная активность по отношению к *Scenedesmus*. Среди этих веществ имеются также ингибиторы и стимуляторы роста *Oscillatoria* (*O. Agardhii*). В данном случае эффект легко наблюдается визуально, так как осциллатории хорошо растут в культурах, часто заглушая другие водоросли, и дают преимущественно постенный рост, угнетение которого легко заметить, так же как и усиление.

Опыты с варьирующими концентрациями альгицидов показали, что для всех испытанных и оказавшихся эффективными альгицидов, за исключением диурона, нижним порогом токсического действия (на *Microcystis* и *Aphanizomenon*) оказалась концентрация 1 мг/л, тогда как диурон заметно тормозит фотосинтез уже при 0.1—0.25 мг/л (или 250 μг/л). По отношению к *Anabaena spiroides* и другие альгициды проявляли активность в дозах такого же порядка, а при ослаблении материала, обнаруживаемом по низкому исходному содержанию кислорода, эффективна доза даже в 0.1 мг/л (или 100 μг/л). В то же время возрастание концентрации альгицида выше пороговой величины не имеет существенного значения, и интенсивность фотосинтеза пропорционально возрастанию концентрации не уменьшается.

Таким образом, в результате проведенной работы вырисовалось несомненное превосходство функциональных тестов, позволяющих накапливать информацию о характере действия альгицидов на водоросли гораздо быстрее, чем тесты Фитцджеральда и Мэлони, и открывающих пути к познанию механизма действия этих веществ, что наиболее важно для быстрого развития дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Fitzgerald G. P. 1956. Bactericidal and algicidal properties of some algicides for swimming ponds. Appl. Microbiol., 7, 4.

Fitzgerald G. P., G. C. Gerloff, F. Skoog. 1952. Studies on chemicals with selective toxicity to blue-green algae. Sewage and Industr. Wastes, 24, 7.

Jansen L. L., W. A. Gentner and J. L. Hilton. 1958. A new method for evaluating potential algicides and determination of algicidal properties of several substituted urea and S-triazine compounds. Weeds, 6, 4.

Neururer H. und K. Slanina. 1960. Chemische Bekämpfung unerwunsschter Teichpflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Fischtoxicität von Herbiziden. Pflanzenshutzberichte, 24, 8—10.

Palmer C. M. and T. E. Maloney. 1955. Preliminary screening for potential algicides. Ohio Journ. Sci., 55, 1. 1962. Algae in water. O. J. Sci., 62, 5.

Институт гидробиологии
Академии наук УССР.

Б. А. ШИМАНСКИЙ

РАЗВИТИЕ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ ТЕПЛОВЫХ ЭЛЕКТРОСТАНЦИЙ И МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМИ

Водохранилища-охладители тепловых электростанций имеют площади 1—30 км^2 и более, емкости 1—50 млн м^3 и выше. Характерной особенностью этих водохранилищ, отличающих их от естественных водоемов, является термический режим: температура воды в них на 3—5°

(Берман, 1957), а в районе сброса тепловых вод на 8—10° выше средней во всем объеме водохранилища. Кроме того, в водохранилищах-охладителях имеет место постоянная циркуляция воды от устья сбросного канала до циркуляционной насосной станции. В эти водохранилища часто попадают воды, загрязненные бытовыми и промышленными стоками, т. е. происходит постоянное обогащение биогенными веществами. Поскольку водохранилища-охладители сравнительно невелики по емкости, такое обогащение биогенами довольно существенно.

Естественно, что при повышенной температуре, высокой прозрачности воды, хорошей освещенности и наличии большого количества трофического материала в этих водохранилищах интенсивно развиваются водоросли, особенно синезеленые, что изменяет физико-химический и биологический режим водохранилищ (см. таблицу).

Массового развития достигает чаще всего одна или несколько форм водорослей, которые подавляют развитие других организмов. «Цветущая» вода изменяет запах, вкус и цвет. «Цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями родов *Aphanizomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*, придает воде запах травы; цвет воды становится серовато-зеленым, часто меняется ее вкус; последнее особенно заметно при массовом отмирании водорослей.

Поскольку в отдельных случаях вода из водохранилищ-охладителей используется также для питьевого водоснабжения, все перечисленные явления резко снижают качество питьевой воды.

Во время «цветения» воды водное зеркало покрывается сплошной пленкой синезеленых водорослей. Это препятствует испарению и излучению с водной поверхности, в результате чего повышается температура охлаждающей воды.

Водоросли, попадая на сетки водоприемников, загрязняют их и могут привести к резкому снижению количества воды, поступающей к турбинам.

В период максимального развития синезеленых водорослей загрязняются фильтры на химводоочистке, ухудшаются физико-химические качества воды: резко падает содержание кислорода, повышается окисляемость, а при резком отмирании водорослей появляется сероводород, который вызывает коррозию оборудования, омываемого циркуляционной водой, и, наконец, увеличиваются обрастания трубок конденсаторов, соответственно уменьшается коэффициент их полезного действия, и как следствие ухудшается вакуум.

В отдельных случаях падение вакуума достигает 0.5—1% и больше. Полагая, что изменение вакуума на 1% соответствует изменению отдаваемой мощности также на 1%, можно утверждать, что снижение вакуума на 1% при мощности ГРЭС 100 000 квт вызывает за 3 летних месяца, при прочих равных условиях, недовыработку электроэнергии на 2.16 млн квт-ч., что составляет 10 800 руб. Если учесть, что тепловые электростанции сооружаются в основном мощностью в 2—3 млн квт-ч. и что для конденсации отработавшего пара паровых турбин используется вода из вновь сооружаемых водохранилищ, то станет ясно, какой ущерб наносят водоросли энергетическому хозяйству.

Интенсивное развитие синезеленых водорослей в водохранилищах-охладителях вызывает резкое снижение содержания углекислоты, что для тепловых электростанций весьма нежелательно, так как свободная углекислота стабилизирует временную жесткость охлаждающей воды.

При отсутствии углекислоты в воде с большой бикарбонатной жесткостью и резком повышении температуры (при прохождении воды через теплообменник ее температура повышается в среднем на 8—10°) выпа-

Развитие синезеленых водорослей в водохранилищах-охладителях тепловых электростанций и некоторые физико-химические показатели

Водохранилище-охладитель	Годы исследования	Общая минерализация (мг/л)	Общая жесткость (мг-экв/л)	pH	Температура воды (°С)	Численность синезеленых водорослей (тыс. колоний в 1 мл)	Преобладающие виды водорослей	Примечания
Курганское	1959—1961	540	5.6	8.3	18—23	2—5	*Aphanizomenon flos-aquae*.	30% общего количества составляли другие роды синезеленых.
Любовское	1957—1960	490	6.0	8.2	26—28	4—6 (1957—1958 гг.), 32, (1959 г.) 6—7 (1960 г.)	То же.	Другие формы синезеленых встречаются в незначительном количестве.
Добротворское . .	1960—1961	500	5.8	7.5	25—30	6—11	» »	До 5—10% других форм синезеленых водорослей.
Мироновское	1955—1956	—		—	—	3—4	» »	—
Волковское	1958—1959	214	2.95	—	19—22	1.3	*Microcystis aeruginosa*, *Anabaena* sp.	*Aphanizomenon* встречается в незначительном количестве.
Старо-Бешевское . .	1960—1962	2500	18.0—18.2	7.5	25—32	3—5	*Microcystis aerug.*, *Aphanizomenon flos-aquae*.	*Anabaena* встречается в незначительном количестве.
Барабинское	1956—1958	116	6.8	—	23—27	1.2	*Microcystis aeruginosa*.	*Aphanizomenon* 3—10%.

дает малорастворимый углекислый кальций ($CaCO_3$), оседающий на внутренних поверхностях трубок конденсаторов и другого теплообменного оборудования, а также по всему тракту прохождения охлаждающей воды.

Выпадение накипи на охлаждаемых поверхностях теплообменного оборудования чрезвычайно вредно, так как при этом ухудшаются условия теплопередачи трубок конденсаторов и как следствие происходит падение вакуума.

Для насыщения воды углекислотой и поддержания в стабильном состоянии временной жесткости на некоторых станциях специально сооружаются рекарбонизационные установки, которые с помощью эжекторов подают очищенные дымовые газы в воду непосредственно перед циркуляционными насосами.

Естественно, что вода, насыщенная углекислотой, совершив кругооборот: береговая насосная—машзал—циркуляционный канал—сброс,— должна содержать определенное количество углекислоты. Однако в период «цветения» углекислота, содержащаяся в сбросных водах, быстро используется водорослями, вследствие чего концентрация ее снижается вплоть до аналитического нуля.

Устранение всех перечисленных помех в практике эксплуатации тепловых электростанций осуществляется путем купоросования «цветущего» водоема.

Так, например, на Любовском водохранилище-охладителе при Новомосковской ГРЭС (площадь при НПГ 2.75 км^2, средняя глубина 6.5—7 м, объем 10 · 10^6 м^3), где ежегодно «цветет» *Aphanizomenon flos-aquae* (4900—32 000 колоний в 1 мл воды), 27 июля 1960 г. было проведено купоросование (мешки с медным купоросом подвешивались на бортах катера и медный купорос растворялся при его движении). Уже на вторые сутки численность синезеленых резко пала (единичные экземпляры в 1 мл воды). В то же время содержание свободной углекислоты, составившее до купоросования десятые доли миллиграмма в 1 л, возросло до 3.67 мг/л; в последующие дни оно нарастало и достигло 8 мг/л, что дало возможность отключить рекарбонизационную установку. Это уже само по себе обеспечило экономию электроэнергии на собственные нужды электростанции. Кроме того, значительно уменьшился органический и минеральный слой отложений на внутренних поверхностях трубок конденсаторов, что способствовало улучшению вакуума по машинному залу.

Если с помощью профилактического купоросования предотвратить образование на трубках конденсаторов слоя отложений толщиной 0.025 мм, то и в этом случае ежегодная экономия достигнет 50—60 тыс. руб.

Таким образом, уничтожение водорослей, вызывающих «цветение» воды на водохранилищах-охладителях тепловых электростанций, вполне оправдано и проводится на многих водохранилищах тепловых электростанций Советского Союза, причем во многих случаях достигается гораздо бóльшая экономия, чем указано выше.

На многих водохранилищах были проведены круглосуточные наблюдения за газовым режимом водоемов. Дефицита кислорода во время «цветения» воды не наблюдалось ни в ночное, ни в дневное время. Содержание кислорода несколько понижалось (на 1—2 мг/л) через 5, 20, 24 час. после купоросования, но это бывает при интенсивном «цветении» воды, а поскольку купоросование проводилось при начинающемся «цветении», то резких отклонений в содержании кислорода обычно не наблюдалось.

Обработка воды медным купоросом в водохранилищах-охладителях проводится обыкновенно 1—2 и в очень редких случаях 3 раза в течение летне-осеннего периода.

Чтобы получить эффективные результаты при обработке воды медным купоросом и не нанести вреда рыбному хозяйству, необходимо задавать минимально эффективную дозу купороса в соответствии с гидрохимическими показателями (pH, общая минерализация и др.). Так, на Брянской ГРЭС в 1956 г. обработка водохранилища медным купоросом в дозе 0.1 мг/л полностью предотвратила на весь вегетационный период «цветение» воды, обычное для водохранилища в предыдущие годы. В период обработки воды на Брянской ГРЭС общая жесткость воды составляла 4.2 мг-экв./л, общее содержание солей — 292 мг/л, температура воды была 27—28°.

Купоросование циркуляционной воды на Курганской ТЭЦ в июле 1960 г. при внесении медного купороса в концентрации 0.3 мг/л предотвратило «цветение» воды лишь на 25 суток, после чего в циркуляционной воде развились синезеленые водоросли (преимущественно *Aphanizomenon* и частично *Microcystis* и *Anabaena*). В период обработки воды купоросом общая жесткость ее доходила до 5.6 мг-экв/л, общее содержание солей составляло 540 мг/л, pH — 7.8, температура воды была в пределах 18—23°.

Таких примеров можно привести довольно много. Как по литературным данным (Póltoracka, 1960), так и по наблюдениям, проведенным на ряде электростанций, установлено, что для уничтожения одного и того же вида водорослей при низкой общей жесткости воды, малой минерализации и повышенных температурах необходимо израсходовать меньше купороса, чем при повышенной жесткости, более высоком содержании солей и пониженной температуре воды.

Кроме уничтожения водорослей медным купоросом, нами проведен как в лабораторных, так и в производственных условиях ряд опытов по испытанию новых альгицидов. С этой целью с начала 1955 г. проводятся испытания ряда химических веществ и отобраны наиболее эффективные альгициды; к ним относятся производные мочевины — монурон и диурон. Об эффективном действии производных мочевины на синезеленые водоросли имеются указания в ряде литературных источников (Fitzgerald, 1957; Maloney, 1958, и др.).

Опыты по выявлению эффективного действия химикатов на синезеленые водоросли проводились в период их массового развития. Эффективность альгицидов оценивалась по предварительным тестам, которые были основаны на количественном учете синезеленых водорослей, взятых из водоемов, где начиналось «цветение» воды; пробы экспонировались от 3—5 до 20 суток в сосудах, где концентрация альгицидов составляла 0.01—3.0 мг/л. Воду, используемую для постановки опытов, освобождали от рачков и коловраток (вылавливали пипеткой). Склянки, в которых производили опыты, ставили в лаборатории на северные или северо-западные окна и дополнительного освещения не производили. Средняя температура за время постановки опытов была в пределах 25—29°. Контролем служили аналогичные пробы без альгицидов и пробы, обработанные медным купоросом в концентрации, токсической для данных водорослей.

Критерием эффективности действия препарата признавалась стабилизация или небольшое уменьшение численности водорослей по сравнению с первоначальным количеством в склянках, в которые был внесен альгицид, при резком возрастании численности водорослей в первые 6—8 суток в контрольных опытах. Численность синезеленых водорослей в опытах не увеличивалась и несколько уменьшалась при дозах диурона 0.3—0.5—0.8 и 1 мг/л, в отдельных случаях при несколько более высоких до

зах. Монурон действует аналогично диурону, но при несколько бо́льших концентрациях.

В производственных условиях опыты проводились на Курганском водохранилище площадью около 1 га, расположенном рядом с водохранилищем-охладителем Курганской ТЭЦ и отделенном от него дамбой. Контрольным водоемом служил рядом расположенный пруд.

В качестве альгицида использовался импортный диурон. Обработка проводилась в конце июля 1961 г. при начавшемся «цветении» воды, вызванном синезелеными водорослями рода *Aphanizomenon* и в незначительном количестве *Microcystis*. Диурон вносился вручную с лодки при ее движении по водоему. Доза диурона задавалась 1.2 мг/л, всего было израсходовано 8 кг диурона. На 4-е сутки после применения диурона синезеленые водоросли еще встречались, но в меньшем количестве, чем первоначально, а на 10—15-е сутки почти выпали из состава фитопланктона. В течение всего летне-осеннего периода в обработанном водоеме развития синезеленых водорослей более не наблюдалось. Развивавшаяся на литоральных площадях водоема *Cladophora* сначала обесцветилась, а спустя 12 суток полностью погибла. В то же время в контрольных прудах в июле (и до 10—15 августа) интенсивно развивались синезеленые водоросли (*Aphanizomenon* и частично *Microcystis*), а также нитчатые водоросли рода *Cladophora*. Кроме того, для подтверждения эффективности действия диурона на водоросли перед обработкой им водоема была взята проба воды с тотальным планктоном и освобождена от рачков и коловраток. Этой водой наполнили склянки и поставили в лаборатории на северо-западном окне. В несколько стаканов с водой внесен диурон в концентрации 1.2—0.5 мг/л. Через 6—8 суток в стаканах без диурона начали интенсивно развиваться синезеленые водоросли, в подопытных стаканах количество синезеленых водорослей не увеличилось, а значительно уменьшилось. Как в обработанном водоеме, так и в стаканах вода отличалась очень высокой прозрачностью. Что касается химического состава воды, то обращает на себя внимание лишь ее окисляемость, которая в течение 6 суток после обработки была выше, чем в контрольном пруду, на 1—1.4 мг/л, но после истечения этого срока окисляемость стала постепенно снижаться и на 22-е сутки после обработки была на 2—3 мг/л ниже, чем в контрольном пруду (окисляемость была в пределах 10—11 мг/л). Остальные физико-химические величины были почти аналогичны с таковыми контрольного пруда.

Этот небольшой опыт говорит об эффективности производных мочевины — диурона и монурона — как возможных альгицидов против синезеленых водорослей.

Преимущества указанных препаратов заключаются в том, что они обладают длительным последействием, а альгицидные дозы их не вызывают гибели рыб. Так, золотая рыбка жила в течение 2 месяцев при максимальных альгицидных концентрациях указанных выше препаратов, и видимых изменений по сравнению с контролем у нее не отмечалось.[1] По литературным данным, острая (пероральная) токсичность (LD_{50}) (для крыс) колеблется в следующих пределах: диурона — 3600, монурона — 3700, фенурона — 7500, симазина — 5000, а медного купороса — 300 мг на 1 кг живого веса.

Специальных опытов по выявлению токсичности указанных выше препаратов на зоопланктон и зообентос мы не проводили; при постановке

[1] Отсутствие внешних изменений у рыбы еще не доказывает нетоксичности препарата. *(Прим. ред.).*

опытов с новыми альгицидами отмечалось лишь наличие живых форм беспозвоночных. Многие формы коловраток, малощетинковых червей, низших ракообразных, насекомых и их личинок и других организмов находились в подвижном состоянии в течение 15—20 суток при дозах 2—3 мг/л (диурона, монурона, фенурона и симазина).

Таким образом, можно констатировать, что почти во всех водохранилищах-охладителях тепловых электростанций интенсивно развиваются синезеленые водоросли, вызывающие ухудшение качества циркуляционной воды. Интенсивное «цветение» воды в технических водоемах мешает нормальной эксплуатации тепловых электростанций и приводит к большим экономическим потерям. В связи с этим необходимо вести борьбу с синезелеными водорослями.

В настоящее время с большим экономическим эффектом производится уничтожение синезеленых водорослей путем обработки циркуляционной воды медным купоросом. Поскольку для получения эффективных результатов купоросование необходимо проводить несколько раз в год, а большие объемы воды невозможно обрабатывать из-за большого расхода купороса, оправданы поиски более дешевых и эффективнее действующих на синезеленые водоросли новых альгицидов.

Производственными опытами на Курганском водохранилище показано, что при использовании препарата диурон в концентрации 1.2 мг/л удается эффективно подавить «цветение» воды, вызываемое развитием *Aphanizomenon* и частично *Microcystis*. Это свидетельствует о целесообразности дальнейшего проведения всесторонних исследовательских работ как с альгицидами, уже прошедшими первые испытания, так и с новыми, вновь синтезированными химическими препаратами.

ЛИТЕРАТУРА

Берман Л. Д. 1957. Испарительное охлаждение циркуляционной воды. Госэнергоиздат.

Fitzgerald G. P. 1957. The control of growth of algae with C. M. U. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts a. Letters, 46.

Maloney T. E. 1958. Control of algae with chlorophenyldimethyl urea. Journ. Amer. Water Works Assoc., 50, 3.

Maloney F. E., T. E. Palmer. 1956. Toxicity of six chemical compounds to thirty cultures of algae. Water a. sewage works, 103.

Poltoracka J. 1960. Zwalczanie glonów nitkowatych. Gospodarka Rybna, 4.

Южное отделение Государственного треста
по организации и рационализации
районных электростанций и сетей (Львов).

Э. В. ЛИСОВСКАЯ

К ВОПРОСУ О ГИГИЕНИЧЕСКОМ НОРМИРОВАНИИ СОДЕРЖАНИЯ МОНУРОНА В ВОДЕ ВОДОЕМОВ

Для борьбы с «цветением» воды в водоемах в последние годы испытываются различные органические препараты, обладающие альгицидными свойствами. Применение альгицидов, естественно, требует гигиенического обоснования, так как любые органические соединения при поступлении в водоем могут ухудшать его санитарное состояние; для решения вопроса об использовании альгицидов на питьевых водоемах необходимо знать,

в какой мере эти вещества могут быть токсичны для человека. К практическому применению могут быть допущены только те препараты, которые не проявляют токсического воздействия на теплокровных животных и не сказываются отрицательно на санитарном режиме водоемов в концентрациях, превышающих эффективные против водорослей в 5—10 раз.

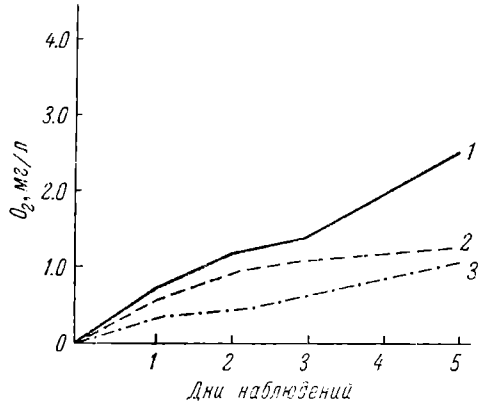


Рис. 1. Влияние монурона на динамику БПК в подопытных аквариумах (опыт № 1).

1 — контроль; *2* — 10 мг/л; *3* — 40 мг/л.

Осуществляя комплексные исследования с Институтом гидробиологии Академии наук Украинской ССР, Институт коммунальной гигиены Министерства здравоохранения Украинской ССР провел в 1962 г. гигиеническое изучение одного из уже производимых в СССР препаратов — монурона с целью установления допустимых норм его содержания в воде. Было исследовано влияние различных концентраций препарата на органолептические свойства воды и процессы естественного самоочищения, а также получены предварительные сведения о влиянии препарата на организм теплокровных животных в условиях хронического опыта.

Как показали исследования, при поступлении монурона в водоем возможно ухудшение органолептических качеств воды. Однако наблюдается это лишь при сравнительно высоком содержании вещества в воде. Так, появление запаха интенсивностью в 1—2 балла обнаруживается лишь при концентрации монурона в 5—8 мг/л. Наличие привкуса воды отмечается при еще более высоких концентрациях — 6—10 мг/л. Цветность и прозрачность исследуемых растворов при указанных и более высоких количествах монурона, как правило, не изменяются.

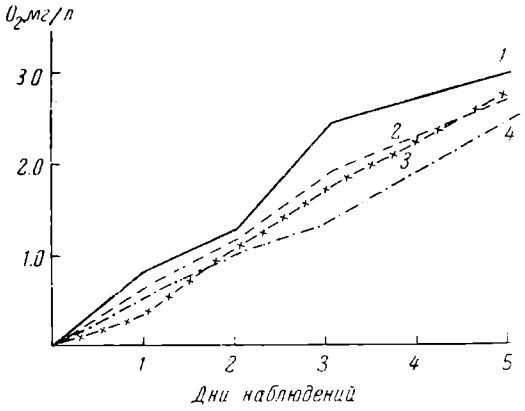


Рис. 2. Влияние монурона на динамику БПК в подопытных аквариумах (опыт № 2).

1 — контроль; *2* — 1.0 мг/л; *3* — 5.0 мг/л; *4* — 20.0 мг/л.

Нарушение процессов естественного самоочищения воды водоемов, учитываемое главным образом по влиянию на динамику биохимического потребления кислорода (БПК), проявляется при концентрации монурона в 10 мг/л (рис. 1). Концентрация в 5 мг/л, на основании данных наших исследований, может быть принята в качестве пороговой (рис. 2). При этой концентрации не удалось выявить сколько-нибудь заметных изменений и со стороны процессов развития и отмирания сапрофитной микрофлоры.

Активная реакция воды, содержание растворенного кислорода, окисляемость, динамика процессов аммонификации, нитри- и нитрофикации

также не изменяются при содержании монурона в воде в концентрациях до 10 мг/л (табл. 1, 2).

Таблица 1

Влияние монурона на активную реакцию воды (опыты в аквариуме)

№ аквариума	Концентрация монурона (мг/л)	Исходная величина	Дни наблюдений								
			1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й
						Опыт № 1					
1	Контроль	7.0	7.2	7.11	—	—	8.06		8.05	8.05	8.07
2	5	7.0	7.1	7.09	—	—	8.02	—	8.04	8.02	8.05
3	10	7.1	7.13	7.08	—	—	8.08	—	7.95	7.95	8.01
4	20	7.1	7.15	7.14	—	—	8.13	—	8.0	8.0	8.02
						Опыт № 2					
1	Контроль	7.2	7.6	7.65	7.75	7.8		6.9	—	6.9	7.0
2	1	7.2	7.45	7.5	7.6	7.75	—	6.9	—	7.0	7.0
3	5	7.2	7.45	7.45	7.5	7.6	—	7.1	—	7.1	7.1
4	10	7.2	7.3	7.35	7.45	7.5	—	7.2	—	7.2	7.3
5	20	7.3	7.3	7.45	7.45	7.5	—	7.3	—	7.3	7.3

Таблица 2

Влияние монурона на содержание растворенного кислорода в воде экспериментальных водоемов (опыты в аквариуме)

№ аквариума	Концентрация монурона (мг/л)	Исходная величина	Дни наблюдений								
			1-й	2-й	3-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й
						Опыт № 1					
1	Контроль	6.75	6.302	6.33	6.25	6.45	6.33	6.46	7.02	—	7.39
2	5	6.77	6.55	6.72	6.86	6.81	6.44	6.70	6.99	—	7.38
3	10	6.72	6.68	6.79	6.62	6.68	6.39	6.49	7.13		7.36
4	20	6.76	6.79	6.79	6.55	6.95	6.76	7.05	7.30	—	6.91
						Опыт № 2					
1	Контроль	8.83	8.83	7.67	7.80	6.51	6.87	8.26	—	8.78	8.36
2	1	8.55	8.18	7.60	7.50	6.17	6.58	7.14	—	7.69	7.67
3	5	8.20	7.61	7.60	7.98	6.69	7.65	7.61	—	8.17	7.60
4	10	8.27	8.64	7.52	7.54	6.67	7.21	7.98	—	8.17	8.17
5	20	8.93	8.55	7.72	8.18	7.04	7.04	8.07	—	8.91	8.03

В задачу санитарно-токсикологического эксперимента входило установление недействующих по токсикологическому признаку концентраций и доз вещества при длительном его поступлении в организм с учетом состояния ряда жизненно важных функций подопытных животных.

Затравка производилась монуроном в дозах 0.1, 0.5 и 2.5 мг/кг веса животных, что в пересчете на 1 л воды соответствует концентрациям в 2, 10 и 50 мг/л.

Предварительные данные, полученные в результате четырехмесячной затравки подопытных животных, указывают на то, что в испытанных

дозах монурон не оказывает существенного влияния на их функциональное состояние. Поведение, морфологический состав крови, фагоцитарная активность лейкоцитов, состояние обезвреживающей функции печени и содержание ферментов альдолазы и трансаминазы у затравленных животных были примерно такими же, как и у животных контрольной группы.

Полученные нами предварительные данные согласуются с литературными о малой токсичности монурона для теплокровных животных.

Так как срок затравки подопытных животных (6 месяцев) не истек, пока не представляется возможным сделать окончательный вывод о дозе монурона, действующей по токсикологическому признаку, и его предельно допустимой концентрации в воде водоемов.

Вместе с тем сопоставление предварительных данных, полученных в результате исследований, показывает, что отрицательное действие монурона с учетом его влияния на органолептические качества воды, санитарный режим водоемов и функциональное состояние подопытных животных проявляется при более высоких концентрациях, чем те, при которых имеет место альгицидный эффект.

Так, по данным Института гидробиологии Академии наук Украинской ССР,[1] альгицидное действие монурона имеет место при концентрации в 0.5—2 мг/л воды, а нарушение процессов самоочищения водоемов проявляется лишь при содержании его порядка 10 мг/л. Малая токсичность, отсутствие выраженных кумулятивных свойств, разница в величине между альгицидными концентрациями монурона и концентрациями, оказывающими отрицательное влияние на санитарный режим водоемов, говорят, с гигиенической точки зрения, в пользу монурона как одного из альгицидов для борьбы с «цветением».

Окончательно вопрос о предельно допустимом содержании монурона в воде водоемов и возможном его применении на питьевых водоемах может быть решен по завершению экспериментальных исследований и изучению альгицида в природных условиях.

Институт коммунальной гигиены
Министерства здравоохранения
Украинской ССР.

[1] См. статьи Л. П. Брагинского и Б. А. Шиманского в настоящем сборнике.

АДРЕСА ЗАРУБЕЖНЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ ПО СИНЕЗЕЛЕНЫМ ВОДОРОСЛЯМ

Allen M. B. Kaiser Foundation, Laboratory of Comparative Biology, 14th and Cutting Sts., Richmond, Calif., U. S. A.
Almestrand A. Botaniska Biblioteket, Lund, Sweden.
Anet E. F. L. J. Division of Food Preservation, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Homebush, N. S. W., Australia.
Biswas B. B. Bose Institute, Calcutta 9, India.
Bold H. C. University of Texas, Austin, Texas, U. S. A.
Brook A. J. University of Edinburgh, Edinburgh, Scotland, Great Britain.
Droop M. R. Scottish Marine Biological Association, Marine Station, Millport, Isle of Cumbrae, Scotland, Great Britain.
Dyer D. L. Space Biotechnology Section, The Martin Company, Denver, Colorado, U. S. A.
Edmondson W. T. Department of Zoology, University of Washington, Seattle 5, Wash., U. S. A.
Feldmann J. Laboratorie de Biologie végétale marine, Faculté des sciences, Paris, France.
Fitzgerald G. P. Engineering Experiment Station, University of Wisconsin, Hydraulic and Sanitary Laboratory, Madison, Wisconsin, U. S. A.
Fogg G. E. Department of Botany, University College, London W. C. O., Great Britain.
Fott B. Benátská 2, Praha 11, Czechoslovakia.
Fryer G. Freshwater Biological Association, The Ferry House, Far Sawrey, Ambleside, Westmoreland, Great Britain.
Garnier J. Laboratoire de photosynthese, C. N. R. S., Gif-sur-Yvette, S.-O., France.
Gerloff J. H. Botanischer Garten und Museum, Königin-Luise-Strasse, 6—8, Berlin—Dahlem.
Gessner F. Institut f. Meereskunde d. Universität, Hohenbergstr. 2, Kiel.
Golubic S. Bioloski Institut, Rovini, Jugoslawien.
Gorham P. R. Plant Physiology Section, Division of Biol., Sci., National Research Council, Ottawa, Canada.
Halldal P. Institute for Plant Physiology, University of Lund, Lund, Sweden.
Hortobagyi T. Allami Pedagógiai Föiskola, Növénytani Intézete, Szabadság-tér 2, Eger, Hungary.
Hughes E. O. Atomic Energy of Canada Ltd, Chalk River, Ontario, Canada.
Jaag O. Switzerland Federal Institute for Water Supply, Sewage Purification and Water Pollution Control, Physikstr. 5, Zürich, Switzerland.
Ingram W. M. Department of Health Education and Welfare, U. S. Public Health Service, Ohio-Tennessee Drainage Basins, Cincinnati, Ohio, U. S. A.
Isaac P. C. G. Public Health Engineering Section University of Durham, Department of Civil Engineering, King's College, Newcastle upon Tyne, I, Great Britain.
Jørgensen E. G. Botanical Department, Royal Danish School of Pharmacy, København, Denmark.
Kann E. Wien XIII, Wittgensteinstrasse 42, Austria.
Kingsbury J. M. Cornell University, Ithaca, N. Y., U. S. A.
Komárek J. Biologisches Inst. CSAV, Vinična 7, Praha 11, Czechoslovakia.
Komarovsky B. Sea Fisheries Research Station, Haifa, P. O. B. 699, Israel.
Krauss R. W. University of Maryland, College Park, Md., U. S. A.
Kumar H. D. Department of Botany, Westfield College, London, N. W. 3.
Lefevre M. Centre de Recherches Hydrobiolog. du C. N. R. S., Gif-sur-Yvette, France.
Lefort M. Laboratoire de Biologie vegetale, Faculte des Sciences, Paris, France.

Lefrançois G. M. Laboratoire de photosynthese, C. N. R. S., Gif-sur-Yvette. S.—O., France.
Lewin R. A. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass., U. S. A.
Lund J. W. G. Freshwater Biological Association; The Ferry House, Far Sawrey. Ambleside, Westmorland, Great Britain.
Mackenthun K. M. Wisconsin Committee on Water Pollution, 453 State Office Building, Madison, Wisconsin, U. S. A.
McLachlan J. L. Division of Applied Biology, National Research Council, Ottawa. Canada.
Maloney T. E. DHEW, Public Health Service, R. A. Taft Sanitary Engineering Center, 4676 Columbia Parkway, Cincinnati, Ohio, U. S. A.
Müller-Liebenau I. Limnologische Station Niederrhein, Am Waldwinkel. Krefeld—Hülsberg.
Myers J. Laboratory of Algal Physiology, University of Texas, Austin 12, Texas. U. S. A.
Nielsen E. S. Botanical Department, Royal Danish School of Pharmacy, København, Denmark.
Nisbet M. Station centrale d'Hydrobiologie appliquée, 14 Av. de St. Mande, Paris XII^{e}, France.
Norris R. E. Department of Botany, University of Minnesota, Minneapolis 14. Minn., U.S.A.
Novak M. Vyzkumný ústav vodohospodářský Praha—Podbaba, Československo.
Nultsch W. 74 Tübingen, Botaniseges Institut der Universität, Wilhelmstr. 5.
O'hEloha C. Chemistry Department,University College, Galway, Ireland.
Oye, P. van. 30 St. Lievenslaan, Ghent, Belgium.
Palmer C. M. Water supply and water pollution research, R. A. Taft Sanitary Engineering Center, 4676 Columbia Parkway, Cincinnati 26, Ohio, U. S. A.
Prát S. Vinična 5, Praha 11, Czechoslovakia.
Prescott G. W. Department of Botany, University of Michigan, East Lansing, Mich., U. S. A.
Pringsheim E. G. Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, Nikolausberger Weg 18, Gottingen.
Provasoli L. Haskins Laboratories Inc., 305 E, 43 rd Street, New York 17, N. Y.. U. S. A.
Prowse G. A. Fish Culture Research Station, Batu Berendan, Malacca, Federation of Malaya.
Raymont J. E. G. Department of Zoology, The University Southampton, England.
Richardson D. E. Space Biotechnology Section, The Martin Company, Denver. Colorado, U. S. A.
Ris H. Michigan University, U. S. A.
Rodhe W. C. O. Institute of Limnology, University of Uppsala, Uppsala, Sweden.
Ross R. British Museum (Natural History), Cromwell Road, London S. W. 7, Great Britain.
Round F. E. Department of Botany, The University, Bristol, Great Britain.
Saunders G. W., Jr. Department of Zoology, University of Michigan, Ann. Arbor. Mich., U. S. A.
Schlichting H. E., Jr. Port Sanilac, Mich., U. S. A.
Shilo M. (Shelubsky). Hebrew University, Hadassah medical school, Jerusalem, Israel.
Starr R. C. Department of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana. U. S. A.
Staub R. Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz an der Eigenössischen Technischen Hochschule, Zürich, Schweiz.
Symoens J. J. B. P. 1825, Elisabethville, Congo.
Taylor W. R. Department of Botany, University of Michigan, Ann. Arbor, Mich.. U. S. A.
Thomas E. A. Kant. Laboratorium, Fehrenstrasse 15, Zürich 7/32, Schweiz.
Vallentyne J. R. Cornell University, Ithaca, N. Y., U. S. A.
Venkataraman G. Vivekananda College, Madras 4, S. India.
Villeret S. Laboratoire de biologie végétale, Faculté des Sciences, Place Pasteur. Rennes, France.
Watanabe A. Institute of Applied Microbiology, Tokyo University, Yaoi-cho 2. Bunkyo-Ku, Tokyo, Japan.
Westlake D. F. Freshwater Biological Association, The Ferry House, Far Sawrey, Ambleside, Westmorland, Great Britain.
Wurtz A. Station centrale d'Hydrobiologie appliquée, Le Paraclet par Boves (Somme), France.
Zehnder A. Lindenstrasse 1, Wettingen, Switzerland.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

От редакционной коллегии 3

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ВОДОЕМАХ СССР

Э. Г. Кукк. О распространении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды 5

К. А. Гусева. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития 12

Волга и Волжские водохранилища

А. Д. Приймаченко. Синезеленые водоросли планктона Волги до и после зарегулирования стока 34

А. И. Кузьмичев и В. Г. Стройкина. Синезеленые водоросли Куйбышевского водохранилища 40

И. Л. Ырина и О. И. Феоктистова. Роль синезеленых водорослей в продуцировании органического вещества в водоеме 42

К. В. Горбунов. О распределении синезеленых водорослей в водоемах низовьев дельты Волги 47

Водоемы Украинской и Молдавской ССР

Н. В. Кондратьева. Современное состояние вопроса о распределении синезеленых водорослей в водоемах Украинской ССР 53

Д. А. Радзимовский и А. Д. Коненко. О распространении массовых видов синезеленых водорослей в планктоне прудов Украинской ССР 68

К. С. Владимирова. Синезеленые водоросли в днепровских водохранилищах и условия их развития 74

З. С. Гаухман и Ф. П. Рябов. Динамика численности синезеленых водорослей и сапрофитных бактерий в Среднем Днепре после образования Кременчугского водохранилища 79

Я. Я. Цееб, М. А. Литвинова и С. Л. Гусынская. Количественная динамика планктонных синезеленых водорослей в связи с их влиянием на численность и распределение зоопланктона в Каховском водохранилище 86

А. И. Денисова и Ю. Г. Майстренко. Роль синезеленых водорослей в формировании гидрохимического режима Каховского водохранилища 95

Л. А. Шкорбатов. О распространении синезеленых водорослей в озерах поймы р. Северный Донец, Красноосколькском водохранилище и канале Северный Донец—Донбасс 101

В. М. Шаларь и А. И. Набережный. Роль синезеленых водорослей в водоемах Молдавской ССР 108

Азово-Черноморский бассейн

Е. И. Аксенова. Наблюдения за «цветением», вызываемым синезелеными водорослями в водоемах нижнего Дона 114

А. Я. Алдакимова. «Цветение» воды, вызванное синезелеными водорослями, и их роль в биологии Азовского моря 122

А. И. Иванов. Массовое развитие синезеленых водорослей в северо-западной части Черного моря и лиманах северного Причерноморья 128

Стр.

Водоемы Белорусской ССР

Т. М. Михеева. Значение синезеленых водорослей в первичной продукции различного типа озер Белорусской ССР 133
В. П. Ляхнович и Л. В. Просяник. Развитие синезеленых водорослей в прудах разной продуктивности в Белорусской ССР 139

Водоемы Западной Сибири и Средней Азии

Л. М. Ермолаева. Синезеленые водоросли прудов Омской области 145
Ш. И. Коган. Синезеленые водоросли в водоемах Туркменской ССР 150
Н. Н. Канода. Синезеленые водоросли в фитопланктоне экспериментальных прудов Туркмении 155

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И МЕТОДЫ ИХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Э. А. Штина. Азотфиксация у синезеленых водорослей (обзор) 160
Г. П. Сереиков и М. В. Пахомова. К биохимии синезеленых водорослей 177
З. А. Виноградова. Биохимическое изучение синезеленых водорослей Днепровского лимана и северо-западной части Черного моря 187
Л. А. Сиренко и Т. Л. Богданова. К методике лабораторного культивирования синезеленых водорослей 195
О. И. Феоктистова. Синезеленые водоросли как объект массовой культуры 201

ТОКСИЧНОСТЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ГРУППАМИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

С. С. Иванова. Современное состояние вопроса о токсичности синезеленых водорослей 207
Н. Н. Смирнов и О. И. Феоктистова. Влияние синезеленых водорослей на водных животных и растения 212
Л. И. Рубенчик, О. И. Бернова и Ж. П. Книжник. К взаимоотношению *Anabaena* с бактериями и актиномицетами 223
А. К. Неграш и А. С. Бондаренко. Альгицидная активность водных и прибрежных растений в отношении культуры синезеленой водоросли *Anabaena flos-aquae* 227
К. А. Гусева и С. П. Гончарова. О влиянии высшей водной растительности на развитие планктонных синезеленых водорослей 230

ТРОФИЧЕСКАЯ РОЛЬ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Ю. И. Сорокин, А. В. Монаков, Э. Д. Мордухай-Болтовская, Е. А. Цихон-Лукашина и Р. А. Родова. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли синезеленых водорослей 235
Д. А. Панов и Ю. И. Сорокин. О роли фитопланктона в питании личинок леща, плотвы и густеры 240
Г. Я. Зайцева. Об использовании синезеленых водорослей рыбами Каховского водохранилища 245

ВОПРОСЫ БОРЬБЫ С ИЗБЫТОЧНЫМ РАЗВИТИЕМ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Л. П. Брагинский. К методике отбора органических альгицидов, эффективных против синезеленых водорослей 250
Б. А. Шиманский. Развитие синезеленых водорослей в водохранилищах-охладителях тепловых электростанций и меры борьбы с ними . . . 257
Э. В. Лисовская. К вопросу о гигиеническом нормировании содержания монурона в воде водоемов 263
Приложение. Адреса зарубежных специалистов по синезеленым водорослям 267

CONTENTS

Ecology and physiology of Cyanophyceae

SPECIES COMPOSITION, DISTRIBUTION AND REGULARITIES OF MASS DEVELOPMENT OF BLUE-GREEN ALGAE IN WATER-BODIES OF THE USSR

E. G. Kukk. On distribution of blue-green algae causing water blooms 5
K. A. Guseva. Role of blue-green algae in a water-body and factors of their mass development 12

The Volga and the Volga reservoirs

A. D. Prijmatshenko. Planktonic blue-green algae of the Volga before and after damming 34
A. I. Kuzmitshev and V. G. Strojkina. Blue-green algae of the Kuybychev water reservoir 40
I. L. Pyrina and O. I. Feoktistova. Role of blue-green algae in production of organic matter in a water body 42
K. V. Gorbunov. On distribution of blue-green algae in water bodies of the lower part of the Volga delta 47

Water bodies of the Ukrainian and Moldavian SSR

N. V. Kondratjeva. To day's state of the problem of distribution of blue-green algae in water bodies of the Ukrainian SSR 53
D. A. Radzimovskiy and A. D. Konenko. On distribution of mass species of blue-green algae in plankton of ponds of the Ukrainian SSR 68
K. S. Vladimirova. Blue-green algae in the Dnieper water reservoirs and conditions of their development 74
Z. S. Gauchman and F. P. Rjabov. Numbers of blue-green algae and saprophytic bacteria in the middle reaches of the Dnieper after building of the Krementshug water reservoir 79
J. J. Tseeb, M. A. Litvinova and S. L. Gusynskaya. Quantities of planktonic blue-green algae in connection with their influence on numbers and distribution of zooplankton in the Kakhovka water reservoir 86
A. I. Denisova and J. G. Majstrenko. Role of blue-green algae in formation of hydrochemical regime of the Kakhovka water reservoir 95
L. A. Shkorbatov. On distribution of blue-green algae in lakes of flood-plain of the Severnyy Donets, the Krasny Oscol reservoir and the Severnyy Donets—Donbass canal 101
V. M. Shalar and A. I. Naberezhnyj. Role of blue-green algae in water bodies of the Moldavian SSR 108

Asov-Black Sea Basin

E. I. Aksenova. Observation on water-blooms with blue-green algae in water bodies of the lower reaches of the Don 114
A. J. Aldakimova. Water-blooms with blue-green algae and their role in biology of the Asov Sea 122
A. I. Ivanov. Mass development of the blue-green algae in the north-west part of the Black Sea and in the lagoons of the north shore of the Black Sea . . . 128

Waters of the Bjelorussian SSR

T. M. Mikheeva. Importance of blue-green algae in primary production of various types of lakes of the Bjelorussian SSR 133
V. P. Ljakhnovitsh and L. V. Prosianik. Development of blue-green algae in ponds of various productivity of the Bjelorussian SSR . . . 139

Water bodies of the West Siberia and Middle Asia

L. M. Ermolayeva. Blue-green algae of ponds of the Omsk District 145
Sh. I. Kogan. Blue-green algae of water bodies of the Turkmenian SSR 150
N. N. Kanoda. Blue-green algae in phytoplankton of experimental basins in Turkmenia 155

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF BLUE-GREEN ALGAE AND CULTURE METHODS

E. A. Shtina. Fixation of free nitrogen in blue-green algae 160
G. P. Serenkov and M. V. Pakhomova. On biochemistry of blue-green algae 177
Z. A. Vinogradova. Biochemical studies of blue-green algae of Dnieper estuary and the north-west part of the Black Sea 187
L. A. Sirenko and T. L. Bogdanova. On methods of laboratory cultivation of blue-green algae 195
O. I. Feoktistova. Blue-green algae as object of mass cultivation 201

TOXICITY OF BLUE-GREEN ALGAE AND THEIR INTERRELATIONS WITH OTHER GRUPS OF AQUATIC ORGANISMS

S. S. Ivanova. To day's state of problem of toxicity of blue-green algae 207
N. N. Smirnov and O. I. Feoktistova. Influence of blue-green algae on aquatic animals and plants 212
L. I. Rubenchik, O. I. Bershova and Sh. P. Knizhnik. On interrelation of *Anabaena* with bacteria and actynomycetes 223
A. K. Negrash and A. S. Bondarenko. Algicidal activity of aquatic and inshore plants towards culture of *Anabaena flos-aquae* 227
K. A. Guseva and S. P. Goncharova. On the influence of higheraquatic plants on the development of plankton blue-green algae 230

TROPHIC ROLE OF BLUE-GREEN ALGAE

J. I. Sorokin, A. V. Monakov, E. D. Mordukhaj-Boltovskaja, E. A. Tsikhon-Lukanina and R. A. Rodova. Application of C^{14} method for studies of trophic role of blue-green algae 235
D. A. Panov and J. I. Sorokin. On role of phytoplankton in nutrition of larvae of Abramis brama, Rutilus rutilus and Blicca bjoerkna 240
G. J. Zajtseva. On utilization of blue-green algae by fishes of the Kakhovka reservoir 245

CONTROLLING OF EXCESSIVE DEVELOPMENT OF BLUE-GREEN ALGAE

L. P. Braginsky. On methods of screening of algicides effective against blue-green algae 250
B. A. Shimansky. Development of blue-green algae in water reservoirs-coolers of heat power stations and measures of their control 257
E. V. Lisovskaja. On Hygienic dosage of monurone contents in water 263
Appendix. Addresses of foreign experts in Cyanophyceae 267

Экология и физиология синезеленых водорослей
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ МАССОВОГО РАЗВИТИЯ В ВОДОЕМАХ

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства *А. А. Стрелков*. Художник *Д. А. Андреев*.
Технический редактор *Р. Замараева*. Корректоры *Ж. Д. Андронова*, *В. А. Пузиков* и *Г. И. Шер*.

Сдано в набор 3/X 1964 г. Подписано к печати 19/I 1965 г. РИСО АН СССР № 2—86В. Формат бумаги 70 × 108¹/₁₆. Бум. л. 8¹/₂. Печ. л. 17 = 23.29 усл. печ. л. + 1 вкл. Уч.-изд. л. 24.08 + 1 вкл. (0.03). Изд. № 2283. Тип. зак. № 966. М-29606. Тираж 1000. ТП 1964 г. № 1034. *Цена 1 р. 80 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
35	1 снизу	То же наблюдалось в Иваньковском водохранилище, где	В Иваньковском водохранилище
49	2 сверху	Дамчинского	Дамчикского
63	5 »	Фітом і кробентос	Фітомікробентос
63	25 »	Матеріалы до мікрофлори ставків степовоі	Матеріали до мікрофлори ставкі в степовоі
63	22 снизу	Украінской	Українськоі
64	13 и 15 сверху	Кондратьева Н. В.	Кондратьева Н. В.
64	23 снизу	Харьківськоі	Харьківськоі
67	7 сверху	м. Киïева. Наук. зап. Киïвск. унів., 13 (Праці бот. саду 24).	м. Киева. Наук. зап. Киïвськ. унів., 13 (Праці бот. саду, 24).
67	8 »	пріточних голосіівских	проточних голосіівских
67	9 »	Кïиева.	Киева.
67	12 »	Киïвськой	Киïвськоі
67	14 »	Васильківского	Васильківського
67	26 снизу	УПН,	УАН,
79	5 »	течение	течении
81	10 сверху	предоставляет	представляет
108	8 »	цветения	«цветения»
119	4 снизу	Daphia	Daphnia
130	27 »	*Melozira*	*Melosira*
192	2 »	(аргостерина	(эргостерина
195	1 сверху	Sübwasseralgen.	Süsswasseralgen.
262	17 снизу	пруда.	пруда (кислород не определялся).

Синезеленые водоросли.