

06
ИБВВ

**АНТРОПОГЕННЫЕ
ФАКТОРЫ
В ЖИЗНИ
ВОДОЕМОВ**

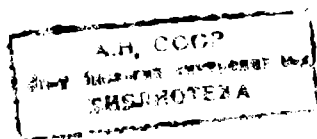


32-874-11

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
И Н С Т И Т У Т Б И О Л О Г И И В Н У Т Р Е Н Н И Х В О Д

ТРУДЫ, вып. 30 (33)

АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ В ЖИЗНИ ВОДОЕМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1975

ANTROPOGENOUS FACTORS
IN THE FRESH BASIN LIFE

Главный редактор
докт. геогр. наук Н. В. БУТОРИН

Ответственный редактор
докт. биол. наук М. М. КАМШИЛОВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

В переживаемую нами эпоху научно-технической революции возросли масштабы антропогенного воздействия на окружающую природу и это воздействие становится все более многообразным. Зарегулирование рек, сбросы в водоемы подогретых вод тепловых электростанций, загрязнение водоемов стоками промышленности и сельского хозяйства, прогрессирующая эвтрофикация водоемов — вот далеко не полный перечень таких воздействий. Их результат — существенная перестройка экосистем, в большинстве случаев в неблагоприятную для человека сторону. Конкретных данных о ходе подобных перестроек, точно так же как и материалов о влиянии факторов антропогенной природы на отдельные виды организмов и их физиологические функции, пока мало. Некоторые новые материалы содержатся в настоящем сборнике.

Сборник содержит 16 статей сотрудников Института биологии внутренних вод АН СССР, посвященных различным аспектам антропогенного воздействия на водоемы. Все статьи можно подразделить на несколько групп.

К первой группе (статьи Г. В. Кузьмина с соавторами, И. М. Балонova, И. Л. Пыриной с соавторами) относятся работы, посвященные видовому составу фитопланктона ряда водохранилищ волжского каскада. Наряду с характеристикой систематического состава, сезонной динамики существующих водохранилищ дается прогноз альгологического режима строящегося Чебоксарского водохранилища. В работе И. Л. Пыриной с соавторами излагаются результаты экспериментальных исследований влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона. В связи с широким размахом строительства тепловых и атомных электростанций полученные авторами материалы представляют особый интерес, как основа для прогноза возможных изменений в альгофлоре водоемов, обогреваемых теплыми водами ТЭС и АЭС.

Во второй группе статей (статьи В. Я. Костяева, Г. А. Лукиной, В. Е. Матей, К. А. Гусевой, И. К. Ривьер, Б. А. Флерова, Т. Ф. Микряковой и Н. П. Клайн) излагаются материалы по влиянию различных токсических веществ (фенол, нефтепродукты, полихлорпинен, перхлорат аммония) на отдельные организмы, их функции и на экосистемы водоемов. В статьях Т. Ф. Микряковой и Н. П. Клайн приводятся данные о влиянии различных факторов на распад фенола в экспериментальных условиях.

В третьей группе статей (статьи Б. Ф. Жукова, Н. В. Горячевой, Л. И. Захаровой, К. А. Гусевой) приводятся сведения по биологии организмов, активно участвующих в самоочищении водоемов от антропогенных загрязнений (водные грибы, бесцветные жгутиконосцы). Статья К. А. Гусевой знакомит читателя с ролью кремния в развитии диатомовых водорослей.

Сборник завершает статья Ф. И. Межнина, посвященная гистологическому анализу адренокортикальной системы и хромафинных клеток осетровых рыб. Адренокортикальная система, играющая большую роль в реакции рыб на внешние воздействия, изучена очень слабо. Поэтому приводимые Ф. И. Межниним материалы по нормальной гистологии этой системы весьма важны при изучении механизма реагирования рыб на антропогенные воздействия различной природы.

Коллектив авторов надеется, что фактический материал, содержащийся в статьях сборника, представит интерес для гидробиологов, инженеров-гидротехников, водных токсикологов, а также исследователей, интересующихся проблемой антропогенных воздействий на среду жизни человека.

М. М. Камшилов

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Со времени зарегулирования р. Волги и образования Иваньковского водохранилища — основного источника водоснабжения г. Москвы — прошло более трех десятков лет. Обычно за такой срок существования водоема его планктон стабилизируется и сообщество переходит в климатическую стадию развития, характеризующуюся незначительными годовыми флуктуациями видового состава и продуктивности в целом. Однако даже в стабильных экосистемах изменения в физико-химическом режиме могут привести к биологическим взрывам — всплескам развития отдельных видов. Для их предотвращения необходимо предельное уменьшение влияния антропогенного фактора и подробнейший учет изменяющихся параметров среды обитания гидробионтов, особенно на водоемах питьевого назначения. В этом плане Иваньковское водохранилище вызывает серьезные опасения, так как год от года по его берегам растет число населенных пунктов и промышленных предприятий и увеличивается численность населения. Существенно возросла за последние годы и интенсификация сельского хозяйства. Все это привело к усиленной эвтрофикации водоема. Достаточно сказать, что содержание только аммонийного азота в последние годы по сравнению с незарегулированной рекой увеличилось почти в 10 раз [8]. Помимо увеличения содержания биогенных элементов в Иваньковском водохранилище, в последние годы изменился и термический режим вод его предплотинной части в связи с постройкой Конаковской ГРЭС.

Повышение температуры воды прежде всего сказывается на скорости оборота биогенных элементов через трофические звенья, что приводит не только к изменению продуктивности экосистемы в целом, но и к изменению ее структуры. Поскольку сукцессионные изменения являются направленными, а потому предсказуемыми, их познание представляет огромный практический интерес.

Флористические исследования р. Волги до образования Иваньковского водохранилища проводились С. Н. Строгановым [17], а в первые два года после его образования — Е. С. Неизвестновой-Жадиной [13]. В последующие годы флора водорослей этого водоема не исследовалась. Имеются только данные Л. Г. Буториной [2] о количестве найденных видов водорослей без указания флористического списка. Несмотря на малочисленность исследований, они позволяют все же с достаточной полнотой осветить основные этапы смен и формирования фитопланктона в головном водохранилище волжского каскада.

Нами исследование фитопланктона проводилось с 1967 по 1972 г. по всей акватории Иваньковского водохранилища на 3 опорных полигонах, совпадающих в границах с основными плесами в классификации Д. А. Ласточкина [12]: Волжским, Шопинским и Ивань-

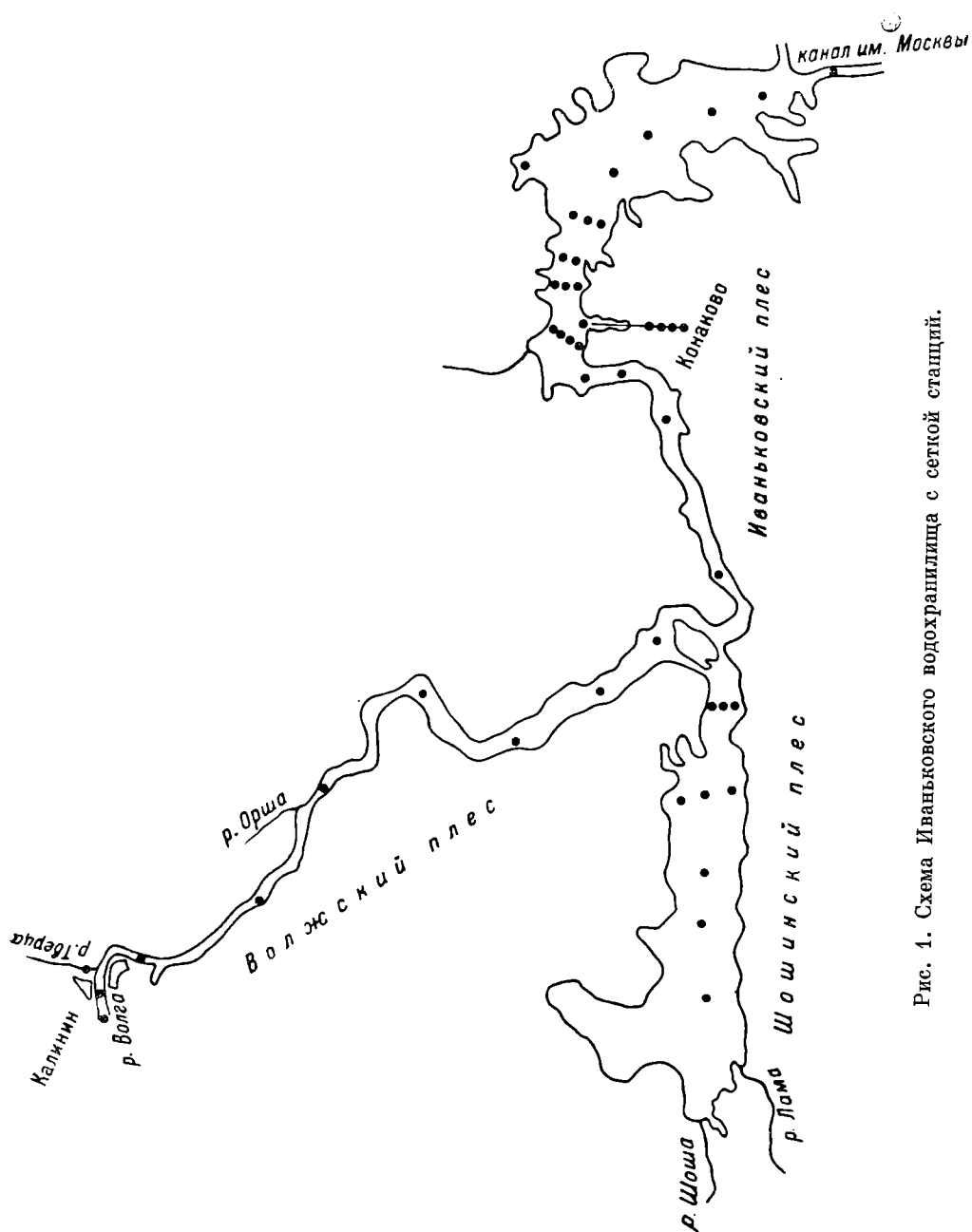


Рис. 1. Схема Иваньковского водохранилища с сеткой станций.

ковским. В Волжском плесе пробы отбирались на 10 станциях, в Шешинском — на 9, а в Ивановском — на 27 (рис. 1). Увеличение числа станций в Ивановском плесе было вызвано необходимостью более детального исследования влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон предплотинной части водохранилища и отводного канала им. Москвы.

Всего за время исследования было проведено 43 рейса, собрано и обработано свыше 1500 проб. В большинстве рейсов на борту экспедиционного судна обрабатывался живой материал с целью определения нежных форм, разрушающихся при консервации.

Поскольку Ивановское водохранилище — водоем гетеролимнический, анализ его флоры целесообразнее проводить по отдельным плесам.

Волжский плес

По данным С. Н. Строганова [17], относящимся к 1914 и 1915 гг., фитопланктон этого участка р. Волги характеризовался низкой численностью, не превышавшей 200 тыс. кл./л, и значительным видовым разнообразием. Им было найдено 106 видов и разновидностей водорослей (табл. 1), среди которых более разнообразно были представлены диатомовые (50), зеленые (33) и синезеленые (18 видов и разновидностей). В весеннем планктоне преобладали *Melosira italica*, *Asterionella gracillima*, *Fragilaria crotonensis*, *F. virescens*, *Synedra acus*, *Cymbella lanceolata*, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*.¹

В летний период в планктоне по-прежнему доминировали диатомовые, но в ином составе и соотношении (*Asterionella gracillima*, *Melosira italica* var. *italica* et var. *tenuissima*, *Synedra actinastroides*, *Tabellaria fenestrata*). Среди зеленых водорослей были обильны *Dictyosphaerium pulchellum*, *Crucigenia rectangularis*, виды родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Spirogyra*. Появляются и синезеленые: *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena* sp. Осенью синезеленые почти полностью выпали из планктона. Изредка и в небольшом числе встречались *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea* f. *incerta*, *Merismopedia tenuissima*. Резко сокращают свое обилие и зеленые водоросли, исключая *Dictyosphaerium pulchellum*, который встречался довольно часто вплоть до ледостава. Основной аспект планктона в это время создавали диатомовые. Среди доминантов на первое место выходит *Fragilaria virescens*, за ней следуют *Asterionella gracillima*, *Melosira italica*, *Diatoma vulgare* и *Cymbella lanceolata*.

Особую физиономичность волжскому планктону на этом участке до образования водохранилища придавали такие виды, как *Botryococcus braunii*, *Sphaerocystis Schroeteri*, *Kirchneriella lunaris*, *Asterionella gracillima*, *Synedra actinastroides*, *Gloeocapsa limnetica* и различные виды *Closterium*, *Staurastrum* и *Cosmarium*. По выражению С. Н. Строганова [17], большое количественное развитие синезеленых водорослей и наличие комплекса истинно-планктонных форм диатомовых в Волге «является одной из замечательных особенностей ее планктона».

Е. С. Неизвестной-Жадиной [13] в первые два года после образования водохранилища (исследования проводились только в летний период) в Волжском плесе было отмечено увеличение видового разнообразия до 147 видов и разновидностей (табл. 1), причем на первом месте стояли зеленые водоросли (64 формы), за ними следовали диатомовые (43) и синезеленые (27). Если до перекрытия Волги в летнем планктоне по численности преобладали диатомовые водоросли, то уже в первый год создания водохранилища отмечалось усиленное развитие синезеленых и зеленых, а на втором году их численность еще более возросла. Изменился

¹ Авторы видов указаны в табл. 5.

Таксономическое разнообразие фитопланктона Иваньковского водохранилища

Автор и годы исследований	Плес	Суапор- phyta	Chryso- phyta	Bacillario- phyta	Xantho- phyta	Ругорф- yta	Eugleno- phyta	Chlorophyta	Всего видов, раз- новидностей и форм
С. Н. Строганов [17], 1913—1915 гг.	Волжский	18	2	50	0	2	1	33	106
	Шопинский	16	3	53	0	2	1	28	103
	Иваньковский	16	2	48	0	2	2	30	100
	Весь участок	33	3	75	0	1	1	40	153
Е. С. Незвестнова-Жа- дина [13], 1937—1938 гг.	Волжский	27	3	43	0	6	4	64	147
	Шопинский	4	6	12	0	4	6	26	58
	Иваньковский	29	10	53	0	11	12	67	182
	Все водохранилище	36	11	60	0	15	13	89	224
Л. Г. Буторина [2], 1954—1956 гг.	Волжский	14	1	42	0	2	8	74	141
	Шопинский	19	2	52	0	4	18	82	177
	Иваньковский	20	3	60	0	5	13	90	191
	Все водохранилище	21	3	80	0	5	22	109	240
Г. В. Кузьмин и В. Г. Де- вяткин, 1967—1972 гг.	Волжский	17	16	81	2	11	7	52	186
	Шопинский	55	21	141	7	15	31	160	430
	Иваньковский	50	19	168	4	18	36	180	475
	Все водохранилище	64	26	194	7	20	38	199	548

и видовой состав летнего планктона. Так, среди синезеленых появились и доминировали не встречавшиеся ранее *Gomphosphaeria lacustris* и *Anabaena scheremetievi*, среди диатомовых — *Melosira italica* subsp. *subarctica* и *Asterionella formosa*, а из золотистых — *Dinobryon sociale*.

За три десятилетия существования водохранилища планктон его Волжского плеса изменился в значительной степени. Одни виды резко сократили обилие, другие исчезли совершенно, но появились новые. Некоторые из них, такие как *Aphanothece clathrata*, *Pseudanabaena galeata*, *Oscillatoria agardhii*, *Synura petersenii*, *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *Nitzschia holsatica*, *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas ovata*, *Oocystis borgei*, *Cocnecoccus planctonicus*, *Microcratium pusillum*, *Raphidonema longiseta*, *Binuclearia lauterbornii* и др., достигли существенного развития и не были отмечены ни до, ни в первые годы после образования водохранилища. Наряду с увеличением общего таксономического разнообразия плеса (табл. 1, 5), увеличилась продуктивность его планктона и изменился состав доминирующих форм. Так, весной в планктоне преобладал *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* с численностью 5—10 млн кл./л, в то время как в незарегулированной Волге общая численность всего планктона едва превышала 200 тыс. [17], а первые два года после образования водохранилища равнялась 1 млн кл./л [13]. Со-

путствующие ему виды были менее обильны: *Chroomonas acuta*, *Melosira italica* и *Scenedesmus quadricauda* достигали численности 0.5—1 млн кл./л, а *Stephanodiscus astraea*, *Ankistrodesmus angustus*, *Coelastrum microporum*, *Synura petersenii* и *Actinastrum hantzschii* — 200—400 тыс. кл./л.

Летний планктон в сравнении с незарегулированной рекой стал совершенно иным, но был близок планктону первых лет существования водохранилища. В нем преимущественно развивались две группы водорослей: синезеленые и зеленые, однако набор доминирующих видов изменился. На первом месте по обилию стояли *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* и *Aphanothece clathrata* (до 3 млн кл./л). Им сопутствовали *Anabaena scheremetievi* и *Aphanizomenon flos-aquae*, а из зеленых — *Dictyosphaerium pulchellum*, *Pediastrum duplex*, *Sphaerocystis polycoeca* и *Scenedesmus quadricauda* (0.3—1.2 млн кл./л). Из диатомовых только *Melosira italica* на некоторых станциях достигала заметного обилия (0.1—0.5 млн кл./л).

Осенью обычно численность и видовое разнообразие синезеленых водорослей резко снижаются и им на смену приходят диатомовые, однако в Волжском плесе Иваньковского водохранилища такая картина наблюдалась только поздней осенью (конец октября). В середине же осеннего периода по численности все еще преобладали зеленые и синезеленые. На протяжении всего осеннего периода в водохранилище, так же как и в Волге до зарегулирования, в планктоне обильно развивался *Dictyosphaerium pulchellum*, численность которого на некоторых станциях плеса достигала 1.5 млн кл./л. Сопутствующие ему *Micractinium pusillum*, *Sphaerocystis Schroeteri* и *Scenedesmus quadricauda* развивались в несколько меньшем количестве (до 1 млн кл./л).

Шошинский плес

По данным С. Н. Строганова [17], фитопланктон р. Шоши в 1914—1915 гг. был много беднее волжского, но не менее разнообразен. В Шоше им было найдено 103 вида и разновидности водорослей (табл. 1).

Весенний планктон Шоши в связи с поздними сроками ее вскрытия был крайне беден и однообразен. В незначительном количестве вплоть до июня встречались *Melosira italica*, *Synedra acus*, *Synura uvella* и *Nitzschia* sp. С наступлением летнего периода обилие планктона и его видовое разнообразие существенно увеличивались. Основной аспект в это время создавали золотистые (*Dinobryon divergens*) и синезеленые (*Anabaena* sp., *Oscillatoria lacustris*, *Cylindrospermum stagnale*) водоросли. Диатомовых немного, но они разнообразны, причем бентосных и литоральных видов много больше, чем планктонных, что характерно для мелких рек. Из зеленых водорослей чаще других видов встречались *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Eudorina elegans*, *Pandorina morum* и обрывки нитей *Spirogyra*.

Осенний пик развития приходился на первую половину октября и был обусловлен в основном развитием 2 групп: диатомовых (*Fragilaria virescens*, *Melosira varians*, *Synedra ulna*, *Diatoma vulgare*) и золотистых (*Synura uvella*, *Dinobryon divergens*).

В первые 2 года после создания водохранилища, по данным Е. С. Незвестновой-Жадиной [13], фитопланктон Шошинского плеса сохранил характерные черты, присущие реке, но видовое разнообразие существенно снизилось (58 таксонов) (табл. 1). Однако последнее объясняется, на наш взгляд, только недостаточностью проведенных автором наблюдений (17 IX 1937 г. и 5 VIII 1938 г.).

На современном этапе существования водохранилища Шошинский плес представляет собой мелководный, сильно заросший высшей водной растительностью водоем с малой проточностью. Это обусловило высокую флористическую насыщенность его планктона, в котором изоби-

луют формы литорали, бентоса и обрастаний. Нами было зарегистрировано 430 видов, разновидностей и форм водорослей (табл. 1).

Изменения, происшедшие в планктоне за время существования Шошинского плеса, выразились не только в 4-кратном увеличении видового разнообразия (табл. 1, 5), но и в смене доминирующих форм и в резком скачке общей продуктивности. Уже ранней весной (первая декада мая) начинается мощная вспышка развития диатомей, среди которых превалирует, как и в Волжском плесе, *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, достигающий на некоторых станциях численности в 7—9 млн кл./л. Численность содоминанта *Melosira italica* колеблется от 3.7 до 6.0 млн кл./л. Даже сопутствующие виды весьма обильны (*Melosira ambigua* и *Scenedesmus quadricauda* — 1.8 млн кл./л, *Diatoma elongatum* и *Dictyosphaerium pulchellum* — 1.6 млн кл./л, *Pediastrum duplex* и *P. boryanum* — 1.3 млн кл./л, *Binuclearia lauterbornii*, *Chroomonas acuta* — 1 млн кл./л). В конце весеннего периода (первая декада июня) в планктоне появляются и первые синезеленые (*Anabaena lemmermannii* — 12 млн кл./л, *Gomphosphaeria lacustris* — 14 млн кл./л). Эти два вида в летний период встречаются много реже, а на смену им приходят *Coelosphaerium dubium* (67 млн кл./л), *Microcystis aeruginosa* f. *viridis* (50 млн кл./л), *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* (13.6 млн кл./л) и *Aphanizomenon flos-aquae* (7.2 млн кл./л), вызывающие довольно сильное цветение воды (общая биомасса синезеленых достигает 10 г/м³). Диатомовые в этот период немногочисленны и только *Melosira italica* (7.8 млн кл./л) и *M. granulata* var. *angustissima* (1.6 млн кл./л) находят благоприятные условия для вегетации. Зеленые водоросли в летний период достигают наибольшего разнообразия и численности. Среди них по-прежнему превалируют *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Coelastrum microporum* и *Pandorina morum* (с численностью 0.5—2.7 млн кл./л).

Осенью структура планктонного фитоценоза меняется в сторону большего разнообразия и обилия диатомовых, эвгленовых, пирофитовых и зеленых водорослей. Синезеленые с уменьшением температуры воды довольно быстро выпадают из планктона. Основной аспект осеннего ценоза создают *Melosira italica*, *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *S. binderanus*, виды родов *Scenedesmus*, *Crucigenia*, *Oocystis*, *Glenodinium*, *Trachelomonas*. Общая численность фитопланктона к концу октября значительно снижалась, но на русловых станциях в некоторые годы (1970, 1972) она оставалась все еще высокой — 20—40 млн кл./л.

Иваньковский плес

Участок реки, вошедший в состав Иваньковского плеса, до образования водохранилища по видовому составу фитопланктона незначительно отличался от вышележащего [17]. С. Н. Строгановым в планктоне найдено 100 видов, разновидностей и форм водорослей (табл. 1), причем массового развития по сезонам достигали те же виды, что и на участке, вошедшем в Волжский плес. Влияние р. Шоши, по данным С. Н. Строганова, на видовой состав фитопланктона Волги почти не сказывалось. Отличие 2 сравниваемых участков Волги до образования водохранилища заключалось лишь в численном развитии некоторых групп водорослей, что С. Н. Строганов [17] связывает, с одной стороны, с местными причинами, а с другой, — со сбросом воды из Верхневолжского и Вышневолоцкого водохранилищ в летний период. Хотя планктон, поступавший из этих водохранилищ, в значительной степени перерабатывался, вплоть до с. Савелово численность синезеленых (в основном *Microcystis* и *Anabaena*) оставалась все еще высокой. На эту же особенность в первые годы существования Иваньковского водохранилища указывают Е. С. Неизвестнова-Жакина [13] и Б. М. Себенцев с соавторами [15].

Численность фитопланктона в реке на этом участке, по данным С. Н. Строганова [17], в среднем за вегетацию была все же ниже, чем от г. Калинина до устья р. Шоши. В первый же год после образования водохранилища численность фитопланктона Иваньковского плеса возросла более чем в 2 раза [13], а на второй год почти в 13 раз (до 12 млн кл./л). Произошла и перестройка планктона. Прежде всего существенно возросло видовое разнообразие (до 182 видов и внутривидовых таксонов, табл. 1), а в планктоне преимущественное развитие получили синезеленые и диатомовые водоросли, среди которых доминировали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* et f. *flos-aquae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Coelosphaerium dubium*, *C. kuetsingianum*, *Anabaena flos-aquae*, *A. hassalii*, *A. spiroides*, *A. scheremetievi*, *A. inaequalis*, *Melosira granulata*, *M. islandica*. Из других групп только зеленые (*Eudorina elegans* и *Dictyosphaerium pulchellum*) присутствовали в заметном количестве.

В летний период (август) как 1937, так и 1938 г. синезеленые водоросли в озерной части этого плеса составляли 98—99% общей численности, но в 1953 г. [7] их удельный вес по сравнению с диатомеями едва достигал 25%, хотя общая численность планктона сохранилась прежней (9—14 млн кл./л).

По данным Л. Г. Буториной [2], проводившей исследование этого водохранилища в 1954—1956 гг., наибольшее количество видов было обнаружено в Иваньковском плесе (табл. 1), причем, несмотря на более подробное обследование акватории, ею зарегистрировано примерно такое же количество видов, что и Е. С. Неизвестной-Жадиной [13]. И хотя в видовом составе фитопланктона произошли изменения, основной костяк видов сохранился прежним. Численность же фитопланктона по сравнению с первыми годами существования водохранилища, по данным Л. Г. Буториной, возросла в 1954 г. в 50—100 раз и достигала 1.3 млрд кл./л. В два последующих года она резко снизилась и не превышала 20 млн кл./л, т. е. была близка к таковой 1937—1938 и 1953 гг.

Аналогичный случай (но не такого резкого увеличения численности фитопланктона) мы наблюдали в сухое и жаркое лето 1967 г., а затем в 1972 г., однако ведущей группой в планктоне оставались диатомовые, синезеленые же водоросли на всех станциях плеса играли подчиненную роль.

В сезонном аспекте развития доминирующих видов, в сравнении с 1937—1938 и 1953—1956 гг., существенных изменений не произошло. Весной по всему плесу преобладали *Melosira italica* (8—11 млн кл./л), *Stephanodiscus hantzschii* (5—10 млн кл./л), *Diatoma elongatum* (1—1.7 млн кл./л), *Tetrastrum glabrum* (1 млн кл./л), *Scenedesmus quadricauda* (300—600 тыс. кл./л) и др. В летний период по-прежнему доминировали диатомовые (в основном *Melosira italica* — 14 млн кл./л и *M. granulata* — 12 млн кл./л) в сопровождении синезеленых (*Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* — 12 млн кл./л, *M. aeruginosa* f. *viridis* — 10 млн кл./л, *Aphanizomenon flos-aquae* — 4 млн кл./л, *Coelosphaerium dubium* — 1.5 млн кл./л) и зеленых (*Pediastrum duplex* — 5.5 млн кл./л, *Crucigenia tetrapedia* — 4.5 млн кл./л, *Scenedesmus quadricauda* — 1.5 млн кл./л). Осенью синезеленые водоросли почти полностью исчезают и только *Coelosphaerium dubium* и *Microcystis aeruginosa* на некоторых станциях плеса встречались в заметном количестве (1—3 млн кл./л). Основу планктонного фитоценоза этого периода составляют диатомовые и зеленые водоросли (*Melosira italica*, *M. islandica*, *Asterionella formosa*, *Scenedesmus quadricauda*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *D. ehrenbergianum*).

Несмотря на то что основные доминанты фитопланктона Иваньковского плеса начиная со второго года существования водохранилища оставались неизменными, сопутствующие им виды менялись, а общее видовое разнообразие, даже на русловых станциях, существенно возросло. Особенно заметно это проявлялось в районе влияния подогретых

вод Конаковской ГРЭС. Поскольку литературные данные по влиянию подогретых вод на видовой состав и видовое разнообразие немногочисленны, мы провели детальное обследование предплотинного участка Иваньковского плеса. Вопрос этот представляет не только и не столько научный, сколько практический интерес, так как всего в 25 км ниже сброса теплых вод происходит отвод воды по каналу для питьевого снабжения г. Москвы.

По мнению ряда авторов [4, 5, 22], даже в водоемах-охладителях с оборотной системой водоснабжения и высокой тепловой нагрузкой видовой состав фитопланктона определяется в основном ландшафтно-географическими условиями, а не степенью повышения температуры воды. Это подтверждает общие соображения Патрик [24], высказанные ею применительно к условиям формирования диатомового фитопланктона. Согласно мнению этого исследователя, независимо от типа и интенсивности загрязнения того или иного водоема (кроме крайней степени загрязнения) видовой состав фитопланктона и его доминирующие формы в значительной степени определяются неконтролируемыми и не поддающимися учету факторами. Это не исключает возможности появления в составе фитопланктона водоемов-охладителей теплолюбивых и эвритермных форм, особенно при длительной эксплуатации водоемов в этом качестве. Так, в результате длительной эксплуатации оз. Госбуже (Московская область) в качестве водоема-охладителя в нем создались благоприятные условия для массового развития теплолюбивых *Anabaena aphanizomenoides* Forti и *Oscillatoria redekei* Van Goor — видов, редких для СССР [18, 19]. Эксплуатация в качестве водоема-охладителя оз. Кучурганский лиман привела к появлению в его составе в массовом количестве *Melosira granulata* var. *granulata* и *M. granulata* var. *angustissima*, ранее не отмеченных для этого водоема [20]. Повышение температуры воды может вызвать изменения и в соотношении между руководящими формами фитопланктона, особенно в зимнее время, в сторону более теплолюбивых и эвритермных форм [5, 6].

Немногочисленные данные в общем свидетельствуют, что под влиянием подогретых вод видовое разнообразие фитопланктона все же увеличивается. Особенно отчетливо это проявляется в зимнее время, вследствие круглогодичной вегетации ряда видов, обычно выпадающих в это время года из планктона [3, 5]. Видовое разнообразие в целом за год также обычно возрастает. Так, по данным Т. А. Виноградской [5], на участке водохранилища, подверженном влиянию подогретых вод, отмечено 312 видов, разновидностей и форм водорослей, а на контрольном — 249. Видовое разнообразие фитопланктона в Кучурганском лимане в результате использования последнего в качестве водоема-охладителя возросло от 140 до 190 видов и разновидностей, причем увеличение разнообразия произошло в основном за счет диатомовых и зеленых водорослей [20].

Полторацка [25] также отмечает, что под влиянием подогретых вод в озере, используемом в качестве водоема-охладителя, видовое разнообразие фитопланктона возросло, особенно за счет зеленых водорослей.

Следует отметить, что повышение видового разнообразия в водоемах-охладителях, на наш взгляд, не должно связываться только с изменением температурных условий. Важной чертой таких водоемов является ускорение циркуляции воды, и обычно бывает трудно отграничить относительную роль каждого из этих двух факторов в увеличении видового разнообразия фитопланктона. Такая картина наблюдалась нами в районе влияния Конаковской ГРЭС, подогретые воды которой по отводящему каналу (рис. 2) длиной 2.5 км сбрасываются в Мошковичский залив (рис. 2) длиной 3 км. Скорость течения воды в канале в вегетационный период достигает 0.5, а в заливе 0.1—0.2 м/сек. При зимней сработке водохранилища скорости в заливе возрастают до 1.0—1.5 м/сек.

Температура воды в канале и заливе в течение вегетационного периода на $6-8^{\circ}$, а зимой на $10-11^{\circ}$ выше, чем в районе водозабора. К устью залива примыкает мелководный участок со средней глубиной 2—3 м, отделенный от бывшего русла Волги цепью островов. Температура воды на этом мелководье на $4-6^{\circ}$ выше, чем в районе водозабора.

На открытых участках водохранилища влияние подогретых вод наиболее отчетливо проявляется в районе разрезов III, IV и V (рис. 2). Температура воды здесь в зависимости от гидрометеорологических условий на $1-5^{\circ}$ выше, чем в районе водозабора. На нижерасположенных участках водохранилища влияние подогретых вод отчетливо проявляется лишь зимой, но видовое разнообразие фитопланктона в это время низкое, и поэтому влияние подогретых вод на общее видовое разнообразие фитопланктона прослеживается с трудом.

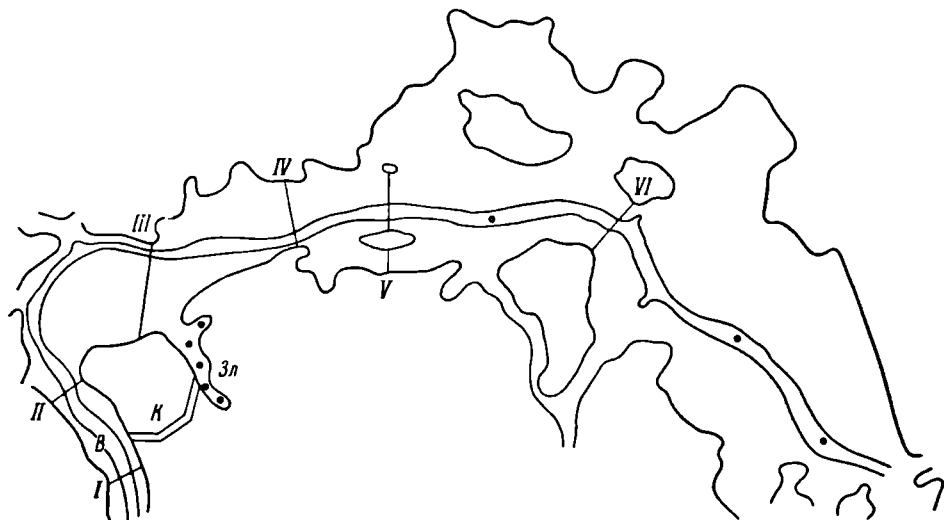


Рис. 2. Схема предплотинного участка Иваньковского плеса в зоне действия подогретых вод.

В — водозабор, К — отводной канал, Зл. — Мошковичский залив; I—VI — номера гидробиологических разрезов, точками обозначены отдельные станции.

Для оценки влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС на видовое разнообразие фитопланктона в соответствии с температурными условиями и морфометрией водоема мы выделили 4 участка. Участок I (район водозабора ГРЭС) включает разрез I и водозабор. Участок II (район сильного и умеренного повышения температуры и повышенной проточности) включает отводящий канал, Мошковичский залив и прилегающее к нему мелководье. Участок III (район слабого повышения температуры, но заметного повышения биомассы фитопланктона под влиянием подогретых вод) включает разрезы III, IV и V. Участок IV (район очень слабого влияния подогретых вод) лежит от разреза VI до плотины.

Поскольку отношение водорослей к скорости течения и к температурному фактору не однозначно, то и анализ влияния этих факторов лучше проводить на примере представителей различных систематических отделов.

Всего на участке от разреза I до плотины отмечено 50 видов, разновидностей и форм синезеленых водорослей, причем наибольшее разнообразие синезеленых отмечено на IV участке, а наименьшее — на I (табл. 2, 5), что находится в соответствии с представлениями ряда авторов об увеличении роли синезеленых по направлению к плотине водохранилищ [14, 16]. Таксономическое разнообразие синезеленых на участке II, в районе

Таксономическое разнообразие фитопланктона
различных участков (I—IV) Иваньковского плеса

Отдел	I	II	III	IV
Cyanophyta	28	35	31	41
Chrysophyta	9	12	9	16
Bacillariophyta	101	145	107	104
Xanthophyta	3	2	3	3
Pyrophyta	11	17	17	13
Euglenophyta	15	23	23	19
Chlorophyta	125	118	141	118

сильного и умеренного повышения температуры, несколько выше, чем на участке I и III. Только здесь найдены *Gloeocapsa turgida*, *G. limnetica*, *G. minuta*, *G. minima*, *Oscillatoria tenuis*, *Lyngbya hieronymusii*, *L. contorta*. Все они, за исключением *Gloeocapsa turgida* и *Oscillatoria tenuis*, развиваются преимущественно в планктоне, и, следовательно, их появление здесь нельзя связывать с выносом из обрастаний и бентоса вследствие увеличения проточности. Два вида (*Gloeocapsa turgida* и *G. minima*) являются эвритермными, и их развитие на этом участке, возможно, связано с подогревом.

Золотистые водоросли представлены на участке от разреза I до плотины 19 таксонами (табл. 5). Наибольшее разнообразие золотистых отмечено на IV участке (табл. 2). В зоне умеренного и сильного подогрева (участок II) найдены *Mallomonas tonsurata* var. *tonsurata* и *Pseudokephyrion schilleri*, не развивающиеся на соседних участках, однако их появление здесь не связано с повышением температуры, так как и в других плесах водохранилища они развиваются обильно. Видовой состав участков I и III идентичен.

Диатомовые по своему флористическому разнообразию стоят на втором месте, уступая лишь зеленым. Всего на участке от разреза I до плотины обнаружено 168 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей (табл. 5). Наибольшее таксономическое разнообразие диатомовых отмечено на участке II, далее следует участок III. В районе сильного и умеренного подогрева видовое разнообразие диатомей более чем на 40% выше, чем у водозабора и у плотины. Специфическими для участка II формами являются исключительно представители класса Pennatophyceae и почти исключительно эпифитные или пелофильные виды. Из 42 видов и разновидностей, отмеченных только на участке II, лишь *Diatoma elongatum* var. *pachycephalum*, *Cymatopleura solea* и *Surirella biseriata* являются планктонными формами. *Ceratoneis arcus*, *Synedra vaucheriae*, *Eunotia parallela*, *Achnanthes lanceolata* var. *elliptica*, *Pinnularia episcopalis* и *Neidium dubium* — холодолюбивые виды, встречающиеся преимущественно в северных и горных водоемах. Из них первые три отмечены на участке II зимой. *Pinnularia episcopalis* найдена однажды в сентябре 1969 г. на мелководье Мошкovichского залива в месте впадения пересыхающего ручья. *Neidium dubium* является довольно обычной формой микрофитобентоса залива весной и осенью. Из диатомей, специфических для участка II, лишь *Navicula cincta* может встречаться в горячих источниках, т. е. отличается повышенной терморезистентностью.

То обстоятельство, что увеличение разнообразия диатомей на участке II происходит в основном за счет бентосных и эпифитных форм, говорит о том, что оно вызвано не повышением температуры воды, а увеличением

скорости течения. В зоне слабого повышения температуры заметного увеличения разнообразия диатомей не отмечено.

Желтозеленые водоросли представлены лишь 4 видами. Их видовое разнообразие в этом районе не зависит от влияния подогретых вод.

Пирофитовые водоросли представлены в Ивановском плесе 18 видами, причем на участках II и III, в зоне воздействия подогретых вод, их видовое разнообразие и обилие выше, чем на участках I и IV. Все виды, отмеченные только в зоне воздействия подогретых вод, относятся к роду *Cryptomonas*: *C. gracilis*, *C. caudata*, *C. brevis*, *C. nasuta*. Все виды криптомонад, по данным И. А. Киселева [9], в ряде водоемов развиваются преимущественно в холодное время года, однако в Ивановском водохранилище они достигают большего обилия в летний период. По-видимому, это широко эвритермные виды, и в нормальных температурных условиях Ивановского водохранилища их конкурентноспособность низкая, а в зоне резко меняющихся температурных условий благодаря эвритермности она возрастает.

Эвгленовые водоросли представлены 36 видами и разновидностями. Наибольшее разнообразие эвгленовых отмечено на участках II и III, в зоне воздействия подогретых вод (табл. 2, 5). Только в этой зоне умеренного и сильного повышения температуры отмечены *Trachelomonas ampulliformis*, *T. planctonica*, *T. wermelii*, *Strombomonas urceolata*, *Eutreptia viridis*, *Phacus hispidulus*.

Зеленые водоросли в Ивановском плесе оказались наиболее флористически разнообразной группой фитопланктона и представлены 180 видами, разновидностями и формами. В отличие от других групп водорослей видовое разнообразие зеленых в зоне умеренного и сильного повышения температуры воды снижается, но увеличивается в зоне слабого повышения температуры (участок III). Снижение видового разнообразия зеленых в основном за счет протококковых на участке II связано с недостаточной освещенностью, так как в результате мощного турбулентного перемешивания время их пребывания в поверхностном слое уменьшается, а зеленые, как известно [1], требуют для своего развития больше света, чем другие группы фитопланктона. С уменьшением скорости течения (участок III) разнообразие зеленых несколько возрастает. Только здесь отмечены *Chlamydomonas velata*, *C. monadina* и *Eudorina illinoensis* из вольвоксовых, а также *Golenkinia brevispina*, *Acanthosphaera tenuispina*, *Franceia elongata*, *Nephrocytium obesum*, *Coenochloris pyrenoidosa* и *Scenedesmus striatus* из протококковых. Появление на этом участке десмидиевых (*Closterium gracile*, *C. acerosum*, *C. tumidulum*) связано, вероятно, с влиянием р. Сози, имеющей болотное питание. Однако эти виды водорослей встречаются редко. В целом влияние р. Сози на состав фитопланктона незначительно, так как ее расход невелик и в меженный период составляет лишь около 1 м³/сек. Кроме того, подпор водохранилища выклинивается на значительном удалении от устья р. Сози, вследствие чего к ее устью фитопланктон почти полностью перерабатывается.

Общее видовое разнообразие фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод заметно повышается. Если принять число видов, разновидностей и форм планктонных водорослей на участке I за 100%, то их количество на участках II, III и IV составит соответственно 120, 113 и 108%. Увеличение видового разнообразия фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод связано, как уже говорилось, в основном с двумя факторами. Увеличение скорости течения способствует появлению в планктоне эпифитных и пелофильных форм диатомовых водорослей с единичной степенью встречаемости. Расширение видового разнообразия синезеленых, криптомонад и эвгленовых водорослей, в большинстве своем истинно планктонных организмов, характерных для небольших, хорошо прогреваемых стоячих водоемов, связано, по нашему мнению, с воздействием температурного фактора.

Для оценки изменений, происходящих в составе фитопланктона под влиянием подогретых вод, мы рассчитали значения коэффициентов флористического сходства по Соренсену [10, 26] между различными участками.

Расчеты проводились по формуле: $K = \frac{2c}{a+b}$, где c — количество видов, общих для двух сравниваемых участков; a — количество видов на одном и b — на другом из сравниваемых участков.

Т а б л и ц а 3

Коэффициенты сходства видового состава фитопланктона различных участков Иваньковского водохранилища

Отдел	I—II	I—III	I—IV	II—III	II—IV	III—IV
Cyanophyta	0.857	0.915	0.812	0.848	0.763	0.750
Chrysophyta	0.857	1.000	0.640	0.952	0.643	0.640
Bacillariophyta	0.748	0.875	0.849	0.778	0.739	0.825
Xanthophyta	0.800	1.000	0.667	0.800	0.800	0.667
Pyrrhophyta	0.786	0.786	0.917	1.000	0.800	0.800
Euglenophyta	0.684	0.684	0.706	0.739	0.619	0.619
Chlorophyta	0.807	0.797	0.807	0.857	0.831	0.772
Общий состав	0.783	0.835	0.812	0.829	0.766	0.772

Полученные значения коэффициентов сходства (K) приведены в табл. 3. Они показывают, что общий видовой состав фитопланктона выделенных участков близок (значения коэффициентов больше 0.75). С другой стороны, на основании рассчитанных коэффициентов можно утверждать, что видовой состав участков, находящихся под влиянием подогретых вод (II и III), отличается известным своеобразием. Ординация полученных на основании коэффициентов сходства данных между отдельными группами и общим видовым составом путем выделения максимальных связей по Нью-стуэну и Дейси [23] показывает, что наблюдаемые связи существенно отличаются от теоретически ожидаемых, которые имели бы место в случае отсутствия влияния подогретых вод (рис. 3). Так, на основании коэффициентов сходства, рассчитанных по составу пиррофитовых и эвгленовых, участки I и IV, а также II и III выделяются в отдельные группы (рис. 3, 5, 6). Значения K , рассчитанные по составу синезеленых, диатомовых и общему видовому составу, выше между участками I и IV, чем между участками III и IV, хотя последние более близки топологически.

Таким образом, влияние Конаковской ГРЭС, с одной стороны, сказалось на увеличении видового разнообразия почти всех систематических групп фитопланктона, вызвав увеличение стабильности экосистемы в целом, а с другой, — ухудшило санитарное состояние прилегающей к ГРЭС

Т а б л и ц а 4

Коэффициенты сходства видового состава фитопланктона различных плесов Иваньковского водохранилища

Отдел	Волжский — Шошинский	Волжский — Иваньковский	Шошинский — Иваньковский
Cyanophyta	0.416	0.417	0.800
Chrysophyta	0.702	0.800	0.800
Bacillariophyta	0.657	0.618	0.757
Xanthophyta	0.400	0.666	0.727
Pyrrhophyta	0.846	0.689	0.787
Euglenophyta	0.368	0.325	0.865
Chlorophyta	0.462	0.448	0.841
Общий состав	0.551	0.517	0.804

акватории, о чем говорит довольно обильное развитие типичных альфа-мезосапробов: *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea*, *Gonium pectorale*, *Stigeoclonium tenue*, *Closterium acerasum* и др.

По данным предыдущих исследователей [2, 13], все плесы водохранилища резко отличались по видовому составу фитопланктона. На со-

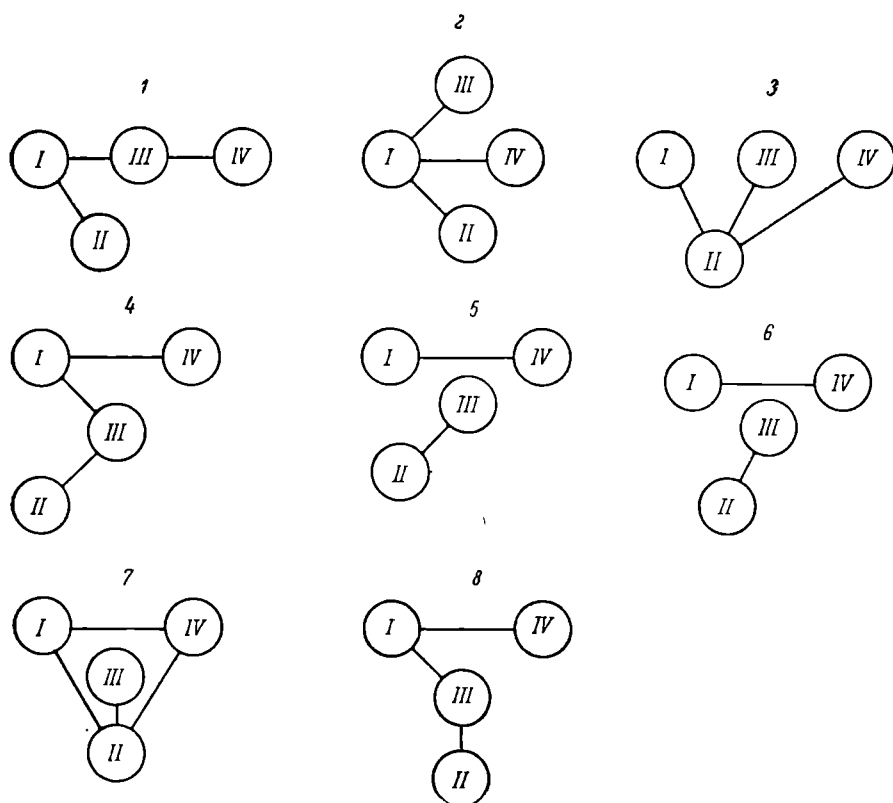


Рис. 3. Ординация связей между различными участками Иваньковского плеса.

1 — теоретически ожидаемое отсутствие влияния подогретых вод, 2 — наблюдаемое влияние на видовой состав синезеленых водорослей, 3 — то же на золотистых, 4 — на диатомовых, 5 — на пиррофитовых, 6 — на эвгленовых, 7 — на зеленых, 8 — на общий видовой состав.

временном этапе существования водоема, когда закончилась переработка берегов и сформировались грунты ложа, а высшая растительность представлена вполне сложившимися сообществами [21], четко вырисовывается флористическая близость водорослей Шосинского и Иваньковского плесов (табл. 4, 5). Причина этого кроется в сходстве биотопов, создающихся обилием заливов, островов и изолированных мелководий, и в топологической близости плесов. Флористическая изолированность Волжского плеса вполне естественна, ибо он представляет собой собственно реку с обрывистыми берегами. Значительные площади мелководий наблюдаются только в нижней его части, где в зону затопления попали пойменные озера и понижения рельефа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 35-летний период существования Иваньковского водохранилища видовой состав его планктона, пройдя ряд сукцессионных смен, полностью стабилизировался. В планктоне обитает 548 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых 60% (329) являются типично планктонными,

Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища

Видовой состав	Волжский плес	Попинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние	Галобность	Распростра- нение
			I	II	III	IV			
CYANOPHYTA									
Chroococcales									
<i>Dactylococcopsis acicularis</i> Lemm.	0	1	1	1	1	1	P	hb	k
<i>D. irregularis</i> G. M. Smith	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	0	1	1	1	1	1	P	hl	k
<i>M. punctata</i> Meyen f. <i>punctata</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. punctata</i> f. <i>arctica</i> Kossinsk.	0	1	0	0	0	0	P	i	b
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk. f. <i>aeruginosa</i>	1	5	4	4	4	4	P	hl	k
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>flos-aquae</i> (Wittr.) Elenk.	1	4	3	3	3	3	P	i	k
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>pseudofilamentosa</i> (Crow) Elenk.	0	2	0	0	0	1	P	hl	k
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>sphaerodictyoides</i> Elenk.	0	0	2	2	2	2	P	i	b
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (A. Br.) Elenk. <i>M. pulvereae</i> (Wood) Forti emend. Elenk. f. <i>pulvereae</i>	2	6	2	2	2	2	P	i	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk. <i>M. pulvereae</i> f. <i>conferta</i> (W. et G. West) Elenk.	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>conferta</i> (W. et G. West) Elenk.	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>planctonica</i> (G. M. Smith) Elenk.	1	0	0	0	0	0	P	i	b
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	1	1	1	1	1	1	P	i	b
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	3	2	2	2	2	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	2	2	2	2	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	2	0	0	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	2	3	2	2	2	2	L	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	2	0	1	0	0	L	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	0	1	1	1	1	P	i	a
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	0	1	1	1	1	P	i	a
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	0	0	0	0	1	P	hl	a
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k
<i>M. pulvereae</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb. <i>M. pulvereae</i> f. <i>prasina</i> (Wittr.) Hollerb. <i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i> <i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk. <i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Pe- ters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	1	0	1	0	0	P	hl	k

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галобность	Распространение
			I	II	III	IV			
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb. f. <i>flos-aquae</i>	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>spiroides</i> (Woronich.) Elenk.	0	2	0	0	0	1	P	i	k
<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Witr. f. <i>hassalii</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	1	5	2	2	2	2	P	i	b
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs f. <i>flos-aquae</i> .	0	6	2	2	2	2	P	hl	k
<i>A. issatschenkoi</i> (Usacz.) Pr.-Lavr.	0	1	0	0	0	1	P	hl	k
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J. S. Smith) P. Richt.	0	0	0	0	0	1	P	i	k
Oscillatoriales									
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher f. <i>galeata</i>	2	2	0	0	0	0	L	hl	=
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.	1	0	0	0	2	0	L	hl	k
<i>O. mougeotii</i> (Kütz.) Forti f. <i>mougeotii</i>	1	1	0	0	0	0	L	i	k
<i>O. tenuis</i> Ag. f. <i>tenuis</i>	0	1	0	1	0	0	L	hl	k
<i>O. simplicissima</i> Gom.	1	1	0	0	2	0	L	i	k
<i>O. amphibia</i> f. <i>tenuis</i> (Anissim.) Elenk.	0	2	2	2	2	2	L	hl	=
<i>O. redekei</i> Van Goor	0	0	0	1	1	0	P	i	k
<i>O. agardhii</i> Gom. f. <i>agardhii</i>	3	3	2	2	2	2	P	hl	k
<i>O. agardhii</i> f. <i>aequicrassa</i> Elenk.	1	3	2	2	2	2	P	oh	=
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pestalozzi et Naum.	0	2	0	0	0	1	Ep	i	k
<i>P. molle</i> (Kütz.) Gom. f. <i>molle</i>	0	1	0	0	0	0	L	i	k
<i>L. contorta</i> Lemm.	0	0	0	1	0	0	P	hl	k
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.	0	1	2	2	2	2	P	hl	k
<i>L. hieronymusii</i> Lemm.	0	1	0	1	0	0	P	i	k
<i>L. kuetzingii</i> f. <i>ucrainica</i> (Schirsch.) Elenk.	0	0	0	0	1	0	B	i	=
CHRYSTOPHYTA									
Chromulinales									
<i>Chrysococcus punctiformis</i> Pasch.	2	1	0	0	0	1	L	hb	=
<i>C. rufescens</i> Klebs var. <i>rufescens</i>	2	2	1	1	1	1	P	hb	k
<i>C. biporus</i> Skuja	2	2	1	1	1	1	P	hb	k
<i>C. triporus</i> Matv.	1	0	1	1	1	1	P	hb	=
<i>Stenokalyx monilifera</i> Schmid	0	1	0	0	0	0	L	oh	=
<i>S. cylindrica</i> Schmid	0	1	0	0	0	0	L	oh	=
<i>Kephyrion rubri-claustri</i> Conr.	1	1	0	0	0	1	L	oh	=
<i>K. spirale</i> (Lack.) Conr.	0	1	0	0	0	0	L	i	=
<i>Mallomonas akrokomos</i> Ruttn. var. <i>akrokomos</i>	0	0	0	0	0	0	P	i	k
<i>M. caudata</i> Iwan.	3	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. acaroides</i> Perty var. <i>acaroides</i>	1	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. tonsurata</i> Teil. var. <i>tonsurata</i>	1	1	0	1	0	0	P	i	k
<i>M. tonsurata</i> var. <i>alpina</i> (Pasch. et Rutth.) Krieg.	2	2	0	1	0	2	P	i	b
<i>M. punctifera</i> Korsch.	1	0	0	0	0	1	L	hb	b
<i>M. fastigata</i> Zach. var. <i>fastigata</i>	2	2	0	0	0	1	P	i	k
Ochromonodales									
<i>Uroglena volvox</i> Ehr.	0	1	0	0	0	0	L	oh	b
<i>Uroglenopsis americana</i> (Calk.) Lemm.	0	0	0	0	0	1	L	oh	k
<i>Dinobryon korschikovii</i> f. <i>glabra</i> (Korsch.) Matv.	1	0	0	0	0	0	L	oh	=
<i>D. sertularia</i> Ehr. var. <i>sertularia</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>D. sociale</i> Ehr. var. <i>sociale</i>	0	2	1	1	1	1	P	i	k

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние	Габитность	Распростра- нение
			I	II	III	IV			
<i>D. bavaricum</i> Imhof var. <i>bavaricum</i>	0	3	1	1	1	1	P	i	n-a
<i>D. divergens</i> Imhof. var. <i>divergens</i> . .	0	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>Pseudokephyrion schilleri</i> Conr. . . .	1	1	0	1	0	0	L	oh	=
<i>Synura uvella</i> Ehr.	1	1	1	1	1	0	P	i	k
<i>S. spinosa</i> Korsch.	2	2	0	0	0	1	P	i	=
<i>S. petersenii</i> Korsch. var. <i>petersenii</i>	3	3	0	0	0	1	L	i	=
BACILLARIOPHYTA									
Discinales									
<i>Melosira varians</i> Ag.	3	3	1	1	1	1	P	hl	k
<i>M. islandica</i> O. Müll. subsp. <i>islandica</i>	3	2	2	2	2	3	P	i	b
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O. Müll.	3	2	3	3	3	4	P	i	b
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>distans</i>	2	1	1	1	1	1	P	i	b
<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun. . . .	2	2	2	2	2	2	P	i	b
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs. var. <i>granu-</i> <i>lata</i> f. <i>granulata</i>	2	4	3	3	3	3	P	i	k
<i>M. granulata</i> var. <i>granulata</i> f. <i>curvata</i> (Grun.) Hust.	0	0	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müll.) Hust. f. <i>angustissima</i>	1	4	2	2	2	2	P	i	k
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>curvata</i> O. Müll.	0	0	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>italica</i> f. <i>ita-</i> <i>lica</i>	4	5	4	4	4	5	P	i	k
<i>M. italica</i> var. <i>italica</i> f. <i>curvata</i> Pant.	0	0	1	1	1	1	P	i	k
<i>M. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müll.	1	0	2	2	2	2	P	i	k
<i>M. italica</i> var. <i>valida</i> (Grun.) Hust.	1	0	0	0	0	0	P	i	n-a
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Müll. f. <i>subarctica</i>	3	3	3	3	3	3	P	i	n-a
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> f. <i>curvata</i> Hust.	0	1	1	1	1	1	P	i	n-a
<i>M. ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	3	3	2	2	2	2	P	i	b
<i>Cyclotella kuetzingiana</i> Thw. var. <i>kuet-</i> <i>zingiana</i>	1	2	1	1	1	1	P	hl	k
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	1	1	2	2	2	2	P	hl	k
<i>C. operculata</i> (Ag.) Kütz.	0	0	1	1	1	1	L	i	k
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>comta</i> . .	2	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. comta</i> var. <i>glabriuscula</i> Grun. . .	0	1	1	1	1	1	P	hb	n-a
<i>Stephanodiscus dubius</i> (Fricke) Hust.	0	0	2	2	2	2	L	i	k
<i>S. astraea</i> (Ehr.) Grun. var. <i>astraea</i>	3	3	3	3	3	3	P	i	k
<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun.	3	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. astraea</i> var. <i>intermedius</i> Fricke . .	0	0	2	2	2	2	P	i	b
<i>S. hantzschii</i> Grun. var. <i>hantzschii</i> . .	1	1	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. hantzschii</i> var. <i>pusillus</i> Grun. . . .	5	5	3	3	3	3	P	i	k
<i>S. subtilis</i> (V. Goor) A. Cl.	2	4	2	2	2	2	P	hl	=
<i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	1	4	2	2	2	2	P	hl	=
<i>S. tenuis</i> Hust. var. <i>tenuis</i>	0	0	1	0	1	0	P	oh	=
<i>S. tenuis</i> subsp. <i>radiolaria</i> Skabitsch.	2	3	1	1	1	3	P	i	=
<i>S. alpinus</i> Hust.	0	1	0	0	0	0	P	oh	=
Soleniales									
<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zach.	1	1	1	1	1	1	P	i	k
Biddulphiales									
<i>Attheya Zachariasii</i> Brun.	1	3	2	2	3	2	P	i	k

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шопинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галобность	Распространение
			I	II	III	IV			
Araphinales									
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>fenestrata</i>	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>T. fenestrata</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	1	0	2	2	2	2	P	i	b
<i>T. fenestrata</i> var. <i>geniculata</i> Cl.	0	0	0	1	2	0	P	i	b
<i>T. fenestrata</i> var. <i>asterionelloides</i> Grun.	2	3	4	4	4	4	P	i	k
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	1	2	1	1	1	1	P	hl	n-a
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag. var. <i>circulare</i>	3	2	1	1	1	1	L	hb	k
<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V.H.	2	2	1	1	1	1	L	hb	k
<i>Diatoma vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i>	0	0	0	1	1	0	L	i	k
<i>D. vulgare</i> var. <i>ovale</i> (Fricke) Hust.	0	0	0	1	1	0	B	i	k
<i>D. vulgare</i> var. <i>breve</i> Grun.	0	0	0	1	1	0	B	i	k
<i>D. elongatum</i> (Lyngb.) Ag. var. <i>elongatum</i>	1	3	3	3	3	3	P	hl	k
<i>D. elongatum</i> var. <i>tenue</i> (Ag.) V. H.	1	2	2	2	2	2	P	hl	k
<i>D. elongatum</i> var. <i>pachycephalum</i> Grun.	0	1	0	1	0	0	P	hl	=
<i>Opephora martyi</i> Herib. var. <i>martyi</i>	0	1	0	0	1	0	B	i	b
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	3	3	4	4	4	4	P	hl	k
<i>F. capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	2	2	2	3	3	2	P	i	k
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh.	1	2	0	1	1	1	P	i	k
<i>F. intermedia</i> Grun. var. <i>intermedia</i>	0	1	0	1	0	0	L	i	k
<i>F. virescens</i> Ralfs	0	0	1	2	1	1	L	hl	a
<i>F. constricta</i> f. <i>trinodis</i> (Hust.) Pr.-Lavr.	1	0	0	0	0	0	L	i	b
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust. var. <i>leptostauron</i>	0	1	0	1	1	0	L	hb	k
<i>F. inflata</i> (Heid.) Hust. var. <i>inflata</i>	0	1	0	0	0	0	L	i	b
<i>F. construens</i> (Ehr.) var. <i>construens</i>	1	1	0	1	1	1	L	i	k
<i>F. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun.	1	1	0	0	0	1	B	i	k
<i>F. construens</i> var. <i>subsalina</i> Hust.	0	1	0	0	0	0	B	hl	b
<i>F. pinnata</i> Ehr. var. <i>pinnata</i>	1	1	1	2	1	1	L	hl	k
<i>F. pinnata</i> var. <i>lanceolata</i> (Schum.) Hust.	1	1	1	1	1	0	L	hl	b
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehr.) Kütz.	1	0	0	1	0	0	B	i	a
<i>Synedra berolinensis</i> Lemm.	0	0	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. actinastroides</i> Lemm.	0	0	1	0	1	0	P	i	b
<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kütz.	0	0	0	1	0	0	Ep	mh	k
<i>S. vaucheriae</i> Kütz. var. <i>vaucheriae</i>	1	1	0	1	0	1	Ep	i	k
<i>S. vaucheriae</i> var. <i>capitellata</i> Grun.	0	1	0	0	0	0	Ep	i	k
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	2	3	1	2	1	1	L	i	k
<i>S. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust.	0	1	1	1	1	1	L	i	k
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> Kütz.	3	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	3	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> Kütz.	2	2	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. parasitica</i> (W. Sm.) Hust. var. <i>parasitica</i>	1	1	0	0	1	1	Ep	i	k
<i>S. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	0	0	0	0	0	1	Ep	i	k
<i>S. rumpens</i> Kütz. var. <i>rumpens</i>	1	1	1	2	1	1	L	i	k
<i>S. rumpens</i> var. <i>meneghiniana</i> Grun.	0	0	1	1	1	0	L	i	k
<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kütz. var. <i>tabulata</i>	0	0	0	1	0	0	L	mh	k
<i>Asterionella formosa</i> Hass. var. <i>formosa</i>	4	2	3	3	3	4	P	i	k
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch.) Heib.	3	3	1	1	1	2	P	i	k
Raphinales									
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehr.) Grun. var. <i>lunaris</i>	0	1	0	1	0	1	L	hb	k
<i>E. tenella</i> (Grun.) Hust.	0	0	0	1	0	0	L	hb	n-a
<i>E. fallax</i> A. Cl. var. <i>fallax</i>	1	0	0	1	0	0	L	hb	k
<i>E. gracilis</i> (Ehr.) Rabenh.	0	0	0	1	0	1	L	i	k
<i>E. parallela</i> Ehr.	0	1	0	1	0	0	L	i	b

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шоинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галочность	Распространение
			I	II	III	IV			
<i>E. praerupta</i> Ehr. var. <i>praerupta</i> . . .	0	1	0	0	0	0	L	hb	n-a
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i> . . .	1	1	1	1	1	1	B	i	k
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et Perag.) Cl.	0	0	1	1	1	0	B	i	k
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	1	3	1	2	1	1	B	i	k
<i>Achnanthes hungarica</i> Grun.	1	2	1	1	0	1	B	hl	k
<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun. f. <i>lanceolata</i>	2	2	1	1	1	1	B	i	k
<i>A. lanceolata</i> f. <i>capitata</i> O. Müll.	1	1	0	1	1	1	B	i	k
<i>A. lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Östr.) Hust.	0	1	1	1	1	0	B	i	k
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	0	1	0	1	0	0	B	i	n-a
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	0	1	0	1	0	0	B	hl	k
<i>Amphipleura pellucida</i> Kütz.	0	1	1	0	1	0	L	i	k
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr. f. <i>anceps</i>	0	1	0	0	0	0	B	i	k
<i>S. smithii</i> Grun. var. <i>smithii</i>	0	1	0	1	0	0	B	i	b
<i>Navicula cuspidata</i> var. <i>ambigua</i> (Ehr.) Grun.	0	1	0	0	0	0	L	i	k
<i>N. muralis</i> Grun.	0	1	0	1	0	0	P	oh	=
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	2	3	1	1	1	2	P	hl	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	0	1	0	0	1	0	P	hl	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>lata</i> Poretzky et Anissim.	0	0	0	1	0	0	L	i	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>veneta</i> (Kütz.) Grun.	0	0	1	0	0	1	P	hl	k
<i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>hungarica</i>	1	1	0	1	0	0	L	i	k
<i>N. hungarica</i> var. <i>capitata</i> Cl.	0	1	0	0	0	0	L	hl	k
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Kütz.	0	0	0	1	0	0	B	hl	k
<i>N. cincta</i> var. <i>heufleri</i> Grun.	0	0	0	1	1	0	B	hl	k
<i>N. radiosa</i> Kütz. var. <i>radiosa</i>	1	2	1	1	1	1	B	i	k
<i>N. pseudogracilis</i> Skv.	0	0	1	0	0	0	B	—	—
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>peregrina</i>	1	2	0	1	0	1	B	mh	k
<i>N. peregrina</i> var. <i>asiatica</i> Skv.	0	1	0	1	0	0	B	hl	b
<i>N. peregrina</i> var. <i>lanceolata</i> Skv.	0	1	0	1	0	0	B	hl	b
<i>N. menisculus</i> Schum.	0	1	0	0	0	1	B	hl	k
<i>N. anglica</i> Ralfs var. <i>anglica</i>	0	1	0	1	0	0	L	i	k
<i>N. diluviana</i> Krasske	0	0	0	1	0	0	B	i	k
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>placentula</i>	0	1	1	0	1	0	B	hl	k
<i>N. gastrum</i> Ehr. var. <i>gastrum</i>	0	1	0	1	1	0	B	i	k
<i>N. exigua</i> (Greg.) O. Müll. var. <i>exigua</i>	1	1	1	1	1	1	B	i	k
<i>N. exigua</i> var. <i>elliptica</i> Hust.	1	0	0	0	0	0	B	i	k
<i>N. dicephala</i> W. Sm.	0	0	0	1	0	0	B	oh	k
<i>N. scutelloides</i> W. Sm. var. <i>scutelloides</i>	1	1	0	0	0	0	B	i	b
<i>Pinnularia gracillima</i> Greg.	1	0	0	1	1	0	B	hb	k
<i>P. fasciata</i> (Lagerst.) Hust.	0	1	0	0	0	0	B	oh	n-a
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. f. <i>mesolepta</i>	0	0	0	1	0	1	B	hb	k
<i>P. globiceps</i> Greg. var. <i>globiceps</i>	0	0	0	1	0	0	B	hl	k
<i>P. globiceps</i> var. <i>krockei</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	B	i	k
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. var. <i>microstauron</i>	0	1	0	0	0	1	B	i	k
<i>P. microstauron</i> var. <i>brebissonii</i> (Kütz.) Hust.	0	0	0	0	1	0	B	i	k
<i>P. episcopalis</i> Cl.	0	0	0	1	0	0	B	i	k
<i>P. intermedia</i> Lagerst.	0	0	0	1	0	0	B	i	k
<i>Neidum dubium</i> (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0	B	i	k
<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cl. var. <i>silicula</i>	0	1	0	1	0	0	B	i	k
<i>C. ladogensis</i> Cl.	0	0	0	1	0	0	B	hl	b
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>acuminatum</i>	1	1	1	1	1	1	B	i	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>lacustre</i> Meist.	0	0	1	0	0	1	B	i	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>gallicum</i> Grun.	1	1	1	1	1	1	L	hl	k
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	0	1	1	1	1	1	B	i	k
<i>Amphiprora ornata</i> Bail	1	1	1	1	1	1	P	i	k

Таблица 5

Видовой состав	Волжский плес	Шопинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние
			I	II	III	IV	
<i>Amphora ovalis</i> Kütz. var. <i>ovalis</i> . . .	1	1	1	1	1	1	L
<i>Gymbella turgida</i> (Greg.) Cl.	0	2	0	0	0	0	B
<i>C. ventricosa</i> Kütz. var. <i>ventricosa</i> . . .	1	2	1	1	1	1	B
<i>C. ventricosa</i> var. <i>ovata</i> Grun.	0	1	1	1	1	1	B
<i>C. ventricosa</i> var. <i>silesiaca</i> (Bleisch) A.Cl.	0	1	1	1	1	1	B
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Grun. var. <i>cistula</i> . . .	0	1	0	1	0	0	B
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V. H. var. <i>lanceolata</i> . .	0	1	1	1	1	1	B
<i>C. tumida</i> (Ehr.) V. H. var. <i>tumida</i> . . .	0	1	0	0	0	1	B
<i>Camphonema acuminatum</i> Ehr. var. <i>acu- minatum</i>	0	2	1	1	1	1	B
<i>C. acuminatum</i> var. <i>coronatum</i> (Ehr.) W. Sm.	0	2	0	0	0	0	B
<i>C. augur</i> Ehr. var. <i>augur</i>	0	2	0	0	0	0	B
<i>C. parvulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>parvulum</i> . .	0	2	1	1	1	1	B
<i>C. parvulum</i> var. <i>subellipticum</i> Cl.	0	0	0	1	0	0	B
<i>C. lanceolatum</i> Ehr. var. <i>lanceolatum</i> . . .	0	1	0	1	0	0	B
<i>C. constrictum</i> Ehr. var. <i>constrictum</i> . . .	0	2	1	1	1	1	B
<i>C. constrictum</i> var. <i>capitatum</i> (Ehr.) Cl. f. <i>capitatum</i>	0	1	0	0	0	0	B
<i>C. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>oli- vaceum</i>	0	2	1	1	0	0	B
<i>Epithemia zebra</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>zebra</i> . .	0	1	0	0	0	0	L
<i>E. zebra</i> var. <i>saxonica</i> (Kütz.) Grun.	0	1	0	0	0	0	L
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>turgida</i> . . .	0	1	0	0	0	0	L
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	0	1	0	0	0	0	L
<i>H. amphioxys</i> f. <i>capitata</i> L. Müll.	0	1	0	0	0	0	L
<i>Nitzschia angustata</i> (W. Sm.) Grun.	0	1	1	0	0	1	B
var. <i>angustata</i>	0	0	0	1	0	0	B
<i>N. sinuata</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>sinuata</i> . . .	0	0	0	1	0	0	B
<i>N. sinuata</i> var. <i>tabellaria</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	B
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>frustu- lum</i>	0	1	0	1	0	0	L
<i>N. fonticola</i> Grun. var. <i>fonticola</i>	1	1	1	1	0	0	P
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	1	1	0	0	1	0	L
<i>N. palea</i> var. <i>capitata</i> Wisl. et Poretzky . .	0	1	0	0	1	0	L
<i>N. kuetzingiana</i> Hilse	1	1	0	0	0	1	P
<i>N. holsatica</i> Hust.	2	2	3	3	3	3	P
<i>N. gracilis</i> Hantzsch var. <i>gracilis</i>	0	0	1	0	0	0	P
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Grun.	1	1	1	2	1	1	P
<i>N. acicularis</i> W. Sm. var. <i>acicularis</i>	3	4	1	1	1	1	P
<i>Cymatopeura solea</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>solea</i>	1	1	2	2	2	2	P
<i>C. solea</i> var. <i>gracilis</i> Grun.	0	1	0	1	0	0	P
<i>C. solea</i> var. <i>regula</i> (Ehr.) Grun.	0	1	0	0	0	0	P
<i>C. elliptica</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>elliptica</i> . .	0	1	1	1	1	1	P
<i>C. elliptica</i> var. <i>nobilis</i> (Hantzsch) Hust. .	0	1	0	0	0	0	P
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) Hust. .	0	1	0	0	0	0	P
<i>Serirella biseriata</i> Breb. var. <i>biseriata</i> . .	0	1	0	1	0	0	P
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> (Ehr.) Hust. . .	0	1	0	1	0	0	P
f. <i>bifrons</i>	0	1	0	0	0	0	P
<i>S. biseriata</i> var. <i>rostrata</i> Schulz	0	1	0	0	0	0	P
<i>S. gracilis</i> (W. Sm.) Grun.	1	1	1	1	1	1	B
<i>S. angustata</i> Kütz. var. <i>angustata</i>	1	1	1	1	1	1	L
<i>S. angustata</i> var. <i>constricta</i> Hust.	0	1	1	1	0	0	B
<i>S. angustata</i> var. <i>curta</i> Skv.	0	2	1	1	0	0	B
<i>S. ovata</i> Kütz. var. <i>ovata</i>	0	0	1	2	1	1	B
<i>S. ovata</i> var. <i>crumena</i> (Breb.) W. H.	0	0	1	2	1	1	B
<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Hust. . . .	3	3	2	3	2	2	L
<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (W. Sm.) Hust.	0	1	1	1	1	1	P
<i>S. ovata</i> var. <i>pseudopinnata</i> A. Mayer . . .	0	0	1	1	1	1	L
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehr. var. <i>noricus</i> . .	1	1	0	0	0	1	P
<i>C. noricus</i> var. <i>hibernicus</i> (Ehr.) Grun. . .	0	1	0	0	0	0	P

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галобность	Распространение
			I	II	III	IV			
XANTHOPHYTA									
Heterococcales									
<i>Pseudostaurastrum hastatum</i> (Reinsch) Chod.	0	1	0	0	0	0	P	hl	k
<i>Pseudopolyedriopsis skujae</i> Hollerb.	1	1	1	1	1	1	P	—	—
<i>Centricus africanus</i> Fritsch et Rich.	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>Ophiocytium lagerheimii</i> Lemm.	0	1	0	0	0	0	L	oh	k
<i>O. capitatum</i> Wolle f. <i>capitatum</i>	0	1	1	0	1	0	L	i	k
Tribonematales									
<i>Tribonema affine</i> G. West	1	2	1	1	1	1	P	hb	b
<i>T. vulgare</i> Pasch.	0	2	0	0	0	0	P	i	k
RYRROPHYTA									
Cryptomonadales									
<i>Cryptochrysis minor</i> Nyg.	0	2	1	1	1	1	L	oh	=
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	3	4	1	1	1	1	P	i	k
<i>Cryptomonas obovata</i> Skuja	2	1	2	2	2	2	L	i	b
<i>C. rufescens</i> Skuja	2	3	3	4	4	3	L	hl	=
<i>C. marssonii</i> Skuja	1	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. reflexa</i> (Marsson) Skuja	2	2	0	2	2	1	L	hl	b
<i>C. gracilis</i> Skuja	0	0	0	1	1	0	L	oh	=
<i>C. caudata</i> Schiller	0	0	0	1	1	0	L	oh	=
<i>C. brevis</i> Schiller	0	0	0	1	1	0	L	oh	=
<i>C. erosa</i> Ehr.	1	1	3	4	4	3	L	hl	k
<i>C. ovata</i> Ehr. var. <i>ovata</i>	3	3	4	4	4	4	P	hl	k
<i>C. ovata</i> var. <i>curvata</i> (Ehr.) Lemm.	0	0	2	3	3	2	L	hb	=
<i>C. nasuta</i> Pash.	0	0	0	1	1	0	L	hb	=
Gymnodiniales									
<i>Gymnodinium aeruginosum</i> Stein	0	2	0	0	0	0	P	i	k
<i>Gymnodinium</i> sp. sp.	3	3	3	3	3	3	—	—	—
Peridinales									
<i>Glenodinium penardii</i> Lemm. f. <i>penardii</i>	1	2	0	0	0	1	P	hl	k
<i>G. gymnodinium</i> Penard	1	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>Glenodinium</i> sp. sp.	1	2	3	3	3	3	—	—	—
<i>Peridinium</i> sp. sp.	0	2	3	3	3	3	—	—	—
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh	0	1	0	2	2	0	P	i	k
EUGLENOPHYTA									
Euglenales									
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. var. <i>volvocina</i>	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>T. volvocina</i> var. <i>punctata</i> Playf.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. ornata</i> (Swir.) Skv.	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. volvocinopsis</i> Swir. f. <i>volvocinopsis</i>	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>T. volvocinopsis</i> var. <i>punctata</i> (Roll) Popova	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. verrucosa</i> Stokes var. <i>verrucosa</i>	0	1	0	0	0	1	L	oh	k
<i>T. intermedia</i> Dang. f. <i>intermedia</i>	0	2	1	0	0	0	L	hb	k
<i>T. oblonga</i> var. <i>punctata</i> Lemm.	0	1	0	0	1	0	L	hb	k

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галобность	Распространение
			I	II	III	IV			
<i>I. oblonga</i> var. <i>pulcherrima</i> (Playf.) Popova	0	0	0	0	1	0	L	hb	k
<i>I. hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. var. <i>hispida</i>	1	2	0	1	0	1	P	i	k
<i>I. ampulliformis</i> Roll	0	0	0	1	0	0	L	hb	=
<i>I. wermelii</i> Skv.	0	0	0	1	0	0	L	oh	=
<i>I. abrupta</i> Swir. var. <i>abrupta</i>	1	2	0	0	0	1	P	hb	k
<i>I. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	0	1	0	1	0	0	P	i	k
<i>I. caudata</i> (Ehr.) Stein var. <i>caudata</i>	0	0	0	0	1	0	L	hb	k
<i>I. ctenaria</i> Tschernov	0	0	1	0	0	0	L	oh	=
<i>Strombonas urceolata</i> (Stokes) Defl. var. <i>urceolata</i>	0	1	0	1	0	0	L	oh	k
<i>Eutreptia viridis</i> Perty	0	1	0	1	1	0	L	hl	=
<i>Euglena proxima</i> Dang.	0	2	1	1	1	0	L	i	=
<i>E. texta</i> (Duj.) Hübner var. <i>texta</i>	0	2	0	0	1	1	P	i	k
<i>E. limnophila</i> Lemm. var. <i>limnophila</i>	0	2	0	0	0	0	L	i	k
<i>E. acus</i> Ehr. var. <i>acus</i>	0	2	2	2	2	2	L	i	k
<i>E. acus</i> var. <i>longissima</i> Defl.	0	1	0	1	1	0	L	oh	k
<i>E. pavlovskensis</i> (Elenk. et V. Poljansk.) Popova	0	1	0	0	0	1	L	oh	k
<i>E. spirogyra</i> Ehr. var. <i>spirogyra</i>	0	2	1	1	1	1	L	i	k
<i>E. spirogyra</i> var. <i>laticlavus</i> Hübner	0	2	0	0	1	0	L	i	k
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs var. <i>tripteris</i>	0	2	1	1	1	1	L	i	k
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehr.) Mink. var. <i>ovum</i>	0	2	1	1	1	1	L	i	k
<i>Monomorphina pyrum</i> (Ehr.) Mereschk. var. <i>pyrum</i>	0	2	1	1	1	1	P	i	b
<i>Phacus monilatus</i> Stoces var. <i>monilatus</i>	0	1	0	0	1	0	L	oh	=
<i>P. hispidulus</i> (Eichw.) Lemm.	0	0	0	1	0	0	L	hb	=
<i>P. curvicauda</i> Swir.	0	2	0	0	0	0	L	i	k
<i>P. pleuronectes</i> (Ehr.) Duj. var. <i>pleuronectes</i>	0	1	1	1	1	1	L	i	k
<i>P. caudatus</i> Hübner var. <i>caudatus</i>	0	1	0	1	1	0	L	i	k
<i>P. caudatus</i> var. <i>tenuis</i> Swir.	0	0	0	1	1	0	L	i	k
<i>P. longicauda</i> (Ehr.) Duj. f. <i>longicauda</i>	0	2	2	2	2	2	L	i	k
<i>Colacium cyclopicola</i> (Gickl.) Woronich. et Popova	2	3	0	0	0	3	Ep	i	k
<i>C. vesiculosum</i> Ehr. var. <i>vesiculosum</i>	1	2	0	0	0	1	Ep	i	k
CHLOROPHYTA									
Chlamydomonadales									
<i>Chlamydomonas velata</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	L	hb	=
<i>C. monadina</i> Stein. var. <i>monadina</i>	0	0	0	0	1	0	P	oh	k
<i>C. reinhardii</i> Dang.	1	2	2	2	2	2	P	oh	k
<i>C. atactogama</i> Korsch.	1	1	0	0	1	0	P	i	k
<i>C. ignava</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	L	hb	=
<i>C. mucosa</i> (Korsch.) Pasch.	0	0	2	2	2	2	L	hb	=
<i>Chlorogonium euchlorum</i> Ehr.	0	1	1	1	1	1	L	i	k
<i>Carteria globosa</i> Korsch.	1	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. crucifera</i> Korsch. var. <i>crucifera</i>	0	0	0	1	0	0	P	i	k
<i>Phacotus lenticularis</i> Ehr.	0	2	1	1	1	1	P	i	k
Volvocales									
<i>Pascheriella tetras</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	P	oh	=
<i>Gonium pectorale</i> Müll.	0	2	0	2	2	0	P	i	k
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	0	4	4	4	4	4	P	i	k
<i>P. charcoviensis</i> Korsch.	0	3	3	3	3	3	P	i	k
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	0	4	4	4	4	4	P	i	k
<i>E. illinoisensis</i> Pasch.	0	0	0	0	2	0	P	hl	k
<i>Volvox globator</i> (L.) Ehr.	0	3	0	0	0	0	P	i	k
<i>V. aureus</i> Ehr.	0	3	0	0	0	0	P	i	k

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние	Газобность	Распростра- нение
			I	II	III	IV			
Vacuolales									
<i>Chlorophysema inertis</i> (Korsch.) Pasch.	0	0	1	0	0	0	Ep	i	=
<i>Tetraspora simplex</i> Korsch.	0	1	0	0	0	1	L	hb	=
<i>T. limnetica</i> W. et G. West	0	1	1	0	0	0	P	oh	b
Chlorococcales									
<i>Golenkinia radiata</i> Chod.	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>G. brevispina</i> Korsch.	0	1	0	0	1	0	P	i	=
<i>Acanthosphaera zachariasii</i> Lemm. . .	0	1	1	1	1	1	P	oh	=
<i>A. tenuispina</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	P	oh	=
<i>Trochiscia granulata</i> (Reinsch) Hansg.	1	1	0	0	0	0	P	oh	=
<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern. . .	0	2	1	1	1	1			
<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. hitzscholdes</i> (G. West.) Korsch. . .	0	0	1	0	0	0	P	i	k
<i>S. spiralis</i> (Printz.) Korsch.	1	2	0	1	1	0	P	i	k
<i>S. robusta</i> Korsch.	0	1	2	2	2	2	P	i	k
<i>Lambertia limnetica</i> (Lemm.) Korsch.	0	2	1	1	1	1	Ep	i	k
<i>Pediastrum simplex</i> Meyen. var. <i>simplex</i>	1	2	2	2	2	2	P	i	k
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>tetras</i> . .	1	4	2	2	2	2	P	i	k
<i>P. tetras</i> var. <i>tetraodon</i> (Corda) Rabenh.	0	2	0	1	1	0	P	i	k
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Menegh. var. <i>boryanum</i>	3	4	2	2	2	2	P	hl	k
<i>P. duplex</i> Meyen var. <i>duplex</i>	3	4	3	3	3	3	P	i	k
<i>P. duplex</i> var. <i>clathratum</i> (A. Braun)									
Lagerh.	0	1	0	0	0	0	P	hl	k
<i>P. duplex</i> var. <i>cornutum</i> Racid. . . .	0	2	3	3	3	3	P	oh	k
<i>P. biradiatum</i> Meyen	0	1	3	3	3	3	P	hb	=
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh.	0	2	0	0	0	0	B	i	k
<i>Sorastrum spinulosum</i> Naeg. var. <i>spinulosum</i>	0	1	0	1	0	1	L	hb	k
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyer.	0	2	1	1	1	1	P	hl	k
<i>Tetraedron triangulare</i> Korsch. . . .	0	1	0	1	0	0	P	i	k
<i>T. caudatum</i> (Corda) Hansg. var. <i>caudatum</i>	0	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. caudatum</i> var. <i>incisum</i> Lagerh. . .	0	2	1	0	1	0	P	i	k
<i>T. caudatum</i> var. <i>longispinum</i> Lemm.	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>T. pentaedricum</i> W. et G. West	0	1	0	1	1	0	P	i	k
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg. var. <i>minimum</i>	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. incus</i> (Teiling) G. M. Smith var. <i>incus</i>	0	1	1	0	0	1	P	i	k
<i>T. limneticum</i> Borge var. <i>limneticum</i>	1	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>Franceia echidna</i> (Bohl.) Korsch. . .	1	0	1	0	1	0	P	oh	=
<i>F. armata</i> (Lemm.) Korsch.	0	0	1	0	0	0	P	oh	=
<i>F. elongata</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	P	i	h-a
<i>F. polychaeta</i> (Schirsch.) Korsch. . .	0	0	1	0	1	0	P	oh	=
<i>F. tenuispina</i> Korsch.	1	2	1	1	1	1	P	oh	=
<i>Lagerheimia wratislaviensis</i> Schroed									
var. <i>wratislaviensis</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>L. genevensis</i> Chod. var. <i>genevensis</i>	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>L. quadriseta</i> (Lemm.) G. M. Smith.	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>L. citrififormis</i> (Snow) G. W. Smith . .	0	1	0	0	1	1	P	i	k
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Printz.	0	1	1	0	1	0	P	i	k
<i>L. ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	1	0	1	1	1	0	P	hl	k
<i>Golenkintopsis parvula</i> (Woronich.)									
Korsch.	1	2	1	1	1	1	P	i	=
<i>G. longispina</i> Korsch.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>G. solitaria</i> Korsch. var. <i>solitaria</i> . .	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>G. solitaria</i> var. <i>mucosa</i> Korsch. . . .	0	0	0	0	1	0	P	i	=
<i>Oocystis borgei</i> Snow var. <i>borgei</i> . . .	2	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>O. borgei</i> var. <i>hypanica</i> Schirsch. . . .	0	0	0	0	0	1	P	oh	=

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообитание	Галобность	Распространение
			I	II	III	IV			
<i>O. gigas</i> Archer var. <i>gigas</i>	0	2	1	0	0	0	P	i	k
<i>O. submarina</i> Lagerh.	1	3	2	2	2	2	P	hl	k
<i>O. novae</i> — <i>semblae</i> Wille	0	2	0	0	0	1	P	i	k
<i>O. marssonii</i> Lemm.	1	3	0	0	0	1	P	i	k
<i>O. lacustris</i> Chod.	0	1	1	0	0	0	P	hl	k
<i>O. parva</i> W. et G. West	0	1	0	0	1	1	P	i	k
<i>Nephroclytium obesum</i> W. West. var. <i>obesum</i>	0	0	0	0	1	0	L	hb	=
<i>N. agardhianum</i> Naeg.	0	0	0	0	0	1	L	hb	=
<i>Fusola viridis</i> Snow	0	0	1	0	0	0	L	oh	=
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> (Lemm.) Wille var. <i>longissimus</i>	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. longissimus</i> var. <i>acicularis</i> (Chod.) Brunnth.	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. acicularis</i> (A. Br.) Korsch. var. <i>acicularis</i>	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. minutissimus</i> Korsch.	1	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. arcuatus</i> Korsch.	0	2	1	1	0	0	P	i	k
<i>A. pseudomirabilis</i> Korsch. var. <i>pseudomirabilis</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. pseudomirabilis</i> var. <i>spiralis</i> Korsch.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. angustus</i> Bern.	0	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. fustiformis</i> Corda	0	2	0	1	1	0	P	i	k
<i>A. bibraianus</i> (Reinsch) Korsch.	0	2	1	1	1	0	P	i	k
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs var. <i>falcatus</i> <i>Nephrochlamys subsolitaria</i> (W. West) Korsch.	1	1	1	1	1	1	L	i	k
<i>Kirchneriella obesa</i> (W. West.) Schmidle var. <i>obesa</i>	0	2	1	0	1	1	L	oh	=
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb. var. <i>lunaris</i>	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>K. contorta</i> (Schmidle) Bohl.	1	2	2	2	2	2	P	i	k
<i>K. subcapitata</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	P	i	k
<i>K. irregularis</i> (Smith) Korsch. var. <i>irregularis</i>	0	0	0	0	1	0	P	oh	=
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korsch.	0	2	1	0	0	0	P	i	k
<i>Coenochloris pyrenoidosa</i> Korsch.	2	3	1	0	1	1	P	i	k
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i> Chod.	0	1	0	0	1	0	P	hl	=
<i>S. polycocca</i> Korsch.	3	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>Coenocystis planctonica</i> Korsch.	1	3	0	0	0	1	P	i	k
<i>C. subcylindrica</i> Korsch.	1	3	1	0	1	0	P	i	k
<i>Schizochlamydelia delicatula</i> (West) Korsch.	0	2	1	0	0	1	P	i	b
<i>Dictyosphaerium simplex</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	L	—	=
<i>D. pulchellum</i> Wood var. <i>pulchellum</i>	0	1	1	1	1	1	L	i	=
<i>D. pulchellum</i> var. <i>ovatum</i> Korsch.	3	4	3	3	3	3	P	hl	k
<i>D. anomalum</i> Korsch.	1	2	2	2	2	2	P	i	k
<i>D. ehrenbergianum</i> Naeg.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>Botryosphaera sudetica</i> (Lemm.) Chod.	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	0	0	0	1	0	0	L	hb	b
<i>Coelastrum sphaericum</i> Naeg.	0	1	0	0	1	0	P	hl	k
<i>C. microporum</i> Naeg.	2	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>C. pseudomicroporum</i> Korsch.	2	4	3	3	3	3	P	i	k
<i>C. proboscideum</i> Bohl.	1	1	2	2	2	2	P	i	=
<i>C. cambricum</i> Archer var. <i>cambricum</i>	0	0	1	0	0	0	P	hb	b
<i>C. reticulatum</i> (Dang.) Senn. var. <i>reticulatum</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>Crucigenia apiculata</i> Schmidle	0	1	1	0	1	1	P	i	k
<i>C. fenestrata</i> Schmidle	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G. West	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>G. quadrata</i> Morren	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. rectangularis</i> (A. Br.) Gay	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>C. irregularis</i> Wille	0	1	0	0	1	0	P	i	k

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошнинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние	Галобность	Распростра- нение
			I	II	III	IV			
<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i> (Schroed.) Lemm.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. elegans</i> Playf.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>T. glabrum</i> (Roll) Ahlstr. et Tiff. . . .	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>Hofmania appendiculata</i> Chod.	0	0	1	0	0	0	L	oh	=
<i>Scroederiella papillata</i> Korsch.	0	0	0	1	1	0	L	oh	=
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>A. hantzschii</i> var. <i>gracile</i> Roll	0	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>Scenedesmus incrassatulus</i> Bohl. var. <i>incrassatulus</i>	0	0	0	1	0	0	P	oh	=
<i>S. incrassatulus</i> var. <i>alternans</i> (Bohl.) Deduss.	0	0	1	0	0	0	P	i	=
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz. var. <i>obliquus</i> <i>S. obliquus</i> var. <i>alternans</i> Christjuk	0	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acu- minatus</i>	1	3	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. acuminatus</i> var. <i>biseriatus</i> Reinh. <i>S. acuminatus</i> var. <i>bernhardii</i> (Smith)	1	3	2	2	2	2	P	i	k
Deduss.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. acuminatus</i> var. <i>tetrademoides</i> (Smith) Korsch.	0	0	0	0	1	0	P	oh	=
<i>S. acuminatus</i> var. <i>elongatus</i> Smith. <i>S. bijugatus</i> (Turp.) Kütz. var. <i>bijuga- tus</i>	1	2	0	0	1	0	P	i	=
<i>S. bijugatus</i> var. <i>alternans</i> (Reinsch) Hansg.	1	3	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. arcuatus</i> Lemm. var. <i>arcuatus</i>	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. arcuatus</i> var. <i>platydiscus</i> Smith . . .	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. curvatus</i> Bohl.	0	1	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. apiculatus</i> (W. et G. West) Chod. var. <i>apiculatus</i>	0	1	1	1	1	1	P	oh	=
<i>S. denticulatus</i> Lagerh. var. <i>denticulatus</i> <i>S. denticulatus</i> var. <i>australis</i> Playf. . .	1	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	1	1	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. striatus</i> Deduss. var. <i>striatus</i>	0	0	0	0	1	0	P	oh	=
<i>S. brasiliensis</i> Bohl. var. <i>brasiliensis</i> <i>S. acutiformis</i> Schroed.	0	0	1	1	1	0	P	oh	=
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quad- ricauda</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>S. quadricauda</i> var. <i>equalternans</i> Proschk. <i>S. quadricauda</i> var. <i>dentatus</i> Deduss. .	3	4	2	2	2	2	P	hl	k
<i>S. quadricauda</i> var. <i>africanus</i> Fritsch. <i>S. quadricauda</i> var. <i>spinosus</i> Deduss. .	0	1	1	1	1	1	P	oh	k
<i>S. quadricauda</i> var. <i>setosus</i> Kirchn. . .	1	1	2	2	2	2	P	oh	k
<i>S. quadricauda</i> var. <i>abundans</i> Kirchn. <i>S. opoliensis</i> Richt. var. <i>opoliensis</i> . .	0	2	1	1	1	1	P	oh	k
<i>S. opoliensis</i> var. <i>abundans</i> Printz. . . .	0	0	1	1	1	1	P	i	k
<i>Didymocystis planctonica</i> Korsch. . . .	0	1	2	2	2	2	P	i	k
<i>Microactinium bornhemiense</i> (Conrad) Korsch.	1	2	1	1	1	1	P	oh	=
<i>M. pusillum</i> Fres.	0	2	1	1	1	1	P	oh	k
<i>M. quadrisetum</i> (Lemm.) G. S. Smith. <i>Elakatothrix subacuta</i> Korsch.	2	2	1	1	1	1	P	oh	k
<i>E. acuta</i> Pasch.	0	1	0	1	0	1	P	oh	=
<i>E. lacustris</i> Korsch.	1	1	0	1	1	1	P	i	k
<i>E. gelatinosa</i> Wille	1	2	1	1	1	1	P	oh	k
<i>Raphidonema longiseta</i> Vischer	0	1	1	0	1	0	P	i	k
<i>R. spirotaenia</i> (G. West) Korsch. . . .	2	3	2	2	2	2	P	i	k
Ulotrichales	0	1	1	0	1	0	P	oh	=
<i>Ulotrix zonata</i> Kütz.	0	0	1	1	1	1	B	i	b

Таблица 5 (продолжение)

Видовой состав	Волжский плес	Шошинский плес	Иваньковский плес				Местообита- ние	Галобность	Распростра- нение
			I	II	III	IV			
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.-Lavr. var. <i>lauterbornii</i>	2	4	2	2	2	2	P	hl	k
Chaetophorales									
<i>Stigeoclonium tenue</i> Kütz.	1	2	0	1	1	0	B	oh	k
Microsporales									
<i>Microspora amoena</i> (Kütz) Rabenh. . .	0	1	0	1	1	0	B	oh	k
Oedogoniales									
<i>Oedogonium</i> sp. sp.	0	3	0	1	1	0	B	oh	—
Siphonocladales									
<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kütz. . . .	0	3	0	0	0	0	B	oh	k
Zygnemales									
<i>Spirogyra inflata</i> (Vauch.) Rabenh. .	0	2	0	1	1	0	B	oh	k
<i>Zygnema</i> sp.	0	0	0	1	1	0	B	oh	—
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock	1	2	2	2	2	2	P	i	k
Gonatozygales									
<i>Gonatozygon kinahani</i> (Arch.) Rabenh.	0	1	0	0	0	0	L	oh	b
<i>G. monotaenium</i> De-Bary	0	1	0	0	0	0	L	hb	k
Desmidiiales									
<i>Closterium aciculare</i> (Tuffen) W. West var. <i>aciculare</i> f. <i>aciculare</i>	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>C. aciculare</i> var. <i>subpronum</i> W. et G. West	0	2	0	0	0	0	P	i	k
<i>C. pronum</i> Breb. f. <i>pronum</i>	0	2	0	0	0	0	P	i	k
<i>C. gracile</i> Breb. f. <i>gracile</i>	0	1	0	0	1	0	P	hb	k
<i>C. praelongum</i> Breb. f. <i>praelongum</i> . .	0	1	0	0	0	0	L	i	k
<i>C. acerosum</i> (Schrank) Ehr. var. <i>acero-</i> <i>sum</i> f. <i>acerosum</i>	1	1	0	0	1	0	P	i	k
<i>C. acerosum</i> var. <i>acerosum</i> f. <i>elongatum</i> (Breb.) Kossinsk.	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>C. exiguum</i> W. et G. West.	0	0	0	1	1	1	P	i	k
<i>C. tumidulum</i> Gay	0	0	0	0	1	0	L	oh	k
<i>C. venus</i> Kütz. f. <i>venus</i>	0	2	0	0	0	1	P	i	k
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr. var. <i>monili-</i> <i>ferum</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>Pleurotaenium trabecula</i> (Ehr.) Nag. f. <i>trabecula</i>	0	1	0	0	0	0	L	i	k
<i>Euastrum denticulatum</i> (Kirchn.) Gay	0	1	0	0	0	0	P	hb	k
<i>Cosmarium undulatum</i> Corda var. <i>undu-</i> <i>latum</i>	0	1	0	0	0	0	P	i	k
<i>C. turpinii</i> Breb. var. <i>turpinii</i>	1	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>C. botrytis</i> Menegh. var. <i>botrytis</i> . . .	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>Xanthidium antilopeum</i> (Breb.) Kütz.	0	1	0	0	0	1	P	i	k
<i>Staurostrum dejectum</i> Breb.	1	1	0	0	0	0	P	hb	k
<i>S. gracile</i> Ralfs.	0	1	2	2	2	2	P	i	k
<i>S. paradoxum</i> Meyen	0	2	1	1	1	1	P	i	k
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) W. et G. West.	1	0	0	0	0	0	P	i	n-a

Примечание. 1 — 1–5 тыс. кл./л, 2 — 5–50 тыс. кл./л, 3 — 50–500 тыс. кл./л, 4 — 500 тыс. — 5 млн кл./л, 5 — 5–50 млн кл./л, 6 — 50 и более млн кл./л; oh — олигогалоф, mh — мезогалоф, hb — галофоб, i — индифферент, hl — галофил, P — планктонный вид, B — бентосный, L — лито-
ральный, Ep — эпibiонт планктонных организмов, k — космополитный вид, a — арктический, n-a — североальпийский, b — бореальный, st — субтропический, — — вид, малоизученный в фито-
географическом отношении, тире — отсутствие данных.

а 40% относятся к формам, обитающим в литорали, бентосе или прикреплены к планктонным организмам (табл. 5). Большое число чуждых планктону видов является характерной чертой почти всех мелководных водоемов.

По отношению к солености воды подавляющее большинство видов (349) индифферентны, однако значительное количество галофилов (75) с примесью мезогалофобов (4) указывает на относительную филогенетическую древность флоры водоемов, вошедших в состав водохранилища.

По современным литературным данным, которые ни в коем случае нельзя считать исчерпывающими, а во многих случаях и достоверными, ибо фитогеография пресноводных водорослей находится в зачаточном состоянии, большинство видов (398), обнаруженных в Иваньковском водохранилище, относится к космополитам. Однако, в любом случае флору водоема лучше характеризуют виды с узким ареалом. Так, нахождение 46 бореальных, 4 арктических и 12 североальпийских видов указывает на относительную реликтовость флоры бассейна Верхней Волги, ибо все эти виды аборигенны, многие из них были найдены еще С. Н. Строгановым [17].

В процессе экологической сукцессии многие виды или исчезли совершенно, или резко сократили обилие. Другие, напротив, стали встречаться в больших количествах. Возможна и интродукция видов из соседних водоемов, но ее удельный вес незначителен, ибо видовой состав водохранилища обычно полностью формируется за счет водоемов, попавших в зону затопления.

Сопоставление флористических списков из работ С. Н. Строганова [17] и Е. С. Неизвестновой-Жадиной [13] показало, что уже в первые два года существования водохранилища в видовом составе фитопланктона произошли резкие изменения, однако выпадение видов почти не наблюдалось. Появились лишь новые, свойственные пойменным водоемам виды, которые занимали возникающие в водохранилище экологические ниши. Коэффициент флористической общности достигал всего лишь 0.38.

При сопоставлении наших данных с данными предыдущих исследователей [13, 17] оказалось, что нами не найдены 51 вид и разновидность, характерные для планктона реки и отмеченные С. Н. Строгановым [17]. Коэффициент флористической общности наших списков крайне низок — 0.29. Несколько выше он (0.41) в сравнении с первыми годами существования водохранилища [13], но число не обнаруженных нами видов возросло до 67, что еще раз подтверждает положение о том, что в период вторичной сукцессии происходит кардинальная ломка и перестройка фитоценозов, прежде чем сообщество войдет в климаксную стадию развития [11].

В процессе становления фитопланктон Иваньковского водохранилища прошел, по всей вероятности, несколько этапов формирования, как это наблюдалось в Шекснинском водохранилище [11]. В современном своем состоянии планктон Иваньковского водохранилища не имеет аналогов среди водохранилищ Волжского каскада и может быть охарактеризован как озерно-прудовой с высокой продукционной возможностью и значительной флористической насыщенностью.

Л и т е р а т у р а

1. А л л е н М. Возможные функции хлорофилла «b». Опыты с зелеными водорослями, лишенными хлорофилла «b». — В кн.: Структура и функции фотосинтетич. аппарата. М., 1962, с. 343—346.
2. Б у т о р и н а Л. Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, 4 (7), с. 20—33.
3. В а с и л ь ч и к о в а Н. П. Периодичность и динамика биомассы фитопланктона водохранилищ-охладителей Урала. — Симпоз. по влиянию подогретых вод ТЭС. . . Борок, 1971, с. 7—8.
4. В и н о г р а д с к а я Т. А. Некоторые итоги изучения влияния подогрева на развитие фитопланктона в водохранилищах-охладителях ГРЭС юга Украины. — Симпоз. по влиянию подогретых вод ТЭС. . . Борок, 1971, с. 8—10.

5. В и н о г р а д с к а я Т. А. Влияние подогрева на развитие фитопланктона водохранилища-охладителя Кураховской ГРЭС. — В кн.: Гидрохим. и гидробиол. тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 136—154.
6. Г р и н ь В. Г. и В и н о г р а д с к а я Т. А. Перегретые воды тепловых электростанций как фактор формирования фитопланктона в водоемах-охладителях. — В кн.: Цветение воды. Киев, 1968, с. 150—155.
7. Г у с е в а К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1956, 2, с. 5—23.
8. Д р а ч е в С. М., Б ы л и н к и н а А. А., К а л и н и н а Л. А. Антропогенный фактор формирования качества воды и режим биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги. — В кн.: Волга-I. Матер. I конф. по изуч. водоемов басс. Волги. Куйбышев, 1971, с. 28—32.
9. К и с е л е в И. А. Определитель пресноводных водорослей СССР. Пирофитовые водоросли. М., 1954.
10. К о н с т а н т и н о в А. С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе. — Усп. соврем. биол., 1969, 67, 1, с. 99—108.
11. К у з ь м и н Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. — Автореф. канд. дисс. Л., 1971.
12. Л а с т ь к и н Д. А. Общие сведения о Московском море. — Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. серия, 1939, 48, 4, с. 10—11.
13. Н е и з в е с т н о в а - Ж а д и н а Е. С. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, 7, 1, с. 170—192.
14. П р и й м а ч е н к о А. Д. Течение как фактор, определяющий развитие фитопланктона в водоеме. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних водоемов. Минск, 1961, с. 314—318.
15. С е б е н ц е в Б. М., Б и с к Д. Н. и М е й с н е р Е. В. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования. — Тр. Воронежск. отд. ВНИПРХ, 1940, 3, 2, с. 9—114.
16. С и р е н к о Л. А., Ч е р н о у с о в а В. М. О факторах массового развития синезеленых водорослей. — Гидробиол. журн., 1969, 5, 3, с. 3—11.
17. С т р о г а н о в С. Н. и З а х а р о в Н. Г. Труды комиссии по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы. М., 1927, с. 1—209.
18. Ф е д о р о в а Е. И. Некоторые черты гидрохимического и биологического режима водоемов-охладителей. — Симпоз. по влиянию подогретых вод ТЭС... Борок, 1971, с. 58—59.
19. Ф е д о р о в а Е. И. О некоторых особенностях фитопланктона водоемов-охладителей. — Гидробиол. журн., 7, 2, с. 28—34.
20. Ш а л а р ь В. М. и Я л о в и ц к а я Н. П. Развитие фитопланктона в Курганском лимане-охладителе Молдавской ГРЭС. — В кн.: Гидрохим. и гидробиол. тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 117—135.
21. Э к з е р ц е в В. А. Растительность Иваньковского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, 1971, 21 (24), с. 75—95.
22. Ю р е в и ч ю т е В. С., Я с к е л я в и ч е н е Б. П. и В и л е н е В. В. Динамика фито- и зоопланктона теплых вод Литовской ГРЭС. — Симпоз. по влиянию подогретых вод ТЭС... Борок, 1971, с. 67—68.
23. N y s t u e n I. D. a. D a s e y M. F. Agraphtheory interpretation of nodal regions. — Reg. Sci. Assoc. Pap. a. Proc., 1961, 7, p. 29—42.
24. P a t r i c k R. A discussion of natural and abnormal diatom communities. — In: Algae and man, Plenum Press, 1964, V, p. 185—204.
25. P o l t o r a c k a I. Skład gatunkowy fitoplanktonu w jeziorze podgrzewanym przez elektrownie cieplna oraz w jeziorach o normalnej temperaturze. — Acta Soc. Bot. Polon., 1968, 37, 2, s. 297—325.
26. S ö r e n s e n T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. — Kongelige Danske videnskaberne Selskal. Biol. Krifter., 1948, 5 (4), p. 1—34.

ФИТОПЛАНКТОН р. ВОЛГИ НА ТРАССЕ СТРОИТЕЛЬСТВА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ПРОГНОЗ ЕГО АЛЬГОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

В связи с намечающимся перекрытием р. Волги в районе г. Чебоксары и образованием водохранилища значительно повысится уровень воды, что приведет к изменению гидрохимического и гидрологического режимов Волги. В результате произойдут значительные изменения в составе и распределении растительного планктона вновь образованного водоема.

Методика прогноза развития фитопланктона в водохранилищах разработана недостаточно, несмотря на то что необходимость прогнозирования

этого процесса приобретает все большую актуальность в связи с проблемой «цветения» воды. Современные прогнозы строятся на основе исследований фитопланктона реки до постройки плотины и использования проектных данных по гидрологии будущего водохранилища с учетом сведений о биологическом режиме существующих водохранилищ и экологии массовых видов водорослей [11].

Исследования фитопланктона на участке р. Волги от Городца до Чебоксар проводились разными авторами и в разное время. Р. М. Павлиновой [14] в 1926—1927 гг. было начато изучение флоры водорослей и количественных соотношений основных видов в фитопланктоне этого участка. Эти исследования были продолжены В. И. Есыревой [5—7], которая подробно изучила сезонные изменения развития водорослей и показала распределение растительного планктона на участке от Рыбинска до Горького. В дальнейшем А. Д. Приймаченко [15—19] про-



Рис. 1. Схема обследованной акватории с сеткой станций.

следила изменения, происшедшие в видовом составе фитопланктона после сооружения Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Позже появились работы В. И. Есыревой [8] и В. И. Есыревой с соавторами [9], посвященные исследованию флоры водорослей р. Оки и Чебоксарской трассы.

Нами изучение фитопланктона р. Волги на участке Городец—Чебоксары проводилось в июле 1969 г., июне и сентябре 1970 г., июне, августе и сентябре 1971 г. и в июле 1972 г.

Пробы фитопланктона отбирались на 36 постоянных станциях у правого и левого берегов реки (рис. 1) метровым батометром конструкции А. В. Францева [3] от поверхности до дна. Одинаковые

объемы воды с каждого метра глубины станции выливали в ведро и после тщательного перемешивания 0.5 л профильтровывали через мембранный фильтр № 6, помещенный в склянку с 5—10 см³ фильтра, затем пробу консервировали. Поскольку на речных участках вертикальное распределение фитопланктона относительно равномерное, то в 1971 и 1972 гг. пробы воды отбирались только с горизонта 0—1 м.

Одновременно со взятием проб батометром планктон собирался сетью Апштейна (сито № 76) для более полного выявления флористического состава водорослей.

Количественный учет водорослей проводили в камере Нажотта объемом 1/100 см³ или в камере Горяева. Все обнаруженные в камере водоросли измеряли и для каждого вида вычисляли биомассу согласно общепринятым методам [7, 22]. Кроме того, нами была вычислена биомасса водорослей р. Волги на участке от Городца до Васильурска по данным, приведенным в работе Р. М. Павлиновой [14].

Основываясь на морфометрии ложа, гидрологии, видовом составе фитопланктона и распределении его биомассы, мы выделили на обследованной акватории 4 участка: 1 — Городец — Горький, 2 — устье Оки, 3 — Горький — устье Суры, 4 — устье Суры — Чебоксары.

1. Волга от Городца до Горького

Первые сведения о фитопланктоне этого участка реки содержатся в работе Р. М. Павлиновой [14], которая проводила исследования в июне, июле, августе и октябре 1926 г. и в августе 1927 г. Ею было отмечено преобладание в планктоне в течение всего вегетационного периода диатомовых водорослей: *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs., *M. distans* (Ehr.) Kütz., *Asterionella formosa* Hass., *A. gracillima* (Hantzsch.) Heib. Менее обильны были *Attheya zachariasii* Brun., *Tabelaria fenestrata* var. *asterionelloides* Grun., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *F. capucina* Desm. Из синезеленых в небольшом количестве присутствовали: *Anabaena spiroides* Kleb., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. affinis* Lemm., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. scheremetievi* Elenk., *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulvereae* f. *incerta* (Lemm.) Elenk., *M. pulvereae* f. *holsatica* (Lemm.) Elenk., *M. aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Coelosphaerium dubium* Grun., *C. kuetzingianum* Näg., *Woronichinia naegelianiana* (Ung.) Elenk., *Gomphosphaeria lacustris* Chod. и виды рода *Merismopedia*. Зеленые водоросли были представлены в основном следующими видами: *Pediastrum duplex* var. *clathratum* (A. Braun) Lagerh., *P. duplex* var. *reticulatum* Lagerh., *P. duplex* Meyen var. *duplex*, *P. boryanum* var. *longicorne* Racibor., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *D. ehrenbergianum* Naeg., *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs, *Crucigenia rectangularis* (A. Br.) Gay, *Coelastrum microporum* Naeg., *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. и др.

Помимо этих групп, довольно обильно на протяжении всего вегетационного сезона развивались эвгленовые (в основном виды рода *Trachelomonas*) (рис. 2).

Биомасса растительного планктона этого участка Волги в 1926 г. была незначительна: так, средняя биомасса в июне составляла 0.94, в июле — 0.74, в августе — 0.78, а в октябре — 0.26 г/м³. В августе 1927 г. биомасса фитопланктона была несколько выше — 1.06 г/м³.

Следующие исследования растительного планктона этого участка Волги были проведены В. И. Есыревой [5, 6, 7]. Ею было впервые отмечено обильное развитие в Волге *Melosira islandica* O. Müll. и *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Kriegl., выявлены особенности сезонной смены руководящих форм фитопланктона у Горького и установлены закономерности развития биомассы водорослей по течению реки от Рыбинска до Горького. Сравнивая

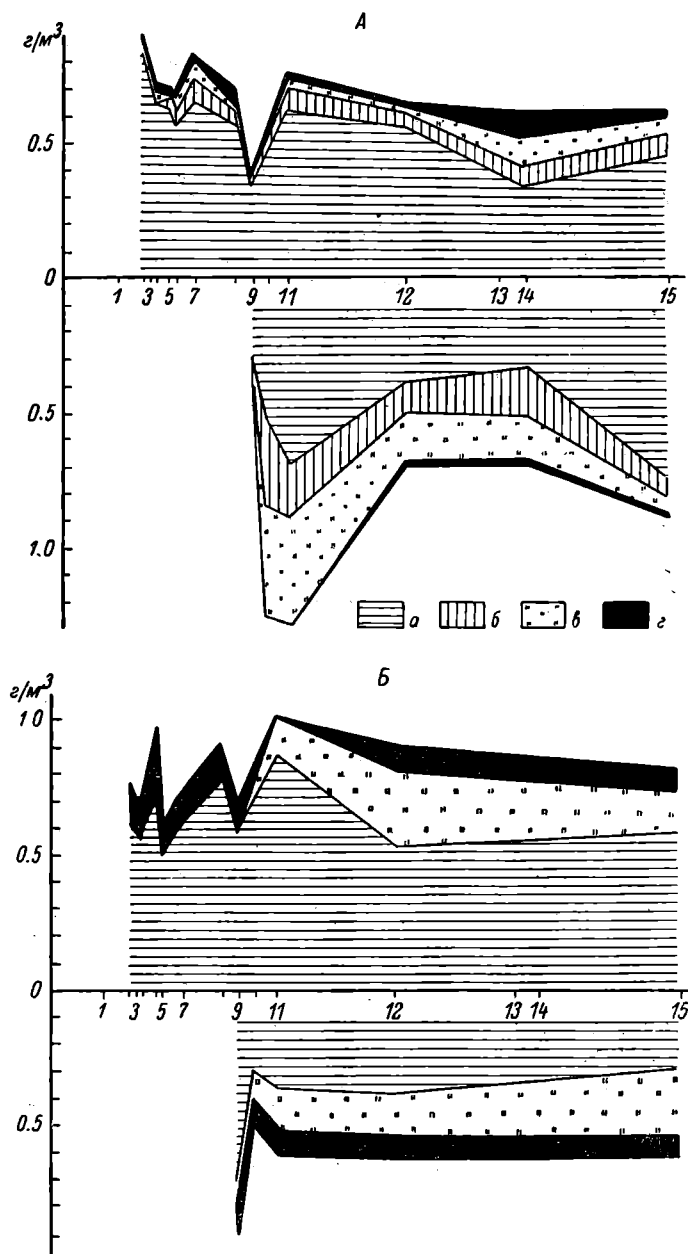


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона в 1926 и 1927 гг. (по Павлиной).

А — июль 1926 г., Б — август 1926 г., В — август 1927 г. По оси ординат — биомасса фитопланктона (г/м³): вверху — вдоль левого берега, внизу — вдоль правого; по оси абсцисс — номера станций: 1 — Городец, 2 — Могильцево, 3 — Курза, 4 — Николо-Погост, 5 — Балахна, 6 — Парашинский перекат, 7 — Ляхово, 8 — Сорново, 9 — Н.Новгород, 10 — устье р. Оки, 11 — Собчино, 12 — Работки, 13 — Исады, 14 — Красный Яр, 15 — Васильсурск, 16 — с. Покровское.
а — биомасса диатомовых водорослей, б — зеленых, в — эвгленовых, г — прочих групп.

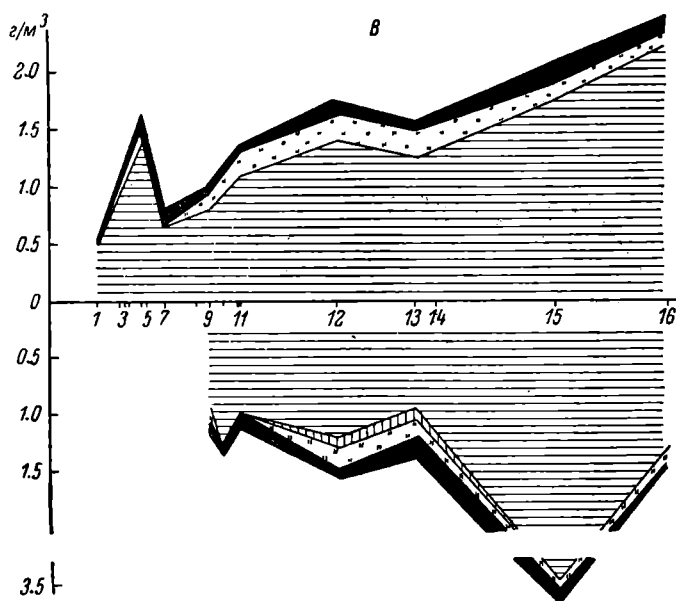


Рис. 2 (продолжение).

характер фитопланктона в 1926—1927 и 1935—1937 гг., в общих чертах можно сказать, что набор доминирующих видов сохранился прежним, хотя количественное развитие водорослей имело свои особенности в каждом году.

Исследуя развитие фитопланктона по течению Волги, В. И. Есырева отмечает, что особенно бедным был растительный планктон 1935 г., так как время исследования совпало с периодом угасания его развития. Биомасса колебалась от 0.15 до 3.32 г/м³. Планктон 1936 г. был более богат и разнообразен, колебания биомассы составили 4.7 — 19.6 г/м³. В 1937 г. биомасса фитопланктона изменялась от 0.9 до 16.4 г/м³. Автором была подмечена тенденция к снижению в летний период общего количества водорослей от Городца к Горькому. Так, биомасса растительного планктона с 17.4 у Городца снижалась к Горькому до 11.4 в 1936 г. и до 2.5 г/м³ в 1937 г.

Автор делает вывод, что от Городца до Горького на сравнительно коротком расстоянии (около 52 км) довольно ярко проявлялось неустойчивое состояние фитопланктона, которое выражалось не только в изменениях биомассы, но и в значительных колебаниях состава водорослей, что объясняется резко изменяющимися экологическими условиями. При сравнении величин биомассы планктона 1926—1927 гг. и 1935—1937 гг. наблюдается резкое увеличение их значений, что, как нам кажется, вполне можно объяснить сильным эвтрофированием этого района реки, вызванным увеличением населения и развитием промышленности.

В общих чертах фитопланктон Волги на этом участке до образования Рыбинского и Горьковского водохранилищ носил ярко выраженный диатомовый характер, причем в летний период массового развития достигали и некоторые синезеленые водоросли. В целом за вегетационный период доминантами в планктоне были *Anabaena lemmermannii*, *A. schere-metievi*, *A. spiroides* f. *crassa* (Lemm.) Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Asterionella formosa*, *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb., *Stephanodiscus binderanus*, *Melosira islandica*, *M. italica*, *M. granulata*, *Microcystis pulverea* f. *incerta*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex* и *Scenedesmus quadricauda*.

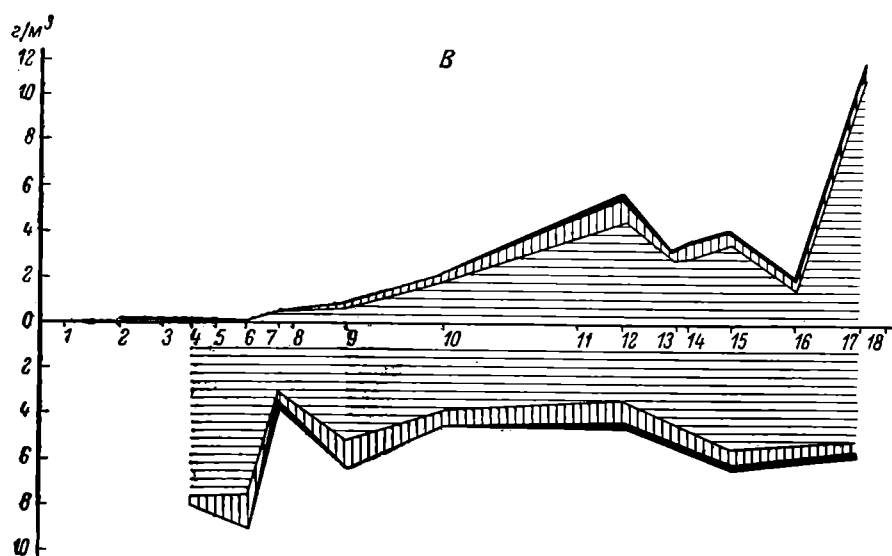
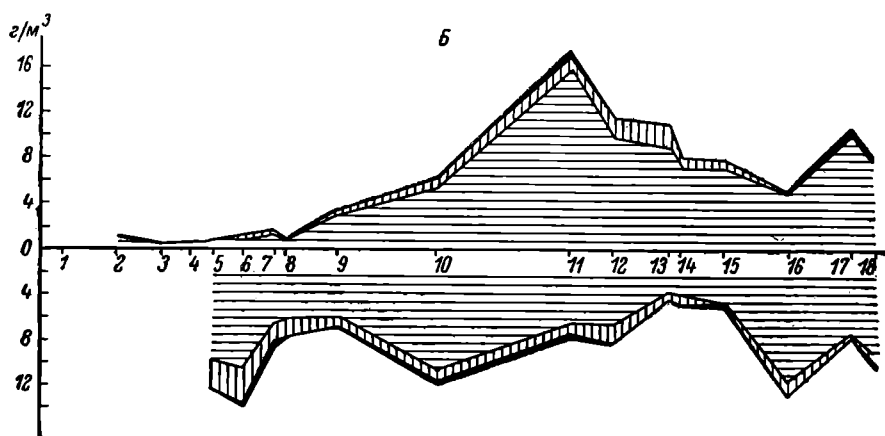
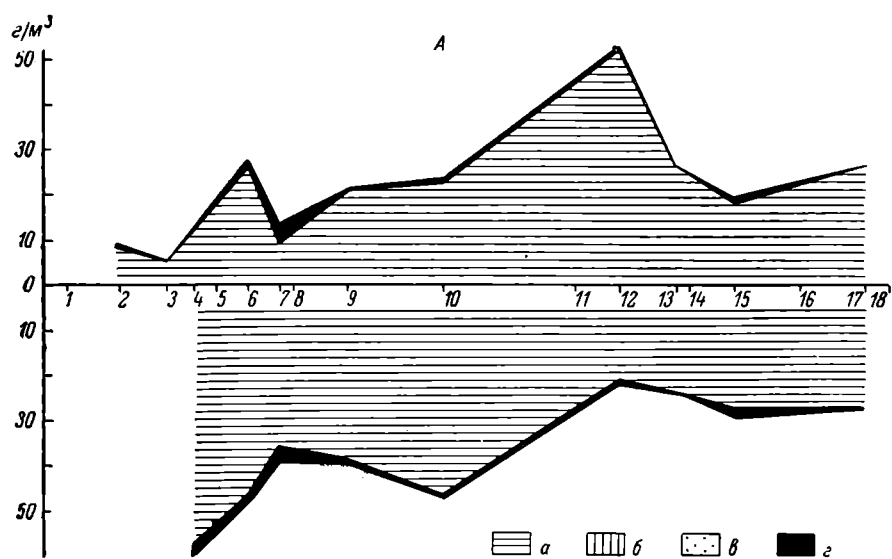


Рис. 3.

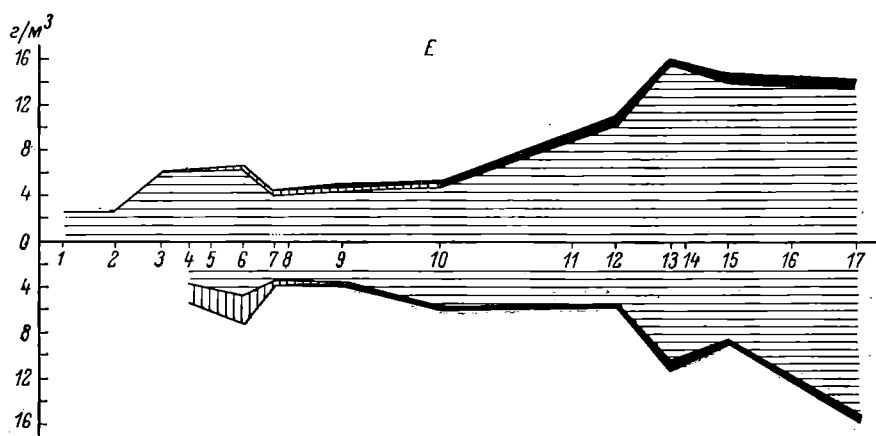
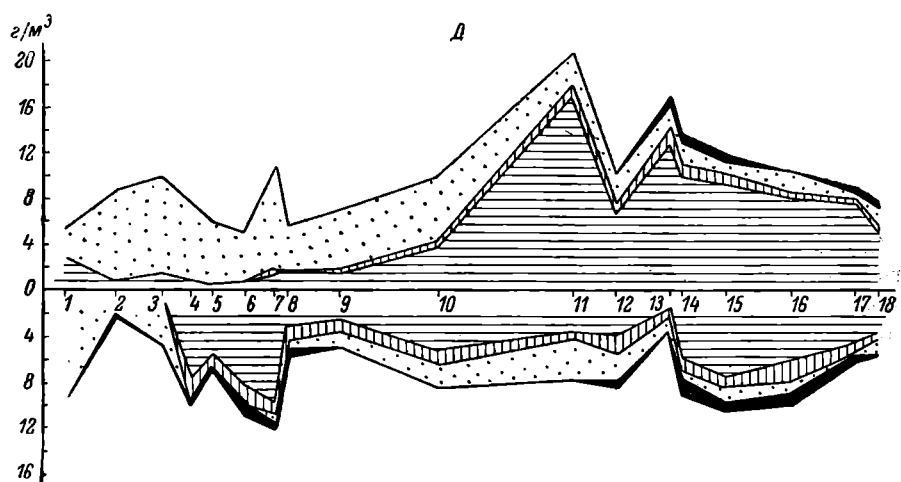
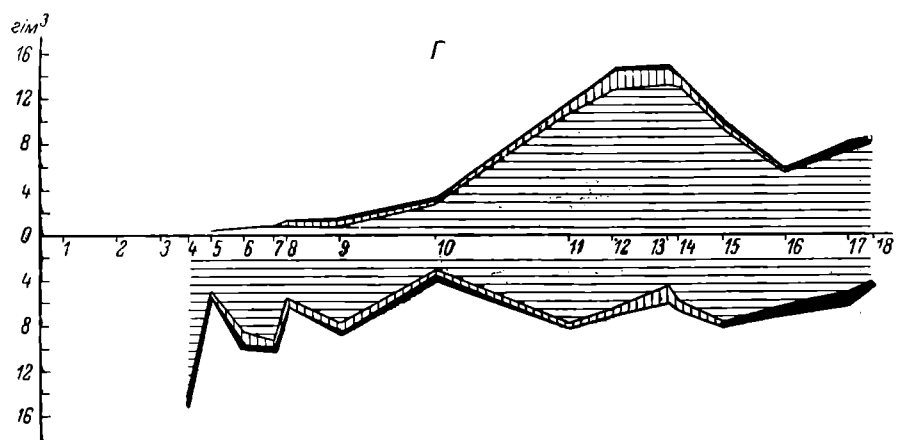


Рис. 3 (продолжение).

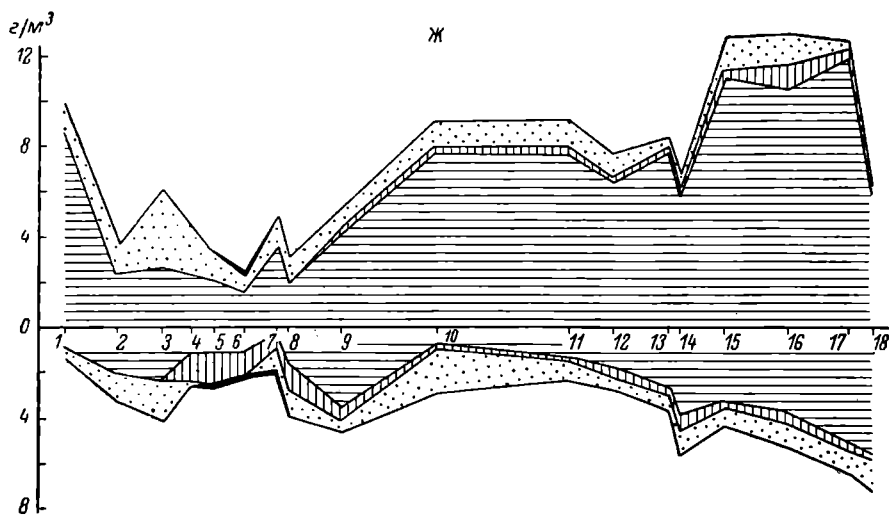


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона в 1969—1972 гг.

А — июнь 1970 г., Б — июнь 1971 г., В — июль 1969 г., Г — июль 1972 г., Д — август 1971 г., Е — сентябрь 1970 г., Ж — сентябрь 1971 г. По оси ординат — биомасса фитопланктона (г/м³): вверху — вдоль левого берега, внизу — вдоль правого; по оси абсцисс — номера станций: 1 — ниже Городца, 2 — ниже Балахны, 3 — ниже Дрязги, 4 — устье р. Оки, 5 — Горький, 6 — Артемовские луга, 7 — Кстово, 8 — Зименки, 9 — Кадничи, 10 — Лысково, 11 — Фокино, 12 — ниже Васильсурска, 13 — выше р. Ветлуги, 14 — ниже р. Ветлуги, 15 — ниже Козьмодемьянска, 16 — выше Чебоксар, 17 — ниже Чебоксар, 18 — Новочебоксарск. а — биомасса диатомовых водорослей, б — зеленых, в — синезеленых, г — прочих групп.

А. Д. Приймаченко [15] отмечает, что в сентябре 1955 г. в Волге до устья Оки синезеленые главным образом были представлены *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, что объясняется влиянием Рыбинского водохранилища на фитопланктон нижележащих участков Волги. Таким образом, уже в 1955 г. произошла перегруппировка доминантов среди синезеленых водорослей, где господство перешло от видов рода *Anabaena* к *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. С созданием в 1956 г. Горьковского и Куйбышевского водохранилищ *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* в группе синезеленых прочно заняли господствующее положение, оттеснив виды рода *Anabaena*, *Microcystis pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenk., *Woronichinia naegelianae*, *Gloeocapsa limnetica*, виды рода *Coelosphaerium* и др. [18].

После образования Горьковского водохранилища растительный планктон Волги от Городца до Горького формируется под влиянием стока этого водохранилища [18, 19]. Биомасса фитопланктона от Городца до устья Оки весной постепенно увеличивалась, а летом, как правило, снижалась. Ниже по течению по мере восстановления речного комплекса организмов отмечалось постепенное увеличение биомассы [19].

По нашим данным, в конце весеннего сезона (июнь 1970 и 1971 гг., рис. 3, А, Б) фитопланктон этого района слагался почти исключительно диатомеями. В 1970 г. развивались главным образом *Melosira italica* f. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *M. islandica*, *Stephanodiscus astreae* (Ehr.) Grun. var. *astreae*, *S. astreae* var. *minutulus* (Kütz.) Grun., *Asterionella formosa*. Остальные виды водорослей были представлены в очень незначительном количестве. Фитопланктон 1971 г. был небогат как по видовому составу, так и по обилию в сравнении с предыдущим годом. Биомасса растительного планктона от Городца к Горькому несколько снижалась (рис. 3, Б). Средняя биомасса фитопланктона за весенний период составляла 2,8 г/м³.

Летом (июль 1969 г., август 1971 г., рис. 3, В, Д) развитие фитопланктона происходило следующим образом. В июле количество его было не-

велико (0.22 г/м^3) и основную часть биомассы составляли диатомовые (*Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *M. granulata*), которым сопутствовали зеленые (*Pediastrum duplex*, *Coelastrum microporum*). В августе фитопланктон был значительно богаче, и доминирующую роль играли синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*), которым сопутствовали диатомовые (*Stephanodiscus subtilis* (v. Goor.) A. Cl., *Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus* sp. sp.). Водоросли остальных систематических отделов встречались крайне редко. Средняя биомасса растительного планктона летом составляла 6.13 г/м^3 .

Осенью развитие фитопланктона происходило по-разному. Так, в сентябре 1970 г. (рис. 3, E) фитопланктон был почти исключительно диатомовым с преобладанием *Stephanodiscus subtilis*, *S. binderanus*, *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*. Синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*) вегетировали весьма слабо, их биомасса не превышала 0.1 г/м^3 . От Городца к Горькому наблюдалась тенденция к увеличению биомассы. В сентябре 1971 г. (рис. 3, Ж) биомасса фитопланктона была много выше, а в планктоне наряду с диатомеями (*Melosira italica*, *Stephanodiscus subtilis*, *S. binderanus*, *S. hantzschii* var. *pusillus* Grun.) доминировали синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*). Биомасса водорослей, как и весной, имела тенденцию к снижению по направлению к Горькому (рис. 3, Ж, ст. 5, 6), особенно вдоль левого берега реки. Средняя биомасса водорослей осенью в исследуемом районе Волги составляла 4.6 г/м^3 .

Таким образом, сравнивая наши данные по фитопланктону Волги с данными предыдущих исследователей, можно отметить определенные различия как в видовом составе водорослей, так и в структуре планктонных фитоценозов и в продуктивности фитопланктона в целом. Во-первых, в планктоне появились новые виды диатомовых (*Stephanodiscus subtilis*, *S. hantzschii* var. *pusillus*, *S. astraea* var. *astraea*, *S. astraea* var. *minutulus*), которые стали играть заметную роль в сложении ценозов. Во-вторых, среди синезеленых произошла резкая смена доминирующих форм. Если раньше преобладали представители рода *Anabaena* (как по количеству видов, так и по биомассе), а также *Microcystis pulvereae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Woronichinia naegelianae*, то теперь эти компоненты планктона или совсем не встречались, или вегетировали весьма слабо, в то время как *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* из сопутствующих видов превратились в доминирующие.

2. Устьевой участок р. Оки

При изучении р. Оки Р. М. Павлинова [14] в планктоне нашла за небольшим исключением почти те же виды водорослей, что и в Волге. Главенствующую роль в Оке играли виды р. *Melosira*, к которым осенью присоединился *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Протококковые водоросли также составляли значительную часть планктона (главным образом виды рода *Pediastrum*). Автором установлено, что количественное развитие водорослей в Оке за летний период 1926 г. превышало количество водорослей в Волге выше впадения Оки.

Некоторые сведения о характере растительного планктона приустьевого участка Оки содержатся в работах К. И. Мейера [12], Н. П. Мокеевой [13] и В. И. Есыревой [8]. По данным этих исследователей, характерной чертой фитопланктона реки являлось преобладание видов зеленых водорослей за счет разнообразия протококковых. Значительно уступали им по количеству видов диатомовые и синезеленые. Водоросли из других отделов не достигали заметного обилия.

Наши исследования также подтвердили большое видовое разнообразие протококковых водорослей, но по биомассе доминировали диатомовые, главным образом виды р. *Stephanodiscus*: *S. astraea* var. *astraea* et var.

minutulus, *S. hantzschii* var. *hantzschii* et var. *pusillus*, которым сопутствовали виды родов *Cyclotella* (*C. meneghiniana* Kütz., *C. kuetzingiana* Thw.) и *Melosira* (*M. italica*, *M. granulata*, *M. distans*). Из протококковых заметную роль в сложении биомассы играли различные виды р. *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, *Micractinium*, *Oocystis* и др. Количественное развитие водорослей существенно различалось по сезонам. Так, максимальная биомасса фитопланктона (59.3 г/м^3) отмечена в июне 1970 г., причем на долю диатомей приходилось более 95% биомассы (рис. 3, А). Летом количество водорослей несколько снижалось, но оставалось на довольно высоком уровне: в июле 1969 г. — 8.2, в июле 1972 г. — 14.8, а августе 1971 г. — 10.0 г/м^3 (рис. 3, В—Д). К осени фитопланктон становится беднее как в качественном, так и в количественном отношении (рис. 3, Е, Ж).

При сравнении наших данных по видовому составу устьевого участка Оки с данными Р. М. Павлиновой [14] обнаруживаются существенные различия. Главным образом они выразились в переходе господствующей роли от видов рода *Melosira* (*M. italica*, *M. granulata*), *Fragilaria* (*F. crotonensis*, *F. capucina*) и *Asterionella* (*A. formosa*, *A. gracillima*) к видам рода *Stephanodiscus*. Помимо этого, резко возросла биомасса водорослей. Так, если максимальная биомасса в 1926—1927 гг. не превышала 2.54 г/м^3 , то в 1969—1972 гг. она достигала 59 г/м^3 . Комплекс протококковых водорослей в основном сохранился прежним. По-прежнему заметную роль в сложении биомассы играли виды родов *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Actinastrum*, *Crucigenia*, *Tetrastrum* и др.

3. Волга от г. Горького до устья Суры

Р. М. Павлиновой [14] было впервые отмечено, что планктон Волги ниже впадения Оки резко различен по левому и правому берегам. Вдоль левого берега полностью сохраняется планктон Волги, а по правому — Оки. Автор отмечает, что Ока обогащает воды Волги протококковыми водорослями, но в окском потоке ниже Н. Новгорода не развиваются такие виды, как *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr. и *Diatoma elongatum* var. *tenue* (Ag.) V. Н., обычные для планктона Волги. В то же время характерный планктер Оки — *Stephanodiscus hantzschii* — почти не развивается в волжском потоке по левому берегу.

Р. М. Павлинова по результатам исследований 1926 г. приходит к выводу, что полного смешения водных масс Оки и Волги не происходит даже в районе Васильурска. Основываясь на данных исследований 1927 г., автор по характеру планктона делит р. Волгу на участке Н. Новгород—Васильсурск на 3 подучастка. Первый подучасток — Волга по правому берегу от устья Оки до с. Исады, где отмечается полное преобладание видов окского планктона. Для этого подучастка характерны *Melosira italica* и *M. granulata* и очень небольшое количество *Asterionella gracillima*, которая в изобилии встречается по левому берегу. К с. Исады различия планктона правого и левого берегов сглаживаются. Второй подучасток — Волга по левому берегу от устья Оки до с. Исады. Характеризуется большой продукцией *Melosira italica*, *Asterionella gracillima*, *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides*, *Fragilaria crotonensis* и *Binuclearia lauterbornii*. Третий подучасток — р. Волга от с. Исады до устья р. Ветлуги, где планктон у правого и левого берегов более или менее однороден.

Рассматривая характер распределения биомассы фитопланктона в июле 1926 и августе 1926 и 1927 гг., можно отметить значительное преобладание диатомовых в сложении биомассы. Распределение водорослей по течению реки в июле 1926 г. было довольно равномерным. Только по правому берегу у с. Собчино (рис. 2, А, ст. 11) наблюдалось максимальное развитие водорослей, что, по-видимому, связано с влиянием Оки. Средняя биомасса этого участка реки составляла 0.78 г/м^3 . В августе 1926 г. ха-

рактер распределения фитопланктона почти не изменился (рис. 2, Б). Средняя биомасса на данном участке Волги равнялась 0.76 г/м^3 и была почти такой же, как и в июле. В августе 1927 г., так же как и в 1926 г., доминировали диатомеи. Им сопутствовали зеленые и эвгленовые водоросли. Биомасса фитопланктона от устья Оки до Васильурска имела тенденцию к увеличению (рис. 2, Б, ст. 15): по правому берегу — с 1.2 у Н. Новгорода до 3.2 г/м^3 у Васильурска и по левому берегу — соответственно с 1.1 до 2.1 г/м^3 с максимумом у Васильурска. Средняя биомасса в августе 1927 г. составляла 1.82 г/м^3 .

А. Д. Приймаченко [15, 19] подтвердила неоднородность волжского планктона по берегам, отметив, что после впадения Оки заметно снижается роль синезеленых, в то время как роль диатомовых и протококковых возрастает. Весной и осенью неоднородность растительного планктона по берегам прослеживается на значительно больших расстояниях, чем летом. Такие же закономерности отметила и В. И. Есырева [8].

Наши исследования показали, что в весенний период на всем участке как вдоль левого, так и вдоль правого берега доминировали диатомовые водоросли (рис. 3, А, Б). В июне 1970 г. преобладали следующие виды: *Stephanodiscus astraea*, *Melosira italica* f. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus*, *Cyclotella kuetzingiana*, *Melosira islandica*, *M. ambigua* (Grun.) O. Müll., *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*. Им сопутствовали зеленые водоросли (*Dictyosphaerium pulchellum* var. *ovatum* Korsch., *Coelastrum sphaericum* Naeg., *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus* (Lagerh.) Chod.) и пиррофитовые (виды р. *Cryptomonas*). Существенно отметить большое развитие *Stephanodiscus astraea* и протококковых водорослей вдоль правого берега и *Melosira italica* — вдоль левого. Биомасса водорослей у левого берега колебалась от 28.6 у Артемовских лугов (рис. 3, А, ст. 6) до 54.3 г/м^3 у Васильурска (ст. 12), а у правого соответственно с 48.5 до 22.3 г/м^3 . Максимальное развитие фитопланктона наблюдалось вдоль левого берега у Васильурска, а вдоль правого у Лыскова — 47 г/м^3 (рис. 3, А, ст. 10).

В июне 1971 г. также доминировали диатомеи *Melosira islandica*, *M. italica*, *Asterionella formosa* и виды рода *Stephanodiscus*, наряду с которыми развивались зеленые водоросли (*Dictyosphaerium pulchellum* var. *ovatum*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Coelastrum microporum*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus* var. *biseriatus* Reinh. и др.), причем зеленые водоросли в большем количестве развивались у правого берега, чем у левого, и только в районе Лыскова (рис. 3, Б, ст. 10) эта разница несколько сглаживалась. Характер распределения общей биомассы фитопланктона сохранялся почти таким же, что и в июне 1970 г., т. е. по левому берегу она увеличивалась с максимумом у Фокина (17.7 г/м^3), а по правому несколько снижалась, давая 2 пика развития: один у Артемовских лугов (14.1 г/м^3), а другой — у Лыскова (12 г/м^3). Средняя биомасса планктона за весенний период достигала 16.5 г/м^3 .

Летом (июль 1969 г.) на этом участке Волги также главенствовали диатомеи (*Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *S. astraea* var. *minutulus*, *Cyclotella meneghiniana*), которым сопутствовали зеленые водоросли (*Coelastrum microporum*, *C. sphaericum*, *Pediastrum duplex*, *Oocystis borgei* Snow.). Биомасса фитопланктона вдоль правого берега была больше, чем вдоль левого, и колебалась от 9.2 у Артемовских лугов до 5.7 г/м^3 у Васильурска. У левого берега биомасса с 0.3 у Артемовских лугов увеличивалась к Васильурску до 4.6 г/м^3 (рис. 3, Б). В июле 1972 г. основную часть биомассы составляли те же виды рода *Stephanodiscus*, но сопутствовали им *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, виды р. *Scenedesmus* и пиррофитовые (*Peridinium* sp.). По левому берегу биомасса растительного планктона увеличивалась с 0.6 у Горького до 14.5 г/м^3 у Васильурска, у правого берега биомасса соответственно изменялась с 5.7 до 7.3 г/м^3 , с максимумом у Кстова (10.5 г/м^3) (рис. 3, Г). В августе к комплексу доминирующих видов ди-

атомовых водорослей прибавились синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, которые преимущественно развивались у левого берега, и только в районе Фокина их количество у правого и левого берегов сравнивалось (рис. 3, Д). Максимальная биомасса планктона и в августе также отмечалась у левого берега в районе Фокина (21.2 г/м³). Средняя биомасса за летний период составляла 6.4 г/м³.

Осенний фитопланктон весьма разнообразен. Преобладали диатомей, наряду с которыми развивались синезеленые и зеленые водоросли. Вдоль левого берега Волги развивались *Stephanodiscus binderanus*, *S. subtilis*, *Melosira italica*, *M. islandica*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, а вдоль правого доминировали виды рода *Stephanodiscus* и *Melosira italica*, которым сопутствовали синезеленые и протококковые, причем биомасса растительного планктона у левого берега была больше, чем у правого (рис. 3, Ж), и колебалась от 3.5 у Горького до 9.2 г/м³ у Фокина. У правого берега биомасса составляла соответственно 1.9 и 2.4 г/м³ с максимумом у Кадниц (4.8 г/м³).

В сентябре 1970 г. синезеленые почти не развивались и главенствующая роль принадлежала диатомеям (*Stephanodiscus astraea*, *S. subtilis*, *S. binderanus*, *Melosira islandica*, *M. italica* и *M. granulata*), которым в правобережье сопутствовали в небольшом количестве зеленые водоросли (*Scenedesmus acuminatus*, *S. acuminatus* var. *biseriatus*, *S. quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *Dictyosphaerium pulchellum* и др.). Осенью, как и весной, характерно большее количественное развитие *Stephanodiscus astraea* вдоль правого берега, что объясняется, вероятно, влиянием Оки. Распределение биомассы осенью почти полностью повторяет характер весеннего ее распределения. Особенно устойчиво эта закономерность проявляется по левому берегу. Средняя биомасса водорослей осенью достигала 4.0 г/м³.

Таким образом, несмотря на значительные изменения, происшедшие как в составе, так и в количественных соотношениях различных групп фитопланктона, характер его распределения по течению реки в основном не изменился, и районирование этого участка, предложенное Р. М. Павлиновой [14], в принципе сохраняется и после заполнения Горьковского водохранилища.

4. Волга от устья Суры до Чебоксар

Литературные данные о фитопланктоне этого участка Волги крайне скудны. А. Д. Приймаченко [17] при характеристике изменений волжского фитопланктона, происшедших после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин, отмечает, что наибольшие показатели биомассы наблюдались на участке устье Оки—Казань, который характеризовался резким преобладанием в составе планктона диатомовых водорослей, значительной ролью протококковых и относительно равномерным вертикальным распределением биомассы фитопланктона.

По данным А. Д. Приймаченко [19] и А. А. Зенина [10], реки Сура и Ветлуга обогащают волжские воды биогенами. Сура вносит фосфор и железо, а Ветлуга — железо и кремний, что усиливает развитие растительного планктона ниже впадения этих рек. В зоне смешения вод Волги с водами притоков также происходит заметное увеличение биомассы фитопланктона. По мере удаления от притоков биомасса уменьшается. В целом по всему участку Волги от Городца до Чебоксар сохраняется общая тенденция к увеличению биомассы водорослей, что, однако, в последние годы наблюдается далеко не всегда.

Весной (июнь 1970 г.), по нашим данным, в составе растительного планктона реки доминировали те же формы, что и на вышележащих участках, т. е. преимущественно диатомовые водоросли: *Stephanodiscus astraea* var. *astraea* et var. *minutulus*, *Melosira italica* f. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *M. ambigua*, *Stephanodiscus subtilis*, *Cyclotella kuetzingiana*, *Asterionella formosa*. Остальные группы фитопланктона развивались слабо.

Вдоль левого берега (рис. 3, А) биомасса уменьшалась с 53.3 в районе Васильурска до 27.6 г/м³ в районе Чебоксар, а вдоль правого ее колебания были невелики (22.3—27.6 г/м³). В июне 1971 г. также сохранялся комплекс доминирующих видов, свойственных выпележащему участку, но кроме них, в заметном количестве, особенно у Чебоксар, встречались *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *Fragilaria crotonensis*, *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. и виды рода *Cyclotella*. Биомасса водорослей у левого берега от Васильурска (11.8 г/м³) снижалась до 5.4, затем ниже Чебоксар снова увеличивалась до 10.9 г/м³ (рис. 3, Б). Вдоль правого берега биомасса колебалась от 8.4 (Васильурск) до 10.3 г/м³ (Новочебоксарск) с максимумом выше Чебоксар (13 г/м³). Средняя биомасса водорослей за весенний период на этом участке Волги составляла 15.9 г/м³.

В начале летнего периода доминирующий комплекс фитопланктона состоял из следующих видов: *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *S. astraea*, *S. hantzschii* var. *hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana*, *Melosira italica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus binderanus*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Oocystis borgei*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Coelastrum microporum*, *Scenedesmus quadricauda*. Биомасса водорослей в июле 1972 г. была выше, чем в июле 1969 г. (рис. 3 В, Г). Вдоль левого берега колебания биомассы составляли от 14.5 у Васильурска до 8.6 г/м³ у Новочебоксарска с максимумом выше устья Ветлуги (14.8 г/м³) (рис. 3, Г, ст. 13). У правого берега водоросли развивались в меньшем количестве: 7.3 г/м³ у Васильурска и 4.5 г/м³ у Новочебоксарска (рис. 3, Г, ст. 18).

В августе фитопланктон обогащается синезелеными, однако их количество и удельный вес в сложении биомассы много меньше, чем на выпележащих участках Волги. Количественное развитие этой группы водорослей вдоль берегов было довольно равномерным и заметной разницы, такой как на участке от Горького до устья Суры, не наблюдалось. Общая биомасса фитопланктона от Васильурска к Новочебоксарску уменьшалась по левому берегу с 10.3 до 8.1, а по правому с 8.6 до 5.6 г/м³ (рис. 3, Д). Средняя биомасса планктона за летний период в этом районе Волги равнялась 8.3 г/м³.

В начале осени в составе растительного планктона главную роль продолжали играть диатомовые, наряду с которыми развивались синезеленые и протококковые. Из диатомовых основную часть биомассы слагали *Stephanodiscus binderanus*, *S. subtilis*, *S. hantzschii* var. *pusillus* и *Melosira italica*, из синезеленых продолжали вегетацию *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Зеленые водоросли были представлены в основном теми же видами, что и на выпележащем участке Волги. Биомасса растительного планктона вдоль левого берега была почти всегда выше, чем вдоль правого (рис. 3, Е, Ж). Средняя биомасса фитопланктона осенью на этом участке достигала 9.2 г/м³.

Таким образом, за весь период наших наблюдений в распределении биомассы водорослей вниз по течению реки от плотины Горьковской ГЭС к Новочебоксарску проявлялась ярко выраженная тенденция к увеличению ее значений. Выделенные нами 4 участка р. Волги в районе исследования характеризовались следующими основными особенностями.

1. Городец—Горький. Находится под влиянием стока Горьковского водохранилища. Видовой состав и количественное развитие фитопланктона довольно близки к таковым Горьковского водохранилища. Средняя биомасса водорослей этого участка за исследованный период 1969—1972 гг. составляла 4.6 г/м³.

2. Устье Оки. Характеризуется массовым развитием в планктоне видов рода *Stephanodiscus*, большим видовым разнообразием и количественным развитием зеленых водорослей из протококковых. Средняя биомасса в устье Оки за исследованный период составляла 16.7 г/м³.

3. Горький—устье Суры. Подвержен значительному влиянию Оки, которое проявляется особенно сильно по правому берегу. Вниз по течению

реки различие правого и левого берегов постепенно сглаживается. Средняя биомасса растительного планктона за период наблюдений составляла 8.8 г/м³.

4. Устье Суры—Чебоксары. В этом районе Волги фитопланктон сравнительно однороден по берегам; кроме того, на этом участке реки проявляется влияние других крупных притоков Волги (рек Суры и Ветлуги). Средняя биомасса фитопланктона достигала 10.9 г/м³.

5. Прогноз альгологического режима Чебоксарского водохранилища

Основное назначение строящегося Чебоксарского водохранилища — транспортное. Его длина при НПУ, по данным О. П. Антиповой [1], составит 345 км, площадь 2240 км², объем 13.85 км³. Максимальные предплотинные глубины будут достигать 18 м, а средняя для водохранилища глубина — 6.2 м. Регулирование стока сезонное с максимальной сработкой в предполоводный период, коэффициент водообмена — 8.

С созданием водохранилища своеобразие установленных нами для реки участков сохранится. Меньше всего зарегулирование стока скажется на речном участке (Городец—устье Оки), который будет по-прежнему находиться под влиянием сбросных вод Горьковской ГЭС. Подпор, создаваемый Чебоксарской плотиной, будет выклиниваться в районе Балахны. В настоящее время трансформация водных масс Горьковского водохранилища в зависимости от сезона происходит лишь в районе городов Васильсурск и Чебоксары [2]. В условиях водохранилища трансформация будет происходить быстрее, и уже ниже Горького фитопланктон обретет черты лимнофильности. Весь же участок Волги от Городца до устья Оки будет носить речной характер, однако видовой состав его фитопланктона во многом будет определяться Горьковским водохранилищем. Весной здесь будут преобладать диатомовые (*Melosira islandica*, *M. italica*, *Stephanodiscus astraea*, *S. binderanus*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa* и др.), летом будут господствовать синезеленые (главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*), которые при летних «цветениях» Горьковского водохранилища вместе с его водами будут поступать в речную часть Чебоксарского. Осенью руководящая роль в планктоне вновь перейдет к диатомеям. Существенных «цветений» воды синезелеными водорослями на этом участке не ожидается, и в годовом балансе на первом месте будут стоять диатомовые. В сезонном аспекте их развитие будет носить двухвершинный характер с максимумом весной и небольшим пиком осенью, однако летнее развитие синезеленых водорослей, возможно, окажется мощнее. Биомасса в среднем по участку за вегетационный период составит 3—6 г/м³.

Фитопланктон устьевого участка Оки после создания водохранилища претерпит большие изменения. Во-первых, Ока несет воды, загрязненные Горьковским, Дзержинским и выше расположенными промузлами, с повышенным содержанием биогенных элементов [8, 9], и, во-вторых, вскрывается она раньше Волги, половодье проходит быстрее, и летние температуры ее воды оказываются на 3—5° выше волжской. Все это плюс резкое сокращение скорости течения приведет к мощной вспышке развития синезеленых водорослей (*Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* et f. *sphaerodyctioides* и видов рода *Anabaena*). В летнем планктоне также существенную роль будут играть зеленые (виды родов *Pediastrum*, *Dityosphaerium*, *Crucigenia*, *Coelastrum*) и диатомовые водоросли, из которых наибольшее опасение вызывают быстро распространяющиеся по водоемам волжского каскада *Stephanodiscus subtilis* и *S. tenuis* subsp. *radiolaria* Skabitsch. Осенью и весной будут преобладать диатомовые водоросли, причем осенний пик биомассы будет превосходить весенний. Основное развитие в планктоне получают бета-мезосапробные (*Stephanodiscus astraea* et formae, *Melosira italica* et formae) и альфа-мезосапробные (*Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *Cyclotella*

meneghiniana) организмы. Биомасса фитопланктона в среднем за вегетационный период будет лежать в пределах 30—60 г/м³, а в периоды летних «цветений» достигнет 100 и более г/м³.

На участке от Горького до устья Суры создадутся самые благоприятные условия для массового развития синезеленых водорослей, чему будет способствовать, по мнению ряда авторов [18, 20, 21], замедление или отсутствие течения и как следствие этого аккумуляция биогенных элементов, увеличение степени восстановленности среды, высокая температура, снижение насыщенности придонных слоев воды кислородом, наличие глубин, не превышающих 10—15 м. С замедлением скоростей течения увеличится загрязненность всего района около Горького и Бора и усилится влияние Оки, так как ее воды будут смешиваться с волжскими много выше, чем прослеживается теперь, примерно в районе Кстово—Кадницы. Планктон участка обретет черты, присущие Волге и Оке, а его биомасса будет соизмерима с окской. На обширных мелководьях этого участка можно ожидать локальных пятен «цветения» с биомассой до нескольких кг/м³.

В предплотинном озерном плесе водохранилища (устье Суры—Чебоксары) произойдет наиболее существенная перестройка планктонного сообщества. Фитопланктон в период экологической сукцессии пройдет несколько стадий формирования, в процессе которых речной комплекс сменится на озерный. В первые 2 года торфяно-болотные почвы левобережья повысят содержание гуминовых веществ, которые свяжут биогенные элементы в комплексы, малодоступные фитопланктону [4]. Увеличится цветность и мутность, что также отрицательно скажется на развитии водорослей, как это уже наблюдалось в Горьковском водохранилище [16].

Интенсивные процессы распада органического вещества, выщелачивание затопленных почв, резкое увеличение содержания марганца и сероводорода создадут в первые 2 года альфа-мезосапробные условия, которые неблагоприятно скажутся на развитии диатомовых и синезеленых водорослей. Поэтому продуктивность участка может оказаться много ниже, чем на вышележащих участках. Основное развитие в планктоне первых лет существования водохранилища получат представители эвгленовых (*Trachelomonas*, *Euglena*), пирофитовых (*Cryptomonas*, *Chroomonas*, *Gleadowinium*) и золотистых (*Dinobryon divergens* Imhof, *Synura petersenii* Korsch., *Mallomonas caudata* Iwan., *M. tonsurata* var. *alpina* (Pasch. et Ruttn.) Krieg.). На мелководьях следует ожидать мощную вспышку развития нитчаток (*Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia*, *Cladophora*, *Hydrodictyon*).

В последующие годы с заилением ложа продуктивность предплотинного плеса существенно увеличится. Весенний пик развития диатомовых будет много выше осеннего, но меньше летнего, обусловленного вегетацией синезеленых. Руководящими видами диатомового планктона в первые годы будут *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus*, *S. subtilis*, *Melosira granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Hust., *Synedra acus* Kütz., *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum* и, возможно, *Melosira ambigua*. Затем первенство перейдет к *Melosira italica* var. *italica*, *M. granulata*, *M. islandica*, *Stephanodiscus binderanus*. Обильны будут *Nitzschia holsatica* Hust., *N. acicularis* W. Sm., *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Fragilaria crotonensis*, *F. capricornis*. В большом количестве, особенно на 2-й и 3-й год, в планктоне будут встречаться бентосные виды диатомей, чему будет способствовать постоянный уровень водохранилища. Среди синезеленых преимущественное развитие получит *Aphanizomenon flos-aquae* в первые годы в сопровождении видов *Anabaena*, а затем в сопровождении *Microcystis aeruginosa* и *Coelosphaerium dubium*.

Средняя за сезон биомасса фитопланктона на второй-третий год в предплотинном плесе достигнет уровня 50 г/м³, а в периоды максимумов развития синезеленых будет превосходить 150 г/м³. На мелководьях в местах ветрового сгона она может подняться до нескольких килограммов на кубический метр, что приведет к летним заморам.

Подпертые участки рек (особенно Сура и Ветлуга) в зоне смешения их вод с водами коренной Волги, по всей вероятности, будут «цвести» уже в первый год.

При проектируемом коэффициенте водообмена (8) формирование водохранилища закончится на 7—8-м году. Мощные «цветения» воды прекратятся, но в летнем планктоне по-прежнему будут преобладать синезеленые водоросли.

Для уменьшения размеров и интенсивности «цветения» воды прежде всего необходимо довести водообмен до 12. Особенно важно, чтобы полный объем водохранилища в летний период сменялся не менее одного раза в 1.5 месяца. Также необходимо максимально снизить площадь мелководий путем обваловывания. Эти мероприятия и предотвращение сброса неочищенных сточных вод позволят сообществу быстрее стабилизироваться и перейти в климаксную стадию развития. Формирование фитопланктона в этих условиях закончится уже к 5—6-му году. В планктоне даже предплотинного плеса в летний период будут преобладать диатомовые или же их биомасса будет соизмерима с биомассой синезеленых. Биомасса фитопланктона в целом хотя и будет выше, чем в Горьковском водохранилище, но не превысит 60 г/м³.

Литература

1. Антипова О. П. Основные сведения о существующих, строящихся и проектируемых водохранилищах СССР. — Изв. ГосНИОРХ, 1961, 50, с. 261—269.
2. Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л., 1969.
3. Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1956, 2, с. 5—23.
4. Гусева К. А. Мутность и цветность Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 64—76.
5. Есырева В. И. Заметки о двух видах рода *Melosira* из зимнего фитопланктона р. Волги около Н. Новгорода. — Изв. Ботан. сада АН СССР, 1932, 30, 5—6, с. 653—658.
6. Есырева В. И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького. — Учен. зап. Горьк. гос. ун-та, 1935, 4, с. 83—119.
7. Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. — Учен. зап. МГУ, 1945, 82, с. 10—90.
8. Есырева В. И. Фитопланктон р. Оки. — В кн.: Волга-I. Первая конфер. по изуч. водоемов басс. Волги (тез. докл.). Тольятти. 1968, с. 85—86.
9. Есырева В. И., Тухсанова Н. Г., Хренова Т. Н., Шахматова Р. А. Гидробиологические исследования на трассе строительства Чебоксарской ГЭС. — Учен. зап. Горьк. гос. ун-та, 1968, 90, с. 76—79.
10. Зенин А. А. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Л., 1965.
11. Киселев И. А. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, 8, 3, с. 565—584.
12. Мейер К. И. Введение во флору р. Оки и ее долины. I. Река Ока. — Работы Окской биол. ст., Муром, 1926, 4, с. 4—37.
13. Мокаяева Н. П. Альгофлора р. Оки. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1964, 32, с. 92—105.
14. Павлинова Р. М. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926 и 1927 гг. — Тр. Ин-та сооруж. Центр. комит. водохр., 1930, 7, 2, с. 3—165.
15. Приймаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда в период образования водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 2 (5), с. 52—65.
16. Приймаченко А. Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957). — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, 4 (7), с. 3—19.
17. Приймаченко А. Д. Изменения в фитопланктоне Волги в связи с сооружением Горьковской и Куйбышевской плотин. — Тр. зон. совещ. по типологии и биол. обосн. рыбохоз. использ. внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев, 1962, с. 187—190.
18. Приймаченко А. Д. Синезеленые водоросли планктона Волги до и после зарегулирования стока. — В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л., 1965, с. 34—39.

19. Приймаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 3—35.
20. Топачевский А. В., Брагинский Л. П., Сиренко Л. А. Мас-совое развитие синезеленых водорослей как производное экологической системы водохранилища. — Гидробиол. журн., 1969, 5, 6, с. 5—18.
21. Цееб Я. Я. и Приймаченко А. Д. «Цветение» воды в водохранилищах. (Анализ «цветения» воды в Киевском водохранилище). — Тр. координационных совещ. по гидротехнике. 1969, 53, с. 126—139.
22. Япнов В. А. Инструкция по сбору и обработке планктона. ВНИРО, М., 1934.

И. М. Б а л о н о в

СЕЗОННАЯ И ГОДОВАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА МОЛОЖСКОГО И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ГЛАВНОГО ПЛЕСОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1968—1972 гг.

Рыбинское водохранилище является самым крупным водоемом в бассейне Верхней Волги. Благодаря чистой воде и меньшему по сравнению с Ивановским и Угличским водохранилищами развитию в нем фитопланктона оно начинает привлекать к себе внимание водохозяйственных организаций. Поэтому детальные гидробиологические и прежде всего альгологические наблюдения за его режимом и регистрация увеличения евтрофирования под влиянием антропогенного фактора приобретают особую актуальность.

Несмотря на то что Рыбинское водохранилище существует уже более 30 лет, литературные данные о его планктоне довольно скудны. Особенно плохо изучен в этом отношении Моложский плес.

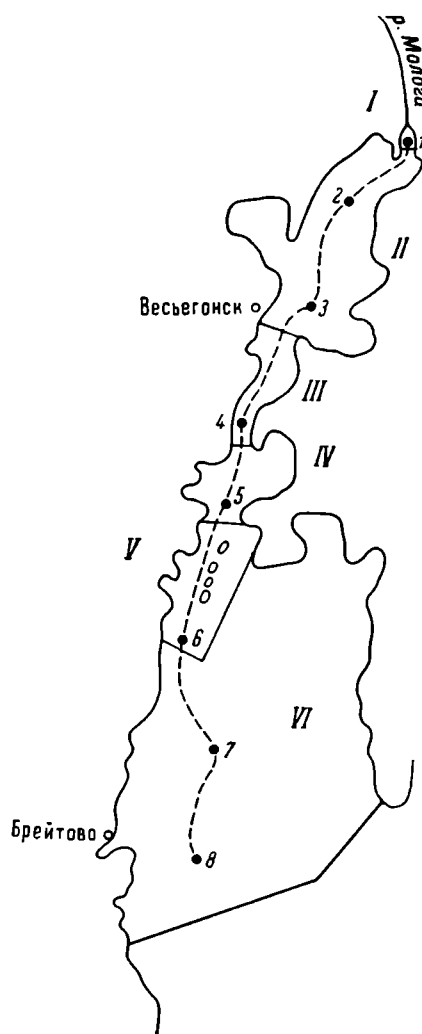
Сбор материала в Моложском плесе и сопредельной ему акватории Главного плеса Рыбинского водохранилища проводился нами в период открытой воды (с мая по ноябрь) на 8 станциях, расположенных по затопленному руслу р. Мологи (рис. 1). Всего с 1968 по 1972 г. было проведено 34 экспедиционных рейсов. В 1968 г. и 1969 гг. было сделано по 6 рейсов, в 1970 г. — 2, в 1971 — 11 и в 1972 г. — 9 рейсов. На 8-й ст., расположенной в центральной части Главного плеса, пробы отбирались несколько чаще (53 рейса). Усредненные (интегрированные по глубине) пробы фитопланктона отбирались метровым батометром конструкции А. В. Францева [7].

Для более полного улавливания мелких и редко встречающихся клеток водорослей 0.5—1 л воды отфильтровывали последовательно через мембранные фильтры № 6 и 5. В качестве консервирующей жидкости применялся уксуснокислый йодно-формалиновый фиксатор, разработанный Г. В. Кузьминым [11]. Подсчет клеток проводили в камере Горяева. В каждой пробе измеряли размеры всех встреченных водорослей. Определение объемов клеток, имеющих форму шара, эллипсоида, двух конусов и цилиндра, было проведено по таблицам, составленным Г. В. Кузьминым [11]. Биомассу фитопланктона определяли суммированием объемов и весов отдельных клеток, принимая вес фитопланктонных организмов равным удельному весу воды [8, 17].

Анализ сезонной периодичности развития фитопланктона и его распределение по акватории проводили по средневзвешенной арифметической за вегетационный период биомассе, а запас биомассы подсчитывали на различных станциях и в целом по исследованной акватории — по биомассе под 1 м² поверхности.

Из существующих в настоящее время схем районирования Рыбинского водохранилища наиболее обоснованной мы считаем схему, предложенную

М. А. Фортуновым [14, 15, 16] (рис. 1), который на основании данных морфометрии, гидрологии и физико-химических показателей делит водохранилище на несколько плесов, подробно разделяя каждый из них на участки. Так, Моложский район подразделяется на русловый участок выше с. Харламовского (у нас — ст. 1) и собственно Моложский плес, в котором выделяется Весьегонское расширение (ст. 2 и 3), пролив у с. Малиновки (ст. 4) и расширение у Борка-заповедного (ст. 5). Ниже лежит западная часть Главного плеса (ст. 6, 7 и 8), в ней выделяется русловый участок



у Первомайских островов (ст. 6). Таким образом, нашими исследованиями были охвачены основные участки Рыбинского водохранилища, лежащие по затопленному руслу р. Мологи, общей площадью 754.1 км², что составляет 16.57% всей площади Рыбинского водохранилища при НПУ, и объемом 3.293 км³ (соответственно — 13.01%) [1].

Фитопланктону р. Мологи и ее притоков до образования Рыбинского водохранилища посвящены работы Н. В. Воронкова с соавторами [4] и Б. С. Грезе [5]. Авторы на основании анализа сетяных проб обнаружили 12 видов водорослей, из которых в реке в июле и августе преобладали виды *Melosira* и *Pandorina morum* (Müll.) Borg, а в заводях и заливах наблюдалось массовое развитие видов *Dinobryon*. В целом ими отмечалось, что планктон Мологи несет ясно выраженные черты влияния зарослей и заболоченных районов [4].

В первые годы после образования Рыбинского водохранилища фитопланктон этого участка не изучался; исследования возобновились лишь в 1946 г. По данным Е. И. Киселевой [9] и Е. Н. Преображенской [12], фитопланк-

Рис. 1. Схема расположения станций и районирования исследованной акватории [2].

1—8 — номера станций. I — Моложский русловый участок; II — Весьегонское расширение, III — пролив у с. Малиновки; IV — расширение у Борка-заповедного; V — русловый участок западной части Главного плеса у Первомайских островов; VI — открытый участок западной части Главного плеса.

тон Моложского участка водохранилища изменился в сторону увеличения численности синезеленых водорослей, из которых в летнем планктоне массовыми были *Anabaena scheremetievi* Elenk., *Aphanizomenon flos-aqua* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz. В то же время *Pandorina morum*, отмеченная Грезе как часто встречающаяся, почти выпала из планктона. По данным К. А. Гусевой [6], исследовавшей планктон открытой части этого участка в 1953—1954 гг., и А. Д. Приймаченко [13], изучавшей водоросли прибрежной части в 1953—1955 гг., изменения в соотношении массовых видов и в общей продуктивности участка не произошло. Таким образом, можно сказать, что уже к 1946 г., т. е. к пятому году существования Рыбинского водохранилища, фитопланктон Моложского плеса сформировался.

По данным цитируемых авторов, в фитопланктоне Моложского и сопредельной ему акватории Главного плесов найдено 108 видов водорослей. По нашим данным, основанным на обработке проб, собранных в 1968—1972 гг., обнаружено 473 вида, разнообразности и формы. На первом месте по числу видов стоят зеленые — 169, на втором диатомовые — 136, затем следуют синезеленые — 66, золотистые — 54, пиррофитовые — 23, эвгленовые — 19 и желтозеленые — 6. Обращает на себя внимание большее в сравнении с другими участками Рыбинского водохранилища количество десмидиевых (25 видов), что говорит о значительном влиянии болотных вод.

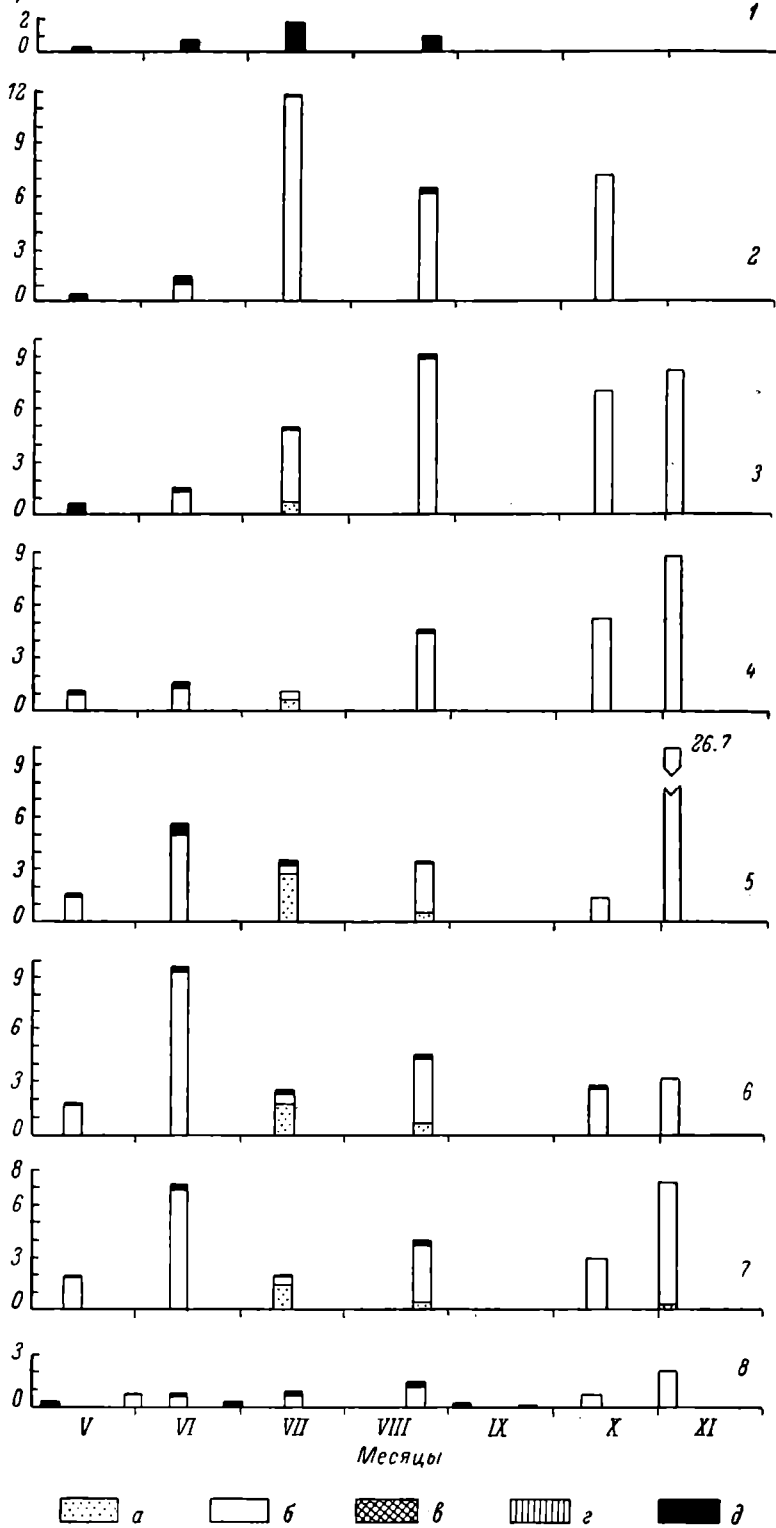
Сопоставление наших данных с литературными показало, что на современном этапе существования Рыбинского водохранилища потамофильный комплекс видов, свойственный незарегулированной реке и характеризующийся преимущественным развитием в планктоне диатомовых и зеленых водорослей, сохранился в р. Мологе лишь на ст. 1, которая в 1968 г. характеризовалась высокой прозрачностью воды (1.7—2.0 м), благоприятными для развития водорослей значениями pH (7.1—8.0) и относительно высокими летними температурами воды (19.8°). Однако развитие водорослей было незначительным. Даже в период летнего максимума биомасса не превышала 2 г/м³ (рис. 2, А). Фитопланктон р. Мологи был представлен типично речными формами и характеризовался полидоминантностью сообщества. Основную роль в течение всего вегетационного периода играли диатомовые и зеленые водоросли.

Мелководное Восьегонское расширение (рис. 1, ст. 2, 3) было значительно богаче. В фитопланктоне преобладали диатомовые водоросли с двумя пиками развития (рис. 2, А). Причем, летнее «цветение» воды (12 г/м³) в этот год несколько превысило осеннее (8 г/м³). Синезеленые водоросли были малочисленными (0.9 г/м³). По-видимому, их развитие лимитировали низкие (16.7—18.5°) летние температуры воды.

Пролив у Малиновки (рис. 1, ст. 4) и расширение у Борка-заповедного (рис. 1, ст. 5) сходны по физическим характеристикам воды (прозрачность до 3 м, температура 19.1°, pH 8.1), но резко различны по составу и сезонной периодичности развития фитопланктона. Так, на ст. 4 в течение всего вегетационного периода в планктоне доминировали диатомовые водоросли, а в их сезонном развитии намечалось три пика, из которых осенний — максимальный. Станция 5 находится на границе двух плесов: Моложского и Главного и ей присущи черты обоих. Четкий весенний пик развития диатомей и преобладание синезеленых в летнем планктоне объединяет эту станцию со ст. 6 и 7, а мощное осеннее «цветение» воды (26.7 г/м³) — со ст. 4 (рис. 2, А).

Фитопланктон западной части Главного плеса (рис. 1, ст. 6, 7) был представлен озерным комплексом видов и в периоды максимумов носил монодоминантный характер. В сезонном аспекте развитие водорослей трехвершинное, причем весеннее «цветение» воды было мощнее летнего (рис. 2, А). Синезеленые водоросли преобладали над другими группами только в июле и к августу резко сократили обилие, несмотря на некоторое увеличение температуры воды (с 17.4 до 19.3°) и pH среды (с 7.6 до 8.3). Короткий срок вегетации и небольшая максимальная биомасса (3.1 г/м³) этой группы фитопланктона являлись характерной чертой 1968 г.

Станция 8 (рис. 1) относится к центральной части Главного плеса. Для нее за время наблюдений были характерны более низкие, чем на вышележащих станциях, значения pH (7.6—7.8), температуры воды (18.2°) и прозрачность (0.8—1.4 м). Фитопланктон на протяжении всего вегетационного периода был беден. Максимальная биомасса отмечена осенью (2.4 г/м³). Летний и весенний пики незначительны (рис. 2, А). Помимо низкой биомассы, фитопланктон на этом участке Главного плеса отличался от вышележащих станций еще и набором доминирующих видов. Так, если в весеннем планктоне почти по всему Моложскому плесу доминировала

z/m^3 

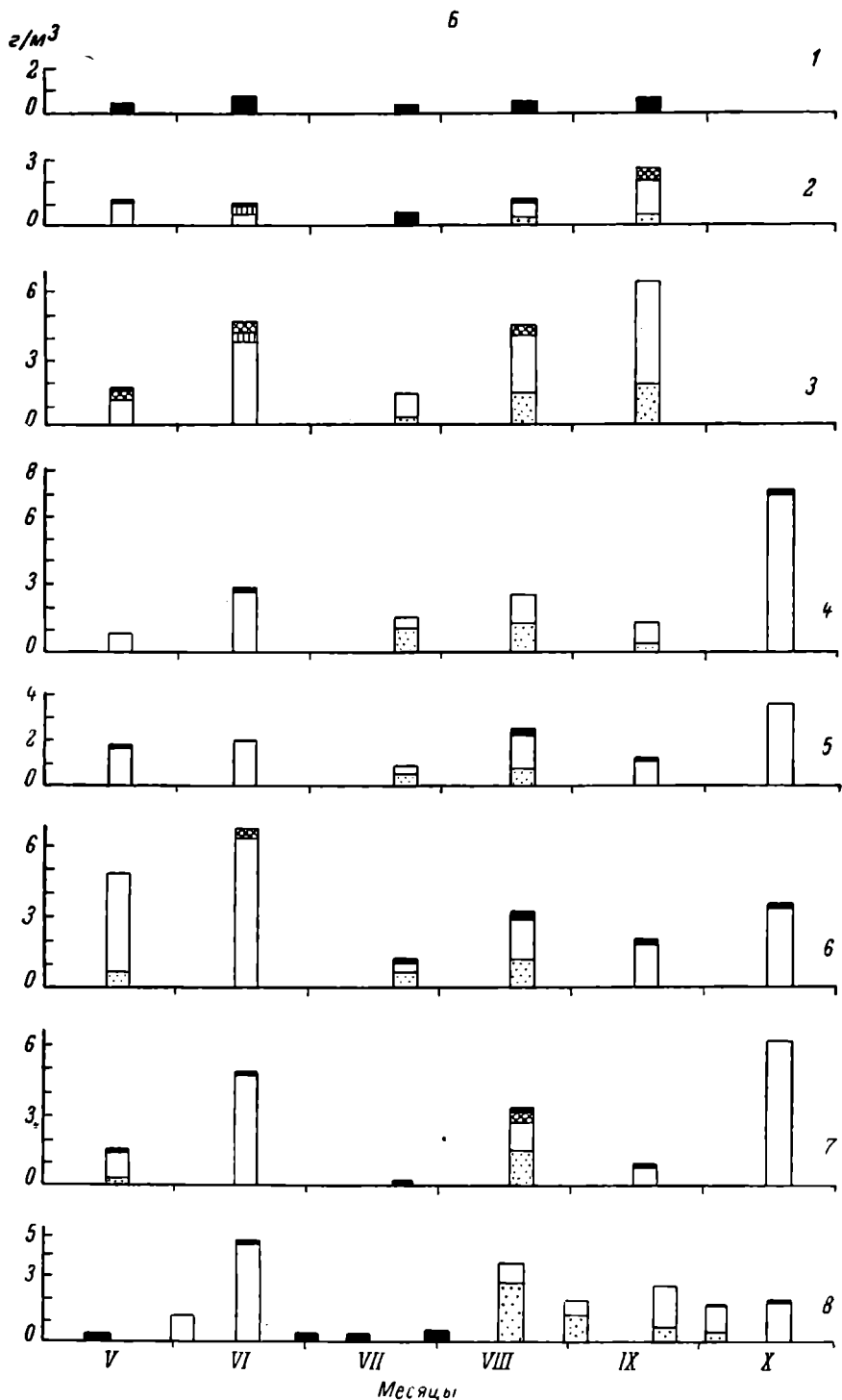


Рис. 2. Сезонная динамика развития фитопланктона в 1968 г. (А), в 1969 г. (Б).
 1—8 — номера станций. а — синезеленые, б — диатомовые, в — зеленые, г — пиро-
 фитовые, д — прочие. По оси ординат — биомасса фитопланктона, г/м³.

Участок	Биологи- ческий сезон	1968	1969	1970	1971	1972
Западная часть Главного плеса	Весна	<i>Melosira islandica</i> , <i>M. ita- lica</i> , <i>M. italica</i> subsp. <i>su- barctica</i>	<i>Stephanodiscus bindera- nus</i> , <i>Melosira islandica</i>	—	<i>Melosira islandica</i> , <i>M. italica</i>	<i>Melosira islandica</i> , <i>M. italica</i> , <i>Stephano- discus binderanus</i> , <i>Fra- gilaria capucina</i>
	Лето	<i>Aphanizomenon flos-aqua</i> , <i>Melosira italica</i> , <i>Stephano- discus binderanus</i>	<i>Aphanizomenon flos-aqua</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>Melosira italica</i>	<i>Melosira italica</i> , <i>Apa- hanizomenon flos-aqua</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Melosira italica</i> , <i>Stephanodiscus subtilis</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Melosira granu- lata</i> , <i>M. italica</i>
	Осень	<i>Stephanodiscus bindera- nus</i> , <i>Melosira islandica</i>	<i>Stephanodiscus bindera- nus</i> , <i>Melosira islandica</i>	—	<i>Stephanodiscus binde- ranus</i> , <i>Melosira islan- dica</i>	<i>Stephanodiscus bin- deranus</i>
Центральная часть Главного плеса	Весна	<i>Stephanodiscus astraea</i> , <i>Asterionella formosa</i>	<i>Stephanodiscus bindera- nus</i> , <i>Melosira islandica</i>	<i>Melosira islandica</i> , <i>M. italica</i>	<i>Melosira islandica</i>	<i>Melosira islandica</i>
	Лето	<i>Coelastrum microporum</i> , <i>Surirella robusta</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Anabaena schereme- tievi</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Stephanodiscus</i> , <i>subtilis</i> , <i>Melosira ita- lica</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Microcystis aeru- ginosa</i>	<i>Aphanizomenon flos- aqua</i> , <i>Melosira granu- lata</i>
	Осень	<i>Stephanodiscus bindera- nus</i> , <i>Melosira islandica</i>	<i>Melosira islandica</i> , <i>Ste- phanodiscus binderanus</i>	<i>Stephanodiscus bin- deranus</i> , <i>Melosira islan- dica</i>	<i>Stephanodiscus bin- deranus</i> , <i>Melosira islan- dica</i>	<i>Melosira islandica</i> , <i>Stephanodiscus bindera- nus</i>

Melosira italica (Ehr.) Kütz. f. *italica* и *M. italica* subsp. *subarctica* O. Müll., а в западной части Главного плеса *Melosira italica* f. *italica* и *M. islandica* O. Müll. subsp. *islandica*, то в центральной части преобладали *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea* и *Asterionella formosa* Hass.

Аналогичная картина наблюдалась в летний период. В центральной части основной фон планктона создавали *Coelastrum microporum* Naeg. и *Surirella robusta* var. *splendida* Ehr., в западной — *Aphanizomenon flos-aqua*, а в Моложском плесе — *Melosira italica* f. *italica* и *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata*.

Однако в осенний период 1968 г. сложилась иная картина. По всей исследованной акватории господствовал *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. Но в Моложском плесе на него приходилось 96—99% общей биомассы фитопланктона, в западной части Главного плеса 64—87, а в центральной — лишь 52%. Начиная со ст. 6 ему сопутствовала *Melosira islandica* subsp. *islandica*, которая на ст. 8 составляла уже более 36% общей биомассы фитопланктона (табл. 1).

Таблица 2

Средняя взвешенная арифметическая биомасса фитопланктона за вегетационный период 1968 г.

Фитопланктон	Номера станций							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Синезеленые . .	0.05	0.33	0.18	0.17	0.87	0.65	0.40	0.05
	0.32	2.75	1.66	2.22	10.14	10.36	4.17	0.40
Золотистые . . .	0.05	0.08	0.05	0.03	0.05	0.03	0.01	0
	0.15	0.71	0.46	0.37	0.60	0.44	0.11	0
Диатомовые . . .	0.50	5.40	5.27	3.18	3.79	3.58	3.42	0.70
	3.00	42.33	47.74	38.79	43.33	51.30	38.11	6.15
Желтозеленые . .	> 0	0	0	0	0	0	0	0
	0.01	0	0	0	0	0	0	0
Пирофитовые . .	0.04	0.03	0.04	0.03	0.04	> 0	10.01	0.02
	0.25	0.25	0.32	0.34	0.40	0.02	0.14	0.23
Эвгленовые . . .	0	> 0	> 0	> 0	0.01	0.01	0.02	0
	0	0.02	0.02	0.02	0.07	0.10	0.18	0
Зеленые	0.27	0.07	0.05	0.04	0.11	0.09	0.14	0.07
	1.66	0.52	0.45	0.45	1.27	1.38	1.50	0.69
Общая биомасса . .	0.91	5.91	5.59	3.45	4.87	4.37	4.00	0.84
	5.39	46.58	50.65	42.19	55.81	63.60	44.21	7.47

Примечание. Здесь и в табл. 3—6 и 8 в числителе — средневзвешенная биомасса, г/м³; в знаменателе — биомасса под 1 м² поверхности, г/м².

Из данных табл. 2 видно, что биомасса диатомовых водорослей в 1968 г. на всех станциях значительно превосходила биомассу синезеленых и других групп водорослей. А развитие золотистых в этом году превысило по всей исследованной акватории биомассу пирофитовых, эвгленовых и желтозеленых. Наибольшей плотности планктон достигал в мелководном Весегонском расширении (ст. 2 и 3), но при расчете запаса биомассы под 1 м² поверхности более продуктивной оказалась западная часть Главного плеса (ст. 6), которой лишь немного уступала ст. 5, расположенная в расширении у Дарвинского заповедника.

В середине мая 1969 г. фитопланктон обследованной акватории был представлен в основном диатомовыми водорослями (*Stephanodiscus binderanus*, *Melosira islandica* subsp. *islandica*, *M. italica* f. *italica*), и только в западной

части Главного плеса (рис. 2, Б, ст. 6) в заметном количестве присутствовали синезеленые (*Microcystis pulverea* (Wood.) Forti emend. Elenk. — 1.72 г/м³), а в Весебонском расширении (ст. 2, 3) и в р. Мологе (ст. 1) — желтолистные (*Synura petersenii* Korsch. и *S. spinosa* Korsch. — 0.1 г/м³) и зеленые (*Eudorina elegans* Ehr. — 0.3 г/м³). Биомасса фитопланктона в это время только на ст. 6 достигала 5, а на остальных не превышала 1.7 г/м³.

Во второй половине июня на всех станциях наблюдалось существенное увеличение биомассы диатомовых водорослей. Наибольших значений она достигла на станциях 3, 6 и 7 (соответственно 4.8, 7 и 5 г/м³). Изменился и состав доминирующих форм. Так, почти по всей акватории стали преобладать *Melosira italica* f. *italica* (1.3 г/м³) и *M. italica* subsp. *subarctica* (1.5 г/м³), которым сопутствовали *M. ambigua* (Grun.) O. Müll и *M. granulata* var. *granulata* (до 0.8 г/м³), а на ст. 7 — *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. (1.5 г/м³). Однако, несмотря на весенний расцвет диатомей и сравнительно высокие значения их биомассы, преобладание отдельных видов было нечетким и сообщество характеризовалось олигодоминантностью.

Аналогичная картина наблюдалась и в летний период, когда из-за холодного лета (температура воды 16.8—18.1°) синезеленые развивались слабо. Их биомасса на большинстве станций была значительно ниже, чем диатомовых (рис. 2, Б). Короткое время (июль) в планктоне доминировали виды рода *Anabaena*, однако к началу августа основной фон планктона всей исследованной акватории создавал уже *Aphanizomenon flos-aqua*, составляющий в среднем 30% общей биомассы. Ему сопутствовали диатомей *Stephanodiscus binderanus*, *S. subtilis* (Van Goor) A. Cl., *S. astraea* var. *astraea*, *S. astraea* var. *minutulis* (Kütz.) Grun, а также *Melosira italica* f. *italica* и *M. granulata* f. *granulata*, на которые приходилось 10—30% общей биомассы фитопланктона. Только в центральной части Главного плеса (ст. 8) синезеленые водоросли (2.8 г/м³) преобладали над диатомовыми (0.4 г/м³). Здесь, так же как и на вышележащих станциях, превалировал *Aphanizomenon flos-aqua*, но уже в сопровождении *Anabaena scheremetievi*.

В октябре состав планктона резко изменился. Прекратилось развитие синезеленых водорослей и летних форм диатомей, таких как *Melosira granulata*, *Stephanodiscus subtilis* и др. Фитоценоз стал монодоминантным. По всему Моложскому плесу и западной части Главного господствовал *Stephanodiscus binderanus*, составлявший от 50 до 94% общей биомассы, а только в центральной части Главного плеса (ст. 8) на первое место выходила *Melosira islandica* subsp. *islandica* (73%).

Осеннее «цветение» воды в среднем по акватории было заметно выше, чем весеннее. Максимальные значения биомассы фитопланктона осенью достигали на ст. 3 — 6.6 г/м³, на ст. 4 — 7.2 г/м³ и на ст. 7 — 6.7 г/м³, в то время как весной биомасса фитопланктона в 7 г/м³ была зарегистрирована только один раз (ст. 6).

В среднем за вегетационный период биомасса фитопланктона всей исследованной акватории в 1969 г. (табл. 3) была ниже, чем в 1968 г. Прозошли изменения и в сезонном аспекте развития водорослей. Прежде всего следует отметить несколько увеличившуюся биомассу фитопланктона в весенний период, в то время как в летний и осенний она уменьшилась. Заметно возросла роль синезеленых в летнем планктоне, и максимум их обилия приходился уже не на июль, как в 1968 г., а на август, что характерно для развития этой группы водорослей во всей средней полосе. В составе доминирующих видов фитопланктона в целом изменений не наблюдалось. Можно указать на относительно меньшую роль в планктоне *Melosira italica* subsp. *subarctica* и на несколько возросшую роль *Stephanodiscus subtilis*. Золотистые водоросли в этом году были не столь обильны и несколько уступали пиррофитовым, превосходя лишь эвгленовые и желтозеленые.

Средняя взвешенная арифметическая биомасса фитопланктона
за вегетационный период 1969 г.

Фитопланктон	Номера станций							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Синезеленые	0.03	0.14	0.55	0.52	0.24	0.52	0.41	0.56
	0.12	0.97	4.78	6.98	3.13	8.49	4.88	5.13
Золотистые	0.03	0.02	0.08	0.04	0.03	0.04	0.01	0
	0.18	0.17	0.74	0.42	0.35	0.57	0.12	0
Диатомовые	0.17	0.73	2.80	1.81	1.49	2.95	2.32	1.05
	0.99	4.97	24.60	23.61	19.42	44.92	34.30	9.60
Желтозеленые	0	0	0	0	0	0	0.02	0
	0	0	0	0	0	0	0.25	0
Пирофитовые	0.04	0.12	0.05	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01
	0.29	0.98	0.50	0.28	0.13	0.13	0.17	0.09
Эвгленовые	0.02	0	0.02	0.01	0.01	0	0	0
	0.16	0	0.15	0.08	0.09	0	0	0
Зеленые	0.20	0.12	0.20	0.05	0.04	0.14	0.06	0.09
	1.24	0.85	1.78	0.72	0.52	2.15	0.76	0.79
Общая масса . .	0.49	1.13	3.70	2.45	1.82	3.66	2.83	1.71
	2.98	7.94	32.55	32.09	23.64	56.26	40.48	15.61

В 1970 г. мы смогли сделать только два рейса по Моложскому плесу. Исследуемая акватория в начале второй декады августа характеризовалась довольно высокой температурой воды (19.5—20.9°), значительной прозрачностью (1.2—1.8 м), благоприятной для развития водорослей активной реакцией среды (pH 7.65—8.10).

Как видно из рис. 3, диатомовые доминировали почти по всей акватории и лишь на ст. 8 синезеленые водоросли преобладали в планктоне, составляя 62% общей биомассы. Максимальные значения биомассы были зарегистрированы на ст. 5 у Дарвинского заповедника (5.5 г/м³), на синезеленые здесь приходилось лишь 27% (1.5 г/м³).

Но за 13 дней произошли значительные изменения и уже во втором рейсе температура воды снизилась до 15.7—14.4°, а прозрачность до 0.9—1.5 м, активная реакция среды стала более щелочной (pH 7.98—8.17). Количество диатомовых увеличилось, особенно на станциях 3, 4 и 5. Несколько возросла в целом по акватории и биомасса синезеленых, хотя на станциях 5 и 8 их доля в биомассе снизилась. Наибольшее развитие фитопланктона было отмечено в Весегонском расширении (9.2 г/м³), при этом диатомовые составляли почти 8 г/м³. Доминировала повсеместно *Melosira italica*, ей сопутствовал *Aphanizomenon flos-aqua*.

Станции 8, на которой пробы в 1970 г. отбирались в 10 рейсах, были свойственны более высокие температуры воды, чем в предшествующие годы. Но, несмотря на это, биомасса синезеленых не превысила таковую за 1968—1969 гг. Фитопланктон на ней был по-прежнему беден на протяжении всего вегетационного периода. Максимальная биомасса — 2.9 г/м³ отмечена летом (август) (рис. 4). Весенний пик (май) был несколько ниже летнего и составлялся за счет *Melosira islandica* и *M. italica*. Основной фон летнего планктона здесь создавал *Aphanizomenon flos-aqua*, ему сопутствовали *Stephanodiscus subtilis* и *Melosira italica* f. *italica*. А в осеннем пике, который был заметно ниже, чем в предыдущие годы, превалировал

Stephanodiscus binderanus в сопровождении *Melosira islandica* subsp. *islandica* (табл. 1).

В целом средневзвешенная арифметическая биомасса за вегетационный период 1970 г. на этой станции была несколько ниже, чем в 1968—1969 гг. (табл. 4). В этом несомненно сыграло роль снижение по сравнению с предыдущими годами биомассы диатомовых водорослей.

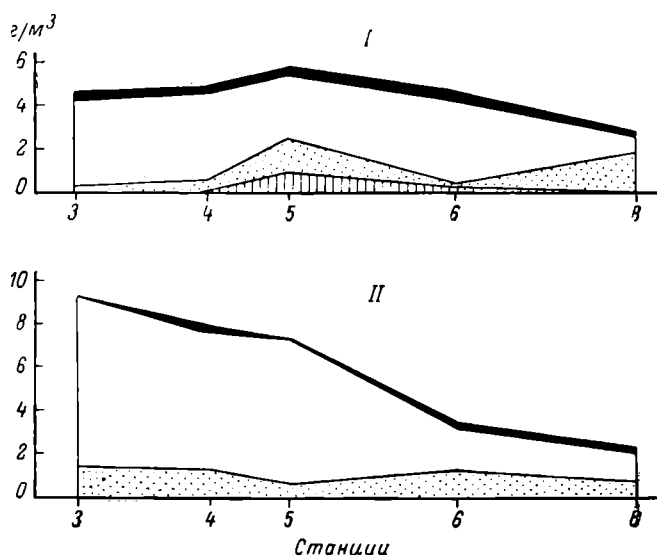


Рис. 3. Биомасса фитопланктона в летний период 1970 г.
I—II — номера рейсов. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

В видовом аспекте можно отметить возросшее значение на этой станции в летнем пике *Stephanodiscus subtilis* и *Melosira granulata*, а в осеннем — *Stephanodiscus binderanus*, а также некоторое уменьшение роли *Asterionella formosa* и *Melosira islandica* subsp. *islandica*.

В весенний период 1971 г. вода исследуемой акватории характеризовалась следующими показателями: температура 5.2—10°, pH 7.4—7.8, прозрачность 1.0—1.6 м. Фитопланктон Моложского плеса (станции 3—5) имел олигодоминантный характер. Ведущими формами его были *Melosira*

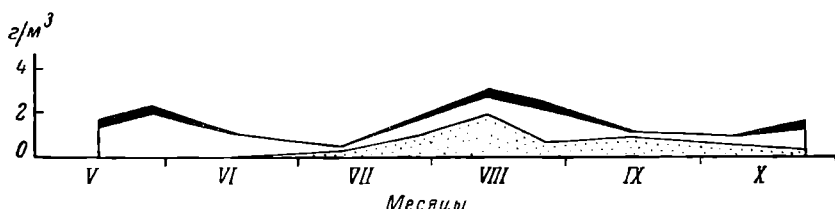


Рис. 4. Сезонная динамика развития фитопланктона в центральной части Главного плеса (ст. 8) в 1970 г.
Обозначения те же, что на рис. 2.

islandica subsp. *islandica* и *Stephanodiscus hantzschii* Grun. var. *pusillus*. В западной и центральной частях Главного плеса превалировала только *Melosira islandica* subsp. *islandica*, составлявшая 66—82% общей биомассы. Наибольшие в этот период биомассы фитопланктона были зарегистрированы на станциях 6 (9.1 г/м³) и 7 (9.4 г/м³) (рис. 5).

В начале июня состав доминирующих форм изменился. По всему Моложскому плесу стала преобладать *Melosira italica* f. *italica* (2.0 г/м³)

Средняя взвешенная арифметическая биомасса
фитопланктона за вегетационный период 1970 г. на ст. 8

Фитопланктон	Биомасса	Фитопланктон	Биомасса
Синезеленые	$\frac{0.53}{4.87}$	Пирофитовые	$\frac{0.03}{0.30}$
Золотистые	$\frac{0.02}{0.16}$	Эвгленовые	$\frac{0}{0}$
Диатомовые	$\frac{0.78}{7.27}$	Зеленые	$\frac{0.08}{0.71}$
Желтозеленые	$\frac{>0}{0.01}$		
		Общая биомасса	$\frac{1.44}{13.32}$

в сопровождении *M. islandica* subsp. *islandica*, которая на нижележащих станциях еще продолжала оставаться господствующей формой, составляя до 57% общей биомассы фитопланктона. Но если на станциях 3—5 отмечалось увеличение биомассы диатомовых, то в Главном плесе она значительно снизилась, хотя при этом и продолжала оставаться более высокой, чем на станциях Моложского плеса.

Во второй половине июня активная реакция среды была 7.6—7.9, значительно повысились температура воды (14.8—17.0°) и прозрачность (1.45—2.00 м). Биомасса диатомовых продолжала уменьшаться и только в мелководном Восьегонском расширении несколько увеличилась (5.4 г/м³). Почти по всей акватории планктон носил олигодоминантный характер. На всех станциях встречалась *Melosira italica* f. *italica*. Но если на ст. 3 к ней присоединялись *M. italica* subsp. *subarctica* и *M. ambigua*, то на станциях 4—6 — только *M. ambigua*. А в центральной части Главного плеса, которая в это время характеризовалась монодоминантным фитопланктонным сообществом, по-прежнему преобладала *M. islandica* subsp. *islandica*. Однако и здесь уже в заметном количестве встречались *M. italica* f. *italica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *Tribonema affine* G. S. West.

В июле на короткое время синезеленые заняли доминирующее положение в планктоне. Однако если в начале июля основной фон создавали виды *Anabaena*: *A. scheremetievi*, *A. spiroides* Kleb. f. *spiroides*, *A. flos-aqua* (Lyngb.) Breb. f. *flos-aqua*, то к концу месяца по всей акватории превалировал *Aphanizomenon flos-aqua*, составлявший, как и в 1969 г., примерно 30% общей биомассы фитопланктона, которая только на ст. 3 достигала 3.7 г/м³, а на всех остальных станциях не превышала 2 г/м³.

Во 2-й декаде августа, хотя условия для дальнейшего развития синезеленых были благоприятными (температура воды 18.0—21.0°, pH 7.9—8.1, а прозрачность 1.1—1.6 м), они не увеличили своей биомассы. Усилившееся развитие летних форм диатомовых привело к тому, что они на всех станциях заняли господствующее положение в планктоне. Наибольшие биомассы были отмечены в Восьегонском расширении (7.2 г/м³), где основной фон планктона создавал *Stephanodiscus subtilis* в сопровождении *Melosira italica* f. *italica* и *Stephanodiscus binderanus*. На станциях 4 и 5 к ним присоединялась *Melosira granulata*. Однако в центральной части Главного плеса превалировали *Aphanizomenon flos-aqua* и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. f. *aeruginosa*.

В октябре картина резко изменилась. Прекратилось развитие синезеленых. Фитоценоз стал монодоминантным. По всей исследованной акватории, как и в предшествующие годы, безраздельно господствовал *Stephanodiscus*

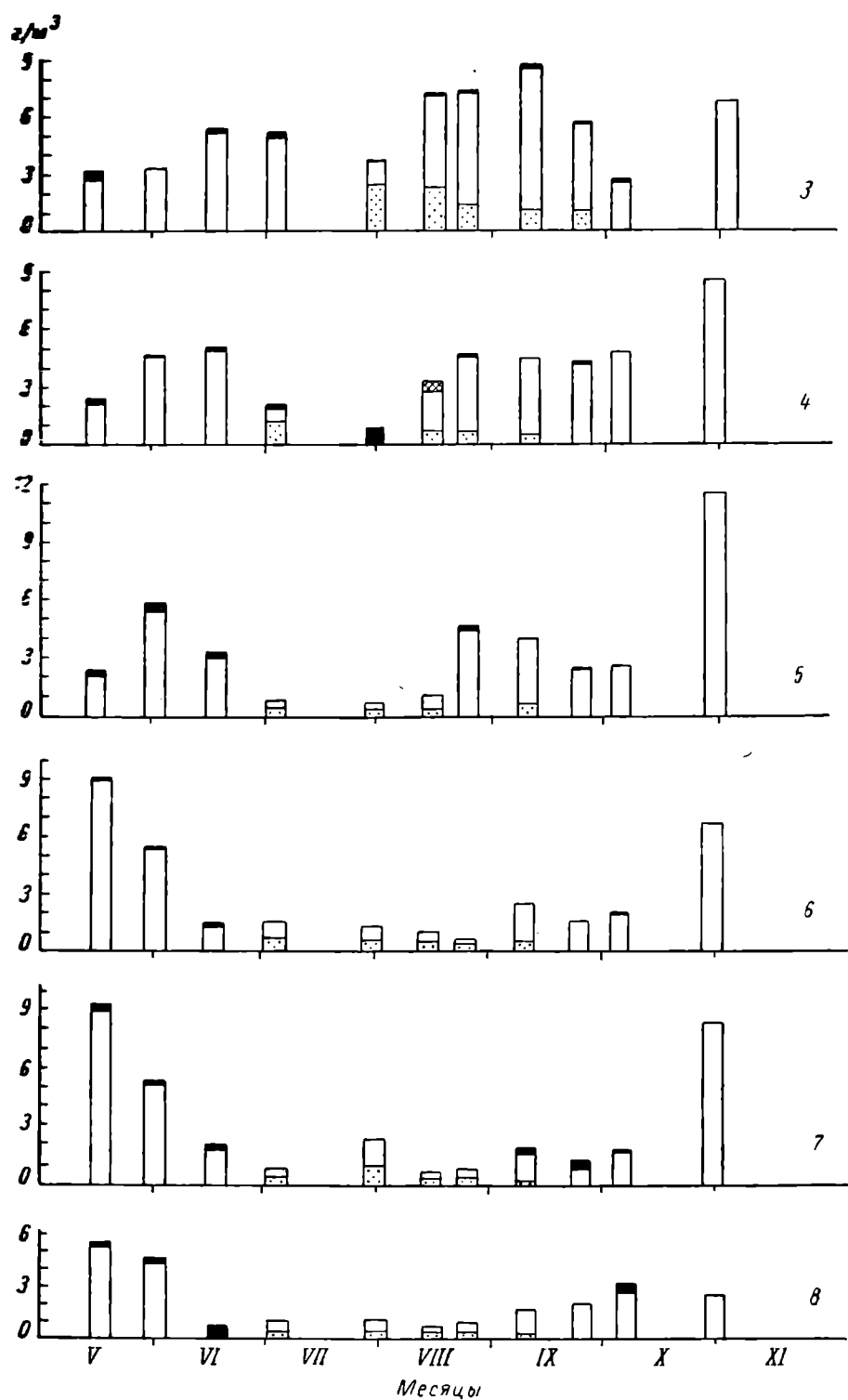


Рис. 5. Сезонная динамика развития фитопланктона в 1971 г.

Обозначения те же, что на рис. 2.

binderanus, составлявший 59—96% общей биомассы. В западной и центральной частях Главного плеса (станции 6—8) в заметном количестве встречалась *Melosira islandica* subsp. *islandica*, но на нее приходилось менее 19% биомассы фитопланктона.

В целом осеннее «цветение» воды 1971 г. в Моложском плесе было значительно мощнее весеннего. Наибольшая биомасса была зарегистрирована на ст. 5 в расширении у Дарвинского заповедника (11.6 г/м³). На нижележащих станциях Главного плеса осенний пик был заметно ниже весеннего. Однако и здесь биомасса достигала 8.4 (ст. 7), и только на ст. 8 она не превысила 2.3 г/м³.

Таблица 5

Средняя взвешенная арифметическая биомасса фитопланктона за вегетационный период 1971 г.

Фитопланктон	Номера станций					
	3	4	5	6	7	8
Синезеленые	0.69	0.31	0.17	0.24	0.23	0.14
	5.79	3.57	1.89	2.85	1.70	1.20
Золотистые	0.04	0.03	0.02	0.05	0.04	0.04
	0.31	0.30	0.25	0.55	0.25	0.29
Диатомовые	4.33	3.42	3.01	2.14	2.22	1.34
	35.43	36.87	31.94	26.29	16.30	10.41
Желтозеленые	0.00	0.00	0.00	0.01	0.05	0.03
	0.02	0.00	0.00	0.19	0.42	0.25
Пирофитовые	0.02	0.03	0.04	0.05	0.05	0.03
	0.14	0.35	0.39	0.55	0.35	0.25
Эвгленовые	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00
	0.00	0.00	0.15	0.10	0.02	0.00
Зеленые	0.06	0.06	0.10	0.11	0.13	0.08
	0.51	0.67	1.05	1.28	0.99	0.71
Общая биомасса . .	5.14	3.85	3.35	2.61	2.72	1.66
	42.20	41.76	35.67	31.81	20.03	13.11

Как видно из данных табл. 5, в среднем по акватории биомасса фитопланктона Моложского плеса в 1971 г. была несколько ниже, чем в 1968 г., хотя превышала таковую 1969 г. На станциях западной части Главного плеса она была меньше, чем за все предшествующие годы наблюдений. В сезонном аспекте можно отметить значительное возрастание биомассы диатомовых в осенний период и заметное снижение обилия синезеленых в летний период. Произошло некоторое перераспределение в составе диатомовых водорослей: несколько снизилась биомасса *Melosira italica* subsp. *subarctica*, в то время как роль *Stephanodiscus subtilis*, *S. hantzschii* var. *pusillus* и *Melosira ambigua* относительно возросла. Кроме того, возросло значение *Stephanodiscus binderanus*, который почти полностью заменил *Melosira islandica* subsp. *islandica*, ранее вызывавшую осеннее «цветение» воды в центральной части Главного плеса. Можно отметить также и некоторое увеличение золотистых на ст. 8, где они до этого встречались редко.

Климатические и гидробиологические особенности 1972 г. в значительной степени отразились на фитопланктоне исследуемой акватории. В этом очень теплом и маловодном году на ст. 3, расположенной в Восьегонском

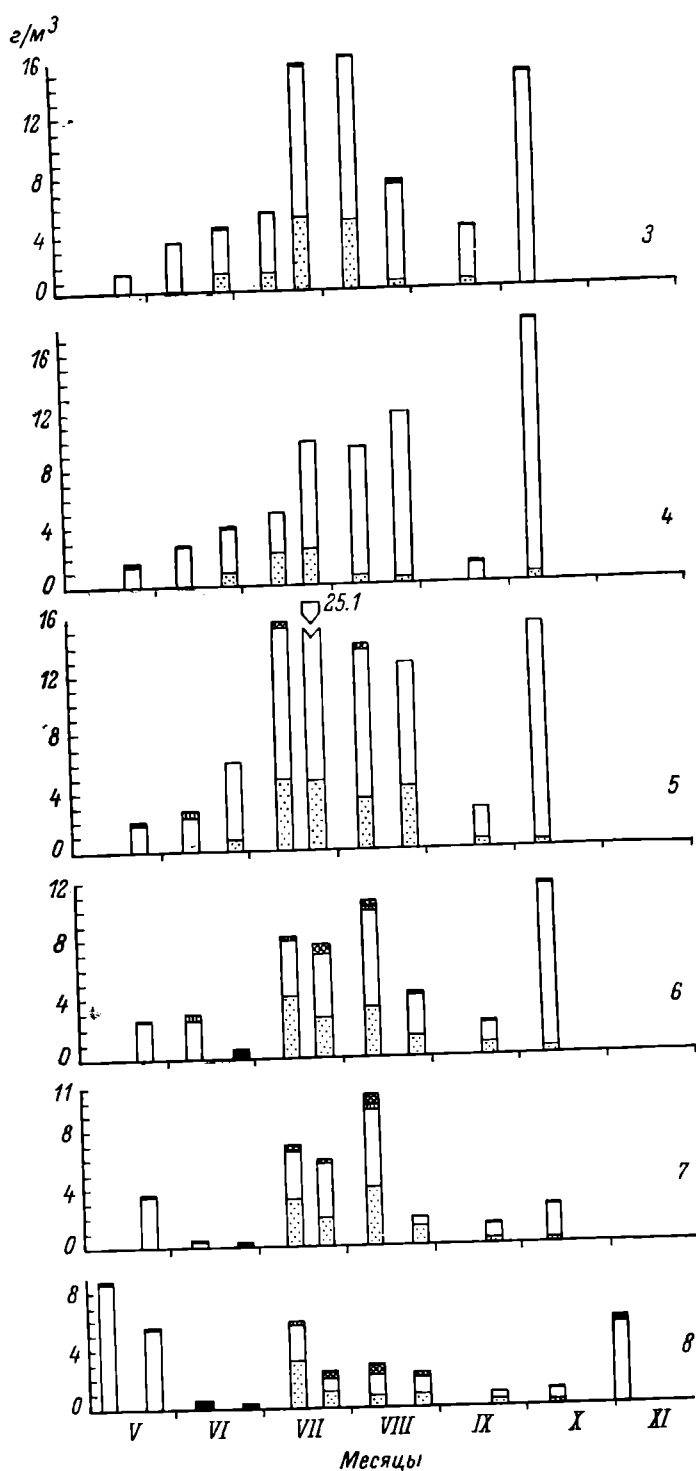


Рис. 6. Сезонная динамика развития фитопланктона в 1972 г.
Обозначения те же, что на рис. 2.

расширении, наблюдались высокие летние температуры воды (до 24.4°), благоприятная для развития водорослей активная реакция среды (pH 7.6—8.3), но высокая цветность 60—80° и значительные колебания прозрачности (0.8—1.6 м). В планктоне в течение всего вегетационного периода преобладали диатомовые с двумя пиками развития, причем интенсивность летнего «цветения» воды (биомасса 16 г/м³) несколько превышала интенсивность осеннего (биомасса 14 г/м³). Синезеленые водоросли, хотя развивались и сильнее, чем в предшествующие годы, но все же не занимали господствующего положения в планктоне. Их наибольшая биомасса составляла 5.1 г/м³ (рис. 6).

Пролив у Малиновки (ст. 4) и расширение у Дарвинского заповедника (ст. 5) в этом году были весьма схожи по физическим характеристикам воды (прозрачность до 1.8 м, температура до 25.4°, pH 8.1, цветность 80°), но несколько различались сезонной периодичностью и составом доминирующих форм. На обеих станциях в течение всего вегетационного периода преобладали диатомовые водоросли с двумя пиками развития. Однако если на ст. 4 в период летнего максимума фитопланктон был олигодоминантным и состоялся *Melosira italica* f. *italica*, *M. granulata* f. *granulata* и *Aphanizomenon flos-aqua*, а биомасса синезеленых не поднималась выше 2.6 г/м³, то на ст. 5 основной фон планктона создавала *Melosira granulata* f. *granulata*, а биомасса синезеленых водорослей достигала 4.9 г/м³ при общей биомассе 25.1. Кроме того, осенний пик на ст. 4 был максимальным (18 г/м³), на ст. 5 он в этом году был ниже летнего и достигал 15.2 г/м³ (рис. 6).

Фитопланктон западной части Главного плеса (ст. 6 и 7) был представлен озерным комплексом видов и в периоды максимумов носил монодоминантный характер. В сезонном аспекте развитие водорослей трехвершинное. Синезеленые преобладали над другими группами только в июле, а к августу их доля в фитопланктоне несколько уменьшилась. Весенний пик на этих станциях был низок (2.7 и 3.7, зато в период летнего максимума биомасса достигала 10.6 г/м³. Осенний пик на ст. 6 превзошел летний, что объединяло ее с вышележащими станциями Моложского плеса, в то время как на ст. 7 осенний пик был незначительный — 2.9 г/м³, и это сближало ее с центральной частью Главного плеса.

Станции 8 были свойственны наиболее низкие для исследуемой акватории значения активной реакции среды (pH 7.7—7.9) и цветности (30—50°). Летние температуры воды были высокие (до 24.3°), а прозрачность изменялась от 1.0 до 2.2 м. Фитопланктон на протяжении почти всего вегетационного периода был довольно богат. Хотя биомасса синезеленых и достигала 3.3 г/м³, они преобладали над диатомовыми лишь в июле. Все 3 пика развития водорослей довольно близки по биомассе, лишь весенний пик (начало мая) достигал 8.9 г/м³, несколько превысив летний и осенний. Эта станция отличалась от вышележащих и по составу доминирующих форм. Если в весеннем планктоне по всему Моложскому плесу преобладала *Melosira italica* f. *italica*, а западной части Главного плеса ей сопутствовали *M. islandica* subsp. *islandica* и *Fragilaria capucina* Desm., то в его центральной части безраздельно господствовала *Melosira islandica* subsp. *islandica*.

Аналогичная картина наблюдалась в летний период, когда на ст. 8 доминировал *Aphanizomenon flos-aqua*, в западной части ему сопутствовала *Melosira granulata*, а в Моложском плесе основной фон планктона создавали *M. italica* f. *italica* и *M. granulata*.

В осенний период 1972 г. сложилась следующая картина: в Моложском плесе фитопланктон был олигодоминантным и характеризовался развитием *Stephanodiscus binderanus*, *Melosira islandica* subsp. *islandica* и *M. italica* f. *italica*. В западной части Главного плеса он был монодоминантным: преобладал *Stephanodiscus binderanus*, составляя 50—77% общей биомассы. В центральной части *Stephanodiscus binderanus* уступал *Melosira islandica*

Средняя взвешенная арифметическая биомасса фитопланктона
за вегетационный период 1972 г.

Фитопланктон	Номера станций					
	3	4	5	6	7	8
Синезеленые	$\frac{1.57}{13.03}$	$\frac{0.81}{9.42}$	$\frac{2.10}{21.55}$	$\frac{1.38}{18.90}$	$\frac{1.31}{9.83}$	$\frac{0.64}{5.51}$
Золотистые	$\frac{0.03}{0.27}$	$\frac{0.02}{0.29}$	$\frac{0.04}{0.35}$	$\frac{0.02}{0.24}$	$\frac{0.03}{0.21}$	$\frac{0.01}{0.09}$
Диатомовые	$\frac{5.93}{47.53}$	$\frac{5.57}{65.26}$	$\frac{7.96}{81.48}$	$\frac{3.54}{47.75}$	$\frac{2.02}{15.81}$	$\frac{1.94}{15.05}$
Желтозеленые	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.02}{0.10}$
Пирофитовые	$\frac{0.07}{0.54}$	$\frac{0.07}{0.80}$	$\frac{0.05}{0.58}$	$\frac{0.13}{1.81}$	$\frac{0.07}{0.54}$	$\frac{0.05}{0.48}$
Эвгленовые	$\frac{0.02}{0.20}$	$\frac{0.01}{0.06}$	$\frac{0.02}{0.22}$	$\frac{0}{0.06}$	$\frac{0.01}{0.06}$	$\frac{0.01}{0.07}$
Зеленые	$\frac{0.13}{1.05}$	$\frac{0.11}{1.32}$	$\frac{0.12}{1.22}$	$\frac{0.21}{2.96}$	$\frac{0.20}{1.56}$	$\frac{0.27}{2.42}$
Общая биомасса . .	$\frac{7.75}{62.62}$	$\frac{6.59}{77.15}$	$\frac{10.29}{105.40}$	$\frac{5.28}{71.72}$	$\frac{3.64}{28.01}$	$\frac{2.94}{23.72}$

subsp. *islandica*, на которую приходилось 52% общей биомассы фитопланктона.

Из данных табл. 6 видно, что несмотря на столь высокую температуру воды в 1972 г., биомасса диатомовых водорослей повсеместно и значительно превосходила биомассу синезеленых. Наибольшей плотности фитопланктон достигал в расширении у Дарвинского заповедника.

Высокие летние температуры воды не изменили состава доминирующих форм, свойственных плесу по наблюдениям прошлых лет. Однако можно отметить увеличение в 1972 г. роли *Melosira granulata* f. *granulata* и значительное снижение биомассы *Stephanodiscus subtilis* в летнем планктоне, а также резко возросшую долю *Melosira islandica* subsp. *islandica* в осеннем максимуме развития фитопланктона (табл. 1).

Кроме того, в 1972 г. произошли изменения и в сезонной динамике развития фитопланктона. Так, по сравнению с предшествующими годами [2, 3], на станциях 4—7 уменьшились весенние пики, а летние значительно увеличились. На станциях 4 и 5 в развитии водорослей отмечено лишь два максимума, в то время как ранее им было свойственно три. Существенным отличием 1972 г. являются также сравнительно высокие биомассы в центральной части Главного плеса, где прежде планктон был довольно беден.

Однако, несмотря на то что значительные климатические и гидрологические различия 1968—1972 гг. отразились на колебаниях биомассы отдельных станций, исследованных в один и тот же период (в 26 раз), изменения в среднем за вегетацию для участков не превышали 3 раз, а в целом по исследованной акватории — лишь 1.6 раза (табл. 7). Столь незначительные различия, характерные для стабилизированных водоемов, подтверждают, что Рыбинское водохранилище находится в климаксовой стадии своего развития.

Наибольшие колебания биомассы свойственны участкам, расположенным в верховьях плеса, где развит речной фитоценоз. В значительно

Запас биомассы фитопланктона в Моложском плесе
и сопредельной ему акватории Главного плеса
за вегетационные периоды 1968—1972 гг., тыс. т

Номера участков	Номера станций	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.
II—1	2—3	1.47	0.47	—	1.02	1.14
II—2	4—5	0.54	0.23	—	0.32	0.58
IV—4	6	1.21	0.83	—	0.75	0.91
IV—3	7	4.89	2.88	—	3.52	2.91
IV—2	8	1.52	1.78	1.75	1.91	3.41
Всего		9.63	6.19	—	7.52	8.95

Примечание. Нумерация участков дается по К. А. Бакулину [1].

меньшей степени подвержен влиянию изменяющихся условий биоценоз озерной части водохранилищ. Поскольку Рыбинское водохранилище является водоемом озерного типа и доля речных участков в нем мала, то и влияние их на запасы биомасс в целом по акватории весьма незначительно.

Таблица 8

Средняя за вегетационный период 1968—1972 гг.
биомасса фитопланктона

Фитопланктон	Моложский плес	Западная часть Главного плеса
Синезеленые	$\frac{0.66}{7.00}$	$\frac{0.64}{7.65}$
Золотистые	$\frac{0.04}{0.40}$	$\frac{0.03}{0.21}$
Диатомовые	$\frac{3.91}{38.81}$	$\frac{2.77}{34.35}$
Желтозеленые	$\frac{>0}{>0}$	$\frac{0.01}{0.12}$
Пирофитовые	$\frac{0.04}{0.43}$	$\frac{0.03}{0.46}$
Эвгленовые	$\frac{0.01}{0.08}$	$\frac{0.01}{0.07}$
Зеленые	$\frac{0.09}{0.88}$	$\frac{0.14}{1.57}$
Общая биомасса . . .	$\frac{4.75}{47.60}$	$\frac{3.63}{44.43}$

Средняя взвешенная арифметическая биомасса за вегетационный период 1968—1972 гг., вычисленная как для отдельных отделов водорослей, так и для всего фитопланктона (табл. 8), показывает, что в годы наших наблюдений исследуемая акватория характеризовалась довольно высокой продуктивностью. Биомассы в ней несколько превышали таковые в Шекснинском плесе и северной части Главного плеса [10, 11].

Моложский плес лишь немного богаче по биомассе западной части Главного плеса. Однако в планктоне Моложского плеса несколько больше

диатомовых и золотистых, в то время как в западной части Главного плеса значительно чаще встречаются желтозеленые и зеленые водоросли.

Таким образом, как показали наши исследования в 1968—1972 гг., по сравнению с первыми годами существования водохранилища синезеленые водоросли развиваются в Моложском и сопредельной с ним части Главного плеса в небольшом количестве и не вызывают опасений. Даже в наиболее благоприятный для развития этой группы водорослей 1972 г. синезеленые «цветения» воды не вызывали, хотя биомасса их в среднем по акватории возросла в 2 раза. В составе доминирующих форм этой группы изменений не произошло. Как до образования водохранилища [5] и в первые годы его заполнения [9, 12], так и период наших наблюдений, основной фон летнего планктона создавали виды рр. *Aphanizomenon*, *Microcystis* и *Anabaena*.

В составе диатомового планктона, напротив, произошла существенная перестройка. Так, в реке до образования водохранилища и после его заполнения основу численности и биомассы создавали *Melosira italica* и *Asterionella formosa*. К. А. Гусева [6], проводившая исследования этого участка в 1952—1953 гг., также отмечает эти 2 вида, как основные. В годы наших наблюдений массовыми видами диатомей были *Stephanodiscus binderanus*, *S. subtilis*, *Melosira islandica* subsp. *islandica*, *M. italica* f. *italica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *M. granulata* f. *granulata*, *M. ambigua*. Что касается *Asterionella formosa*, то она отмечалась в заметном количестве только в центральной части Главного плеса.

В количественном и качественном отношении осенние и летние пики диатомовых водорослей хотя и мощны, но состояются бета-олиго-мезосапробными видами, что говорит о слабой загрязненности этого участка водохранилища. Однакостораживает рост численности *Stephanodiscus hantzschii* Grun. var. *pusillus* и *Navicula cryptocephala* Kütz. var. *cryptocephala*, а также появление в планктоне Моложского плеса в последние годы *Aphanothece clatrata* W. et G. West f. *clatrata*, что может быть связано с загрязнением Моложского плеса бытовыми и промышленными сточными водами г. Весъегонска. И хотя участок в целом справляется с вносимым в него загрязнением, оно все же приводит пока к незначительному, но уже заметному увеличению эвтрофирования Моложского плеса под влиянием непрерывно действующего антропогенного фактора.

Сопоставление наших данных по фитопланктону Моложского плеса Рыбинского водохранилища с данными Е. Н. Преображенской [12], В. И. Киселевой [9] и К. А. Гусевой [6] показывают, что значительное снижение в 1968—1972 гг. численности и биомассы *Asterionella formosa* и *Oscillatoria agardhii* Gom. и выпадение их из числа доминирующих видов обусловлено, очевидно, ходом экологической сукцессии данного водоема, а годичные изменения содоминантных видов в периоды максимального развития водорослей могут быть отнесены к годовым флуктуациям фитопланктона.

ВЫВОДЫ

1. В составе фитопланктона Моложского и сопредельной ему акватории Главного плеса Рыбинского водохранилища нами за 5 лет наблюдения было зарегистрировано 473 вида, разновидности и формы водорослей, которые в систематическом отношении распределялись следующим образом: синезеленые — 66, золотистые — 54, диатомовые — 136, желтозеленые — 6, пирифитовые — 23, эвгленовые — 19, зеленые — 169.

2. Моложский плес отличается от нижележащих участков обилием видов золотистых и десмидиевых водорослей.

3. Массового развития в речном участке достигали диатомовые, зеленые и пирифитовые, а на остальной акватории — диатомовые и синезеленые. Причем диатомовые в среднем за вегетационный период преобладали на всех станциях.

4. За время вегетации синезеленые давали один максимум развития, приходившийся на июль—август. Диатомовые водоросли в речном участке давали один максимум — летний, а в Моложском и западной части Главного плеса — 3: весенний (май—июнь), летний (август) и осенний (октябрь—ноябрь). При этом наиболее мощным обычно бывал осенний пик.

5. Климатические и гидрологические различия 1968—1972 гг. обусловили колебания биомассы на отдельных станциях (в 26 раз), а в целом по акватории — лишь в 1.6 раза. Это характерно для стабилизированных водоемов и указывает на то, что Рыбинское водохранилище находится в климаксной стадии своего развития.

6. В годы наших наблюдений Моложский плес и западная часть Главного плеса характеризовались довольно высокими значениями биомассы, которая превышала биомассу фитопланктона в Шекснинском и северной части Главного плеса.

7. Смена содоминантных видов в различные годы в периоды максимумов развития водорослей по акватории Моложского плеса может быть отнесена к годовым флуктуациям фитопланктона.

Л и т е р а т у р а

1. Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, 16 (19), с. 72—86.
2. Балонов И. М. и Кузьмин Г. В. Фитопланктон Моложского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968 г. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 18, с. 14—16.
3. Балонов И. М. и Кузьмин Г. В. Фитопланктон Моложского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1969 г. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 19, с. 11—15.
4. Боронов Н. В., Дексбах Н. К. и Лепнева С. Г. Отчет о гидробиологических исследованиях Ярославской губернии в 1914, 1915 и 1916 годах. — Тр. Ярославск. естеств.-ист. об-ва, 1921, 3, 1, с. 8—25.
5. Грезе Б. С. О планктоне Шексны, Мологи и Сити. — Тр. Яросл. естеств.-ист. и краеведч. об-ва, 1928, 4, 2, с. 11—17.
6. Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1956, 2, с. 5—23.
7. Гусева К. А. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.—Л., 1956, 4, 1, с. 122—159.
8. Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. — Учен. зап. МГУ, 1945, 82, с. 10—90.
9. Киселева В. И. Планктон Рыбинского водохранилища. — Тр. пробл. и темат. совещ., 1954, 2, с. 22—31.
10. Кузьмин Г. В. и Елизарова В. А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, 15 (18), с. 104—134.
11. Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. — Автореф. канд. дисс., Л., 1971.
12. Преображенская Е. Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. гос. заповед., 1960, 4, с. 253—321.
13. Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 1 (4), с. 82—101.
14. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 364.
15. Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как признаки для его районирования и ботинировки. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., 1958, с. 26—28.
16. Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 2 (5), с. 246—357.
17. Яшинов В. А. Инструкция по сбору и обработке планктона. ВНИРО, М., 1934.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ПОДОГРЕВА НА РАЗВИТИЕ И ФОТОСИНТЕЗ ФИТОПЛАНКТОНА

Вопрос о характере воздействия подогрева на развитие фитопланктона в последние годы по мере расширения сети тепловых электростанций приобретает все большее значение. От особенностей реагирования растительного планктона на повышение температуры существенно зависит состояние водоема-охладителя. Одним из проявлений отрицательной реакции водорослей на поступление дополнительного тепла может быть ослабление их фотосинтеза и нарушение вследствие этого фотосинтетической аэрации водных масс, которая при высоких температурах становится особенно значимой. Стимулирующий эффект подогрева может привести к усиленному развитию водорослей и связанному с их деятельностью избыточному новообразованию первичного органического вещества, что в такой же степени нежелательно как для кислородного режима, так и для общего санитарного состояния водоема.

К настоящему времени опубликовано довольно много работ по этому вопросу. В большинстве из них [3—5, 8] указывается на усиление развития фитопланктона на участке водоема, подверженном постоянному влиянию тепловых сбросов электростанций. Оно особенно заметно в зимнее время, а также весной и осенью, когда температура является лимитирующим фактором. При этом происходит изменение соотношения водорослей разных систематических групп, входящих в состав фитопланктона: увеличение в общей биомассе доли зеленых [4] или пиррофитовых [8] водорослей. Однако при непродолжительном воздействии подогрева, которому водные организмы подвергаются в агрегатах электростанции, а также на всем пути следования отработанной воды до водоема-охладителя, не замечено каких-либо значительных изменений ни в видовом составе, численности и внешнем виде клеток фитопланктона [8], ни в интенсивности его фотосинтеза [8, 9, 14] и состоянии фотосинтетических пигментов [10]. Лишь в одной из известных нам работ [21] указывается на вполне определенное изменение скорости фотосинтеза и содержания хлорофилла у водорослей, прошедших охладительную систему электростанции: повышение при подогреве воды в агрегатах до 18—20° и понижение, если ее температура достигала 28—30° и выше.

Из этих работ следует, что кратковременный, хотя и весьма сильный подогрев (на 8—10°) в агрегатах электростанций, а также в потоке отработанной воды на протяжении всего пути ее следования до водоема не оказывает заметного влияния на водоросли. Термический эффект проявляется лишь после длительного их пребывания в подогретых водах и в этом случае становится заметным при сравнительно небольшом повышении температуры (на 2—3°). Он хорошо прослеживается на участке водоема, прилегающем к месту сброса теплых вод, и выражается в увеличении биомассы фитопланктона и изменении соотношения составляющих его видов водорослей.

Мы попытались в эксперименте воспроизвести температурные условия охладительной системы электростанции и проследить их воздействие на развитие и состояние фитопланктона. Создавался тот же, примерно 10-градусный, перепад температуры, который обычен в таких условиях: от температуры, наблюдающейся в водоеме у водозабора, до максимально достигаемой в агрегатах температуры. В пределах указанного перепада исследовались четыре температуры с интервалом 3—4°. Эксперименты велись в течение всего вегетационного периода, с тем чтобы проследить за реагированием различного фитопланктона. При этом были охвачены

и разные значения температуры, на которые приходился исследуемый 10-градусный ее диапазон.

Работа выполнялась в вегетационный период 1970 г. на фитопланктоне Иваньковского водохранилища — месте сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. Опыты, которые ставились ежемесячно, проводились на экспедиционном судне, совершавшем в Иваньковское водохранилище регулярные рейсы. Методика работы была следующей.

Воду, взятую у водозабора с горизонта 0—2 м, разливали в литровые склянки, которые затем экспонировали при равномерном освещении и разной температуре в специальном термолюминостате. В каждом варианте, рассчитанном на определенную температуру, было по 5 склянок с общим объемом воды около 4 л. Склянки закрывали ватными пробками. Перемешивание воды в них осуществлялось только за счет вибрации и качки судна. Продолжительность опытов составляла трое суток. Об изменении состояния фитопланктона за это время судили по его видовому составу и биомассе, пигментам, интенсивности фотосинтеза.

Фитопланктон и пигменты учитывали в исходной воде и после ее экспонирования при разной температуре. Фитопланктон для этого концентрировали фильтрацией через мембранный фильтр № 6. Его обработку с целью подсчета биомассы вели общепринятым методом [19]. Анализ хлорофилла производили по стандартной методике [23], продуктов его распада — по методу Лоренцена [20], каротиноидов — по методике, описанной Парсонсом и Стрикландом [22].

Фотосинтез измеряли в тех же условиях, в которых экспонировался фитопланктон, в первый и последний день опыта. В первые сутки для этого брали исходную воду из водоема. При проведении опытов на 3-й день в каждом варианте использовали пробу, которая состояла из порций воды, отлитой через 2 дня из склянок данного варианта. Интенсивность фотосинтеза измеряли скляночным кислородным методом в течение суточной экспозиции. При анализе полученных данных учитывали степень насыщенности воды кислородом. Во внимание принимали лишь результаты тех измерений, где процентное насыщение кислорода не превышало 140, как это и рекомендуется [1] в подобных работах; в большинстве случаев оно колебалось в пределах 80—120%.

Термолюминостат, использовавшийся для проведения опытов, представляет собой заполненный водой плексигласовый сосуд (1200 × 700 × 120 мм), который по длинной оси разделен на 5 отсеков, рассчитанных на разную температуру. Необходимая температура в отсеках поддерживается постоянным пропусканием находящейся в них воды через ультратермостат типа NBE (производство ГДР). Освещение снизу от ламп дневного света мощностью 40 вт, расположенных непосредственно под дном сосуда вплотную друг к другу.

Как уже упоминалось, в опытах старались создавать тот же перепад температур, который в это время отмечался в районе работы электростанции. Однако в большинстве случаев он все же был несколько сдвинутым в сторону более высоких температур против наблюдавшихся в естественных условиях. Это обусловлено тем, что вода, использовавшаяся для охлаждения термостатов, на судне была обычно на 1—2° теплее заборной и минимальная температура, которую удавалось поддерживать, в таком случае оказывалась на 1—6° выше, чем в водоеме у водозабора. Исключением был один опыт, проводившийся 6—9 июня в лаборатории очистных сооружений г. Конакова, в котором использовали водопроводную воду с температурой более низкой, чем в водоеме. Температуры, зада-

вавшиеся в опытах и наблюдавшиеся в это же время в естественных условиях, приведены ниже:

Время проведения опыта	Наблюдаемый перепад температур, °C	Температура в опытах, °C
11—14 мая	13—21	14—19
6—9 июня	17—24	15—24
2—5 июля	19—27	24—30
6—9 августа	22—30	25—32
5—8 сентября	16—23	20—27
2—5 октября	10—20	13—26
1—4 ноября	4—12	10—20

Освещение было круглосуточное. Исключение составляли лишь опыты, проводившиеся в июне и сентябре, когда пробы освещались 12 час. в день. При круглосуточном освещении интенсивность света (облученность) равнялась 78—80 кал./см²·сутки в расчете на видимую радиацию (λ 380—800 мкм), т. е. была близка к оптимальной для фотосинтеза [13]. Непрерывное освещение оказалось вполне удовлетворительным: в этих условиях водоросли развивались так же интенсивно, как и при 12-часовом световом дне. Измерения света производили фотоинтегратором [12] над поверхностью дна заполненного водой термолуминостага.

Уровень содержания основных минеральных элементов, которые используются на построение тела водорослей, в исследуемой воде был более или менее удовлетворительным (табл. 1). По данным Т. И. Белой и

Т а б л и ц а 1

Некоторые химические показатели воды
у водозабора Конаковской ГРЭС, мг/л

Дата	N			P (минеральный растворимый)	Fe (об- щее)	Si	CO ₂	HCO ₃ '
	NH ₄ '	NO ₂ '	NO ₃ '					
6 VI	0.168	0.010	0.080	0.001	0.300	0.6	4.0	188
1 VII	0.158	0.011	0.112	0.006	0.152	0.8	5.5	168
5 VIII	0.560	0.028	0.028	0.007	0.080	0.8	1.1	179
5 IX	0.139	0.014	0.080	0.006	0.232	0.4	—	175

П р и м е ч а н и е. Данные любезно предоставлены М. Л. Флейсом, которому авторы выражают искреннюю благодарность.

В. Д. Федорова [2], на 1 мг углерода, ассимилированного фитопланктоном, потребляется в среднем 0.06 мг азота, 0.01 мг фосфора и 0.04 мг железа. Примерно такие же величины процентного содержания указанных элементов приводятся в литературе (см. [6]), касающейся химического состава водорослей. Учитывая это, а также интенсивность фотосинтеза в наших опытах (2—5 мг O₂/л или 0.7—1.8 мг C/л за сутки), можно считать, что для обеспечения потребности исследуемого фитопланктона в течение 3 суток необходимо 0.1—0.3 мг/л азота, 0.02—0.05 мг/л фосфора и 0.1—0.2 мг/л железа. Как видно из данных табл. 1, азота и железа было достаточно. Более напряженным кажется положение с фосфором. Однако его количество могло пополняться за счет поступления из органических соединений, так что и этот элемент, вероятно, не был лимитирующим.

Таким образом, можно рассматривать условия освещения и минерального питания в опытах как оптимальные и полагать, что влияние температуры в них не должно было бы затухиваться другими факторами.

В то же время необходимо заметить, что подогреву подвергались пробы воды, заключенные в склянки, где не сохраняются те же условия для развития фитопланктона, какие имеются в водоеме. Многие планктонные

виды водорослей, как известно, чутко реагируют на такие изменения и в изолированной пробе находятся в угнетенном состоянии. В связи с этим для установления собственно термического эффекта можно условно принимать за контрольный¹ тот вариант каждого опыта, который соответствует минимальной температуре, и уже в сопоставлении с ним рассматривать данные, полученные при более высоких температурах.

Фитопланктон во всех опытах был представлен главным образом диатомовыми водорослями (табл. 2). Даже в середине лета (июль—август), когда обычно усиливается развитие синезеленых и зеленых водорослей, диатомеи были преобладающими. Однако, к сожалению, как раз в этот период не были взяты пробы для учета водорослей после их экспонирования при разной температуре. Таким образом, из результатов настоящих опытов возможны суждения о влиянии подогрева только на весенний и осенний фитопланктон, т. е. развивающийся при низких и умеренных температурах.

Если по результатам опытов проследить за приростом биомассы всего фитопланктона, то не удастся заметить отчетливой зависимости этого показателя от температуры. Практически одинаковым был прирост во всех вариантах опытов, поставленных в мае (при 14—19°) и в июне (при 15—24°). В сентябре намечается некоторое подавление развития по мере повышения температуры (от 20 до 27°), а в октябре намек на стимуляцию при средней из исследуемых температур (17°). Однако различия в величинах биомассы при этом незначительны и на фоне методических ошибок ее подсчета могут практически не приниматься во внимание.

Более податливым воздействию термического фактора оказалось соотношение разных видов в фитопланктоне (табл. 2). Особенно хорошо это прослеживается на диатомовых, которые были доминирующей группой с 2—3 ведущими видами. В исходных пробах это была *Melosira italica*, которой сопутствовали *Synedra acus* (в мае), *Diatoma elongatum* (в июне), *Synedra ulna* (в ноябре). Через три дня в большей части опытов *Melosira italica* утрачивала свое ведущее положение. Зато в значительном количестве обнаруживались *Stephanodiscus hantzschii* (в мае), *Nitzschia* sp. (в мае, июне, октябре), *Fragilaria capucina* (в ноябре). Последние появлялись и при самой низкой из испытывавшихся в каждом опыте температур, близкой к той, которая в это время наблюдалась в исходной воде из водоема. Однако в вариантах с более высокой температурой они всегда развивались интенсивнее. Общая биомасса диатомовых оставалась на одном уровне. Лишь в сентябрьском опыте, когда испытывались высокие значения температуры (20—27°), по мере ее повышения наблюдалось уменьшение биомассы диатомовых. Для зеленых водорослей, как видно из табл. 2, повышение температуры, напротив, оказывалось весьма благоприятным: их абсолютное количество и доля в общей биомассе постепенно увеличивались. Правда, при испытании наиболее высокой температуры (20—27°), как это было в сентябре, ее стимулирующее влияние на развитие зеленых становится более сглаженным. Однако и здесь из-за сильного угнетения диатомовых водорослей ведущее положение оставалось за зелеными.

В этом отношении еще показательнее оказались результаты другого опыта, который был выполнен на фитопланктоне Рыбинского водохранилища. Он проводился в общих чертах таким же образом, как и описанные выше: фитопланктон экспонировался в том же термолюминостате при 12-часовом периоде освещения; определение его видового состава и биомассы производилось тем же методом. Но в отличие от предыдущих в этом опыте наблюдение за фитопланктоном велось в течение более длительного времени с подсчетом его через 2, 4 и 8 дней, и, кроме того, испы-

¹ Истинным контролем данный вариант быть не может, поскольку, как упоминалось, его температура несколько иная, чем в водоеме, откуда бралась исходная вода для опытов.

Видовой состав и биомасса фитопланктона в опытах и влияние на него подогрева

Дата	Вариант опыта	Температура, °С	Биомасса, мг/л					Ведущие виды (более 10% от биомассы данной систематической группы)	зеленые
			диатомовые	зеленые	эвгленовые	пирофитовые	синезеленые	общая	
11—14 V	Перед экспозицией	—	4.51	0.10	0.01	0.05	0.0	1.67	<i>Melosira italica</i> (Ehr.) Kütz. (0.62), <i>Synedra acus</i> Kütz. (0.21)
	После экспозиции	14	8.16	0.42	0.18	0.0	0.0	8.76	<i>Synedra acus</i> (1.93), <i>Melosira italica</i> (1.90), <i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun. (1.34), <i>Melosira varians</i> Ag. (0.88)
		15	8.04	0.68	0.0	0.0	0.0	8.72	<i>Melosira italica</i> (2.01), <i>Stephanodiscus hantzschii</i> (1.28), <i>Synedra acus</i> (1.66), <i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag. (0.90)
		17	6.14	0.43	0.0	0.0	0.0	6.57	<i>Melosira italica</i> (2.06), <i>Nitzschia</i> sp. (0.96), <i>Stephanodiscus hantzschii</i> (0.78)
6—9 VI	Перед экспозицией	—	7.07	2.04	0.31	0.0	0.0	9.42	<i>Synedra acus</i> (2.21), <i>Melosira italica</i> (1.37), <i>Stephanodiscus hantzschii</i> (0.85), <i>Diatoma elongatum</i> (0.72)
	После экспозиции	15	2.96	0.41	0.13	0.14	0.0	3.64	<i>Melosira italica</i> (0.15), <i>Diatoma elongatum</i> (0.64)
			2.53	0.03	0.0	0.05	0.0	2.61	<i>Nitzschia</i> sp. (1.04), <i>Melosira italica</i> (0.45), <i>Diatoma elongatum</i> (0.43), <i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Müll. (0.31)
									<i>Crucigenia quadrata</i> Morren (0.61), <i>Micractinium pusillum</i> (0.30), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.25)
									<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.02)
									<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory (0.14), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.10)
									<i>Raphidonema longiset</i> Vischer (0.04), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (0.04)
									<i>Micractinium pusillum</i> Fres. (0.11), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.13), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.07)
									<i>Chlamydomonas</i> sp. (0.25), <i>Dicetyosphaerium pulchellum</i> Wood (0.20), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.90), <i>Micractinium pusillum</i> (0.07)
									<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.13), <i>Micractinium pusillum</i> (0.09)

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Дата	Вариант опыта	Температура, °С	Биомасса, мг/л						диагномные	зеленые
			диатомовые	зеленые	заглубовые	пирофитовые	синезеленые	общая		
6—9 VI	После экспозиции	18	2.74	0.27	0.0	0.93	0.0	3.94	<i>Nitzschia</i> sp. (1.08)	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.17), <i>Pandorina morum</i> (0.04)
		21	2.51	0.42	0.38	0.65	0.0	3.96	<i>Nitzschia</i> sp. (1.37), <i>Melosira italica</i> (0.28), <i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i> (0.25)	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.17), <i>Pandorina morum</i> (0.07)
		24	2.98	0.42	0.50	0.07	0.0	3.97	<i>Nitzschia</i> sp. (1.54), <i>Fragilaria capucina</i> Desm. (0.37), <i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i> (0.30)	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.22), <i>Pediastrum duplex</i> Meyen (0.07)
		—	1.63	0.78	0.10	0.35	0.08	2.94	<i>Melosira italica</i> (0.94)	<i>Pandorina morum</i> (0.45), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.10)
2—5 VII	Перед экспозицией	—	0.44	1.04	0.12	0.0	0.04	1.64	<i>Melosira italica</i> (0.25), виды рода <i>Stephanodiscus</i> (0.11)	<i>Pediastrum duplex</i> (0.28), <i>Chlamydomonas</i> sp. (0.24)
6—9 VIII	Перед экспозицией	—	1.26	0.83	0.19	0.83	0.12	3.23	<i>Melosira italica</i> (1.03)	<i>Mougeotia</i> sp. (0.42), <i>Staurastrum gracile</i> Ralfs (0.11), <i>Binuclearia</i> sp. (0.09), <i>Pediastrum duplex</i> (0.08)
5—8 IX	Перед экспозицией	20	0.86	3.42	0.48	0.02	0.08	4.86	<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun. (0.34), <i>Melosira italica</i> (0.18), <i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs (0.18)	<i>Pediastrum duplex</i> (0.83), <i>Pediastrum biradiatum</i> Meyen (0.46), <i>Pediastrum simplex</i> Meyen (0.42), <i>Coelastrum microporum</i> Naeg. (0.46), <i>Binuclearia</i> sp. (0.34)
	После экспозиции	23	1.25	2.29	0.14	0.0	0.37	4.05	<i>Melosira italica</i> (0.48), <i>Stephanodiscus dubius</i> (Fricke) Hust. (0.24), <i>Melosira granulata</i> (0.18)	<i>Pediastrum duplex</i> (0.45), <i>Pediastrum simplex</i> (0.25), <i>Mougeotia</i> sp. (0.31)

Таблица 2 (продолжение)

Дата	Вариант опыта	Температура, °C	Биомасса, мг/л					Диатомовые	зеленые
			диатомовые	зеленые	авгленовые	пирофитовые	синезеленые	общая	
5—8 IX	После экспозиции	25	—	—	—	—	—	—	<i>Pediastrum duplex</i> (0.61), <i>Pediastrum biradiatum</i> (0.36), <i>Mougeotia</i> sp. (0.45) <i>Pediastrum duplex</i> (0.06), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.02), <i>Oocystis borget</i> Snow (0.02)
	Перед экспозицией	27	0.53	2.65	0.22	0.0	0.41	3.81	
2—5 X	После экспозиции	13	3.25	0.85	0.12	0.47	0.0	4.69	<i>Melosira italica</i> (1.71), <i>Diatoma elongatum</i> (0.34) <i>Melosira italica</i> (1.84), <i>Diatoma elongatum</i> (0.59), <i>Nitzschia</i> sp. (0.46)
	Перед экспозицией	17	4.13	1.43	0.09	0.68	0.0	6.33	
	После экспозиции	20	3.72	1.10	0.06	0.31	0.0	5.19	<i>Pandorina morum</i> (0.23), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.16) <i>Pandorina morum</i> (0.23), <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.22)
	Перед экспозицией	26	2.94	1.93	0.37	0.40	0.0	5.64	
1—3 XI	После экспозиции	—	0.28	0.18	0.02	0.12	0.05	0.65	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.36), <i>Scenedesmus denticulatus</i> Lagerh. (0.24), <i>Pandorina morum</i> (0.23), <i>Binuclearia</i> sp. (0.24), <i>Coelastrum microporum</i> (0.22) <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.06), <i>Binuclearia</i> sp. (0.05) <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.20), <i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. (0.03) <i>Scenedesmus quadricauda</i> (0.82)
	Перед экспозицией	10	0.57	0.26	0.0	0.0	0.0	0.83	
	После экспозиции	20	0.84	1.06	0.0	0.0	0.0	1.92	<i>Melosira italica</i> (0.10), <i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr. (0.07) <i>Fragilaria capucina</i> (0.17), <i>Asterionella formosa</i> Hass. (0.13), <i>Melosira italica</i> (0.07) <i>Fragilaria capucina</i> (0.52)

Примечание. В скобках указана биомасса данного вида, мг/л.

тывался более широкий диапазон температур: 7, 10, 15, 20, 25°. Опыт проводился глубокой осенью, когда температура в водоеме, откуда бралась вода, была около 4°.

В табл. 3 представлены полученные данные. Они приведены для отдельных видов, которые на протяжении всего опыта создавали наиболее существенную часть биомассы водорослей определенной систематической группы. Для всех прочих представителей каждой группы дается их суммарная биомасса с указанием числа слагающих ее видов.

В исходной воде фитопланктон был довольно беден. Его биомасса равнялась 0.31 мг/л и состояла почти полностью из *Stephanodiscus binderanus* и *Melosira islandica*. Представители остальных приведенных в табл. 3 видов попадались либо единичными клетками, либо совсем не были встречены.

Через два дня опыта доминирующими оставались все те же виды. Однако *Stephanodiscus binderanus* значительно превосходил по биомассе *Melosira islandica*. Последняя сохраняла за собой ведущее положение лишь при самой низкой из испытывающихся температур (7°). Наряду с ними в ощутимых количествах появились *Melosira italica* subsp. *subarctica* и *Synedra ulna*, а при более высокой температуре (20—25°) единичными экземплярами отмечены еще несколько видов диатомовых, а также зеленых водорослей. Общая биомасса фитопланктона оставалась на том же уровне.

На 4-й день опыта изменение в составе фитопланктона проявилось еще отчетливее. Обращает на себя внимание увеличение видового разнообразия водорослей, особенно при более высоких температурах (15—25°). За счет усилившегося развития видов, которые раньше встречались только единичными клетками, общая биомасса увеличивается, что более всего заметно при температуре 20°. Господствующее положение почти во всех вариантах этого срока (за исключением 25°) по-прежнему сохраняет *Stephanodiscus binderanus*. Однако, если при 7—15° этот вид составлял около половины от общей биомассы, то при 20° — только ее третью часть. Из других диатомовых можно отметить *S. hantzschii*, *S. astraea*, *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *Asterionella formosa*, *Synedra ulna*, обнаруживших наибольший прирост при 20°. Значительное увеличение биомассы под влиянием температуры в этот срок показали зеленые водоросли, которые положительно реагировали на ее повышение до самых высоких значений (25°). При этом развивалось много разных представителей данной группы водорослей, но наибольшую часть их общей биомассы составляли *Scenedesmus quadricauda* и *Chlamydomonas* sp. (табл. 3).

Через 8 дней различие в общей биомассе фитопланктона, развивавшегося при разной температуре, стало весьма существенным (табл. 3). Однако на этот раз оно обуславливалось приростом лишь нескольких видов: *Synedra ulna* (доминант), *Stephanodiscus hantzschii*, *Navicula* sp. и *Nitzschia* sp. из диатомовых и *Scenedesmus quadricauda* и *Chlamydomonas* sp. из зеленых. Хорошо прослеживается отношение к температуре этих водорослей: максимальное обилие *Synedra ulna* и *Chlamydomonas* sp. отмечено при 15°, *Stephanodiscus hantzschii* — при 20°, а *Navicula* sp., *Nitzschia* sp. и *Scenedesmus quadricauda* обнаружили наибольший прирост при 25°. Виды диатомовых (*Stephanodiscus binderanus* и *Melosira islandica*), составлявшие основную часть биомассы в исходной пробе фитопланктона, к этому времени полностью выпали.

Из описанных экспериментов может быть сделано следующее общее заключение. Первым проявлением реакции фитопланктона на повышение температуры является изменение соотношения составляющих его видов. Это обусловлено тем, что виды водорослей, которые первоначально занимали ведущее положение, обычно угнетаются или выпадают полностью. Напротив, начинают развиваться многие из водорослей, находившихся в исходной пробе перед опытом в виде единичных клеток. Те из них, для которых повышение температуры оказывается благоприятным, посте-

Видовой состав и биомасса фитопланктона, развивающегося при разной температуре

Дата	Температура, °C	Диатомовые										Зеленые							Общая биомасса фито- планктона, мг/л	
		биомасса, мг/л										биомасса, мг/л								
		<i>Stephanodis- cus bindera- nus</i>	<i>Stephanodis- cus hantzschii</i>	<i>Stephanodis- cus astraea</i>	<i>Melosira is- landica</i>	<i>Melosira ita- lica subsp. subarctica</i>	<i>Asterionella formosa</i>	<i>Naticula</i> sp.	<i>Nitzschia</i> sp.	<i>Synechra ulna</i>	<i>Synechra acus</i>	прочие диа- томовые	число прочих видов	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Chlamydomo- nas</i> sp.	<i>Achnanthes falcatulus</i>	<i>Microcystium pusillum</i>	<i>Acanthospha- era tenuispi- na</i>		прочие зеле- ные
26 XI	Исход- ная	0.16	—	×	0.13	×	×	—	0.01	—	—	—	×	0.01	—	—	—	×	4	0.31
28 XI	7	0.10	—	—	0.19	0.01	×	—	0.02	×	—	2	×	—	—	—	—	×	1	0.32
	10	0.12	×	—	0.01	0.02	0.01	—	0.01	—	0.01	—	×	—	—	—	—	×	1	0.18
	15	0.07	—	×	—	0.01	×	×	0.02	×	0.03	5	×	—	—	—	—	×	1	0.11
	20	0.16	—	—	0.02	0.04	×	×	0.02	×	0.02	4	0.01	—	—	—	—	×	4	0.28
	25	0.31	0.01	—	—	0.05	—	×	0.01	×	0.02	3	0.01	×	—	—	—	0.01	7	0.42
30 XI	7	0.10	×	—	0.08	×	0.01	×	×	×	0.01	4	×	×	—	—	—	0.01	3	0.21
	10	0.20	0.02	0.01	0.03	0.02	0.02	×	0.03	—	0.01	3	0.01	×	—	—	—	0.04	5	0.39
	15	0.68	0.03	0.02	0.03	0.03	0.04	×	0.02	—	0.17	7	0.02	0.03	×	×	—	0.02	16	1.09
	20	0.61	0.10	0.12	0.04	0.14	0.17	0.01	0.19	0.02	0.12	5	0.08	0.03	×	×	—	0.11	16	1.77
	25	0.10	0.04	0.01	—	0.04	0.02	0.03	0.10	0.02	0.14	5	0.21	0.11	—	0.01	—	0.24	14	1.08
4 XII	7	—	0.20	—	—	—	0.12	0.06	—	—	—	—	0.21	—	—	—	—	—	—	0.62
	10	—	0.22	—	—	—	0.08	0.05	1.36	—	—	—	0.21	0.97	—	—	—	—	—	2.92
	15	—	0.83	—	—	—	0.38	0.09	6.79	—	0.15	1	—	1.45	—	0.06	—	0.01	1	9.79
	20	—	1.22	0.99	—	—	0.16	0.23	2.72	—	—	—	0.20	—	0.45	—	0.72	0.19	2	7.27
	25	—	0.99	—	—	—	—	0.61	0.30	0.33	—	—	1.25	0.36	—	0.66	—	0.42	4	5.39

Примечание. Знак умножения — биомасса менее 0.001 мг/л, тире — не отмечено.

пенно становятся ведущими формами. Таким образом, если в эксперименте под воздействием тепла и имеет место увеличение биомассы водорослей, то оно происходит за счет видов, которые почти не встречались в исходной пробе. Подобное реагирование отчетливо проявляется лишь под влиянием подогрева не менее чем на 3—5° и при достаточно длительном (3—4 дня) пребывании водорослей в этих условиях. Непродолжительное (до 2 дней) воздействие весьма сильного повышения температуры (на 10—15°), так же как и длительное (в течение 8 дней) влияние небольшого подогрева (на 2—3°), на фитопланктоне отражается мало.

В качестве другого показателя, по которому судили о влиянии повышенной температуры на состояние фитопланктона, использовался его пигментный аппарат: хлорофиллы «а», «b», «с», общие каротиноиды, некоторые продукты распада хлорофилла «а». Предполагалось, что хлорофилл «а» и сумма хлорофиллов могут быть дополнительными показателями фотосинтезирующей биомассы. По соотношению каротиноидов и хлорофилла «а» (к/хл «а») можно следить за физиологическим состоянием испытывавшихся водорослей. Как известно, при неблагоприятном воздействии хлорофилл распадается быстрее каротиноидов, а последние, кроме того, могут усиленно синтезироваться. В результате этого указанное соотношение к/хл «а» повышается. С той же целью можно использовать и данные по некоторым продуктам деградации хлорофилла, полагая, что воздействие экстремальных температур приводит к их накоплению.

Результаты анализа пигментов (табл. 4) позволяют отметить следующее. Количество хлорофилла «а» и суммарного хлорофилла под влиянием подогрева, создававшегося в большей части опытов, существенным образом не меняется. Исключение составляют данные лишь двух опытов, выполненных в середине лета (в июле и августе) при наиболее высокой температуре. Здесь наблюдается некоторый намек на уменьшение содержания хлорофилла «а» по мере повышения температуры. В сочетании с параллельно увеличивающимся процентным содержанием продуктов его деградации, как например в июле при 30°, это может указывать на интенсивный распад хлорофилла.

Данные по абсолютному количеству каротиноидов более стабильны. Однако отношение к/хл «а», полученное в упомянутых летних опытах при высокой температуре, выделяется наибольшими величинами.

В некоторых опытах (в мае, августе, сентябре и ноябре) можно отметить тенденцию увеличения доли хлорофилла «b» в сумме всех зеленых пигментов, по мере того как температура становится более высокой. Это согласуется с отмечавшимся выше усиленным приростом зеленых водорослей, содержащих хлорофилл «b». Кроме того, можно предположить превращение хлорофилла «а» в хлорофилл «b», которое ускоряется с повышением температуры [18].

Основной вывод, к которому приводят результаты анализа пигментов фитопланктона в настоящих экспериментах, таков, что пигментный аппарат при этом не претерпевает существенных отклонений. Те колебания, которые отмечались, могут рассматриваться только как намек на изменения.

О жизнеспособности и физиологической активности фитопланктона в процессе его развития при заданных температурах судили по интенсивности фотосинтеза. Измерения фотосинтеза производились в 1-е и 3-и сутки опыта. Последнее служило своеобразным контролем физиологического состояния фитопланктона в конце экспозиции.

Результаты определения фотосинтеза (табл. 5) показывают, что на протяжении всей 3-суточной экспозиции фитопланктон был достаточно активен. Интенсивность фотосинтеза на 3-й день в большинстве опытов оставалась такой же, как и в первый, или была несколько выше, и тенденция зависимости от температуры, наметившаяся в начале опыта, повторялась. Усиление фотосинтеза к концу экспозиции в большинстве случаев

Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне при разной температуре

Дата	Вариант опыта	Температура (°C)	Хлорофиллы (хл), мкг/л			Каротиноиды (к) мкг SPU/л ¹	к/хл «а»	Феопигменты, % ²
			«а»	«b»	«с»			
11—14 V	Перед экспозицией	13 ³	8.92	0.50	0.74	8.28	0.93	14
	После экспозиции	14	19.6	2.66	2.14	13.2	0.67	49
		15	21.0	2.78	4.38	14.9	0.71	35
		17	19.7	3.25	3.75	14.5	0.74	29
		19	18.5	3.77	2.67	13.4	0.72	29
6—9 VI	Перед экспозицией	17	12.2	0.46	2.48	7.38	0.60	27
	После экспозиции	15	10.6	2.01	4.03	7.38	0.70	30
		18	12.7	1.28	3.24	8.00	0.63	36
		21	12.6	1.68	2.26	8.25	0.65	35
		24	14.9	1.92	3.55	9.88	0.66	28
2—5 VII	Перед экспозицией	19	10.8	1.36	0.76	8.17	0.75	22
	После экспозиции	24	11.4	2.19	1.70	10.7	0.94	25
		26	11.6	1.50	3.12	10.8	0.93	21
		28	12.8	1.91	1.14	11.7	0.91	24
		30	6.68	1.50	1.60	7.25	1.09	58
6—9 VIII	Перед экспозицией	22	6.42	0.92	0.96	5.16	0.80	16
	После экспозиции	25	10.1	1.93	1.31	12.0	1.19	23
		28	8.99	2.44	1.06	10.4	1.16	24
		30	5.70	1.64	0.42	7.18	1.26	—
		32	7.09	1.61	1.20	9.00	1.27	—
5—8 IX	Перед экспозицией	16	11.4	1.72	2.24	6.75	0.59	17
	После экспозиции	20	6.92	1.78	2.17	5.02	0.73	19
		23	7.60	1.96	1.57	6.02	0.79	43
		25	10.1	3.00	2.90	8.74	0.87	26
		27	7.34	—	0.92	6.30	0.86	38
2—5 X	Перед экспозицией	10	10.2	1.02	0.26	6.84	0.67	24
	После экспозиции	13	8.18	1.24	1.80	5.88	0.72	15
		17	9.56	2.18	1.94	6.80	0.71	20
		20	10.5	2.42	1.83	6.59	0.63	20
		26	10.1	2.20	1.08	8.84	0.88	42
1—4 XI	Перед экспозицией	4	4.62	0.35	0.16	3.75	0.81	39
	После экспозиции	10	4.17	0.71	0.75	3.99	0.96	—
		20	5.18	1.12	1.06	7.00	1.36	—

¹ SPU — специфическая пигментная единица, близка к 1 г.² Рассчитаны от их суммы с хлорофиллом «а», измеренным по методу Лоренцена [20].

Знак «—» — данные недостоверны.

³ В водоеме при отборе проб.

согласуется со степенью нарастания биомассы фитопланктона и более всего выражено в тех опытах (в мае и октябре), где этот прирост максимальный.

Исключение составляют летние опыты, выполнявшиеся в июле и августе при наиболее высоких значениях температур (24—32°). В этот период существенно различалась скорость фотосинтеза в первый и третий день экспозиции и, кроме того, наблюдалось изменение характера зависимости его от температуры: как правило, в первый день с повышением температуры интенсивность фотосинтеза уменьшалась, а в последний, напротив, усиливалась.

Заметим, что в этих же опытах по мере повышения температуры было отмечено уменьшение содержания хлорофилла и ухудшение состояния всего пигментного аппарата. К сожалению, в них, как уже упоминалось, не был учтен фитопланктон после экспозиции. Это затрудняет объяснение полученных результатов. По аналогии с другими опытами, где под влия-

**Интенсивность фотосинтеза фитопланктона
при разной температуре**

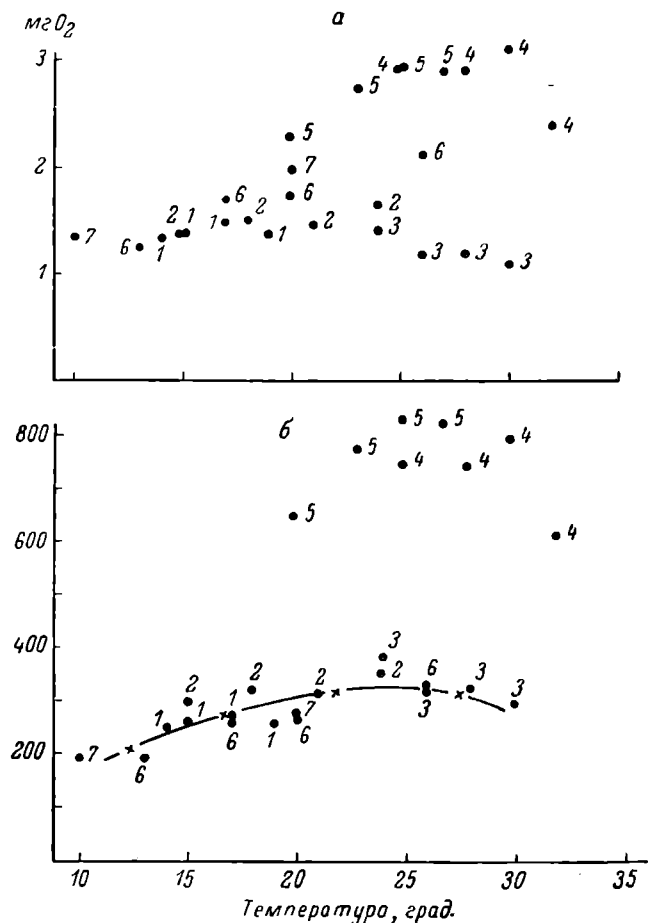
Дата	Темпера- тура, °C	Фотосинтез, мг O ₂ /л · сутки		Освещен- ность кал./см ² · сутки
		1-й день	3-й день	
11—14 V	14	2.20	3.12	78
	15	2.30	3.89	
	17	2.46	3.82	
	19	2.30	3.82	
6—9 VI	15	1.80	2.02	39
	18	1.95	2.27	
	21	1.91	2.58	
	24	2.14	2.42	
2—5 VII	24	4.12	2.28	78
	26	3.44	3.64	
	28	3.48	3.93	
	30	3.18	3.82	
6—9 VIII	25	4.77	0.57	78
	28	4.74	1.31	
	30	5.06	3.60	
	32	3.89	5.04	
5—8 IX	20	3.70	2.43	39
	23	4.40	3.03	
	25	4.70	3.14	
	27	4.65	3.12	
2—5 X	13	1.94	2.13	78
	17	2.66	3.60	
	20	2.72	4.11	
	26	3.29	4.30	
1—4 XI	10	0.88	1.02	78
	20	1.28	2.46	

нием повышенной температуры отмечалось изменение соотношения видов в фитопланктоне, можно предположить, что в июле и августе тоже наблюдались угнетение первоначально ведущих форм и постепенная замена их другими, более приспособленными к данным условиям. Поскольку развитие последних стимулировалось подогревом, за счет них и могла оказаться максимальной общая интенсивность фотосинтеза при более высоких температурах. Однако, даже допустив возможность смены доминирующих видов водорослей, нельзя не согласиться с тем, что ослабление фотосинтеза при 30—32°, наблюдавшееся по крайней мере в первый день июльского и августовского опытов, говорит об отрицательном реагировании планктона на подогрев до такой температуры.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры в пределах каждого испытывавшегося диапазона ее значений прослеживается плохо. Так, например, в мае и июне во всех вариантах опыта скорость фотосинтеза была почти одинаковой. В июле и августе, как было показано выше, в первый день с повышением температуры интенсивность фотосинтеза падала, а на третий день, напротив, повышалась. В сентябре, на протяжении всей 3-суточной экспозиции с повышением температуры на первые 3° фотосинтез несколько усиливался, а затем оставался неизменным. И только в октябре и ноябре можно было отметить его закономерное возрастание по мере повышения температуры. Наиболее вероятной причиной такого нечеткого проявления исследуемой зависимости, как нам кажется, может быть сравнительно небольшой перепад температур, задававшихся в большинстве случаев. На это указывают данные двух последних опытов,

в которых интервалы испытывавшихся температур были наибольшими и указанная зависимость оказалась достаточно отчетливой.

В связи с этим напомним, что процесс фотосинтеза включает фотохимические, или световые, и ферментативные, или темновые, реакции. От температуры зависит только скорость темновых реакций, которые обычно вдвое-втрое усиливаются на каждые 10° ($Q_{10}=2-3$). Скорость фотохимических реакций от температуры почти не зависит ($Q_{10}=1$), но в значительной мере определяет воздействие термического фактора



Зависимость фотосинтеза фитопланктона от температуры по данным разных опытов.

По оси ординат — интенсивность фотосинтеза в $mg O_2$ за сутки, приходящаяся на mg биомассы (а) и mg хлорофилла «а» (б). По оси абсцисс — температура в $^\circ C$. Цифры у точек в порядке возрастания соответствуют данным опытов в мае, июне, июле, августе, сентябре, октябре и ноябре.

на темновые реакции. Например, в условиях сильного лимитирования светом влияние температуры не ощущается и Q_{10} для фотосинтеза близко к 1. Аналогичная ситуация может наблюдаться и в тех случаях, когда заключительные стадии фотосинтетического процесса лимитируются фактором минерального питания. Для иллюстрации этих общих положений можно сослаться на работы [17] и [16].

С этой точки зрения условия освещения и минерального питания в настоящих опытах, как уже говорилось, можно считать более или менее оптимальными. Подтверждением служат и полученные в них очень высокие величины фотосинтеза, которые близки к максимальным при дан-

ном видовом составе и степени развития фитопланктона. Таким образом, можно думать, что процесс фотосинтеза здесь не ограничивался другими факторами и влияние температуры должно было проявиться достаточно полно. Это заставляет признать, что слабое проявление в наших опытах зависимости фотосинтеза от температуры в пределах ее небольших интервалов вполне реально.

Полагая, что при более резком перепаде температур их влияние на фотосинтезирующую деятельность фитопланктона гораздо заметнее, мы попытались сопоставить величины обоих показателей по результатам всех опытов. По отношению к их данным такое объединение вполне допустимо, так как на протяжении всего периода работ, за исключением июля и августа, исследуемый фитопланктон по своему составу был довольно сходным: преобладали диатомовые с ведущим видом *Melosira italica* (табл. 2). При этом были взяты данные по фотосинтезу, измеренному лишь в первый день, когда видовой состав фитопланктона еще не мог сильно измениться. Чтобы величины фотосинтеза, полученные в разных опытах, были сравнимы в абсолютном отношении, они пересчитывались на единицу количества хлорофилла (суточное ассимиляционное число, САЧ) или единицу биомассы водорослей (коэффициент Ф/Б). Кроме того, данные опытов, которые выполнялись при 12-часовом световом дне (в июне и сентябре), приведены к облученности, соответствующей круглосуточному освещению. Это достигалось удвоением величин фотосинтеза, полученных в обоих указанных опытах, при допущении, что в пределах задававшихся величин облученности (39—78 кал./см²·сутки видимой радиации) между фотосинтезом и энергией света существует линейная зависимость [13].

На рисунке, где приводится совокупность всех данных, можно видеть вполне определенную корреляцию между фотосинтезом и температурой. Разброс величин ассимиляционных чисел сравнительно невелик. Исключение среди них составляют лишь данные, полученные в августе и начале сентября (рисунок, 4 и 5) при несколько отличном видовом составе фитопланктона, характеризующемся повышенным процентным содержанием зеленых водорослей.¹ Они выделяются очень высокими значениями и группируются отдельно, но повторяют ту же самую тенденцию зависимости от температуры. Разброс данных по фотосинтезу, рассчитанному на единицу биомассы (Ф/Б), больше, что, правда, вполне объяснимо, если учесть сравнительно малую точность ее определения. Однако характер зависимости от температуры такой же, как и наметившийся по ассимиляционным числам.

Анализируя температурную зависимость фотосинтеза по ассимиляционным числам большей части опытов (с диатомовым планктоном), можно заметить, что примерно от 10 до 24° скорость фотосинтеза увеличивается пропорционально температуре, в пределах 24—26° она максимальна, а затем подавляется. Если по данным, находящимся в пределах линейной зависимости фотосинтеза от температуры, вычислить Q_{10} ($Q_{10} = \Phi_{24^\circ} / \Phi_{14^\circ}$), то получается величина порядка 1.5. Интересно, что близкие значения Q_{10} приводятся и в работе С. Н. Чморя и В. М. Оя [17], касающейся фотосинтеза высших растений (при насыщающей концентрации CO_2 и высокой радиации $Q_{10} = \Phi_{25^\circ} / \Phi_{15^\circ} = 1.6$).

Таким образом, на основе результатов наших опытов по фотосинтезу может быть сделано следующее заключение. Влияние температуры на фотосинтезирующую деятельность фитопланктона в пределах тех ее интервалов, которые испытывались, прослеживается слабо. Это вполне объяснимо, если иметь в виду сравнительно небольшую величину Q_{10} (1.5), получившуюся по данным опытов. При такой величине Q_{10} за счет иссле-

¹ Фитопланктон этого периода обычно характеризуется повышенной фотосинтетической активностью. Кроме того, столь высокие ассимиляционные числа могли быть обусловлены заниженными данными по хлорофиллу, с чем часто приходится сталкиваться при анализе фитопланктона с большим количеством зеленых водорослей.

дуемого подогрева на 6—8° можно ожидать усиления фотосинтеза не более, чем на 30—40%. Лишь при рассматривании величин фотосинтеза, которые получены в пределе температур, различающихся более чем на 10°, термический эффект становится хорошо заметным. В этом случае он проявляется вполне отчетливо и подчиняется общим закономерностям зависимости фотосинтеза от температуры.

Кроме показателей, имеющих непосредственное отношение к фитопланктону, определенный интерес представляют данные по деструкции органического вещества. Эти данные нами были получены попутно, при определении фотосинтеза, и в настоящей работе, естественно, не могут иметь самостоятельного значения. Однако по соотношению процессов синтеза и распада органического вещества можно судить об условиях, которые складывались в пробах фитопланктона, экспонировавшегося при разной температуре.

По величинам деструкции, приведенным в табл. 6, можно отметить следующее. При минимальной температуре каждого опыта, т. е. в условиях, сходных с естественными, скорость деструктивных процессов близка к наблюдавшейся в водоеме. С повышением температуры деструкция быстро усиливается. Это хорошо было видно во всех опытах, кроме про-

Т а б л и ц а 6
Деструкция органического вещества в пробах фитопланктона,
экспонированного при разной температуре

Дата	Место экспонирования пробы	Тем- пера- тура, °C	Деструкция, мгО ₂ /л · сутки	
			1-й день	3-й день
11—14 V	В условиях водоема ¹ Термолюминостат	14	0.35	—
		14	0.24	0.65
		15	0.20	0.64
		17	0.26	0.98
		19	0.22	1.04
6—9 VI	В условиях водоема Термолюминостат	18	0.95	—
		15	1.00	1.24
		18	1.13	0.99
		21	1.12	1.48
		24	1.16	1.06
2—5 VII	В условиях водоема Термолюминостат	26	1.15	—
		24	1.50	1.56
		26	1.41	1.56
		28	1.58	1.61
		30	1.47	1.86
6—9 VIII	В условиях водоема Термолюминостат	23	0.60	—
		25	0.82	1.10
		28	0.78	0.79
		30	0.85	1.78
		32	0.93	2.34
5—8 IX	В условиях водоема Термолюминостат	17	0.48	—
		20	0.67	0.74
		23	0.82	1.24
		25	1.16	1.44
		27	1.22	1.62
2—5 X	В условиях водоема Термолюминостат	10	0.10	—
		13	0.30	0.51
		17	0.32	0.91
		20	0.38	1.22
		26	0.66	2.41
1—4 XI	В условиях водоема Термолюминостат	4	0.33	—
		10	0.33	0.46
		20	0.80	0.84

¹ Специальный сосуд на палубе судна с проточной водой из водоема.

водившихся в мае и июне, когда испытывались небольшие температурные интервалы. На 3-й день расхождения в величинах деструкции, полученных при разной температуре, становятся гораздо больше и отчетливо проявляются уже во всех опытах.

Однако интенсивность процессов распада органического вещества почти всегда ниже интенсивности фотосинтеза (табл. 5, 6). На протяжении всей 3-суточной экспозиции чистая продукция (табл. 7) характеризуется весьма большими величинами, что указывает на высокую активность исследуемого фитопланктона.

Таблица 7

Чистая продукция в пробах воды, экспонированных при разной температуре

Дата	Температура, °C	Чистая продукция, мг O ₂ /л · сутки		Дата	Температура, °C	Чистая продукция, мг O ₂ /л · сутки	
		1-й день	3-й день			1-й день	3-й день
11—14 V	14	1.96	2.47	6—9 VIII	25	3.95	—0.53
	15	2.10	3.25		28	3.96	0.52
	17	2.20	2.84		30	4.21	1.82
	19	2.08	2.78		32	2.96	2.70
6—9 VI	15	0.80	0.78	5—8 IX	20	3.03	1.56
	18	0.82	1.28		23	3.58	1.72
	21	0.79	1.10		25	3.54	1.47
	24	0.98	1.36		27	3.43	1.32
2—5 VII	24	2.62	0.72	2—5 X	13	1.64	1.62
	26	2.03	2.08		17	2.34	2.68
	28	1.90	2.32		20	2.34	2.89
	30	1.71	1.96		26	2.63	1.89
				1—4 XI	10	0.55	0.56
					20	0.48	1.62

Рассмотрев все полученные данные, характеризующие состояние фитопланктона под влиянием создавшегося в опытах подогрева, можно отметить следующее.

Если иметь в виду те сравнительно небольшие перепады температуры (8—10°), которые воспроизводились, а также такие общие показатели фитопланктона, как суммарная биомасса, содержание отдельных пигментов, фотосинтез всей популяции, то можно считать, что существенных отклонений под влиянием подогрева не происходит. Уровень этих показателей практически остается неизменным даже при крайне высоких значениях температур, задававшихся в опытах. Исключение составляет лишь период наибольшего естественного прогрева водоема в середине лета, когда нагревается вода, уже имеющая температуру около 25°. В этом случае при дальнейшем искусственном подогреве наблюдается уменьшение биомассы фитопланктона и содержания пигментов, ухудшение состояния водорослей и ослабление их фотосинтеза.

Однако если проследить за развитием отдельных видов, входящих в состав фитопланктона, то даже при умеренной температуре нетрудно заметить весьма существенные изменения, обусловленные влиянием подогрева. Они выражаются в том, что начинают усиленно развиваться водоросли, не являющиеся массовыми в исходном планктоне водоема (виды *Synedra*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Fragilaria*, иногда *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus hantzschii*), на фоне которых первоначально ведущие формы (в большинстве случаев виды рода *Melosira*) постепенно теряют свое господствующее положение. Кроме того, почти всегда стимулируется развитие зеленых водорослей, содержащихся в исходной пробе фитопланктона в ничтожно малых количествах. Подогрев оказывается благоприятным для многих видов этой систематической группы. Но чаще всего на их фоне выделяется типичный убиквист *Scenedesmus quadricauda*, создававший весьма существенную долю общей биомассы к концу экспо-

зиции большинства опытов. Стимулирующее влияние подогрева на зеленых водорослях сказывается гораздо сильнее и прослеживается до более высокой температуры (25—27°), чем на тех видах диатомовых, которые положительно реагируют на повышение температуры. В результате этого при наиболее высокой температуре процентное содержание зеленых водорослей в общей биомассе становится более высоким.

Следует отметить, что изменение соотношения видов в фитопланктоне отмечалось во всех вариантах, в том числе и при минимальной температуре, которая только на 2—3° была выше, чем в водоеме. Это заставляет думать, что создававшиеся в экспериментах (в пробах воды, заключенных в склянки) условия отражались на составе фитопланктона независимо от подогрева. Вероятнее всего, само изолирование из водоема неблагоприятно для таких типично планктонных организмов, как например виды рода *Melosira*. Заметим, что, как и многие другие истинно планктонные водоросли, виды *Melosira* с трудом поддаются культивированию на искусственной питательной среде. По-видимому, причина этого заключается в их высокой требовательности к химическому составу и условиям перемешивания водных масс [7, 11], которые невозможно сохранить при изолировании пробы воды из водоема или полностью воспроизвести в культуральной жидкости. Однако если в каждом опыте вариант с минимальной температурой рассматривать как контрольный, то и в этом случае на его фоне изменение в соотношении видов фитопланктона, подвергающегося воздействию тепла, все же прослеживается весьма отчетливо. Аналогичное явление смены доминирующих видов под влиянием подогрева наблюдала Л. А. Сиренко [15] в экспериментах со смешанными культурами (*Stephanodiscus hantzschii* и *Scenedesmus quadricauda*), в которых с повышением температуры от 15 до 24° диатомовые водоросли вытеснялись зелеными. Причиной такой смены, по мнению автора, является ослабление неблагоприятными температурными условиями жизнедеятельности диатомей и снижение физиологической активности их метаболитов, сдерживающих развитие зеленых водорослей.

Вследствие того что влияние температуры в каждом опыте выражалось преимущественно в изменении соотношения отдельных видов в фитопланктоне и мало сказывалось на его общей биомассе, не наблюдалось значительных отклонений в абсолютном содержании пигментов и в интенсивности фотосинтеза. Влияние подогрева по этим показателям было заметно только при высокой температуре (выше 25°), когда его эффект становился отрицательным.

Таким образом, результаты настоящих опытов приводят к заключению, что подогрев в пределах 10° не оказывает сильного влияния на жизнедеятельность фитопланктона в целом. Только в летнее время, когда нагревается вода с температурой выше 25°, возможен его отрицательный эффект.

Тем не менее следует иметь в виду, что при подогревании воды с умеренной температурой могут произойти изменения в составе фитопланктона. Особенно серьезного внимания заслуживает стимулирующее влияние тепла на развитие зеленых. Водоросли этой систематической группы характеризуются более высоким содержанием хлорофилла, повышенной потребностью в биогенных элементах и в связи с этим, вероятно, обладают большей продуктивностью. Следствием их появления и усиленного развития может быть евтрофирование водоема.

В наших опытах изменения в соотношении видов, входящих в состав фитопланктона, проявлялись весьма отчетливо. Однако эти результаты нельзя полностью переносить в природу, потому что, как уже упоминалось, они частично могли быть следствием изолирования водорослей из естественной среды обитания и развития их в небольшом замкнутом объеме склянок. В Ивановском водохранилище, на фитопланктоне которого проводились данные опыты, пока не замечено подобных изме-

нений под влиянием подогрева [8]. Однако в южных водоемах-охладителях, где создаются более напряженные термические условия, как было сказано выше, отмечаются некоторые изменения в соотношении видов фитопланктона, выраженные в увеличении процента зеленых водорослей в общей биомассе [4].

Все это указывает на необходимость постоянных пристальных наблюдений над состоянием и деятельностью фитопланктона водоемов, подвергающихся влиянию дополнительного подогрева за счет тепловых сбросов.

Л и т е р а т у р а

1. Б а с л а в с к а я С. С., Т р у б е ц к о в а О. М. Практикум по физиологии растений. М., 1964, с. 1—328.
2. Б е л а я Т. И., Ф е д о р о в В. Д. Исследование соотношения потребления элементов развивающимся фитопланктоном Белого моря. — Вестн. МГУ, 1, 1970, сер. VI, с. 63—69.
3. В а с и л ь ч и к о в а Н. П. Влияние термического режима на развитие фитопланктона в водохранилищах-охладителях Среднего Урала. Второе совещ. по вопр. круговор. вещества и энергии в озерн. водоемах. Тезисы докл., 1969, с. 12—13.
4. В и н о г р а д с к а я Т. А. Влияние сброса подогретых вод Луганской ГРЭС на развитие фитопланктона в р. Северный Донец. — В кн.: Вопр. рыбохоз. освоения и сан.-биол. режима водоемов Украины. Киев, 1970, 41, с. 39—40.
5. Г р и н ь В. Г., В и н о г р а д с к а я Т. А. Перегретые воды тепловых электростанций как фактор формирования фитопланктона в водоемах-охладителях. — В кн.: Цветение воды. Киев, 1968, с. 150—157.
6. Г у с е в а К. А. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. — Тр. ВГБО, 1952, 4, с. 3—92.
7. Г у с е в а К. А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей. — Гидробиол. журн., 1968, 4, 3, с. 3—8.
8. Д е в я т к и н В. Г. Влияние термальных вод на фитопланктон приплотинного плеса Иваньковского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1970, 6, 2, с. 45—50.
9. Д е в я т к и н В. Г. Динамика фитопланктона в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. Симпоз. по влиянию подогретых вод ТЭС. . . Борок, 1971, с. 14—15.
10. Е л и з а р о в а В. А. Влияние подогрева на состояние фотосинтетических пигментов фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 17, с. 13—18.
11. Л у н д Д. В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira*. — Ботан. журн., 1966, 51, 2, с. 176—188.
12. П ы р и н а И. Л. Подводный фотоинтегратор. — Гидробиол. журн., 1965, 1, 2, с. 61—68.
13. П ы р и н а И. Л. Фотосинтез пресноводного фитопланктона при различных световых условиях в водоеме. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах, 1967, с. 201—211.
14. П ы р и н а И. Л. и Н а у м о в а Е. И. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 17, с. 18—22.
15. С и р е н к о Л. А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972, с. 1—203.
16. Ф е д о р о в В. Д., М а к с и м о в В. Н., Х р о м о в В. М. Влияние света и температуры на первичную продукцию некоторых одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей. — Физиол. растений, 1968, 15, 4, с. 640—651.
17. Ч м о р а С. Н., О я В. М. Изучение температурной зависимости фотосинтеза листа. — Физиол. растений, 1967, 14, 4, с. 603—611.
18. Ш л ы к А. А., Г а п о н е н к о В. И., Н и к о л а е в а Г. Н. и др. Исследование температурной зависимости заключительных звеньев метаболизма хлорофилла в зеленом растении. — Физиол. растений, 1969, 16, 5, с. 773—779.
19. Я ш н о в В. А. Инструкция по сбору и обработке планктона. ВНИРО, М., 1934.
20. L o r e n z e n C. J. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. — Limnol. Oceanogr., 1967, 12, 2, p. 343—346.
21. M o r g a n R. P., S t r o s s R. G. Destruction of phytoplankton in the cooling water supply of a steam electric station. — Chesapeake Sci., 1969, 10, 3—4, p. 165—171.
22. P a r s o n s T. K., S t r i c k l a n d J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. — J. Marine Res., 1963, 21, 3, p. 155—163.
23. U N E S C O. Determination of photosynthetic pigments in seawater. Monographs on Oceanographic Methodology. Paris, 1966, 1, p. 1—69.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РАЗРУШЕНИЯ ФЕНОЛА

Для выяснения хронического влияния малых концентраций фенола на гидрохимический режим и водные биоценозы в Институте биологии внутренних вод АН СССР проводились опыты в рыбноводных садках.

Садки объемом 20 м³ заливали водой из р. Шуморовки вместе с содержащимися в ней гидробионтами. 3 садка были опытными (№ 8, 9, 13) и один служил контролем (№ 7). В опытные садки ежедневно вносили фенол из расчета 1 мг/л. Кроме того, в садок № 8 вносили выращенные в лабораторных условиях живые фенолразрушающие бактерии; в садок № 9 вносили те же бактерии, но предварительно убитые нагреванием. Опыты проводились с июня по октябрь.

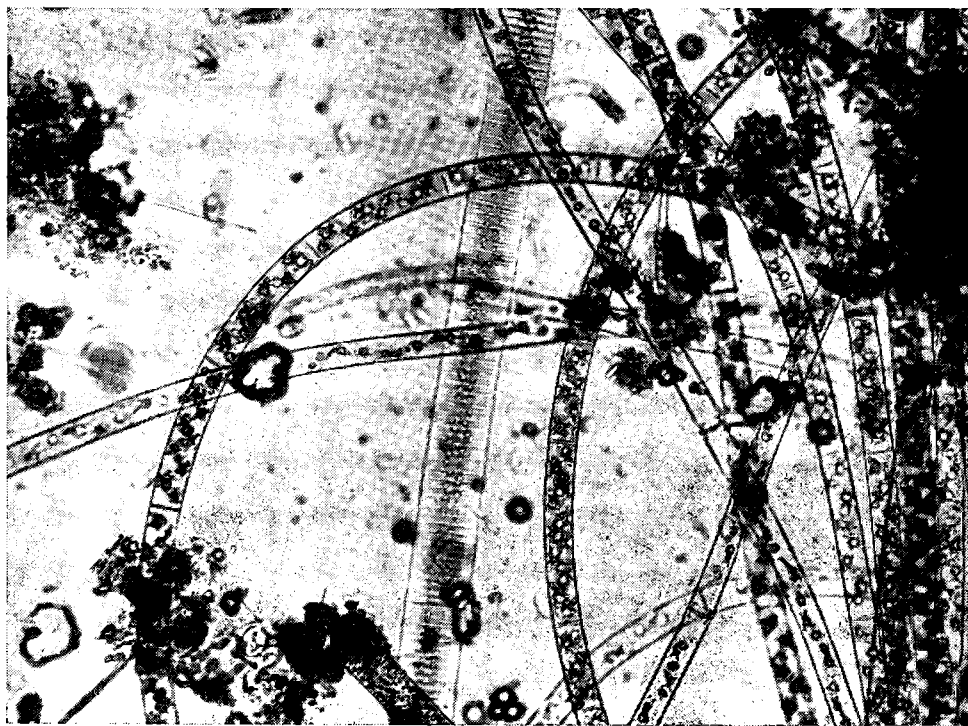


Рис. 1. Обрастания в контрольном садке.

Не останавливаясь подробно на всех изменениях в гидрохимическом режиме и состоянии гидробионтов в садках после внесения фенола, заметим лишь, что на 20—25-й день с начала опыта вода в садках с фенолом приобрела коричневую окраску, количество кислорода резко снизилось (в отдельные дни — до нуля); реакция рН среды в опытных садках была нейтральной, в контрольном — выше 9. Вместе с изменениями в гидрохимическом режиме фенольные садки вскоре стали существенно отличаться от контроля по характеру обрастания стенок. Стенки контрольного садка были покрыты зеленым налетом, образованным главным образом зелеными нитчатыми водорослями *Mougeotia genuflexa* (Dillw.) Agardh., *Spirogyra* sp. и диатомовыми (рис. 1), а на стенках опытных садков образовалась мощная слизь коричневого цвета, состоящая в основном из палочковидных бактерий (рис. 2 — см. вклейку между стр. 96—97). В слизи встречались остатки нитчатых зеленых водорослей, большое

количество инфузорий, бесцветных эвглен, коловраток, сувоек, червей и жгутиконосцев из родов *Bodo*, *Monas*, *Oicomonas*.

Можно было предположить, что по мере внесения фенола в опытные садки в них происходило формирование комплекса микроорганизмов, активно преобразующих внесенный фенол, — активный ил. Для проверки этого предположения пленку обрастания (активный ил) соскабливали со стенок фенольных садков и одинаковыми порциями вносили в сосуды с притертыми пробками объемом 150 мл, наполненные профильтрованной водой (из рыбоводных прудов) с различным содержанием фенола. Контролем служили сосуды с теми же концентрациями фенола, но без ила. Для сравнения активности разложения фенола был также взят ил из сточной канавы (около Борка). Опыты проводились в водном

люминистате при постоянной температуре 20°. После определенной экспозиции происходило колориметрическое определение фенола без предварительного отгона с водяным паром [1, 4].

Полученные результаты сведены в табл. 1, из данных которой видно, что наибольшей активностью обладал ил из садка № 8, а наименьшей —

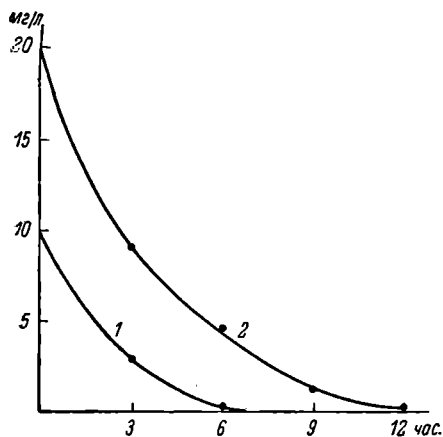


Рис. 3. Скорость распада фенола в присутствии ила из садка № 8.

1 — 10 мг/л, 2 — 20 мг/л; по оси ординат — концентрация фенола, по оси абсцисс — время.

ил из сточной канавы. Скорость распада 10 мг и 20 мг фенола по времени в присутствии ила из садка № 8 представлена на рис. 3. Видно, что 10 мг фенола распадается до сотых долей мг/л за 6 часов, а 20 мг — за 12 часов.

Сапрофитные бактерии, разрушающие фенол, — аэробы и не могут разрушать фенол в анаэробных условиях [3, 6]. В присутствии большого количества этих бактерий содержание кислорода в воде быстро уменьшается, в чем мы могли убедиться, наблюдая за его содержанием в опытных и контрольных садках. Поэтому для повышения активности бактерий, разрушающих фенол, необходим дополнительный источник кислорода. Обычно это достигается продуванием активного ила сжатым воздухом [5].

Мы полагали, что в качестве доноров кислорода для аэробных бактерий могут быть использованы различные автотрофные водные растения, и в частности водоросли, выделяющие кислород на свету. Для этих целей нами использовалась нитчатая зеленая водоросль *Mougeotia genuflexa*, в массе развивающаяся в рыбоводных прудах Института. Ил отбирался, как правило, из садка № 8.

Таблица 1

Разрушение фенола активным илом различного происхождения (концентрация фенола через 24 часа) в контроле (к) и опыте (о) мг/л

Место отбора ила	Исходные концентрации фенола, мг/л											
	5		10		20		30		40		50	
	к	о	к	о	к	о	к	о	к	о	к	о
Садок № 8	3.0	0	7.5	0	15.0	0	26.0	0.03	37.0	1.8	49.0	2.4
Садок № 9	3.8	0	8.4	0	19.0	0.24	29.0	5.0	40.0	19.0	48.0	20.0
Садок № 13	4.8	0	9.0	0.02	17.5	0.5	27.5	11.0	38.0	22.0	47.5	28.0
Сточная канава .	4.5	0.03	9.0	0.02	16.0	7.5	28.6	16.0	36.0	30.0	49.0	40.0

Все опыты проводились в сосудах с притертыми пробками, в которые наливали природную воду с различными концентрациями фенола, а затем в них помещали активный ил и водоросли. Контролем служили сосуды с бактериями и фенолом (без водорослей), с водорослями и фенолом (без бактерий), с фенолом, бактериями и водорослями, помещенные в темноту (табл. 2). Приготовленные таким образом сосуды выставляли на 24 часа в водный люминистат с постоянной температурой (20°) и освещенностью около 4.5 тыс. лк (сосуды темнового варианта опытов закрывали черными колпаками). После окончания опытов производилось определение фенола во всех вариантах опыта по вышеприведенной методике.

Т а б л и ц а 2

Разрушение фенола
в присутствии водорослей и бактерий
(концентрация фенола через 24 часа), мг/л

Факторы разрушения фенола	Исходные концент- рации фенола, мг/л		
	20	30	40
Ил	1.5	2.6	10.0
<i>Mougeotia genuflexa</i> . .	19.5	29.0	38.5
Ил+ <i>M. genuflexa</i> (осве- щено)	0	0	0.02
Ил+ <i>M. genuflexa</i> (затем- нено)	1.7	2.4	9.7

Т а б л и ц а 3

Эффективность биохимического
окисления фенола кислородом
разного происхождения

Факторы разрушения фенола	Концент- рация фенола че- рез 24 ча- са, мг/л
Ил	11.0
Ил (продувка)	8.0
Ил+ <i>Mougeotia genuflexa</i>	0.01
Ил+ <i>M. genuflexa</i> (про- дувка)	0

Полученные результаты (табл. 2) позволяют сделать некоторые вы-
воды. 1) *M. genuflexa* не способна активно поглощать фенол из воды (что
согласуется с ранее полученными нами данными) [4]. 2) В присутствии
бактерий и водорослей происходит более интенсивный распад фенола,
чем в присутствии одних бактерий. 3) В темноте в присутствии водорослей
и бактерий разложение фенола происходит только за счет деятельности
сапрофитных бактерий. 4) Увеличение скорости распада фенола на свету
при наличии водорослей и бактерий происходит за счет выделяемого во-
дорослями кислорода, который, очевидно, значительно активизирует де-
ятельность аэробных бактерий, разрушающих фенол.

В следующей серии опытов мы попытались сравнить эффективность
разрушения фенола илом при продувке сжатым воздухом с эффективностью
того же процесса, активируемого фотосинтетическим кислородом водо-
рослей. Для продувки ила сжатым воздухом применялся электрический
компрессор марки «КВН-6» производительностью 6.8 л/мин. Продувка
ила сжатым воздухом проводилась по методике, рекомендованной Инсти-
тутом физиологии растений [2]. В качестве продуцента кислорода исполь-
зовали водоросль *M. genuflexa*, которую добавляли в сосуды с природной
водой, илом и фенолом (концентрация 40 мг/л) (табл. 3).

В присутствии водорослей разрушение фенола илом идет быстрее,
чем при барботировании его сжатым воздухом. Кроме того, при продува-
нии ила воздухом в присутствии водорослей разрушение фенола идет до
конца. В этом случае у водорослей, по-видимому, активируется процесс
выделения кислорода (усиливается фотосинтез) за счет дополнительного
притока со сжатым воздухом углекислого газа.

Таким образом, по мере внесения в садки фенола в них происходит
формирование комплекса микроорганизмов (активного ила), обладающего
большой способностью разрушать фенол. Активность ила значительно
повышается, если в качестве источника кислорода используются водо-

росли (*Mougeotia genuflexa*). Для процессов разрушения фенола аэробными микроорганизмами кислород, продуцируемый водорослями, более предпочтителен, чем продувка или сжатый воздухом.

Л и т е р а т у р а

1. В е л и ч к е в и ч А. К. Определение фенолов с диметиламиноантипирином (пирамидоном). Методич. указания № 30. М., 1966, с. 5.
2. В л а д и м и р о в а М. Г., С е м е н е н к о В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., 1962, с. 10.
3. К а л а б и н а М. М., Р о г о в с к а я Ц. И. Распад фенола под влиянием микроорганизмов. М.—Л., 1934, 4.
4. К о с т я е в В. Я., Д љ к о в а Л. М. Распад фенола в присутствии водорослей и высших водных растений. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 10, с. 18.
5. О р л о в с к и й З. А. Современное состояние очистки сточных вод в аэротенках. — В кн.: Биохимическая очистка воды. М., 1969, с. 10.
6. F o w l e r C., A r d e r n E. a. L o c k e t t W. The oxidation of phenol by certain Bacterial in pure culture. — In: Proc. Roy. Soc.. 1916. p. 15.

Г. А. Л у к и н а

ДЕЙСТВИЕ ФЕНОЛА НА ХЛОРЕЛЛУ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Для выяснения действия какого-либо вещества или физического фактора на растение в качестве основного показателя чаще всего берется его влияние на фотосинтез, а для определения устойчивости растительного организма к такому воздействию используется дыхание. Эти показатели были выбраны и в наших исследованиях.

Хлореллу выращивали по методике, описанной ранее [1]; синхронная культура была получена путем чередования светового и темнового периодов [7]. Определялось действие фенола на фотосинтез и дыхание хлореллы, а также и на изменение численности клеток в суспензии. Выделенный кислород определяли по Винклеру. Число клеток просчитывали в камере Горяева, содержание фенола определяли пирамидоновым методом. В опытах использовался широкий спектр концентраций (1—5000 мг/л), а также разные уровни освещенности (9.6—132 тыс. эрг/см²/сек.). Определение действия видимого света на растворы фенола показало, что свет указанных интенсивностей не изменяет концентрации фенола. Кроме того, было выяснено, что фенол различных концентраций не сдвигает pH среды, вероятно, из-за ее буферности. Опыты проводились с различными штаммами хлореллы.

Результаты опытов показали, что хлорелла обнаруживает высокую устойчивость к фенолу по сравнению с другими организмами. Полное подавление дыхания наблюдается лишь при концентрации 5000 мг/л. Ранее [1] было установлено, что токсическое действие фенола зависит не только от концентрации, а также от освещенности опытных культур (табл. 1). Если фотосинтез рассматривать по его фазам (фотохимической и ферментативной), то действие фенола проявляется прежде всего на ферментативных реакциях фотосинтеза, о чем свидетельствует снижение его скорости при насыщающих фотосинтез интенсивностях света. Более высокие концентрации влияют и на фотохимические реакции фотосинтеза, что обнаруживается по снижению скорости фотосинтеза при низких интенсивностях света. Зависимость токсического действия фенола от освещенности проявляется в разной степени ингибирования фотосинтеза при одной и той же концентрации и при различных интенсивностях света.

**Токсическое действие фенола на фотосинтез хлореллы
при различной освещенности**

Концентрация Фенола, г/л	Фотосинтез, мг O ₂ /мг сух. вещества в час				Фотосинтез, % к контролю			
	132 тыс. ¹	48 тыс.	22,4 тыс.	9,6 тыс.	132 тыс.	48 тыс.	22,4 тыс.	9,6 тыс.
0	0.520	0.480	0.350	0.130	100.00	100.00	100.00	100.00
2·10 ⁻²	0.478	0.440	0.337	0.140	91.92	91.67	96.29	107.70
5·10 ⁻²	0.427	0.424	0.323	0.132	82.11	88.33	92.29	101.23
10·10 ⁻²	0.286	0.375	0.306	0.120	55.00	78.14	87.43	92.31
25·10 ⁻²	0.101	0.261	0.251	0.107	19.42	54.00	71.72	82.31
50·10 ⁻²	0.047	0.134	0.171	0.086	9.04	27.92	49.00	66.15
75·10 ⁻²	0.000	0.047	0.151	0.066	0	10.00	43.00	50.77
1.00	—	0.020	0.077	0.061	—	4.17	22.00	46.92
1.50	—	0.009	0.036	0.040	—	0.19	10.11	30.77
2.00	—	—	0.004	0.025	—	—	1.11	19.23
2.50	—	—	—	0.002	—	—	—	0.15

¹ Интенсивность света, эрг/см²·сек.

Изменение токсичности фенола с изменением освещенности имеет вполне определенную направленность: токсическое действие усиливается при увеличении освещенности. Таким образом, токсическое действие фенола находится в прямой зависимости от освещенности опытных образцов водорослей.

Расширение спектра используемых концентраций в сторону их уменьшения показало, что малые дозы фенола не только не угнетают фотосинтез хлореллы, но и способны вызывать его стимуляцию, определяемую по выделению кислорода. Стимулирующее действие фенола проявляется не всегда. Установлено [2], что стимуляция фотосинтеза наблюдается только при небольших концентрациях фенола в среде и слабой освещенности опытной культуры. Стимулирующее действие оказалось зависимым от освещенности суспензии водорослей. Наибольшая стимуляция для изученного штамма водорослей (*Chlorella pyrenoidosa* ДТ-3), 128% по отношению к контролю, наблюдалась при концентрации 30 мг/л и освещенности

Т а б л и ц а 2

**Действие малых доз фенола на фотосинтез хлореллы (штамм ДТ-3)
при различной освещенности**

Концентрация фенола, мг/л	Фотосинтез, мг O ₂ /мг сух. вещества в час			Фотосинтез, % к контролю		
	22,4 тыс. ¹	12,4 тыс.	9,6 тыс.	22,4 тыс.	12,4 тыс.	9,6 тыс.
0	0.350	0.180	0.130	100.00	100.00	100.00
2	0.375	—	—	107.15	—	—
3	0.364	0.197	—	104.00	109.44	—
4	0.356	—	—	101.71	—	—
5	0.350	0.200	—	100.00	111.11	—
9	—	0.200	—	—	111.11	—
10	—	—	0.146	—	—	112.31
12	—	0.193	—	—	107.22	—
15	—	0.191	—	—	106.17	—
18	—	0.190	—	—	105.55	—
21	—	0.176	—	—	97.89	—
25	—	—	0.160	—	—	123.08
30	—	—	0.167	—	—	128.46
75	—	—	0.145	—	—	111.54
100	—	—	0.130	—	—	100.00

¹ Интенсивность света, эрг/см²·сек.

9.6 тыс. эрг/см² сек. (табл. 2). Концентрации фенола, вызывающие эффект стимуляции, оказались в обратной зависимости от освещенности опытных образцов водорослей.

Стимулирующее действие малых доз фенола, которое проявляется в ускоренном накоплении биомассы (табл. 3) водорослями и в ускоренном делении, было бы невозможно при ингибировании синтеза высокоэнергетических соединений. Следовательно, концентрации фенола 10—30 мг/л при низком уровне освещенности не тормозят синтез этих соединений хлореллой, благодаря чему возможно ускоренное деление.

Т а б л и ц а 3

Изменение количества клеток хлореллы при фенольном
воздействии ($\times 5 \cdot 10^3$)

Исходный засев	Свет				Темнота			
	0 ¹	10	20	30	0	10	20	30
109	454	462	541	583	119	128	143	155
109	472	559	614	764	130	163	178	187
222	619	662	687	721	238	247	268	285
245	603	662	684	728	278	293	313	324

¹ Концентрация фенола, мг/л.

Опыты с различными штаммами хлореллы показали, что чувствительность к фенолу у трех изученных штаммов различна и что это различие связано со светочувствительностью водорослей. Таким образом, токсическое, а также стимулирующее действие фенола зависит от освещенности опытных образцов водорослей. Устойчивость водорослей к фенолу и величина стимулирующего действия определяются светочувствительностью водорослей.

Обнаруженная зависимость действия фенола от напряженности физиологических процессов позволила предположить зависимость действия фенола от стадии развития водорослей. В цикле развития водорослей можно выделить два основных периода: световой, который включает рост и развитие автоспор до момента освобождения их из материнской клетки, т. е. до начала деления, и темновой, в течение которого происходит деление клетки.

Определение фотосинтеза *Chlorella vulgaris* штамма X-25 синхронной культуры показало, что эта величина не постоянна и зависит от стадии развития. Наибольшая фотосинтетическая активность наблюдается для самой молодой культуры водорослей (0 час.); по мере созревания клеток скорость фотосинтеза уменьшается и достигает минимума в момент деления.

Действие фенола на хлореллу разных стадий развития определялось как для концентраций, вызывающих стимуляцию фотосинтеза, так и для концентраций, подавляющих его. Концентрации фенола до 30 мг/л, как и в обычной накопительной культуре, проявляют стимулирующее действие на всех стадиях развития. Стимулирующее действие фенола оказалось наиболее сильно выраженным для молодой культуры, когда водоросли активно ассимилируют и биосинтетические процессы протекают с наибольшей скоростью. Это указывает на то, что фенол не тормозит процессы, ведущие к накоплению биомассы водорослями.

Концентрации фенола от 50 мг/л и выше вызывают снижение фотосинтеза в течение всего цикла развития и наиболее токсичны для молодых клеток. Увеличение концентрации приводит к тому, что разница ингибирующего действия, определяемого стадией развития, постепенно исчезает, а при концентрации 500 мг/л величина фотосинтеза становится одной и той же на всех стадиях развития. Полное подавление фотосинтеза на протяжении всего цикла развития наблюдалось при концентрации фенола 900 мг/л.

Ускоренное накопление биомассы хлореллой в присутствии фенола, а также изменение концентрации фенола при этом позволило предположить наличие у этой водоросли способности активно поглощать фенол. Свидетельством использования фенола водорослями прежде всего может служить изменение его концентрации в культурах водорослей. Однако частичное изменение концентрации фенола может происходить не только за счет активного поглощения клетками, но и в результате адсорбции на поверхности клеток. Последняя может иметь место как в обычной суспензии водорослей, так и в суспензии мертвых клеток. Концентрация фенола в суспензии с живыми клетками значительно уменьшилась в течение суток и составляла 12.6% по отношению к контролю, в то время как в суспензии мертвых клеток концентрация оставалась на уровне исходной. По-видимому, фенол активно поглощается хлореллой.

Обнаруженная зависимость между стимулирующим действием фенола и освещенностью позволяет допустить активное поглощение фенола клетками хлореллы при низкой освещенности. Увеличение интенсивности света останавливает этот процесс.

Уменьшение освещенности водорослей до полной темноты, однако, не приводит к активации поглощения фенола хлореллой, как того можно ожидать. В темноте концентрация фенола в суспензии хлореллы уменьшается очень незначительно, и то лишь в течение первых трех суток; в последующие сутки уменьшение концентрации фенола не только не происходит, но и наблюдается тенденция к увеличению его содержания, что, вероятно, объясняется выведением фенола клетками хлореллы.

Изменение концентрации фенола в суспензии хлореллы, казалось, можно было бы объяснить деятельностью сопутствующих бактерий. Известно, что бактерии лучше развиваются в темноте, так как свет часто выступает в качестве бактерицидного фактора. Следовательно, при бактериальном разложении фенола скорость изменения его концентрации должна быть больше в темноте. Опыты, однако, показали, что снижение концентрации фенола на свету значительно превосходит таковое в темноте. Этот факт свидетельствует о самостоятельной роли водорослей в снижении концентрации фенола наряду с фенолоксиляющими бактериями.

Одним из факторов, определяющих усвоение органических веществ растениями, является уровень обеспеченности углеродным питанием. При рассмотрении фенола не как токсического вещества, а как органического вещества, которое может усваиваться хлореллой, следует ожидать наличия связи между углеродным питанием и усвоением (поглощением) фенола хлореллой. Результаты опытов подтвердили это предположение. Вероятно, механизм усвоения фенола в основном тот же, что и для других органических веществ, и определяется комплексом внешних и внутренних условий.

Отмеченное уменьшение концентрации фенола в культуре водорослей, а также косвенные доказательства самостоятельной роли хлореллы в изменении концентрации фенола поставили на очередь вопрос об условиях культивирования хлореллы, которые бы соответствовали быстрейшему разрушению фенола в ее культуре.

Поскольку предыдущие опыты показали связь между изменением числа клеток хлореллы и изменением концентрации фенола, то при подборе оптимальных условий разрушения фенола в культуре хлореллы использовалась та же среда (1/2 Тамийя), но с различным содержанием азотных и фосфорных солей. Для данных опытов приготовлялась среда Тамийя с содержанием азота 325, 8 мг/л и полным его отсутствием, а также среда со следующими количествами фосфора: 142, 1.7 и 0 мг/л. Концентрации фенола для этих опытов были выбраны следующие: 10, 15 и 20 мг/л; все эти концентрации ранее были отмечены как вызывающие стимулирующее действие.

Наши опыты показали, что изменение концентрации фенола в суспензии хлореллы на средах без азота и с азотом происходит практически одинаково, т. е. дефицит азота почти не влияет на скорость исчезновения фенола в культуре хлореллы (рис. 1, а). При этом, однако, обнаружилось, что в суспензии хлореллы, содержащей 8.0 мг/л азота снижение концентрации фенола происходило быстрее, чем в образцах с большим содержанием азота или там, где азотные соли были полностью исключены из состава среды. Исчезновение фенола всех исследованных концентраций в суспензиях хлореллы, находящихся на среде, обедненной по азоту, происходило на 2-е сутки, тогда как на среде без азота и при его содер-

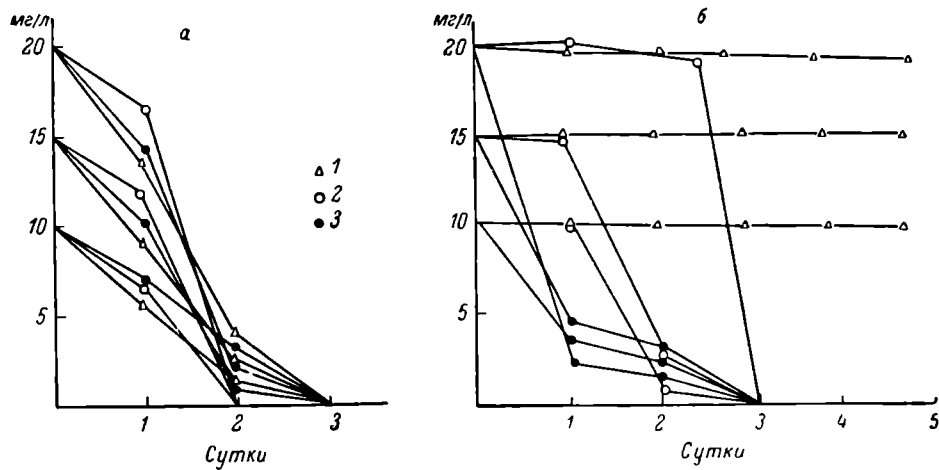


Рис. 1. Изменение концентраций фенола в суспензиях хлореллы, культивируемой на средах с разным содержанием азота (а) и фосфора (б).
а: 1 — на среде без азота, 2 — 8 мг/л азота, 3 — 325 мг/л азота. б: 1 — на среде без фосфора, 2 — 1.7 мг/л фосфора, 3 — 142 мг/л фосфора. По оси ординат — концентрация фенола, мг/л; по оси абсцисс — время, сутки.

жании 325 мг/л — лишь на 3-и сутки. Следовательно, для снижения концентрации фенола в культуре хлореллы нужна невысокая концентрация азотных солей в культуральной среде, много ниже той, которая используется при обычном культивировании.

Просчет числа клеток в опытных суспензиях показал, что количество клеток хлореллы на среде 1/2 Таммийя и на среде, лишенной азота, но при этом содержащей фенол, было почти одинаковым (табл. 4). На среде с более быстрым исчезновением фенола наблюдалось и более быстрое увеличение числа клеток.

Таким образом, в данных опытах была обнаружена связь между скоростью исчезновения фенола и изменением числа клеток в суспензии хлореллы.

Таблица 4

Изменение числа клеток в суспензии хлореллы (в тыс/мл) на средах с различным содержанием азота и различными концентрациями фенола

Содержание азота, мг/л	Исходный засев	1-е сутки				3-я сутки			
		0 ¹	10	15	20	0	10	15	20
0.0	1340	1750	1785	1815	1850	2350	3015	3085	3915
8.0	1340	2325	2250	2270	2300	2910	3095	3245	3815
325.0	1340	1785	1800	1820	1770	2385	3025	3085	3345

¹ Концентрация фенола, мг/л.

Бактериальный контроль опытных суспензий показал, что количество сопутствующих бактерий невелико. Это не позволяет объяснить изменение концентрации фенола активностью микрофлоры.

Исчезновение фенола на среде 1/2 Тамия при перечисленных выше концентрациях фосфора происходило на 3-и сутки с наибольшей скоростью в 1-е сутки. На среде с уменьшенным содержанием фосфора (1.7 мг/л) изменения концентрации фенола в течение первых суток не наблюдалось. Наибольшая скорость исчезновения фенола на этой среде зарегистрирована на 2-е сутки. На среде без фосфора концентрация фенола в суспензиях хлореллы не изменялась (рис. 1, б).

Увеличение количества клеток хлореллы в суспензиях без фенола находилось в прямой зависимости от количества фосфора в среде. На среде с содержанием фосфора 142 мг/л увеличение числа клеток через сутки составило 157% по отношению к исходному засеву, а на среде с 1.7 мг/л фосфора — 104%; на среде без фосфора изменения числа клеток не происходило (табл. 5). Еще значительнее это различие было выражено на 3-и сутки.

Т а б л и ц а 5

Изменение числа клеток в суспензии хлореллы (в тыс./мл) на средах с различным содержанием фосфора и различной концентрацией фенола

Содержа- ние фосфора, мг/л	Исходный засев	1-е сутки				3-сутки			
		0 ¹	10	15	20	0	10	15	20
0.0	1255	1255	1255	1255	1255	1255	1310	1310	1310
1.7	1410	1460	1565	1510	1660	1560	2620	3010	2510
142.0	1435	1625	1860	2050	1955	1795	3345	3855	3875

¹ Концентрации фенола, мг/л.

С введением в среду фенола влияние концентраций фосфора на численность клеток становится более ярко выраженным. Процент увеличения числа клеток на среде с разным содержанием фенола почти одинаков, значительно превышая контроль как на концентрированной среде, так и на среде с 1.7 мг/л фосфора. Незначительное увеличение числа клеток на 4-е сутки наблюдалось на среде с фенолом без фосфора.

Поскольку наряду с большим увеличением числа клеток на среде 1/2 Тамия происходит и более быстрое снижение концентрации фенола, можно предположить, что процесс исчезновения фенола и размножение клеток хлореллы взаимосвязаны.

Кроме того, можно считать, что заданные концентрации фенола не препятствуют использованию фосфора из среды и, следовательно, синтезу высокоэнергетических соединений, о чем свидетельствует прирост числа клеток хлореллы.

Таким образом, фосфор является необходимым компонентом среды для снижения концентрации фенола в культуре хлореллы.

Еще одним изменением в составе исходной среды было внесение разных количеств меди. Медь входит в состав полифенолоксидаз, субстратом действия которых являются вещества фенольной природы. Можно было предположить, что одновременное введение меди и фенола в среду изменит активность полифенолоксидаз. Это должно проявиться не только в увеличении числа клеток хлореллы, но и в увеличении скорости разрушения фенола.

Токсическое действие меди определяется концентрацией ее ионов, которая уменьшается при введении солей органических кислот [4, 5, 8]. Известно также, что медь входит в состав ряда ферментов, чем, вероятно,

объясняется ее стимулирующее действие на рост хлореллы, обнаруженное Упитисом и др. [6]. В отношении полифенолоксидаз, одного из медь-содержащих ферментов, установлено [3], что активность и скорость синтеза изменяются при введении в среду меди.

В первой серии опытов медь вносилась в культуру хлореллы без предварительной адаптации водорослей к таковому воздействию. Концентрации меди были равны 0.025, 0.12 и 0.25 мг/л (расчет дан на содержание ионов меди). Одна часть суспензии содержала только медь, а другая часть той же суспензии содержала, кроме меди, еще фенол в количестве 20 мг/л. В качестве показателей использовался подсчет числа клеток,

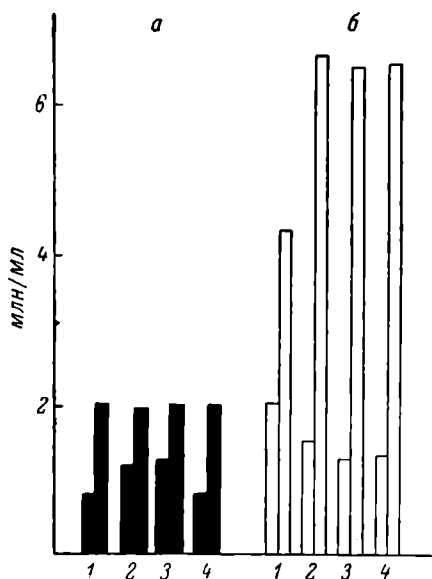


Рис. 2. Влияние меди на рост хлореллы.

1-й столбик — на 2-е сутки, 2-й — на 5-е. а — без фенола: 1 — контроль, 2 — 0.025 мг/л Cu⁺⁺, 3 — 0.125 мг/л Cu⁺⁺, 4 — 0.25 мг/л Cu⁺⁺. б — фенол в концентрации 20 мг/л: 1 — контроль, 2 — 0.025 мг/л Cu⁺⁺, 3 — 0.125 мг/л Cu⁺⁺, 4 — 0.25 мг/л Cu⁺⁺. По оси ординат — подсчет клеток, млн/мл.

а во второй части опытных образцов водорослей (одновременно с подсчетом) проводилось определение концентрации фенола.

Во второй серии опытов использовалась суспензия хлореллы, содержащая медь в концентрации 0.1 мг/л, предварительно адапти-

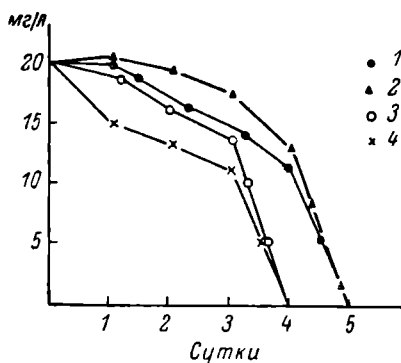


Рис. 3. Влияние меди на изменение концентрации фенола (20 мг/л) в суспензии хлореллы.

1 — контроль, 2 — 0.025 мг/л Cu⁺⁺, 3 — 0.125 мг/л Cu⁺⁺, 4 — 0.25 мг/л Cu⁺⁺. По оси ординат — концентрация фенола, мг/л; по оси абсцисс — время, сутки.

рованная к той же концентрации меди; изменение концентрации фенола в данной суспензии сравнивалось с таковым неадаптированной к меди культуры водорослей.

Третья серия опытов отличалась от двух предыдущих тем, что для опытов использовались водоросли, которые дважды были промыты дистиллированной водой, а затем со средой перенесены из центрифужных стаканчиков в культуральные сосуды, в один из которых вносилась медь в концентрации 0.1 мг/л. Для опытов водоросли из культуральных сосудов отбирались посуточно. Первый отбор был проведен через сутки после засева, второй через 2 суток. В этих опытах также определялось число клеток в суспензии и изменение концентрации фенола.

Результаты первой серии опытов, т. е. когда медь вносилась в суспензию без предварительной адаптации, показали, что медь в концентрациях 0.025 и 0.12 мг/л способствовала ускоренному росту и делению клеток в 1-е сутки, хотя на 5-е сутки значительных различий в ее действии на рост хлореллы для этих концентраций не было обнаружено (рис. 2, а). Введение фенола в суспензию хлореллы в концентрации 20 мг/л приводит к тому, что число клеток с указанными концентрациями меди и фенола

значительно увеличивается на 5-е сутки по сравнению с контролем, т. е. наблюдается суммация действия меди и фенола, хотя в данной серии опытов стимулирующего действия меди в первые сутки не наблюдалось (рис. 2, б).

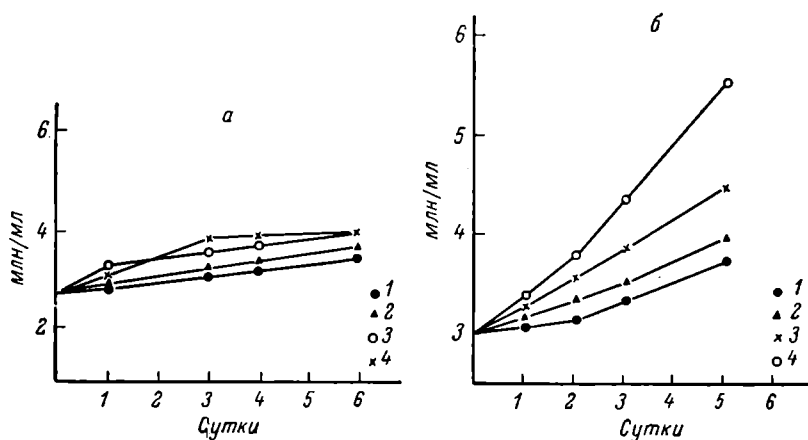


Рис. 4. Влияние фенола на изменение числа клеток хлореллы в адаптированных и содержащих 0.1 мг/л Cu^{++} (а) и неадаптированных (б) к меди суспензиях водорослей.

1 — контроль, 2 — 10 мг/л фенола, 3 — 15 мг/л фенола, 4 — 20 мг/л фенола. По оси ординат — число клеток, млн/мл, по оси абсцисс — время, сутки.

Определение концентрации фенола в этих же суспензиях показало, что скорость исчезновения фенола выше в тех пробах водорослей, в которые была введена медь в концентрациях 0.125 и 0.25 мг/л Cu^{++} (рис. 3). В суспензии водорослей, выращиваемых на среде с содержанием меди

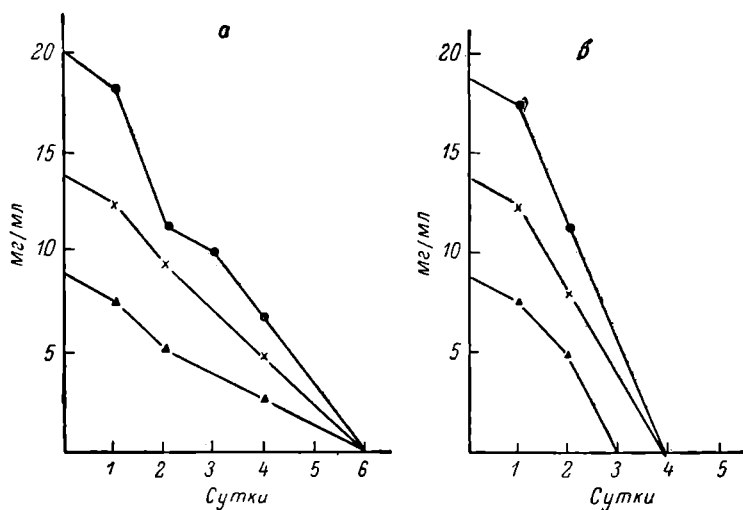


Рис. 5. Изменение концентраций фенола в суспензиях водорослей, адаптированных и содержащих 0.1 мг/л Cu^{++} (а) и неадаптированных к меди (б).

По оси ординат — концентрация фенола, мг/мл; по оси абсцисс — время, сутки.

0.12 и 0.25 мг/л, полное исчезновение указанной концентрации фенола происходило на 4-е сутки, в то время как на среде, где содержание меди было равным 0.025 мг/л, а также в контрольной суспензии, куда медь не вносилась, исчезновение той же концентрации происходило через 5 суток.

Вторая серия опытов, где сравнивалось действие меди на изменение концентрации фенола в суспензиях адаптированных и неадаптированных водорослей, показала, что прирост клеток хлореллы, адаптированных к меди (0.1 мг/л), составил 140% по отношению к контролю. Значительных отличий в приросте на средах с разным содержанием фенола (10, 15, 20) не наблюдалось (рис. 4, а). Одновременный контроль за изменением концентраций фенола показал, что продолжительность его разрушения в указанных концентрациях одна и та же, т. е. скорость его исчезновения при наличии в среде меди обратно пропорциональна исходной концентрации фенола (рис. 5, а). В суспензиях водорослей, неадаптированных к меди, наблюдается четкая зависимость прироста числа клеток от концентрации фенола (рис. 4, б). Определение содержания фенола показало, что скорость разрушения его различна в противоположность опытам с медью

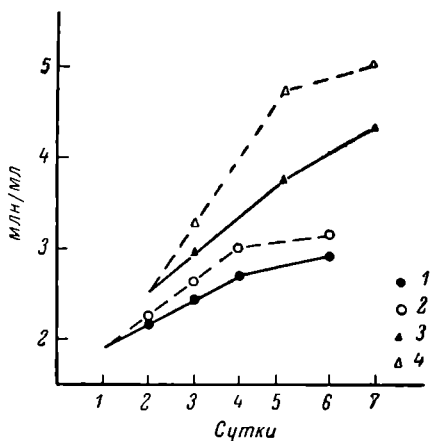


Рис. 6. Влияние возраста культуры на отношение хлореллы к меди (концентрация фенола 20 мг/л).

Через сутки после засева: 1 — контроль, 2 — 0.1 мг/л Cu^{++} ; через 2 суток после засева: 3 — контроль, 4 — 0.1 мг/л Cu^{++} . По оси ординат — число клеток, млн кл./мл; по оси абсцисс — время, сутки.

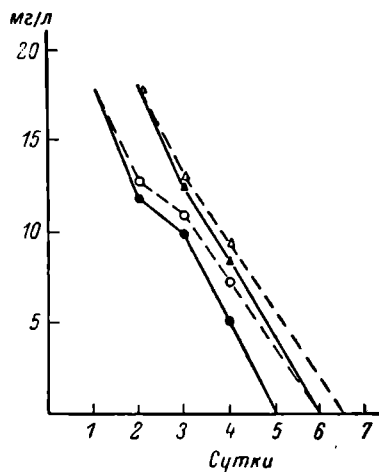


Рис. 7. Влияние меди на разрушение фенола в суспензиях хлореллы, отобранных в 1-е и 2-е сутки после засева (концентрация фенола 20 мг/л).

По оси ординат — концентрация фенола, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 6.

и зависит от исходной концентрации (рис. 5, б). Вторая серия опытов указывает на то, что длительное воздействие меди на хлореллу снижает скорость ее размножения. Скорость разрушения фенола в культуре хлореллы, адаптированной к воздействию меди, несколько снижается по сравнению с тем же процессом в неадаптированной к меди суспензии водорослей.

Третья серия опытов показала, что токсическое действие меди на хлореллу снижается при накоплении в культуральной среде метаболитов, что видно из рис. 6. Контроль за изменением содержания фенола в этих суспензиях показал, что скорость его распада оказалась большей в двухсуточной культуре водорослей (рис. 7). Увеличение скорости разрушения фенола в суспензии хлореллы, взятой для опыта на 2-е сутки, объясняется, по-видимому, связыванием части ионов меди метаболитами, накопившимися за 2 суток в большем количестве, чем за сутки.

Результаты опытов с медью показали, что однократное введение в культуральную среду небольших количеств меди и фенола, а также их одновременное совместное введение приводит к увеличению числа клеток хлореллы по сравнению с числом клеток в контроле. Сколько-нибудь значительного влияния меди на скорость разрушения фенола не обнаружено.

Вклейка к ст. В. Я. Костяева стр. 85

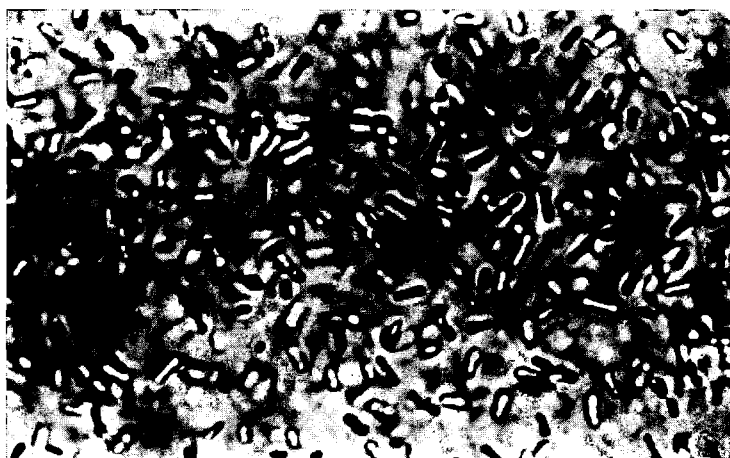
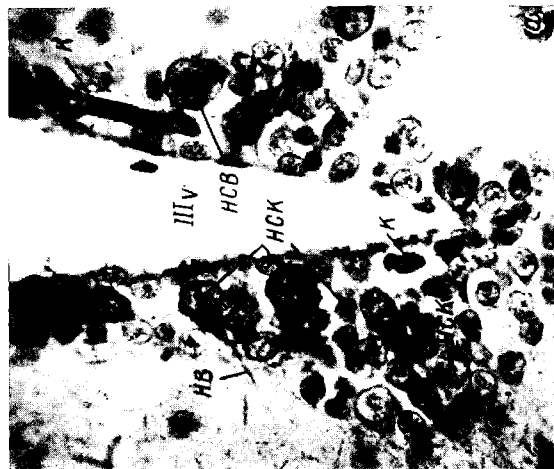


Рис. 2. Обрастания в опытных садках.

тропогенные факторы



←

Рис. 1. ГГНС гуши в норме.
а — преоптическое ядро; б — нейрогипофиз.
Увел.: а — 10×90 ; б — 10×60 . Здесь и
далее: фиксация Буэн, окраска — параль-
дегидфуксин-азокармин. АДГ — аденогипо-
физ; К — капилляры; НВ — нейросекретор-
ные волокна; НГ — нейрогипофиз; НСВ —
нейросекреторное вещество; СК — нейросе-
креторные клетки; ПВ — преоптическая
бухта; III V — 3-й желудочек.



б.

Рис. 2. ГГНС гуши при действии
фенола в концентрации 3.12 мг/л.
а — преоптическое ядро через 30 дней
с начала эксперимента; б — нейрогипо-
физ через 10 дней с начала экспери-
мента. Увел.: а — 10×90 , б — 10×40 .

→



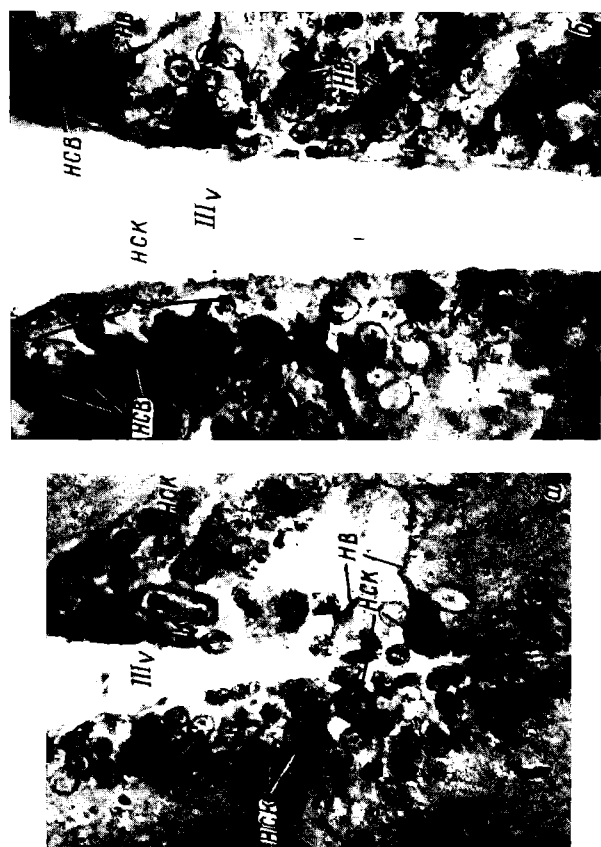


Рис. 3. Преоптическое ядро группы при действии фенола в концентрации 12.5 мг/л.

а — 10 дней, б — 20 дней эксперимента. Увел. 10 × 90.

Рис. 4. Нейрогипофиз группы при действии фенола в концентрации 12.5 мг/л.

а — 10 дней, б — 20 дней эксперимента. Увел. 10 × 40.



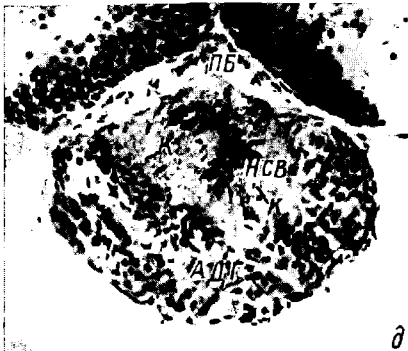
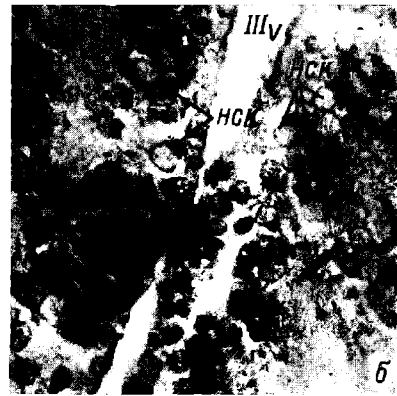
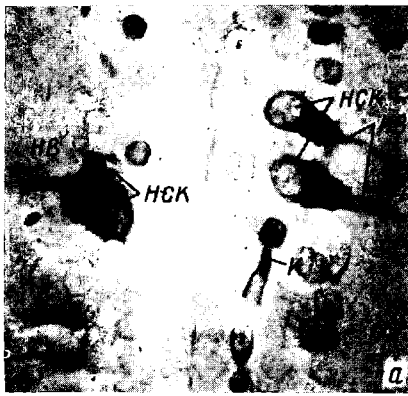


Рис. 5. ГГНС группы при действии фенола в концентрациях 16.7 и 25.0 мг/л.
 а, б — преоптическое ядро при действии фенола через 10 и 30 дней эксперимента; в, г, д — нейрогипофиз через 10, 20 и 30 дней эксперимента. Увел.: а, б — 10×90, в—д — 10×40.

Таким образом, проведенные эксперименты по определению действия фенола на хлореллу и по выяснению условий, благоприятствующих разрушению фенола в суспензии хлореллы, показали, что фенол в концентрациях от 50 мг/л и выше подавляет физиологическую активность хлореллы, меньшие концентрации ее стимулируют, способствуя разрушению фенола. Скорость разрушения фенола в суспензии хлореллы зависит от состава культуральной среды.

Л и т е р а т у р а

1. Л у к и н а Г. А. Действие фенола на фотосинтез и дыхание хлореллы. — Тез. докл. на Всесоюз. научн. конф. по вопр. водной токсикол. М., 1968.
2. Л у к и н а Г. А. Действие фенола на фотосинтез и дыхание хлореллы. — В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с. 87—89.
3. О с т р о в с к а я Л. К. Физиологическая роль меди и основы применения медных удобрений. Киев, 1961.
4. П а к а л н е Д. С. Влияние микроэлементов на рост хлореллы и содержание элементов питания в клетках. — Автореф. канд. дисс. Рига, 1969.
5. П а к а л н е Д. С. и Н о л е н д о р ф А. Ф. Зависимость диапазона оптимальных для хлореллы концентраций меди от плотности суспензии, реакции среды и количественных соотношений железа и меди. — В кн.: Микроэлементы — регуляторы жизнедеятельности и продуктивности растений. Рига, 1971, с. 123—138.
6. У п и т и с В. В., П а к а л н е Д. С. и Н о л е н д о р ф А. Ф. Микроэлементы в интенсивной культуре хлореллы. — В кн.: Микроэлементы — регуляторы жизнедеятельности и продуктивности растений. Рига, 1971, с. 152—163.
7. P i r s o n A., R u p p e l H. Über die induction einer Teilungshemmung in synchronen Kulturen von Chlorella. — Arch. Microbiol., 1962, 42, S. 299—300.
8. S t e e m a n n - N i e l s e n E., K a m p - N i e l s e n L. a. W i u m - A n d e r s e n S. The effect of deleterious concentration of copper on the photosynthesis of *Chlorella pyrenoidosa*. — Physiol. Plant., 1969, 22, p. 1121—1133.

В. Е. М а т е й

ДЕЙСТВИЕ ФЕНОЛА НА ЦЕНТРАЛЬНУЮ НЕРВНУЮ И НЕЙРОЭНДОКРИННУЮ СИСТЕМЫ КОСТИСТЫХ РЫБ

Действие фенола как одного из наиболее распространенных токсических веществ, попадающих в водоемы вместе с массовыми отходами производства, всесторонне изучается. В свете полученных исследователями данных факт влияния этого токсиканта и его производных на организм рыб представляется в настоящее время бесспорным.

Устойчивость рыб к фенолу зависит от различных факторов: насыщения воды кислородом [59, 71, 81, 88], температуры окружающей среды [6, 28, 69] и др. Резистентность к действию токсикантов определяется видовой принадлежностью рыб и их возрастом. Наименее устойчивы к токсическим воздействиям рыбы сем. лососевых [21, 25, 56, 68, 70, 74, 89]; чем моложе рыбы, тем более они резистентны к влиянию токсиканта [12, 27].

Симптомокомплекс отравления рыб фенолом проявляется в 3 последовательных фазах, которые, по-видимому, могут быть сравнимы с 3-фазными изменениями уровня защитно-приспособительных реакций организма у теплокровных животных под действием чрезвычайных раздражителей, известных под названием «стресс Селье» [23]. Стандартная форма реакции рыб на высокие концентрации фенола сохраняется у всех видов рыб, протяженность отдельных фаз определяется видом подопытных объектов: у хищных рыб фазы интоксикации длятся дольше, чем у «мирных» [57]. Трехфазная картина отравления рыб характерна не только для токсикантов фенольного ряда, но и для целого ряда других веществ [61, 73].

Попадая в организм, фенол оказывает действие на большинство жизненно важных физиологических функций рыб. Так, работами ряда авторов было показано, что фенол в различных концентрациях значительно изменяет поведенческие реакции рыб. Выяснено [41, 56], что фенол в кон-

центрациях более 5 мг/л значительно подавляет пищевое поведение карасей, а концентрации свыше 10 мг/л чрезвычайно усиливают их двигательную активность. Бурная двигательная активность, снимающая обычные поведенческие реакции, отмечалась и у личинок осетра и севрюги при помещении их в остротоксические растворы фенола [63].

Отмечено прямое действие фенола и на состав крови рыб. Изменения, происходящие под действием данного токсиканта, зависят от силы и длительности токсического воздействия [36, 93, 85].

Морфологический анализ нарушений в организме рыб при воздействии фенола показывает резкую гиперемии всех органов и тканей рыб, которая должна, по-видимому, свидетельствовать об остром дефиците кислорода [33—35, 91]. Наиболее значительные патоморфологические изменения отмечаются в органах, стоящих на пути циркуляции токсиканта (в коже, почках и особенно в жабрах [4, 34, 84, 91, 35]), однако головной и спинной мозг, железы внутренней секреции, печень также несут следы сильного поражения токсическим веществом. Патоморфологические сдвиги в организме рыб под действием фенола не носят специфического характера и могут наблюдаться при действии столь различных по своей природе токсикантов, как полихлорпинен, гептахлор, ДДТ, гербицид NaTa, метоксихлор, сульфат меди и др. [34, 35, 67, 76, 78, 86, 87], и действии экстремальных факторов среды [33, 35].

Попытка построить гипотезу механизма действия фенола на организм рыб была сделана польскими исследователями Д. Валугой и Е. Грабдой [92]. Согласно этой гипотезе фенол проникает через кожные покровы и жабры, вызывая некроз клеток дыхательного эпителия и тяжелые поражения жабр, сопровождаемый гипертрофией и вакуолизацией эпителиальных клеток. Попадая в кровь, фенол распространяется по всей кровеносной системе, вызывая общую интоксикацию организма. В периферической крови отмечается эритро- и лейкопения, в кровяных клетках образуются некротические участки, изменения цитоплазмы и ядер часто приводят к полной их деструкции. Кровеносные сосуды вследствие этого приобретают повышенную проницаемость, приводящую к множественным кровоизлияниям во внутренних органах. Изменения структур органов, по мнению авторов, приводят к нарушению равновесия и дыхания рыбы, падение кровяного давления вызывает паралич дыхательного центра и остановку сердца. Однако смерть может наступить и в результате асфиксии, вызванной, с одной стороны, уменьшением дыхательной поверхности клеток из-за кровоизлияния и, с другой, — деструкцией эритроцитов.

Предложенная гипотеза довольно подробно освещает картину общей интоксикации организма рыб фенолом, однако из поля зрения авторов выпадают значительные изменения, происходящие под действием токсикантов в важнейших коррелирующих системах.

Согласно современным представлениям, высшим коррелирующим центром у рыб является церебелло-тестальная система совместно с гипоталамической областью. Экспериментальные данные, полученные рядом исследователей [18, 19, 29, 30], позволяют высказать предположение, что у рыб ведущей системой рефлекторно-приспособительной деятельности, в частности образования временных связей, служит мозжечок — новый надсегментарный аппарат, впервые появившийся у рыб. Соединяясь через афферентные и эфферентные связи с тектумом, вентральным таламусом, продолговатым и спинным мозгом и гипоталамусом, он становится высшим органом интеграции нервной деятельности [19].

Функциональная связь высших отделов центральной нервной системы с гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной — пусковым механизмом нейроэндокринной системы — достаточно полно выявлена у высших позвоночных. По мнению большинства исследователей, именно гипоталамус осуществляет интеграцию и координацию функций центральной нервной системы и желез внутренней секреции [1—3, 9, 10, 14, 16, 48, 53]. Име-

ются данные о наличии подобной связи между этими двумя системами и у рыб [19, 20].

Можно предположить, что реакции важнейших регулирующих систем организма — центральной нервной и нейроэндокринной — должны определять характер ответа организма на повреждающее токсическое воздействие и обуславливать функциональную активность подчиненных им жизненно важных систем организма — вегетативной, нервной, эндокринной и др.

Данные, касающиеся влияния фенола на центральную нервную систему рыб, немногочисленны. Большинство исследователей, изучающих действие фенола на ЦНС рыб, высказывают мнение, что данный токсикант в первую очередь поражает именно эту систему [24—26, 31, 56]. Фармакологический анализ путей воздействия фенола на рыб и механизмов ответной реакции с помощью наркотиков и местных анестетиков, курареподобных и холинэстеразных препаратов позволяет предположить, что ЦНС, и в частности головной мозг, играет главенствующую роль в проявлении и развитии отравления ядами органической природы [26].

Изучение функциональной активности ЦНС с помощью метода условных рефлексов, находящего в последнее время все большее применение в ихтиотоксикологии, показало, что фенол в больших концентрациях способен подавлять и угнетать условные реакции подопытных рыб, прежде всего нарушая процессы внутреннего торможения [31, 56, 58]. Подобные явления наблюдаются при отравлении рыб и другими токсическими веществами: хлоридом ртути, двуокисью селена, нитратом свинца, арсенатом натрия, ДДТ [65, 94], — следовательно, реакция не носит специфического характера.

В известной нам литературе, кроме наших данных [32, 33], отсутствуют сведения о действии фенола и его соединений, равно как и других токсических веществ, на гипоталамо-гипофизарную нейросекреторную систему рыб. Вопрос о взаимной связи центральной нервной и нейроэндокринной систем в условиях токсических воздействий также до сих пор не был рассмотрен, хотя можно ожидать, что изучение этого аспекта действия токсиканта поможет приблизиться к решению назревшей проблемы механизма действия фенола на организм рыб.

Целью нашей работы было изучение влияния фенола на высшую нервную деятельность и гипоталамическую нейросекрецию рыб как на показатели функциональной активности высших отделов центральной нервной и нейроэндокринной систем организма. Выявлялись изменения в условно-рефлекторной деятельности и гипоталамической нейросекреции при токсических воздействиях различной силы и длительности, возможность восстановления первоначального уровня функционирования изучаемых систем после снятия действия токсиканта, функциональная взаимосвязь между деятельностью центральной нервной и гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной систем.

Материалом для исследований служили 544 половозрелых интактных самки гуппи *Lebistes reticulatus* в возрасте 4—6 месяцев. Подопытные рыбы помещались в аквариумы при температуре 23°, кислородном режиме 6—7 мг/л, рН 7.2 и жесткости воды 10 Н. В сосуды, где находились подопытные рыбы, вносили фенол в соответствующих концентрациях; контрольные рыбы помещались в аквариумы с чистой водой. Смена токсических растворов и чистой воды производилась ежедневно, растворы не аэрировались.

Изучение высшей нервной деятельности рыб производилось при помощи методики групповых двигательных-пищевых условных рефлексов [60], являющейся модификацией методики Н. В. Праздниковой [51]. В качестве показателей условнорефлекторной деятельности учитывались скорость образования положительных и диф-

дифференцировочных условных рефлексов, процент проявления положительных условных рефлексов и их сила, латентные периоды положительных рефлексов, процент проявления и сила дифференцировочных условных рефлексов и количество межсигнальных реакций.

В 3 сериях опытов изучалось влияние фенола в субтоксических концентрациях (3.12, 6.25 и 12.5 мг/л) на условнорефлекторную деятельность группы.

В 1-й серии выработка условных рефлексов производилась непосредственно после перемещения рыб в токсическую среду и продолжалась в течение 2.5 месяцев. Во 2-й изучалась динамика изменений выработанных ранее условных рефлексов под действием фенола в субтоксических концентрациях; выработка положительных и дифференцировочных реакций в течение 1.5 месяцев происходила в чистой воде, после чего в аквариумы вносили фенол и исследование условных рефлексов продолжалось еще 2 месяца. В 3-й серии опытов изучалась возможность восстановления высшей нервной деятельности рыб после прекращения токсического воздействия: рыбы в течение 2 месяцев содержались в токсических растворах, а затем еще 2 в чистой воде. Исследование условнорефлекторной деятельности группы во всех опытах производилось ежедневно.

Изучение функционального состояния гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГГНС) группы производилось при помощи стандартных гистологических методик. Материал для гистологических исследований — мозг и гипофиз рыб — фиксировался в жидкости Буэна, серии парафиновых срезов толщиной 5—7 мкм окрашивались паральдегид-фуксином по Гомори—Габу с докраской азокарином [43].

Для количественной характеристики состояния ГГНС группы производились визуальная оценка содержания нейросекреторного вещества (НСВ) во всех клетках преоптического ядра и нейрогипофизе в зоне максимального накопления секрета по 5-балльной шкале на 6 срезах от каждой рыбы и подсчет общего количества содержащих НСВ нейросекреторных клеток в левой половине преоптического ядра (ПЯ); вычислялись размеры (наибольшие длины) крупных и гигантских глыбок нейросекрета (тел Герринга) в нейрогипофизе.

В остром эксперименте по изучению влияния фенола на ГГНС группы использовался токсикант в абсолютно смертельной концентрации 40 мг/л; для выяснения специфичности реакции были поставлены опыты по стрессорными агентами другой природы: полихлорпипенном-инсектицидом хлорорганического ряда и гипертоническим раствором поваренной соли. И ПХП, и NaCl использовались в концентрациях, абсолютно смертельных для данного вида рыб. Общим контролем для этих экспериментов служили рыбы, помещенные в чистую воду.

Для изучения действия фенола на ГГНС группы в хронических экспериментах использовался фенол в концентрациях 3.12, 6.25, 16.7 и 25.0 мг/л.

Для изучения восстановительных процессов, происходящих в ГГНС группы после прекращения действия фенола, рыбы в течение месяца держались в токсических растворах, а затем переносились еще на месяц в аквариумы с чистой водой. Контрольная группа рыб пребывала в чистой воде 2 месяца.

Условнорефлекторная деятельность и гипоталамическая нейросекреция группы в контроле

Показатели условнорефлекторной деятельности группы в норме были высоки и почти не менялись в процессе длительных экспериментов.

Скорость образования условных рефлексов рассматривается как один из наиболее важных показателей высших отделов головного мозга. Первое проявление условных положительных реакций у контрольных группы отмечалось на 10-м сочетании (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Скорость образования условных рефлексов группы при действии фенола в субтоксических концентрациях

Показатели	Контроль	Концентрации фенола, мг/л		
		3.12	6.25	12.5
Первое проявление положительных условных реакций *	10—65	9—65	25—100	72—195
Закрепление положительных условных реакций	80—95	80—85	160—170	Не закрепились
Первое проявление дифференцировочных условных рефлексов *	5—35	3—30	24—70	—
Закрепление дифференцировочных условных рефлексов	50—60	40—45	110—120	—

* Второй цифрой в указанных графах обозначается количество сочетаний, при которых процент проявления условных реакций достигает 50 %.

Несколько более позднее по сравнению с другими видами костистых рыб выявление условных рефлексов у группы [5, 62] может, по-видимому, объясняться видовыми особенностями объекта. Закрепление условных реакций у контрольных рыб происходило довольно быстро после упрочения рефлексов (табл. 1).

Формирование отрицательных (дифференцировочных) рефлексов происходило быстрее, чем положительных, реакции быстро закреплялись (табл. 1). Скорость образования положительных и дифференцировочных условных рефлексов у контрольных группы различных групп варьировала крайне незначительно.

Основными показателями условнорефлекторной деятельности обычно служат процент проявления реакций и их сила. В начале эксперимента они были довольно низки, однако затем увеличились и через 150—160 сочетаний достигали постоянного значения (табл. 2). Величины процента

Т а б л и ц а 2

Условнорефлекторная деятельность группы при хроническом действии фенола в субтоксических концентрациях

Показатели	Контроль	Концентрация фенола, мг/л		
		3.12	6.25	12.5
Проявление положительных условных рефлексов, %	99.0±0.4	97.2±0.6	88.2±1.9	—
Сила положительных условных реакций, усл. ед.	6.6±0.06	6.3±0.07	2.5±0.2	—
Латентные периоды реакций, сек.	3.9±0.06	4.1±0.05	11.4±0.3	—
Проявление дифференцировочных условных реакций, %	91.1±0.4	96.0±0.5	42.5±0.8	—
Сила дифференцировочных условных рефлексов, усл. ед.	5.4±0.06	6.1±0.06	1.4±0.9	—
Количество межсигнальных реакций, усл. ед.	8.0±0.1	12.1±0.3	6.2±0.3	—

проявления реакций и их силы были связаны линейной зависимостью. Латентные периоды положительных условных рефлексов в начале выработки были очень высоки, однако одновременно со стабилизацией процента проявления реакций и их силы колебания становились минимальными и в дальнейшем ходе эксперимента существенных изменений не наблюдалось.

Процент проявления и сила дифференцировочных рефлексов в контроле всегда были несколько ниже, чем положительных, динамика выработки первых полностью соответствовала таковой положительных реакций.

Величины межсигнальных реакций и стабилизация условных рефлексов у контрольных группы были связаны обратной зависимостью. В самом начале выработки условных положительных рефлексов количество их было велико, однако в процессе эксперимента оно снижалось и после установки постоянного фона условнорефлекторной деятельности становилось незначительным (табл. 2).

Таким образом, на основании экспериментальных данных можно заключить, что выработка групповых двигательного-пищевых положительных и дифференцировочных условных рефлексов у группы в норме происходит быстро, показатели условных рефлексов отличаются высокими значениями и могут служить характеристикой функционального состояния высших отделов центральной нервной системы.

Строение гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы группы было детально описано нами ранее [33]. ГГНС группы имеет типичную для костистых рыб структуру, представленную нейросекреторными клетками преоптического ядра, их аксонами, формирующими преоптико-гипофизарный тракт, и терминалиями, сосредоточенными в нейрогипофизе (рис. 1; рис. 1—5 см. вклейку).

Группы относятся к группе костистых рыб, имеющих один центр выработки нейросекрета — преоптическое ядро, латеральное ядро серого бугра у них отсутствует. В норме как нейросекреторные клетки (НСК) преоптического ядра, так и нейрогипофиз содержат умеренное количество интенсивно окрашенного нейросекрета (табл. 3, 4). Характерным для данного

Таблица 3

Изменение количества нейросекреторного вещества в преоптическом ядре группы при действии фенола в хроническом эксперименте

Экспозиция опыта	Контроль	Концентрация фенола, мг/л				
		3.12	6.25	12.5	16.7	25.0
10 дней	4.0±0.2	3.5±0.2	3.9±0.1	2.4±0.8	4.3±0.2	5.0±0.3
20 дней	4.0±0.1	3.2±0.1	3.5±0.2	4.8±0.3	3.1±0.1	2.1±0.1
30 дней	4.0±0.2	2.7±0.2	2.9±0.1	2.0±0.1	1.5±0.02	0.9±0.02
Количество рыб	21	30	30	30	28	27

Таблица 4

Изменение количества нейросекреторного вещества в нейрогипофизе группы при действии фенола в хроническом эксперименте

Экспозиция опыта	Контроль	Концентрации фенола, мг/л				
		3.12	6.25	12.5	16.7	25.0
10 дней	4.0±0.3	3.4±0.2	3.7±0.2	2.6±0.1	4.5±0.3	4.6±0.2
20 дней	4.0±0.3	3.0±0.2	3.4±0.3	4.3±0.2	2.8±0.1	2.2±0.1
30 дней	4.1±0.3	2.5±0.2	2.8±0.1	2.1±0.1	1.2±0.05	0.6±0.04

вида рыб является наличие в нейрогипофизе относительно большого числа гигантских расширений нейросекреторных волокон — тел Герринга, расположенных в основном вокруг гипофизарной бухты.

Влияние фенола на условные рефлексы и гипоталамическую нейросекрецию гуппи

Концентрация 3.12 мг/л. Данная концентрация — наименьшая из используемых субтоксических концентраций в наших экспериментах. В известной нам литературе, кроме наших данных [31, 32], нет сведений о влиянии ее на жизнедеятельность гуппи.

В 1-й серии экспериментов непосредственно после помещения подопытных рыб в токсический раствор отмечалось кратковременное повышение двигательной и пищевой активности, что можно было объяснить сменой места и условий обитания.

Первые условные реакции у подопытных рыб выявлялись и закреплялись одновременно с таковыми у контрольных рыб. На первом этапе эксперимента от момента закрепления условных реакций до установления их постоянного уровня показатели рефлексов значительно колебались, однако по мере упрочения и стабилизации их, происходящей быстрее, чем в контроле (табл. 1), показатели условных рефлексов приобретали более или менее постоянные значения (табл. 2). Латентные периоды положительных условных рефлексов у гуппи, помещенных в токсический раствор, в конце эксперимента были ниже, чем в контроле, остальные значения показателей условнорефлекторной деятельности практически не отличались от контрольных (табл. 2). Количество межсигнальных реакций у гуппи, помещенных в раствор фенола, было большим, чем у контрольных рыб, что, по-видимому, можно объяснить общим повышением фона двигательной активности и некоторым преобладанием процессов возбуждения над торможением.

Если величины положительных условных рефлексов очень мало отличались от таковых в контроле, то в выработке дифференцировочных условных реакций отчетливо проявились процессы активации высшей нервной деятельности рыб, вызванные действием фенола в концентрации 3.12 мг/л.

Скорость выработки отрицательных условных рефлексов у подопытных рыб была выше, чем в контроле (табл. 1). Отмечалось четкое различие дифференцировок, процент проявления и сила отрицательных рефлексов были выше, чем в контроле, и колебались крайне незначительно (табл. 2). После окончательной выработки отрицательных условных рефлексов отмечалось некоторое снижение количества межсигнальных реакций.

При внесении фенола в аквариумы, где находились рыбы с заранее выработанными четкими условными рефлексам (2-я серия опытов), также отмечалась стимуляция условнорефлекторной деятельности, причем такой уровень функционирования сохранялся на протяжении 1.5 мес. эксперимента (табл. 5). Средние показатели условнорефлекторной деятельности не отличались от таковых 1-й серии опытов (табл. 2, 5).

При изучении действия фенола в концентрации 3.12 мг/л на ГГНС гуппи отмечалась активация деятельности этого отдела нейроэндокринной системы, выражавшаяся в активном продуцировании и транспорте нейросекрета по аксонам в нейрогипофиз. Отмечалось общее снижение количества нейросекреторного вещества как в клетках преоптического ядра, так и в нейрогипофизе (табл. 3, 4). Количество клеток, содержащих НСВ, уменьшалось (табл. 6), цитоплазма клеток вакуолизировалась, ослабевала окраска нейросекрета, область преоптического ядра была несколько гиперемирована. Через 20 и 30 дней с начала токсического воздействия наблюдалось активное выведение НСВ по аксонам в нейрогипофиз (рис. 2, а).

Процессы активации ГГНС были более ярко выражены в нейрогипофизе. Наряду с понижением общего количества НСВ и ослаблением его

**Изменение условнорефлекторной деятельности группы
под действием фенола в субтоксических концентрациях**

Показатели	До воздействия			После воздействия		
	1	2	3	1; 3.12 мг/л	2; 6.25 мг/л	3; 12.5 мг/л
Проявление положительных реакций, %	98.1±0.6	99.0±0.5	98.7±0.5	96.5±0.8	65.3±1.8	22.4±3.5
Сила положительных условных реакций, усл. ед.	6.6±0.04	6.6±0.07	6.5±0.05	6.4±0.07	2.2±0.2	0.7±0.1
Латентные периоды положительных реакций, сек.	4.0±0.05	3.9±0.05	4.1±0.04	4.1±0.06	12.5±0.3	15
Проявление дифференцировочных рефлексов, %	90.6±0.6	90.5±0.5	91.0±0.5	98.5±0.5	39.4±1.7	12.4±1.2
Сила дифференцировочных рефлексов, усл. ед..	5.0±0.04	5.1±0.06	4.9±0.03	5.6±0.06	1.2±0.9	0.1±0.08
Количество межсигнальных реакций, усл. ед.	10.2±0.1	9.1±0.1	9.3±0.07	14.0±0.03	7.5±0.3	5.1±0.07

окраски отмечалось преобладание мелких глыбок нейросекреторного вещества. Размеры крупных глыбок нейросекрета, в том числе тел Герринга, увеличивались, наблюдалась неравномерность их окраски. Капилляры, дренирующие ткань гипофиза, были расширены и переполнены форменными элементами крови (рис. 2, б). Все эти признаки косвенно свидетельствовали об активации процессов транспорта нейrogормонов из ГГНС.

Следует отметить, что стимуляция функциональной активности ГГНС группы при действии фенола в концентрации 3.12 мг/л сохранялась на протяжении длительного времени, не приводя к истощению системы. Так, у рыб, находившихся в растворе фенола данной концентрации, через 6 месяцев с начала токсического воздействия наблюдались характерные признаки активного выведения нейrogормонов: снижение общего количества НСВ в системе, гиперемия тканей мозга и гипофиза, уменьшение количества клеток, содержащих нейросекрет, и ослабление окраски НСВ.

Концентрация 6.25 мг/л. По мере повышения концентрации фенола отмечалось угнетение функциональной активности регуляторного комплекса организма. Фенол в концентрации 6.25 мг/л оказывал ярко выраженное действие на высшую нервную деятельность группы. В 1-й серии экспериментов при помещении подопытных рыб в раствор фенола визуально отмечалось подавление пищевой и особенно двигательной активности группы. Изменялся и характер условнорефлекторной деятельности, процессы угнетения в этом случае развивались достаточно быстро.

Т а б л и ц а 6

**Количество нейросекреторных клеток в преоптическом ядре группы
при действии фенола в концентрации 3.12 мг/л**

Показатели	Контроль	Продолжительность воздействия фенола		
		10 дней	20 дней	30 дней
Среднее количество нейросекреторных клеток . . .	63	49	45	40
Количество рыб	6	7	7	9

При выработке условных реакций непосредственно в условиях токсической среды первое проявление положительных условных рефлексов значительно запаздывало по сравнению с контролем (табл. 1). Процент проявления положительных реакций и их сила были понижены по сравнению с нормой, причем величины их в эксперименте подвергались значительным колебаниям (табл. 2). Замедленность реакций группы, помещенных в раствор фенола, выражалась также в удлинении латентных периодов положительных условных реакций: они были выше контрольных почти в 3 раза (табл. 2).

Выработка дифференцировочных рефлексов была затруднена, скорость образования их снижалась более чем в 4 раза; процент проявления и сила отрицательных условных рефлексов также были очень невелики (табл. 1, 2).

Подавление уровня условнорефлекторной деятельности, снижение общей двигательной активности сказывались и на количестве межсигнальных реакций подопытных группы. Число их в процессе эксперимента было ниже контрольного и лишь в самом начале выработки условных рефлексов подвергалось более или менее значительным колебаниям.

Во 2-й серии экспериментов при внесении фенола в заданной концентрации в аквариум, где находились рыбы с заранее выработанными условными рефлексами, также отмечалось сильное подавление условнорефлекторной деятельности, угнетение пищевой и двигательной активности. Существенных различий в количественных характеристиках показателей уровня условнорефлекторной деятельности в 1-й и 2-й серии экспериментов не было (табл. 2, 5).

При действии фенола в концентрации 6.25 мг/л на ГГНС группы значительных изменений в функциональной активности ее не происходило. На первых этапах эксперимента отклонения от контроля ограничивались лишь сильной гиперемией мозга и гипофиза и некоторым снижением общего количества нейросекреторного вещества в системе (табл. 3, 4). На всех этапах эксперимента нейросекрет был окрашен менее интенсивно, чем у контрольных группы. Если через 10 дней с начала опыта на периферии цитоплазмы нейросекреторных клеток еще можно было наблюдать значительные скопления секрета, то через 20 и 30 дней они исчезли. Цитоплазма нейросекреторных клеток вакуолизировалась, к 30-му дню эксперимента наблюдался отток нейросекреторного вещества по аксонам клеток в нейрогипофиз. В нейрогипофизе подопытных группы, особенно на 20-й и 30-й дни эксперимента, преобладали мелкие глыбки нейросекрета, крупные глыбки и тела Герринга были несколько расширены и окрашивались неравномерно.

Однако через 6 месяцев с начала токсического воздействия наблюдалось прогрессирующее выведение нейрогормонов в общую циркуляцию организма, сопровождаемое резким снижением количества нейросекрета как в клетках преоптического ядра, так и в нейрогипофизе и приводящее систему в состояние функционального напряжения.

К о н ц е н т р а ц и я 1.25 мг/л. В такой концентрации фенол вызывал серьезные изменения в функционировании центральной нервной и нейроэндокринной систем группы.

Токсикант настолько подавлял высшую нервную деятельность рыб, что четкая выработка условных рефлексов у них не представлялась возможной.

При выработке условных рефлексов непосредственно в токсической среде (серия 1) в первые 15—17 дней эксперимента подопытные рыбы не реагировали на предъявление условного раздражителя. Количество межсигнальных реакций также было очень невелико. По-видимому, на этом этапе опыта имело место развитие внешнего тормоза, вызванного действием фенола в столь значительной концентрации.

По прошествии 18—20 дней с начала выработки условных реакций в токсической среде отдельные рыбы, приближаясь к месту питания во время действия изолированного условного раздражителя, брали корм. Однако

это нельзя было назвать условными реакциями, так как в большинстве случаев латентные периоды реакций превышали время действия изолированного условного раздражителя, процент проявления условных реакций не превышал 25—27%, а сила их не достигала в среднем и 1 усл. ед. Выработка дифференцировочных условных рефлексов на таком фоне исключалась.

При действии фенола на заранее выработанные условные рефлексы (серия 2) отмечалось полное подавление условнорефлекторной деятельности. На 2-й день после внесения токсиканта в воду отмечалось одновременное резкое повышение величины латентных периодов положительных условных реакций, падение процента проявления и силы положительных условных рефлексов и почти полное растормаживание дифференцировок (табл. 5). Через 30 дней с момента внесения токсиканта в среду впервые наступал полный срыв высшей нервной деятельности рыб; условнорефлекторные реакции, проявляемые в течение 1.5 месяца, отсутствовали. Аналогичные явления наблюдались также на 35-й, 40-й, 47-й, 50-й и 56-й день эксперимента. В промежутках между этими днями уровень условнорефлекторной деятельности был крайне низок (табл. 5).

Процессы, происходящие в ГГНС гуппи при помещении их в растворы фенола с концентрацией 12.5 мг/л, подчиняются классической схеме стресса Г. Селье [52].

На I фазе «функциональной активности» (10 дней опыта) отмечалось резкое снижение количества нейросекреторного вещества в клетках преоптического ядра (табл. 3). Слабо окрашенные мелкие гранулы нейросекрета рыхло располагались в сильно вакуолизированной цитоплазме, секрет в аксонах практически не наблюдался (рис. 3, а). Область преоптического ядра была сильно гиперемирована. В нейрогипофизе также резко по сравнению с контролем уменьшалось количество НСВ, нейросекреторные глыбки окрашивались слабо. Бледно окрашивающиеся тела Герринга были расширены — 11 мкм по сравнению с 6 в контроле. Основная масса НСВ в нейрогипофизе была представлена мелкими глыбками, расположенными рыхло и сгущающимися в виде «муфт» вокруг расширенных, переполненных форменными элементами крови капилляров (рис. 4, а).

На II фазе эксперимента «функционального торможения ГГНС» (20 дней) наблюдалось быстрое накопление и депонирование нейросекрета в ГГНС подопытных рыб. Клетки преоптического ядра содержали НСВ в количестве, большем, чем в контроле (табл. 3), секрет окрашивался очень интенсивно, образуя на периферии скопления в виде грубых, неправильной формы глыбок, аксоны нейросекреторных клеток, особенно в проксимальной части, были переполнены нейросекретом (рис. 3, б). Процесс депонирования секрета наблюдался и в нейрогипофизе: НСВ в этом случае было больше, чем в контроле (табл. 4), интенсивно окрашенные глыбки его были расположены чрезвычайно компактно. О гипофункции системы свидетельствовало также преобладание интенсивно окрашенных крупных глыбок и тел Герринга и почти полное отсутствие мелких глыбок нейросекрета (рис. 4, б). Гиперемия области преоптического ядра и нейрогипофиза нарастала.

На III фазе «функционального напряжения» (30 дней) состояние ГГНС претерпевало существенные изменения. И в клетках преоптического ядра, и в нейрогипофизе резко снижалось количество НСВ (табл. 3, 4). Клетки содержали незначительное количество нейросекрета, рыхло расположенного в цитоплазме, содержащей крупные вакуоли и плохо окрашивающейся. В нейрогипофизе на фоне все возрастающей гиперемии отмечалось небольшое количество нейросекреторных гранул, расположенных вокруг капилляров. Немногочисленные увеличенные в размерах тела Герринга и крупные глыбки секрета окрашивались очень слабо, что иногда мешало их выявлению.

Концентрации 16.7 и 25.0 мг/л. Выработка условных рефлексов при действии фенола в данных концентрациях была неосуществима. Визуально наблюдалось глубокое подавление безусловных реакций группы: рыбы были малоподвижны, плохо брали корм. По-видимому, действие столь сильных стрессорных факторов вызывало угнетение высших отделов центральной нервной системы рыб и, как следствие этого, — срыв высшей нервной деятельности.

Реакция ГГНС группы на воздействие фенола в концентрациях 16.7 и 25.0 носила 3-фазный характер, отличный от реакции на внесение фенола в субтоксических концентрациях.

На I фазе «функционального торможения» (10 дней) отмечалось глубокое подавление функциональной активности ГГНС, сопровождаемое депонированием нейросекрета во всех отделах системы. Количество нейросекреторного вещества в клетках преоптического ядра и нейрогипофизе значительно превышало контрольное (табл. 3, 4). Нейросекрет в клетках преоптического ядра был окрашен очень интенсивно, компактно располагался в цитоплазме, образуя на ее периферии грубые гранулы. Насыщенность аксонов нейросекретом была также высока (рис. 5, а), проксимальные части их переполнены НСВ, а сами аксоны прослеживались достаточно четко из-за присутствия в них большого количества ярко окрашенных крупных глыбок НСВ. В нейрогипофизе подопытных рыб нейросекреторное вещество было представлено в основном интенсивно окрашенными крупными глыбками и телами Герринга, мелкие нейросекреторные глыбки выявлялись в незначительном количестве (рис. 5, в).

На II фазе «функционального напряжения» (20 дней) отмечалось резкое снижение количества нейросекреторного вещества в ГГНС подопытных группы (табл. 3, 4). Клетки преоптического ядра были бедны нейросекреторным веществом, отдельные слабо окрашенные глыбки его рыхло располагались в сильно вакуолизированной цитоплазме, аксоны нейросекреторных клеток практически содержали очень малое количество секреторного вещества. В нейрогипофизе окраска НСВ также ослабевала, секрет в виде мелких глыбок и немногочисленных почти бесцветных тел Герринга располагался вокруг расширенных капилляров, переполненных форменными элементами крови (рис. 5, г). Все это могло косвенно свидетельствовать об интенсивном выведении нейрогормона из ГГНС.

На III фазе «функционального истощения» (30 дней) наступало полное опустошение ГГНС группы от нейросекреторного вещества. Количество секрета в нейросекреторных клетках и нейрогипофизе было минимальным (табл. 3, 4). В преоптическом ядре наблюдалось обилие клеток, лишенных нейросекреторного вещества; у клеток, содержащих нейросекрет, цитоплазма окрашивалась неравномерно, плохо выявлялись ядра с ядрышками, секрет в аксонах не выявлялся, цитоплазма клеток была сильно вакуолизирована. Область преоптического ядра была чрезвычайно гиперемирована (рис. 5, б), наблюдалось обводнение мозговой ткани. Нейросекреторное вещество в нейрогипофизе было представлено в виде отдельных мелких глыбок, беспорядочно рассеянных в его ткани. Окраска нейросекреторных глыбок — крайне слабая, что препятствует их выявлению. Характерным для этого этапа являлось сильное обводнение тканей гипофиза, и как следствие этого, сжатие клеточных структур (рис. 5, д).

Концентрация 40 мг/л. Изменения в поведении подопытных группы, подвергшихся воздействию фенола в данной концентрации, полностью соответствовали симптомокомплексу отравления этим токсикантом и включали в себя 3 фазы: 1) резкую двигательную возбудимость с кратковременным заваливанием на бок; 2) потерю рефлекса равновесия, опрокидывание на бок, импульсивное перемещение в боковом положении; 3) боковое положение, сопровождающееся конвульсивными судорогами, завершающееся полной потерей двигательной активности, расстройством дыхания и гибелью рыб.

**Изменение количества нейросекреторного вещества в ГГНС группы при
воздействии фенола в концентрации 40.0 мг/л**

Показатели	Конт- роль	Продолжительность воздействия фенола, час.						
		4	8	14	20	28	48	88
Преопти- ческое ядро . .	3.9 ± 0.2	4.4 ± 0.4	3.2 ± 0.2	2.8 ± 0.1	2.0 ± 0.06	1.5 ± 0.05	1.1 ± 0.01	0.7 ± 0.0
Нейро- гипофиз .	4.0 ± 0.2	3.6 ± 0.3	3.6 ± 0.1	3.4 ± 0.1	3.0 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.2 ± 0.2	0.7 ± 0.1
Количество рыб . .	10	6	6	7	7	8	7	8

Первые изменения в функциональной активности ГГНС подопытных группы были отмечены через 4 часа после помещения рыб в токсический раствор. Если в клетках преоптического ядра наблюдались явления гипофункции, сопровождаемые увеличением общего количества НСВ и числа клеток, содержащих нейросекрет (табл. 7), то в нейрогипофизе отмечалась активная потеря нейросекреторного вещества (табл. 7). Нейросекрет в клетках преоптического ядра окрашивался интенсивно, проксимальные отделы аксонов были переполнены глыбками НСВ. В нейрогипофизе наряду с уменьшением количества НСВ отмечается значительное ослабление окраски нейросекрета и увеличение размеров крупных глыбок и тел Герринга.

В последующие 8—28 час. эксперимента, соответствующие II фазе симптомокомплекса отравления, наблюдается прогрессирующее снижение количества нейросекреторного вещества в ГГНС группы (табл. 7). Снижается интенсивность окраски нейросекрета в клетках преоптического ядра и нейрогипофизе. Цитоплазма нейросекреторных клеток значительно вакуолизируется, в нейрогипофизе отмечается первоначальное увеличение, а затем резкое уменьшение гигантских расширений терминалей — тел Герринга, что совпадает с общеизвестными фактами изменения объемов мериокарионов клеток и толщины нейросекреторных волокон при стимуляции и подавлении функций ГГНС [9, 38, 39, 44]. Размеры крупных глыбок, которых в нейрогипофизе становится все меньше, на протяжении опыта снижаются.

Через 48—88 час. с начала эксперимента, когда у подопытных группы отмечаются изменения, соответствующие III фазе симптомокомплекса отравления, ГГНС приходит к состоянию полного опустошения от нейросекреторного вещества (табл. 7). Ткань мозга и гипофиза на этой фазе чрезвычайно гиперемирована, пориста и как бы сжата, что свидетельствует о сильном ее обводнении. Изменения структур преоптического ядра и нейрогипофиза свидетельствуют о массовом выходе нейрогормонов в кровотоки и наступлении необратимых патологических изменений в ГГНС группы.

Аналогичные опыты с воздействиями на группы полихлорпинена в концентрации 12.7 мг/л и NaCl 25% показали неспецифичность реакции ГГНС группы на острое воздействие фенола. Изменения, вызываемые действием этих различных по своей природе стрессорных факторов, были идентичны таковым при действии фенола [33].

**Восстановление нарушений в условнорефлекторной деятельности
и гипоталамической нейросекреции группы после хронического
отравления фенолом**

В процессе длительных экспериментов с влиянием фенола на условные рефлексы группы было установлено, что фенол подавляет высшую нервную деятельность рыб. Для изучения возможности восстановления ее после

прекращения действия фенола была проделана 3-я серия экспериментов, когда рыбы после пребывания в токсических растворах переносились в аквариумы с чистой водой. В эксперименте использовались рыбы, ранее содержавшиеся в токсических растворах с концентрациями 6.25 и 12.5 мг/л.

Первый этап эксперимента, когда рыбы помещались в токсический раствор, был достаточно подробно освещен ранее, что позволяет нам не останавливаться на его подробном описании (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Изменение уровня условнорефлекторной деятельности группы при содержании в растворах фенола и чистой воде

Средние показатели условных рефлексов	Контроль	Фенол, 6.25 мг/л	Чистая вода	Фенол, 12.5 мг/л	Чистая вода
Проявление положительных реакций, % . . .	98.3±0.9	61.2±2.8	69.3±1.0	18.4±1.7	32.3±2.1
Сила положительных условных рефлексов, усл. ед.	6.5±0.3	2.5±0.2	3.8±0.7	0.8±0.1	2.1±0.02
Латентные периоды реакций, сек.	4.2±0.09	11.8±0.3	8.0±0.2	> 15	13.1±0.5
Проявление дифференцировочных реакций, %	92.4±0.1	39.7±0.4	51.4±0.9	—	26.2±2.8
Сила дифференцировочных реакций, усл. ед.	5.6±0.1	1.1±0.03	2.3±0.7	—	1.8±0.04
Количество межсигнальных реакций, усл. ед.	10.4±0.2	9.1±0.4	12.3±0.6	—	9.8±0.8

После перемещения рыб из раствора фенола с концентрацией 6.25 мг/л в чистую воду уровень условнорефлекторной деятельности у них не претерпевал существенных изменений. Лишь на 16-й день после изъятия рыб из токсической среды отмечалось некоторое снижение латентных периодов реакций, на 18-й — увеличение процента проявления положительных реакций и их силы. На 27-й день повышался уровень дифференцировочных условных рефлексов, и к 38-му дню эксперимента показатели условнорефлекторной деятельности приобретали более или менее стабильное значение, что отражено в табл. 8. Средние значения условных рефлексов группы после пребывания в чистой воде были выше, чем в токсическом растворе, однако далеко не достигали контрольных значений. Наименьшей способностью к восстановлению обладали дифференцировочные рефлексы.

У рыб, содержащихся в растворе фенола с концентрацией 12.5 мг/л, восстановление условнорефлекторной деятельности происходило гораздо медленнее, чем у предыдущей группы. Так, сокращение латентных периодов реакций у них фиксировалось лишь на 23-й день, а стабилизация фона условных рефлексов — на 53-й. Уровень условнорефлекторной деятельности у этих рыб был гораздо ниже, чем у рыб после пребывания в концентрации 6.25 мг/л, и значительно отличался от такового у контрольных рыб. Однако на данном этапе эксперимента не отмечалось полного срыва высшей нервной деятельности и выработка условных реакций у таких рыб представлялась принципиально возможной.

Изучение влияния фенола в больших концентрациях на ГГНС группы показало, что вначале происходит заметное снижение количества НСВ в системе гипоталамус—гипофиз, а затем и полное опустошение ее от нейросекрета. Такие процессы происходили и в случае помещения рыб в растворы фенола с концентрациями 16.7 и 25.0 мг/л. Изменения касались не только функциональной активности, но и состояния тканей мозга и гипофиза.

Через месяц после пребывания таких рыб в чистой воде функциональное состояние их ГГНС претерпевало ряд изменений. В преоптическом ядре

Изменение количества нейросекреторного вещества в ГГНС группы при содержании в растворах фенола и чистой воде

Показатели	Контроль	Фенол, 16.7 мг/л	Чистая вода	Фенол, 25. 0 мг/л	Чистая вода
Преоптическое ядро	4.0 ± 0.2	1.3 ± 0.04	2.6 ± 0.2	0.9 ± 0.04	2.2 ± 0.8
Нейрогипофиз . . .	4.1 ± 0.3	1.3 ± 0.04	2.7 ± 0.2	0.7 ± 0.05	2.2 ± 0.2
Количество рыб . .	21	8	10	9	9

группы, ранее находившихся в концентрации 16.7 мг/л, наблюдалось увеличение количества нейросекреторного вещества (табл. 9). Нейросекрет был довольно интенсивно окрашен и более равномерно, чем на предыдущем этапе эксперимента, располагался в цитоплазме нейросекреторных клеток. Аксоны клеток преоптического ядра также содержали гранулы секрета. Количество НСВ в нейрогипофизе также было повышено (табл. 9), нейросекрет был в основном представлен мелкими, довольно ярко окрашенными глыбками. Гиперемия и обводнение тканей мозга и гипофиза, характерные для предыдущего этапа эксперимента, ослабевали.

При исследовании функциональной активности ГГНС группы, находившихся ранее в растворе фенола с концентрацией 25.0 мг/л, было обнаружено увеличение количества нейросекреторного вещества как в клетках преоптического ядра, так и в нейрогипофизе (табл. 9). Количество НСВ в системе было большим, чем сразу после изъятия рыб из фенола, но меньшим, чем в контроле. НСВ в нейросекреторных клетках преоптического ядра было представлено мелкими, бледно окрашенными глыбками, цитоплазма значительно вакуолизирована, однако не наблюдалось клеток, лишенных нейросекрета. В нейрогипофизе преобладали мелкие глыбки секрета, немногочисленные тела Герринга были расширены и очень слабо окрашены. Мозг и гипофиз подопытных рыб были несколько менее гиперемированы по сравнению с предыдущим этапом, обводнения тканей не наблюдалось.

Обсуждение полученных данных

Согласно современным представлениям, объединение организма в целостную систему и регуляция его функций осуществляются совместной деятельностью центральной нервной и нейроэндокринной систем. Любой повреждающий фактор вызывает согласованные изменения в функционировании этих систем; физиологические реакции, возникающие в ответ на повреждение, носят защитный характер.

Наши исследования изменений нервной и нейросекреторного комплексов в условиях токсических воздействий подтверждают эту точку зрения. Изучение условнорефлекторной деятельности как объективного показателя функционального состояния высших отделов ЦНС и функциональной морфологии позволяют заключить, что действие этих систем осуществляется синхронно и взаимосвязанно, причем ведущая роль в адаптивных процессах принадлежит ЦНС.

На основании литературных и собственных данных мы приходим к выводу, что фенол оказывает глубокое влияние на организм рыб, в частности на его регулирующие системы. При действии этого повреждающего фактора среды первоначально нарушается деятельность ЦНС, эти изменения определяют характер функционирования всего организма в целом.

Стимуляция условнорефлекторной деятельности группы под действием фенола в концентрации 3.12 мг/л свидетельствовала об общей активации деятельности высших отделов ЦНС у подопытных рыб. Подобные явления,

возникающие под действием данного токсиканта в малых концентрациях на рыб, были и ранее отмечены в литературе [56].

Процессы стимуляции распространялись и на ГГНС рыб. Характерные признаки, свидетельствующие об активации функционирования системы гипоталамус—гипофиз, отмечались во всех отделах системы, причем наиболее реактивным в стрессорных ситуациях оказался нейрогипофиз. Снижение общего количества НСВ, изменение характера нейросекрета, вызванное преобладанием мелких глыбок, гиперемия мозга и гипофиза могут рассматриваться как свидетельство быстрой эвакуации нейрогормонов из ГГНС. Тенденция к скоплению НСВ вокруг кровеносных сосудов в нейрогипофизе свидетельствовала об активном поступлении новых порций секреторного вещества из гипоталамуса в гипофиз. Ускорение процессов, происходящих в ГГНС подопытных рыб, обеспечивало более высокий уровень функционирования системы гипоталамус—гипофиз. Можно предположить, что по принципу обратной связи увеличение нейрогормонов в общей циркуляции организма влияло на деятельность ЦНС и стимуляция функций нервной и нейроэндокринной систем протекала в тесном взаимодействии.

Угнетение физиологических функций группы усиливалось по мере увеличения концентрации токсиканта. Фенол в концентрации 6.25 мг/л значительно подавлял условнорефлекторную деятельность рыб. Тормозные процессы, развивающиеся под действием токсиканта, способствовали замедлению скорости образования положительных и дифференцировочных условных рефлексов, значительно затрудняли установление постоянного фона условнорефлекторной деятельности, вызывали выпадение положительных реакций и растормаживание дифференцировок. Изменения в ГГНС группы обнаруживались позднее, чем в условнорефлекторной деятельности, и были выражены гораздо менее ярко. Угнетение функциональной активности ЦНС вызывало, по-видимому, нарушение установившегося взаимодействия «центральная нервная—гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система». В ГГНС на первых этапах эксперимента отмечалась потеря некоторого количества НСВ, что влекло, по нашему предположению, значительные изменения в количестве транспортируемых нейрогормонов и, таким образом, в регулировании функционирования всего организма подопытных рыб. Попытка восстановления утраченного равновесия путем интенсивного выведения нейрогормонов в общую циркуляцию организма приводила лишь к состоянию «функционального напряжения», наблюдаемому в конце эксперимента.

Фенол в концентрации 12.5 мг/л оказывал чрезвычайно сильное действие на все физиологические показатели жизнедеятельности группы, вызывая угнетение всех жизненно важных процессов. По-видимому, токсикант в данной концентрации являлся сильнейшим внешним тормозом, под действием которого выработка условных реакций у рыб была неосуществима. При внесении фенола в данной концентрации в аквариумы, где находились рыбы с заранее выработанными четкими условными рефлексами, у них наблюдался полный срыв высшей нервной деятельности. Патологические изменения охватывали и сферу безусловных рефлексов [55, 58].

Ответ ГГНС на столь сильное повреждающее воздействие носил фазный характер, соответствующий схеме общего адаптационного синдрома Селье. На I фазе отмечалась резкая активация выведения нейрогормонов в общую циркуляцию организма, сопровождаемая значительной гиперемией тканей мозга и гипофиза. Подобные изменения в функционировании ГГНС под действием сильного стрессорного фактора были описаны и для высших позвоночных [11, 38, 40, 45, 47]. На II фазе, соответствующей «адаптационной» по Селье, в ГГНС подопытных группы развивались тормозные процессы. По-видимому, выведения нейрогормонов на этой стадии либо вообще не происходило, либо оно осуществлялось в очень незначительной

степени; процессы угнетения полностью преобладали. Продолжающееся действие стрессорного агента приводило вновь к состоянию напряжения ГГНС, а к концу эксперимента обнаруживались признаки ее истощения. Общее количество выводимых в кровь нейрогормонов было очень невелико, так как ресурсы ГГНС были в значительной степени истощены и регуляция деятельности ЦНС со стороны нейросекреторной системы вряд ли могла осуществляться. Аналогичные реакции ГГНС на различного рода воздействия — болевое раздражение, действие света, звука, электрошока, ионизирующей радиации и др. — были описаны для высших позвоночных [7—9, 38, 39, 40, 42, 46, 54, 66, 79, 81].

При рассмотрении действия фенола в концентрации 16.7 и 25.0 мг/л была обнаружена невозможность выработки условных рефлексов и значительное подавление безусловных реакций у подопытных рыб. Действие столь сильных стрессорных агентов вызывало на I фазе эксперимента достаточно длительное охранительное торможение в ГГНС подопытных рыб, сопровождающееся депонированием секрета во всей системе. Практически транспортировка нейрогормонов в ГГНС в это время отсутствовала, и система как бы выключалась из общих регуляторных реакций организма. Однако возникший дефицит нейрогормонов и как следствие этого нарушение всего функционирования нейроэндокринного комплекса побуждали ГГНС к активации. Система гипоталамус—гипофиз начинала функционировать с очень значительной скоростью (II фаза), причем количество выводимых нейрогормонов явно превышало количество поступающего НСВ. Это приводило на III фазе к полному опустошению ГГНС от нейросекреторного вещества.

Исследование действия фенола в летальной концентрации 40.0 мг/л в остром эксперименте позволило выявить течение процесса, свойственное типичной стрессорной реакции. Картина поведенческих реакций рыб полностью соответствовала симптомокомплексу отравления рыб фенолом. Ответ ГГНС также носил четко выраженный фазный характер.

В ГГНС группы на начальной фазе эксперимента отмечалось торможение процессов выведения и транспорта НСВ из перикарионов нейросекреторных клеток, что приводило к его депонированию в них, в то время как в нейрогипофизе количество НСВ уменьшалось. Подобные изменения были описаны для мелкопитающих при действии сильных стрессорных агентов [37, 39].

На последующих фазах эксперимента происходила прогрессирующая потеря нейросекрета из ГГНС вплоть до полной его утраты к концу эксперимента. Это явление характерно для сильных стрессирующих воздействий, приводящих к гибели организма, и в основном описано для высших позвоночных и человека [44, 54]. Подобного рода данных, полученных на рыбах, мало, и они относятся в основном к изменениям, происходящим в нейрогипофизе [13, 22, 49, 50, 64, 83].

Гибель рыб происходила в конце эксперимента при полном истощении и патологических изменениях ГГНС. Эта реакция ГГНС не была специфической и наблюдалась нами также в случае воздействия на группы летальных растворов NaCl и полихлорпинена [33].

Рассмотрение возможности восстановления первоначального уровня функционирования высших отделов ЦНС и ГГНС после снятия действия токсиканта показало, что фенол является сильным повреждающим фактором с длительным периодом последствий. Полного восстановления как условных рефлексов, так и функциональной активности ГГНС после перенесения в чистую воду подопытных рыб не происходило. Степень восстановительных процессов в обоих случаях находилась в обратной зависимости от величины концентрации токсиканта и времени токсического воздействия.

Таким образом, можно заключить, что фенол действует на ЦНС, поражая прежде всего процессы внутреннего торможения и нарушая равнове-

сие между процессами возбуждения и торможения, что коренным образом меняет характер высшей нервной деятельности рыб, подавляя не только условные, но и безусловные реакции. Изменения в ЦНС определяют характер функционирования ГГНС, вызывая в ней ряд последовательных реакций. Количество нейrogормонов, выводимых из ГГНС, меняется, что, с одной стороны, сказывается на характере деятельности центральной нервной системы, а с другой, — на общем эндокринном фоне организма. Функциональная взаимосвязь между ЦНС и ГГНС нарушается, что приводит к изменению их синхронного действия. Разлад деятельности регуляторно-интегрирующего комплекса организма нарушает все стороны жизнедеятельности рыб и приводит в конечном итоге к их гибели.

Процессы, развивающиеся в ЦНС и ГГНС, носят общий неспецифический характер. Угнетение условнорефлекторной деятельности [15, 17] и фазные изменения функциональной активности ГГНС [38, 39, 44] в условиях стрессорных воздействий другого рода и на других объектах были описаны рядом авторов. По-видимому, эта неспецифичность объясняется тем, что в процессе эволюции регулирующий комплекс систем организма выработал наиболее целесообразный, общий вид реакций на любое стрессорное воздействие. Реакции эти носят генерализованный характер и являются «неспецифическим звеном» [52] в ответе организма на повреждающее стрессорное воздействие.

Полученные нами данные позволили предложить гипотезу действия фенола на высшие отделы ЦНС и всю ГГНС рыб.

Фенол как типичный стрессорный агент, попадая в водную среду, воздействует на «мишень» — место в организме, где развивается первичный патологический процесс [52]. Имеющиеся в литературе данные не позволяют со всей точностью указать локализацию «мишени», однако можно предположить, что это экстеро- и в первую очередь хеморецепторы боковой линии, жаберной области и ротовой полости рыб.

В любом случае информация от «мишени» должна достигать высших отделов головного мозга, причем это может осуществляться 2 способами: прямым — более быстрым и косвенным — более длительным. Прямой путь, очевидно, может брать начало от экстерорецепторов перечисленных выше областей, импульсы центростремительно достигают высших отделов мозга, изменяя их функциональную активность.

Второй путь распространения осуществляется через кровоток, когда фенол или продукты его распада переносятся к нейромышечным и межнейрональным холинэргическим синапсам, нарушая выделение ацетилхолина [26, 80], вследствие чего нарушается функция ЦНС в целом. Нарушения последней определяют сдвиги в высшей нервной деятельности рыб.

Далее, в обоих случаях изменение объема импульсации, поступающего из высших отделов ЦНС в ГГНС, определяет характер функционирования последней, тормозя или стимулируя ее функциональную активность. В свою очередь ГГНС по принципу обратной связи путем выведения большего или меньшего количества нейrogормонов в общую циркуляцию организма корректирует деятельность ЦНС и желез внутренней секреции. Нарушение взаимодействия двух важнейших регулирующих систем организма, возникающее в результате стрессорного токсического воздействия, вызывает глубокие функциональные изменения в организме рыб.

Полученные данные о взаимном действии регулирующих систем организма — центральной нервной и нейроэндокринной — позволяют приблизиться к решению вопроса о механизмах действия токсических веществ на организм рыб.

Л и т е р а т у р а

1. А л е ш и н Б. В. Значение нейросекреции в гипоталамической регуляции эндокринных функций. — В кн.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. М.—Л., 1964, с. 32—71.
2. А л е ш и н Б. В. Гистофизиология гипоталамо-гипофизарной системы. М., 1971.

3. Амирагова М. Г. и Берлина М. А. О механизмах передачи гормональных воздействий с заднего гипоталамуса на кору головного мозга. — ДАН СССР, 1970, 191, 5, с. 1186—1188.
4. Андреев А. Г. и Куражковская Т. Н. Гистопатологические изменения у леща (*Abramis brama*) при остром отравлении фенолом в эксперименте. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969, 19 (22), с. 73—86.
5. Вартанян Г. А. Некоторые особенности условнорефлекторной деятельности карповых рыб. — Журн. вып. нервн. деят. 1962, 12, 4, с. 740—746.
6. Веселов Е. А. Токсическое действие фенолов на рыб и водных беспозвоночных. — Учен. зап. Петрозаводск. ун-та, 1957, 7, 3, с. 171—195.
7. Владимиров С. В. Болевое раздражение и функциональные изменения нейросекреторной системы. — Журн. общей биол., 1963, 24, 5, с. 383—386.
8. Владимиров С. В. О морфологических изменениях нейросекреторной системы после болевого раздражения. — В кн.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. М.—Л., 1964, с. 150—152.
9. Войткевич А. А., Нейросекретия. М., 1967.
10. Войткевич А. А. Проблемы интеграции организма. — В кн.: Методологические проблемы современной биологии и мед. М., 1969, с. 54—79.
11. Войткевич А. А. и Овчинникова Г. А. Изменения в секреторных нейронах гипоталамуса и гипофиза в условиях солевой нагрузки. — Бюлл. экспер. биол. и мед., 1966, 53, 1, с. 93—97.
12. Володин В. М., Лукьяненко В. И. и Флеров Б. А. Сравнительная характеристика устойчивости рыб к фенолу на ранних этапах онтогенеза. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, 10 (13), с. 300—310.
13. Гарлов П. Е. Функциональная морфология нейрогемальных отделов ГГНС у осетровых. — Автореф. канд. дисс. Л., 1971.
14. Гращенков Н. И. Гипоталамус, его роль в физиологии и патологии. М., 1964.
15. Долин А. О. Патология высшей нервной деятельности. М. 1962.
16. Загер О. Межучетный мозг. Бухарест, 1962.
17. Иванов-Смоленский А. Г. Очерки патофизиологии высшей нервной деятельности. (По данным Павлова и его школы). М., 1952.
18. Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. М.—Л., 1956.
19. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
20. Карамян А. И. и Соллертинская Т. Н. О некоторых особенностях развития гипоталамо-полушарных взаимоотношений в филогенезе позвоночных. — Физиол. журн. СССР, 1964, 50, 8, с. 962—974.
21. Кокоса А. А. Динамика устойчивости осетровых рыб к фенолу на ранних этапах онтогенеза. — В кн.: Вопросы водной токсикологии. М., 1970, с. 168—171.
22. Комачкова З. К. Морфофункциональная характеристика ГГНС, тиреотропных клеток гипофиза и щитовидной железы мальков волжского и курийского осетра. Автореф. канд. дисс., Баку, 1972.
23. Лукьяненко В. И. Общая характеристика и фазность течения фенольной интоксикации карасей в свете теории «стресс». . . — Вопр. ихтиол., 1965, 5, 3 (36), с. 540—547.
24. Лукьяненко В. И. Физиологические механизмы фенольной интоксикации рыб. — В кн.: Вопросы гидробиологии. М., 1965, с. 261—262.
25. Лукьяненко В. И. Токсикология рыб. М., 1967.
26. Лукьяненко В. И. О механизме действия фенола на центральную нервную систему рыб в связи с изменением внешнего симптомокомплекса фенольной интоксикации под влиянием антихолинэстеразных препаратов. — В кн.: Вопросы водной токсикологии. М., 1970, с. 154—162.
27. Лукьяненко В. И. и Флеров Б. А. Экспериментальные данные к возрастной токсикологии рыб. — Фармакол. и токсикол., 1963, 5, с. 625—629.
28. Лукьяненко В. И. и Флеров Б. А. Экспериментальный анализ характера зависимости токсикорезистентности радужной форели от возраста и веса тела на модели фенольной интоксикации. — Вопр. ихтиол., 1966, 6, 2 (39), с. 375—380.
29. Малюкина Г. А. Результаты изучения физиологии анализатора боковой линии рыб методом условных рефлексов. — Журн. вып. нервн. деят., 1955, 5, 3, с. 426—432.
30. Малюкова И. В. Нарушение зрительной функции при электрическом раздражении и разрушении различных структур мозга у рыб и кошек. — X съезд Всесоюз. физиол. общ. им. Павлова. М.—Л., 1964, 2, 2, с. 55.
31. Матей В. Е. Влияние субтоксических концентраций фенола на условнорефлекторную деятельность гуппи. — Гидробиол. журн., 1970, 6, 3, с. 100—103.
32. Матей В. Е. Нейрогипофиз гуппи *Lebistes reticulatus* Р. в условиях длительной фенольной интоксикации. — Матер. конфер. молодых ученых ИЭФ им. Сеченова АН СССР. Л., 1971, с. 18—19.

33. М а т е й В. Е. и П о л е н о в А. Л. О влиянии гипертонической среды и фенольной интоксикации на гипоталамо-гипофизарную нейросекреторную систему гуппи. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1972, 8, 4, с. 388—394.
34. М е ж н и н Ф. И. Гистологические изменения органов и тканей гуппи (*Lebistes reticulatus* Р.) при острой фенольной интоксикации. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 24 (27), с. 44—52.
35. М е ж н и н Ф. И. Гистопатологические изменения органов и тканей гуппи при остром экспериментальном отравлении полихлорпином, фенолом и при повышенной солевой нагрузке. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 24 (27), с. 53—56.
36. М и к р я к о в В. Р. Влияние фенола на количество белка в сыворотке карпов в условиях хронического эксперимента. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 19 (22), 1969, с. 70—72.
37. М о и с е е в Е. А., Ш у р ы г и н Д. Я. и Б е л ь е в В. Е. О состоянии гипоталамо-гипофизарной системы при экспериментальном ожоге. — Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1971, 71, 5, с. 113—115.
38. О х о н с к а я И. А. Функциональная морфология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы белых мышей в условиях длительной солевой нагрузки. — Автореф. канд. дисс., Л., 1969.
39. О х о н с к а я И. А. Количественная и морфофункциональная характеристика нейросекреторных клеток супраоптического ядра белой мыши в условиях длительной солевой нагрузки. — Тр. Ленингр. общ-ва анатомов, гистологов и эмбриологов, 1969, 1, с. 116—121.
40. О х о н с к а я (К р а с н о в с к а я) И. А. Функциональная морфология нейросекреторных клеток и задней доли гипофиза белых мышей в условиях длительной стимуляции. — Цитол., 1972, 14, 8, с. 925—931.
41. П а ж и т к о в А. Г. К вопросу о влиянии «фенольных» сточных вод на рыб. — Учен. зап. МГУ, вып. 9, 1937, сер. биол., с. 73—86.
42. П е р е в р з е в А. Е. Состояние задней доли гипофиза у мышей при действии дибазола. — В кн.: Производные бензимидазола и клеточная резистентность. Л., 1967, с. 76—81.
43. П и р с Э. Гистохимия. М., 1962.
44. П о л е н о в А. Л. О роли ГГНС в осуществлении реакции адаптации. — В кн.: Гормональные механизмы адаптации. IV Всесоюз. совещ. по экологии, физиол., биохим., морфол. Новосибирск, 1967, с. 49—51.
45. П о л е н о в А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. Л., 1968.
46. П о л е н о в А. Л. и Б а д о н о в Л. Я. Морфологический анализ изменений в нейросекреторных элементах гипофиза белых мышей при болевом раздражении и воздействии аминазина. — пробл. эндокринологии и гормонотерапии, 1963, 9, 5, с. 40—46.
47. П о л е н о в А. Л. и К р а с н о в с к а я И. А. Некоторые дополнительные данные по гистофизиологии гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы белых мышей в условиях длительной солевой нагрузки. — В кн.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. М.—Л., 1964, с. 207—210.
48. П о л е н о в А. Л., Г а р л о в П. Е., Я к о в л е в а И. В. и Т р у с о в В. З. О функциональном состоянии нейрогипофиза у осетров на различных этапах жизненного цикла. — Матер. научн. сессии ЦНИОРХ, Баку, 1968, с. 72—73.
49. П о л е н о в А. Л., Г а р л о в П. Е. и П е с е р и д и И. Е. Предварительные данные светового и электронномикроскопического анализа морфологии нейрогипофиза половозрелых особей осетра и севрюги в условиях экспериментального изменения солености воды. — Матер. научн. сессии ЦНИОРХ, посв. 100-летию осетроводства. Астрахань, 1969, с. 154—156.
50. П о л е н о в А. Л., Г а р л о в П. Е. и П а в л о в и ч М. О значении гипоталамической нейросекреции у осетровых в реализации защитных и приспособительных реакций организма. — В кн.: Актуальн. вопр. осетрового хоз. Астрахань, 1971, с. 182—184.
51. П р а з д н и к о в а Н. В. Методика исследования двигательного-пищевых условных рефлексов у рыб. — Журн. высш. нервн. деят., 1953, 3, 3, с. 464—468.
52. С е л ь е Г. Очерк об адаптационном синдроме. М., 1960.
53. С е н т а г о т а н Я., Ф л е р к о Б., М е ш Б. и Х а л а с Г. Гипоталамическая регуляция передней части гипофиза. Будапешт, 1965.
54. С е н ч и к Ю. И., Н е в о р о т и н А. Л., Х а р п т о н о в а Л. В. и др. Действие радиации на нейросекреторные элементы задней доли гипофиза белых крыс. — В кн.: Физиол. и патол. эндокринной системы. Харьков, 1965, с. 421—423.
55. С т е п а н о в В. С. и Ф л е р о в Б. А. Влияние субтоксических концентраций фенола на количество и качество потомства *Lebistes reticulatus* Р. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969, 19 (22), с. 60—62.
56. Ф л е р о в Б. А. Экспериментальное исследование фенольного отравления рыб. — Автореф. канд. дисс. Киев, 1965.
57. Ф л е р о в Б. А. Влияние малых концентраций фенола на двигательную, пищевую активность и прирост живого веса карасей. — Вопр. ихтиол., 5, 1, с. 164—172.

58. Ф л е р о в Б. А. Исследование хронической фенольной интоксикации *Lebistes reticulatus* Р. — В кн.: Вопросы водной токсикологии. М., 1970, с. 163—168.
59. Ф л е р о в Б. А. и Л у к љ а н е н к о В. И. Роль факторов водной среды в устойчивости рыб к фенолу. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, 10 (13), с. 319—330.
60. Ф л е р о в Б. А. и М а т е й В. Е. Методика выработки групповых двигательноподвижных условных рефлексов у группы. — В кн.: Методика биол. иссл. по водной токсикол. М., 1971, с. 136—139.
61. Х о л и к о в а Н. И. О действии на лещей 2-метил-5-этилпиридина (МЭП) и 2-метил-5-винилпиридина (МВП). — Учен. зап. Ярославск. гос. пед., ин-та, 1969, 62, с. 130—135.
62. Ц у г е Х., К а н а я м а А. И., О х и а и Х. Исследование условных рефлексов у низших позвоночных (золотая рыбка и красный тай). — Журн. выпш. нервн. деят., 1956, 6, 3, с. 461—468.
63. Ш м а л ь г а у з е н О. И. Влияние фенола на развитие предличинок осетровых рыб. Сообщение I. Наружное строение и поведение. — Онтогенез, 1971, 2, 6, с. 603—610.
64. Я к о в л е в а И. В. и К о м а ч к о в а З. К. Нейрогипофиз и щитовидная железа осетровых при содержании рыб в воде различной солености. — ДАН СССР, 1969, 186, 2, с. 481—483.
65. A n d e r s o n J., P r i n s H. B. Effect of sublethal DDT on a simple reflex in brook trout. — J. Fish. Res. Board Can., 1971, 27, 2, p. 331—334.
66. A r g y L., F o n t a i n e M. et M. G a b e. La voie neurosecretrice hypothalamo-hypophysaire des Teleosteens. — J. Physiol., 1959, 51, 6, p. 1031—1085.
67. B a k e r J. Histological and electron microscopical observation on cooper poisoning in the winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). — J. Fish. Res. Board Can., 1969, 26, 11, p. 2785—2793.
68. B e l d i n g L. Toxicity experiments with fish reference to trade waste pollution. — Amer. Fish. Soc., 1927, 57, p. 100.
69. B u c s t e e g W., T h i e l e H., S t ö l t z e l K. Die Beeinflussung von Fischen durch Giftstoffe aus Abwassern. — Nom. Wass., 1955, 22.
70. C o l e A. E. The effect of pollution waters on fish life. — In: A symposium on hydrobiol. Visconsin Press, 1941, p. 241.
71. E l l i s M. M. Detection and measurement of stream pollution. — Bull. Bur. Fish., 1937, 48, 22, p. 364—437.
72. F r i d b e r g G. a. O l s s o n R. The praeoptico-hypophyseal system *Nucleus tuberculi lateralis* and subcommissural organ *Gasterosteus aculeatus* after changes in osmotic stimuli. — Zs. Zellforsch., 1959, 49, 5, p. 531—540.
73. G r u b e r R. The influence of toxaphene and eldrine on the fish. — Bull. Agric. Congo Belge., 1959, 50, p. 131—139.
74. H u b a l t E. The toxicity of various phenol towards fresh water fish. — C. R. Acad. Agr. Fr., 1936, 22, p. 324—340.
75. I a s i n s k y A. Neurosekrecja podwzgorbowa u ryb. — Zarys morfologii ozunosciowej. — Kosmos., 1969, A18, 6, p. 607—627.
76. K i n g S. F. Some effects of DDT on the guppy and brown trout. — U. S. Fish. Wild Life Serv. Spec. Sci. Rep. fish., 1962, 399, p. 22—24.
77. K o n a r S. K. Nicotine as a besh poison. — Sci. Cult., 1969, 35, 7, p. 340—341.
78. K e n n e d y H., E l l e r L. a. W a l s h D. F. Chronic effects of methoxychlor on bluegills and aquatic invertebrates. — Tech. Pap. Sport Fish. Wildlife, 1970, p. 4—18.
79. K o z i c M. a. W e n d e r M. The effect of electroshocks on neurosecretion in the hypothalamo-hypophysarie system. — Acta Med. Pol., 1962, 3, 3a, p. 273—280.
80. K u b a K. The action on phenol on neuromuscular transmission on the red muscle of fish. — Jap. J. Physiol., 1969, 19, p. 762—774.
81. L l o y d R. The toxicity of zinc sulfate to rainbow trout. — Ann. Appl. Biol., 1960, p. 84—94.
82. M i l i n R. 1958. Die Wirkung des Lichtes auf den Hypophysenhirnterlappen der Ratte. — Anat. Anz., 1958, 104, 11, S. 191—198.
83. P a v l o v i c M. a. P o l e n o v A. Ecologo-histophysiological and experimental study of praeoptic nucleus in Russian sturgeon (*Acipenser guldenstädti* Brandt). — Preliminary notes. 13 Cong. Assoc. Anat. Jugosl. Ohrid, IX, 1969, p. 21—24.
84. R e i c h e n b a c h - K l i n k e H. Der Phenolgehalt des Wassers in seiner Auswirkung auf den Fischerei-wiss. — Arch. Fischerei, 1965, 16, 1, S. 1—16.
85. R e i c h e n b a c h - K l i n k e H. The blood components of fish with relation to parasites infections and water pollution. Bull. Office Intern. Epizoot., 1966, 65, 7—8, p. 1039—1054.
86. S c h u l z D. Studien über Nebenwirkungen des Herbizides NaTa (Na-Trichloracetat) auf Karpfen. — In: Zbl. Veterinärmed, 1970, 2, A17, 3, S. 230—251.
87. S c h m i d t O. S. a. M a n n H. Action of detergent on the gills of the trout. — Nature, 1961, 192, 4803, p. 675.

88. Southgate B. A., Pentelov F., Bassindale M. The toxicity to trout of potassium cyanide and *p*-cresol in water containing different concentrations of dissolved oxygen. — *Biochem. J.*, 1944, 27, p. 80—85.
89. Symons G. a. Symson R. Report of fish destruction in Niagara river in 1937. — *Trans. Amer. Soc.*, 1938, 68, p. 246—250.
90. Tuurala O. Über den Einfluss der osmotischen Belastung auf die Neurosekretion der Kleinfische *Gasterosteus aculeatus* und *Phoxinus laevis* L. aus dem Backwasser des finnischen Meerbusens. — *Juomalais tiedecat. toimituks. Ser. A*, IV, 1957, 36, S. 9.
91. Waluga D. Zmiany anatomohistologiczne u leszcza wplywen fenoly. Phenol effects on the anatomicohistopathological changes in bream (*Abramis brama* L.). — *Acta hydrobiol.*, 1966, 8, 1, p. 55—78.
92. Waluga D. a. Grabda E. L'action toxique du phenol sur l'organisme du poisson. — *Bull. Office Intern. Epizoot.*, 1969, 65, 5—6, p. 679.
93. Waluga D. a. Grabda E. Wplyw fenolu na organizm ryby. — *Gospod. rybna*, 1968, 20, 1, s. 4—5.
94. Weir P. a. Hine C. Effects of various metals on behavior of conditioned goldfish. — *Arch. Environment. Health.*, 1970, 20, 1, p. 45—51.

И. К. Ривьер, Б. А. Флеров

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ОТРАВЛЕНИЯ *DAPHNIA PULEX* (DE GEER) ФЕНОЛОМ, ПЕРХЛОРАТОМ АММОНИЯ И ПОЛИХЛОРПИНОМ

Дафнии, как тест-объекты, широко используемые в водной токсикологии, имеют ряд преимуществ перед другими водными животными: небольшие размеры, легкость культивирования, быстрота созревания, короткий жизненный цикл, возможность выведения клонов. Они обладают низкой устойчивостью к таким широко распространенным токсическим веществам, как пестициды [1, 10], соли тяжелых металлов [2, 7—9].

Оценка токсического действия производилась нами на *Daphnia pulex*, широко распространенной в различных естественных водоемах и легко развивающейся в культуре. Эксперименты ставились как на культуральных дафниях, так и на рачках, помещенных в токсическую среду через день-два после отлова в естественных водоемах. Культуральные дафнии генетически однородны, так как получены в результате партеногенеза от одной самки. Рачки из естественных водоемов представляли собой крупных самок, вышедших из эфиппиев, с яйцами на стадии начала образования бластодермы. В некоторых экспериментах использовались одновозрастные дочерние особи этих самок.

Для изучения изменений роста, плодовитости, нарушений эмбриогенеза в 4-литровые цилиндры помещали по 40—50 одинаковых особей с эмбрионами на одной стадии развития, которых изымали для анализа по частям через равные промежутки времени.

При исследовании состояния популяции в условиях отравления наблюдения производились за экспериментальной популяцией, естественно формирующейся из нескольких материнских особей на протяжении определенного срока. Обработка материала велась по методике, применяемой для изучения структуры популяции ветвистоусых: сначала определяли количество особей в популяции, затем измеряли сто особей данной популяции, у них определяли пол, состояние яичников, количество эмбрионов, стадии их зрелости и т. д. Получаемые данные позволяли судить о состоянии экспериментальной популяции в целом: ее численности, количестве выживших исходных особей, количестве молоди, новорожденных, самцов, яйценосных и эфиппальных самок.

Токсический эффект учитывался по многим биологическим показателям, как это предложено Л. А. Лесниковым [4]. Наблюдения

проводились за ростом особей, интенсивностью потребления пищи; учитывался цвет рачков, накопление жира, состояние яичников и зародышей, их количество, состояние раковины, морфологические изменения и т. д.

Существенный интерес представляет вопрос о специфичности токсического эффекта. Ее выявление желательно при использовании токсически эквивалентных концентраций, т. е. таких концентраций, при которых погибает одинаковое количество особей при одинаковой экспозиции. Такие концентрации нами были выявлены из кривых индивидуальной резистентности и интенсивности потребления пищи.

Устойчивость дафний различных популяций

Первоначально в острых опытах производилось сравнение устойчивости дафний из естественного временного водоема, искусственного загрязненного пруда через 1—2 суток после их вылова и из лабораторной культуры к полихлорпину (ПХП) в диапазоне концентраций 0.1—1.0 мг/л, фенолу (10—100 мг/л) и перхлорату аммония (ПХА) (2—400 мг/л) при температуре 19—21° и 48-часовой экспозиции. Эксперименты ставились в стеклянных стаканчиках объемом 200 мл, растворы приготавливали на отфильтрованной водопроводной воде. Для питания дафний в них добавляли хлорелл. Действие каждой концентрации токсикантов проверяли не менее трех раз. В опытах с фенолом растворы заменяли через каждые 24 часа.

Т а б л и ц а 1

Летальные концентрации (LC_{50}) некоторых токсических веществ для различных популяций *Daphnia pulex* (экспозиция 48 час., температура 19—21°)

Популяция дафний	Количество экземпляров	LC_{50} , мг/л		
		ПХП	Фенол	ПХА
Из временного водоема	810	0.30	11	75
Из пруда	840	0.35	48	200
Культуральные.	670	0.50	80	325

Как из кривых индивидуальной резистентности (рис. 1), так и из данных табл. 1 следует, что наименее устойчивыми ко всем исследуемым токсическим веществам независимо от их природы оказались дафнии из временного водоема, промежуточными были особи из пруда, наиболее устойчивыми — культуральные дафнии. О невысокой устойчивости дафний из временного водоема говорит и тот факт, что в двух из трех контрольных опытов (чистая вода) наблюдалась 34%-я и 20%-я гибель (рис. 1). Различие в устойчивости контрольных особей, по-видимому, зависело от разных сроков проведения экспериментов.

Результаты свидетельствуют, что наиболее сильно действующим токсикантом является ПХП, промежуточным — фенол, наименее действующим — ПХА. Все три исследуемых популяции менее всего различаются по устойчивости к ПХП (рис. 1). В диапазоне концентрации ПХП 0.4—0.6 мг/л отмечена 100%-я гибель всех природных дафний. Полная гибель культуральных наблюдается при концентрации 1 мг/л.

Иначе происходит гибель дафний в растворах ПХА. В растворе 160 мг/л дафнии из временного водоема полностью погибают, у рачков из пруда наблюдается примерно 40%-я гибель, а особи из культуры полностью выживают.

Во второй серии опытов изучалось потребление меченой C^{14} хлореллы культуральной дафнии в течение суток. Эксперименты также производились в стаканчиках объемом 200 мл с 10 особями в каждом из них. Радио-

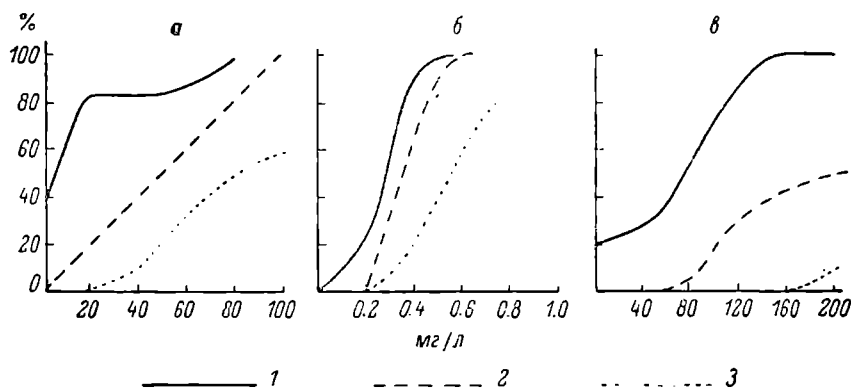


Рис. 1. Устойчивость различных популяций *Daphnia pulex* к фенолу (а), ПХП (б) и ПХА (в).

1 — дафнии из временного водоема, 2 — дафнии из пруда, 3 — культуральные. По оси ординат — процент гибели особей за 48 час.; по оси абсцисс — концентрация токсиканта, мг/л.

активную суспензию добавляли из расчета 5—6 тыс. кл./л. Через 24 часа подопытных рачков отмывали от суспензии, высушивали и из них готовили препараты. По величине радиоактивности препаратов судили о количестве потребленного корма. Результаты, представленные

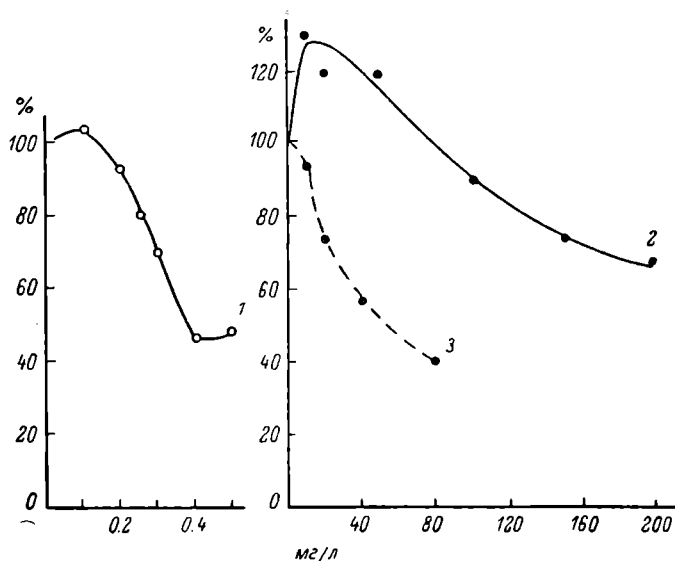


Рис. 2. Потребление пищи *Daphnia pulex* в растворах ПХП (1), ПХА (2) и в растворах фенола (3).

По оси ординат — процент потребления пищи; по оси абсцисс — концентрация токсиканта, мг/л.

на рис. 2, показывают, что ПХА из всех используемых токсикантов менее всего влияет на потребление пищи рачками. При односуточной экспозиции ПХА в концентрации 10—40 мг/л вызывал заметный стимулирующий эффект. ПХП начиная с концентрации 0.2 мг/л и выше, а фенол — с 20 мг/л снижали потребление корма.

Рост *Daphnia pulex* в токсической среде

Средние показатели	ПХП, мг/л, 10 дней						ПХА, мг/л					
	7 дней						14 дней					
	К	0.05	0.1	0.25	0.5	К	К	2	10	50	К	2
Размеры материнских особей, мм	2.40	2.29	2.37	2.24	1.90	1.87	1.86	1.76	2.41	2.17	2.50	2.23
Размеры особей I поколения, мм	1.78	1.80	1.70	1.69	0	—	—	—	—	—	—	—
Приросты материнских особей, мм	0.101	0.086	0.09	0.09	0	—	—	—	—	—	—	—
Приросты особей I поколения, мм	0.135	0.130	0.125	0.124	0	—	—	—	—	—	—	—

Исходя из приведенного графика, можно приблизительно установить концентрации для разных токсикантов, одинаково снижающие интенсивность потребления пищи. Полученные данные служили критерием установления «токсически эквивалентных концентраций». При снижении интенсивности питания до 70—80% такими концентрациями растворов для ПХП оказались 0.25—0.3, для фенола — 15—25, для ПХА — 150—180 мг/л.

Изменение роста при длительном воздействии сублетальных концентраций ПХП и ПХА изучалось у особей, взятых из прудов и помещенных в токсическую среду, и у рачков, родившихся в течение опыта, т. е. постоянно пребывающих в токсической среде.

При воздействии ПХП в течение 10 дней рост половозрелых природных особей несколько снижается, а в растворе 0.5 мг/л почти полностью прекращается. При этой концентрации самки перестают размножаться, не линяют и не растут. В растворах с концентрациями 0.05, 0.1 и 0.25 мг/л размножение продолжается. Различие в средних размерах особей в контроле и концентрации 0.25 мг/л составляет 0.16 мм, в контроле и в концентрации 0.5 мг/л—0.50 мм (табл. 2).

В растворах ПХА приросты половозрелых особей снижались в зависимости от продолжительности опыта. Через неделю в растворе с концентрацией 50 мг/л различие в размерах между контролем и опытом составляло 0.11 мм, тогда как через две недели — 0.33 мм.

Приросты родившихся в условиях опыта особей I поколения, как более молодых, несколько выше по сравнению с материнскими, однако различие размеров молодежи в токсической среде по сравнению с контролем остается таким же, как и у материнских особей.

В следующей серии опытов новорожденные рачки содержались в растворах ПХА до достижения размеров половозрелых особей. Затем в течение двух недель каждые 3—4 дня особи измерялись. Результаты измерения размеров рачков представлены на рис. 3. Характер роста, более интенсивный до поступления яиц в выводную сумку, сохраняется во всех растворах ПХА. При концентрации 2 и 10 мг/л рост практически не отличается от контроля, в 50 мг/л заметно снижается. При изучении размножения определялась не только фактическая плодовитость дафний, но и состояние яичников и эмбрионов. Учитывались также случаи образования зимних яиц.

Таблица 3
Плодовитость половозрелых природных *Daphnia pulex*
при двухнедельном содержании в растворах ПХП

Показатели	Концентрация ПХП, мг/л					
	К	0.01	0.05	0.1	0.25	0.5
Количество выживших природных самок, % от исходных . .	93	60	77	60	40	1
Количество самок с пустыми выводковыми сумками, % .	0	0	2	0	53	100
Средняя плодовитость	6	6	10	16	19	0

Плодовитость половозрелых самок, взятых из естественного водоема, в условиях токсической среды снижается особенно резко. Это определяется не только воздействием токсиканта, но и сменой условий среды. В растворах ПХП значительная часть самок гибнет, оставшиеся в живых обычно перестают размножаться. Однако единичные продолжающие размножаться особи в токсической среде (0.1—0.25 мг/л) имеют значительную плодовитость (табл. 3).

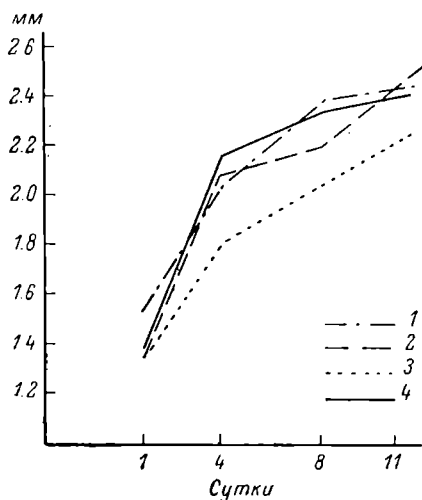


Рис. 3. Рост самок *Daphnia pulex* в растворах ПХА: 2 мг/л (1), 10 мг/л (2), 50 мг/л (3) и контроле (4).
По оси ординат — длина особей, мм; по оси абсцисс — время, сутки.

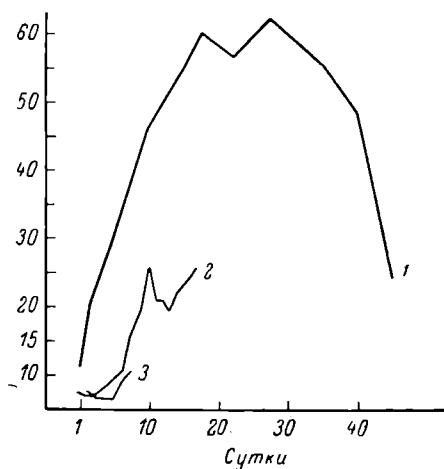


Рис. 4. Динамика плодовитости *Daphnia pulex* в оптимальных экспериментальных условиях (1) по данным Н. А. Жуковой [3] и в растворе ПХП с концентрацией 0.1 (2) и 0.25 мг/л (3).

По оси ординат — плодовитость, по оси абсцисс — время, сутки.

Динамика плодовитости исследовалась на протяжении 20 дней в различных концентрациях ПХП. Способность дафний резко наращивать плодовитость в течение первых пометов в общем сохраняется при концентрациях до 0.25 мг/л. В растворе 0.25 мг/л плодовитость не превышает 10, а после 6—8 пометов размножение вообще прекращается. При оптимальных экспериментальных условиях [3] увеличение количества яиц в одном помете происходит до 8—10 помета, т. е. до 25—30-го дня с начала воспроизводительного периода. В растворах 0.1 мг/л наращивание плодовитости наблюдалось лишь до 10 дня (рис. 4), затем происходили значительные ее колебания.

Причины снижения плодовитости в токсической среде — один из наиболее существенных вопросов водной токсикологии. По нашим наблюдениям, это происходит главным образом вследствие нарушения ово- и эмбриогенеза.

Как правило, у ветвистоусых происходит синхронное развитие всех зародышей и одновременно отрождение молоди. В эксперименте при оптимальных условиях у старых самок иногда наблюдается несинхронность в развитии зародышей и даже частичная гибель эмбрионов. Однако в токсической среде это наблюдается значительно чаще, и даже у молодых самок. Гибель эмбрионов происходит на самых различных стадиях

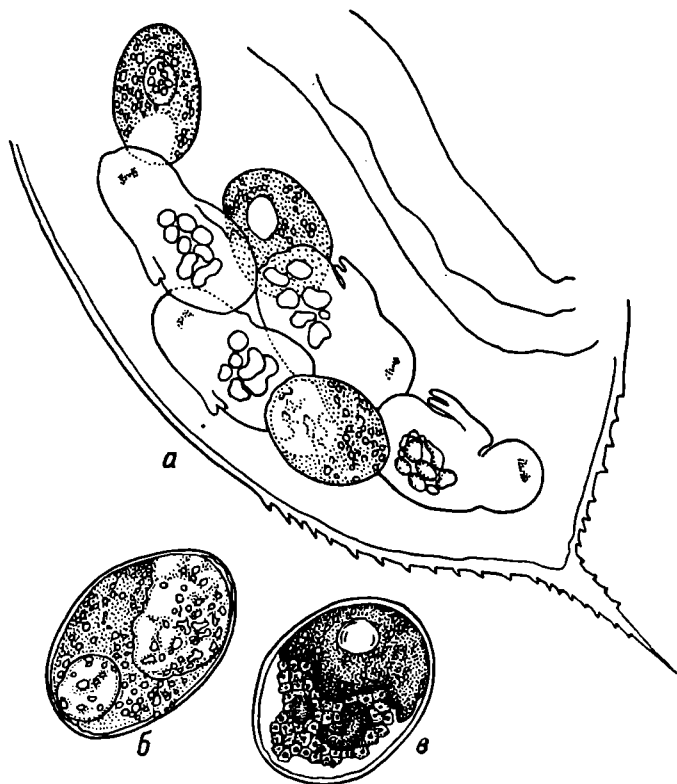


Рис. 5. Нарушение эмбриогенеза у *Daphnia pulex* в растворе ПХА.

а — гибель части яиц в выводковой сумке, б — погибшее яйцо с полостью внутри, в — уродливое образование бластодермы.

развития. В яйцах, только что поступивших в выводковую сумку, происходит смещение жировой капли к оболочке яйца. Внутри желтка образуется полость, наполненная прозрачной жидкостью, погибшее яйцо раздувается, затем оболочка лопается и содержимое вытекает (рис. 5, а, б). В некоторых случаях наблюдаются уродства развития на стадии образования бластодермы, которая обрастает не весь желток, а располагается отдельными группами клеток с одного полюса яйца (рис. 5, в). Неравномерность развития эмбрионов в токсической среде наблюдается как правило. Отстающие в развитии эмбрионы погибают и распадаются в выводковой сумке материнской особи, что несомненно неблагоприятно влияет на остальные живые зародыши.

В растворах ПХП количество нарушений эмбриогенеза и гибели зародышей прямо пропорционально концентрации токсиканта. В растворе 0.1 мг/л отмечены единичные случаи нарушений эмбриогенеза, при концентрации 0.25 мг/л такие нарушения встречаются у 45 самок, а при

0.5 мг/л созревания яйцеклеток вообще не происходит. Самки, помещенные в растворы 0.5 мг/л ПХП уже с яйцами в выводковой сумке, отрождают молодь, однако у них не происходит поступления новой порции яиц в выводковую сумку. Молодь, рождавшаяся в растворах 0.5 мг/л, никогда не достигает половой зрелости. В растворах 0.25 мг/л рачки дочернего поколения достигают половозрелости, но приступают к размножению значительно позднее, чем контрольные особи, так как они отстают в росте и имеют размеры на 33% меньшие, чем контрольные особи.

Нарушение овогенеза, выражающееся в гибели яиц и разрушении их оболочек в яичнике, наблюдалось в растворах ПХА концентраций 10 и 50 мг/л. При этом в выводковую сумку поступают аморфные скопления желточной массы (рис. 6).

Смена способов размножения у дафнии определяется как внешними факторами, так и внутренними — наследственными ритмами. При помещении в растворы ПХП эфиппальных самок, выловленных в ноябре в прудах, наблюдался переход к партеногенезу при всех использованных концентрациях. В течение первой недели отмечены высокая выживаемость, высокая плодовитость, большое количество новорожденных особей. Повышение температуры и резкое улучшение условий питания оказались более сильно действующими факторами, чем используемые растворы ПХП. Все самки перешли к партеногенезу и имели сходную плодовитость: 15 в контроле и 12, 16, 13 при концентрациях 0.01, 0.05 и 0.1 мг/л соответственно. Но затем в течение следующих двух недель плодовитость в токсической среде снизилась до 11—12 и 3—6.

Образование зимних яиц в естественных условиях предшествует отмиранию популяции. Закладка эфиппия вместо первого помета в исследованных нами водах не наблюдалась. В эксперименте образование эфиппия в первом помете наблюдается при голодании [3]. При воздействии ПХА формирование зимних яиц в первом помете было прослежено нами лишь при достаточно высокой концентрации (50 мг/л). Новорожденные рачки, выращенные в таком растворе ПХА, достигли половой зрелости на 1—2 дня позже контрольных. У части рачков образовались эфиппии, но большая часть особей долгое время вообще не размножалась. Количество сброшенных эфиппиев в длительном опыте при максимальных концентрациях оказывается незначительным. Так, при двухнедельном содержании в растворах ПХА (2, 10 и 50 мг/л) количество сброшенных эфиппиев составляло соответственно 92, 47 и 8, а в контроле — 54.

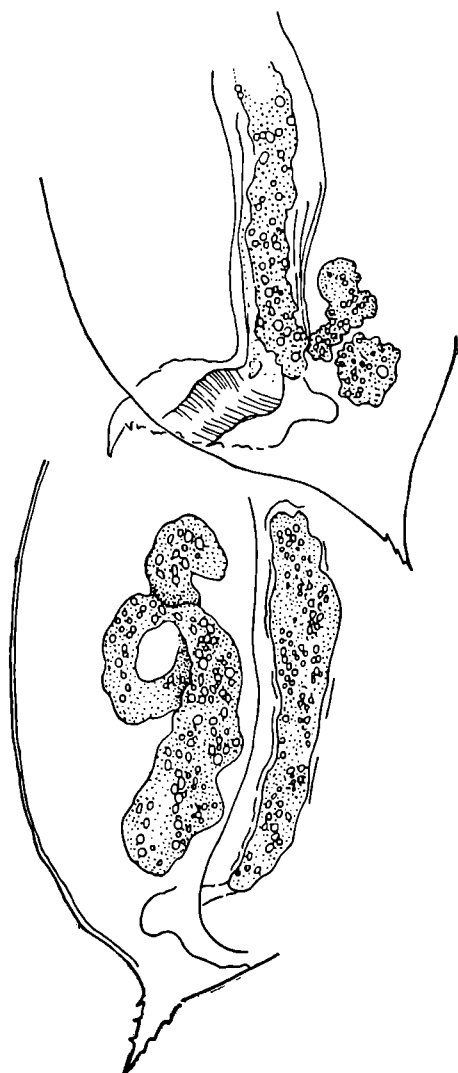


Рис. 6. Нарушение овогенеза в растворе ПХА 10 мг/л.

Численность *Daphnia pulex* в растворах ПХП,
% к контролю (экспозиция 7 дней; температура 20°)

Популяции дафний	Концентрация ПХП, мг/л		
	0.01	0.05	0.1
Летние природные	99	113	102
Осенние природные	100	91	91

Численность особей экспериментальной популяции может служить показателем воздействия сублетальных концентраций токсических веществ лишь в достаточно длительных опытах. В течение недели численность особей в популяции, образованных крупными яйценосными особями, взятыми из пруда, не зависела от концентрации раствора. Так, при 0.01—0.1 мг/л ПХП численность дафний из летней и осенней популяции составляла около 100% от контроля (табл. 4).

Это связано с высокой плодовитостью природных дафний, сохраняющейся в токсической среде в течение одного-двух пометов. При более длительном (10—12 дней) содержании даже культуральных дафний численность популяции резко снижается и составляет при концентрациях 0.05, 0.1, 0.25 и 0.5 мг/л соответственно 38, 67, 33 и 1% от контроля. Это объясняется частичной гибелью обладающих высокой плодовитостью

Таблица 5

Количество новорожденных особей
Daphnia pulex в растворах ПХП,
% от общего числа особей

Дни	Концентрация ПХП, мг/л					
	контроль	0.01	0.05	0.1	0.25	0.5
7	27	31	34	30	—	—
10	36	37	—	39	26	4
14	11	15	10	8	0	0

исходных материнских особей. Плодовитость дочерних особей первого помета, созревших в токсической среде, снижается с увеличением концентрации токсиканта. Кроме того, учащаются случаи нарушения эмбриогенеза, усиливается гибель молодых рачков.

Количество новорожденных рачков в экспериментальных популяциях всегда значительно ниже, чем в естественных [5]. Так же как и

численность популяции, этот показатель мало изменяется при кратковременном воздействии токсикации, однако заметно снижается при более длительном (0.25 мг/л) (табл. 5).

Появление самцов в природных популяциях, так же как и смена способов размножения, связано как с влиянием внешних факторов, так и с проявлением наследственно закрепленных ритмов. Во временном водоеме самцы появляются задолго до начала снижения общей численности, под влиянием ухудшающихся условий [5]. Вышедшие из эфиппиев самки в таком водоеме обладают преимущественным партеногенетическим размножением, и их первые пометы состоят исключительно из самок. При помещении таких материнских самок в растворы ПХП концентраций 0.01—0.1 мг/л количество появившихся в пометах самцов возрастало с 38% (в контроле) до 83 [6]. При использовании в эксперименте зимой культуральных дафний подобный эффект не наблюдается, так как самцы появляются в культуре в определенном количестве постоянно. Изучалось также действие ПХП и фенола на биологические показатели дафний. Токсически эквивалентные растворы фенола, ПХП, ПХА были установлены по кривым смертности (рис. 1). Произвольно были выбраны концентрации, в которых за 48 час. гибнет около 2% особей культуральной

Некоторые биологические показатели прудовой *Daphnia pulex* при действии эквивалентных концентраций фенола и ПХП (экспозиция 7 дней, температура 20°, исходная численность 20 экз.)

Показатели	Контроль	Фенол		ПХП	
		12 мг/л	25 мг/л	0.1 мг/л	0.25 мг/л
Общая численность, экз. . .	20	26	16	81	24
Количество выживших исходных самок, %	20	10	0	5	0
Количество пометов	3	2	1	2	2
Количество половозрелых дочерних особей, % от общей численности	20	43	4	9	0
Средние размеры половозрелых дочерних особей, мм	1.71	1.54	1.31	1.41	1.13

популяции. Такими концентрациями для фенола оказались 25 мг/л, для ПХП — 0.25 и для ПХА — 180 мг/л. Полученные данные подтвердились результатами по интенсивности потребления пищи. Кроме того, для сравнения были взяты растворы с более низкими концентрациями токсикантов.

Как видно из данных табл. 6, показатели сильно различаются. В контроле образовалась многочисленная популяция, имеющая в своем составе крупных материнских особей, созревших дочерних особей и подрастающую молодежь трех пометов. Рост дочерних особей первого помета происходил значительно интенсивнее, чем в токсической среде.

В растворе фенола 25 мг/л все материнские особи погибли, дав лишь один помет. В растворе 12 мг/л общая численность увеличилась незначительно, однако часть материнских особей выжила и дала второй, хотя и очень малочисленный, помет. Дочерние особи росли удовлетворительно, и половина их достигла половой зрелости.

В эквивалентной концентрации ПХП — 0.25 мг/л популяция по численности была сходна с таковой, находящейся в феноле 12 мг/л, однако по другим показателям значительно отличалась. Рост рачков был наименьшим, ни одна из дочерних особей не достигла половозрелости.

Имелись и другие весьма важные биологические различия. Рачки в растворах фенола имели обычный желтовато-красноватый оттенок, накопление жировых капель вокруг яичников происходило нормально. Хитино-

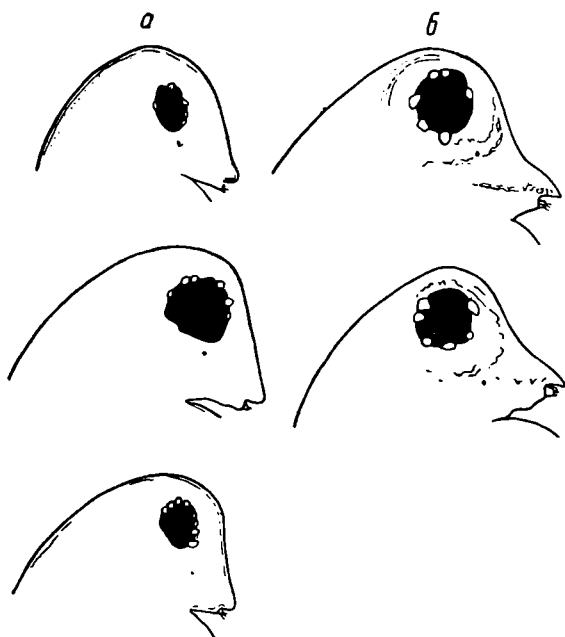


Рис. 7. Морфологические изменения головы *Daphnia pulex* в растворе ПХП 0.25 мг/л.

а — опыт, б — контроль.

вая раковина была твердой, хвостовой отросток несколько укорочен. Форма головы рачков обычная. Нарушения эмбриогенеза выражались лишь в незначительной несинхронности развития зародышей, гибели и распада эмбрионов не наблюдалось. Все подрастающие самки имели хорошо наполненные яичники, яйца находились на стадии трофоплазматического роста.

Иначе выглядели рачки в растворах ПХП. Все особи были бледные, прозрачные. Хитин раковины, тонкий и недоразвитый, напоминал хитин только что перелинявшего рачка. Накопления жира в растворе 0.25 мг/л не происходило, рост яиц в яичниках замедлен. У самок, имеющих размеры половозрелых особей, не отмечено накопления желтка в яичниках. Голова претерпела специфические изменения: напоминает по форме голову новорожденных рачков, передний край ее выпрямлен, рострум инфантилен, хитиновые скульптуры отсутствуют. Все это свидетельствует о недоразвитости хитиновых покровов (рис. 7).

Такое различие в росте, скорости развития, состоянии хитиновой раковины и накоплении жира в организме не связано с интенсивностью фильтрации корма (рис. 2), так как потребление пищи в растворе ПХП 0.25 мг/л составляет 80%, а феноле при 20 мг/л — около 70% от нормы. ПХП в отличие от фенола оказывает глубокое воздействие на другие системы организма, в частности на обмен веществ, в результате чего потребленная пища плохо усваивается, жир, необходимый для роста яиц, не накапливается, не формируется полноценный хитин раковины.

В растворах фенола дафнии имеют лишь несколько меньшие размеры по сравнению с контролем, по другим же признакам они не отличаются от нормальных рачков. По-видимому, в растворах фенола происходит снижение потребления корма, а обменные процессы и развитие организма не нарушаются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование в эксперименте *Daphnia pulex* из разных популяций показало, что наименее устойчивы к воздействию токсикантов различной природы рачки из естественных временных водоемов, более устойчивы — дафнии из пруда и самые устойчивые — культуральные дафнии. Фенол (начиная с 20 мг/л) и ПХП (с 0.2 мг/л) резко снижают интенсивность потребления пищи. ПХА в концентрации 2—20 мг/л вызывает стимулирующий эффект, концентрация 100 мг/л и выше снижает интенсивность фильтрации.

Снижение приростов половозрелых самок зависит от концентрации растворов и времени экспозиции. Молодые особи в токсической среде до поступления половозрелости растут более интенсивно, чем половозрелые. Однако различия приростов в токсической среде и контроле остаются сходными у взрослых особей и молодежи.

Плодовитость природных самок в токсической среде резко снижается, часть самок вообще перестает размножаться, но единичные особи продолжают отрождать молодежь, сохраняя высокую плодовитость. При выращивании в токсической среде рачков с молодого возраста плодовитость тоже резко снижается, воспроизводительный период сокращается. Снижение плодовитости определяется в значительной мере нарушениями эмбрио- и овогенеза и гибелью зародышей.

Численность особей в популяции в кратковременном опыте при сублетальных концентрациях не может служить показателем воздействия токсикантов. В длительных экспериментах при достижении половозрелости дочерними особями численность снижается с увеличением концентрации токсикантов.

Изучение действия растворов с токсически эквивалентными концентрациями позволило выявить некоторые особенности действия фенола и ПХП на *Daphnia pulex*.

1. Брагинский Л. П. Пестициды и жизнь водоемов. Киев, 1972.
2. Гусев А. Г. и Строганов Н. С. Биологические основы длительного опыта для определения токсичности водной среды. — В кн.: Матер. симпоз. по водной токсикол. при СЭВ. Л., 1969, с. 57—61.
3. Жукова Н. А. Цикломорфоз у дафний. — Уч. зап. фак-та естествозн. Л., 1953, 7, 3, с. 85—145.
4. Лесников Л. А. Методика оценки влияния воды из природных водоемов на *Daphnia magna*. — В кн.: Методика биол. иссл. по водной токсикологии. М., 1971, с. 157—166.
5. Ривьер И. К. Особенности структуры популяций *Daphnia pulex* на временном водоеме. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1972, 20, с. 13—15.
6. Ривьер И. К. и Флеров Б. А. Действие полихлорпинена на некоторые биологические показатели и структуру популяции *Daphnia pulex*. — В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, 1973, 5, с. 28—38.
7. Строганов Н. С. Химпзация и вопросы водной токсикологии. — Зоол. журн., 1964, 34, 12, с. 36—42.
8. Corner E. D. S. a. Sparrow B. W. The modes of action of toxic agents. Observation on the poisoning of certain crustaceans by copper and mercury. — J. Mar. Biol. Ass., 1956, 35 (3), p. 93—112.
9. Corner E. D. S. a. Sparrow B. W. The modes of action of toxic agents. Factors influencing the toxicities of mercury compounds to certain crustacea. — J. Mar. Biol. Ass., 1957, 36 (3), p. 67—72.
10. Frear D. E., Boyd J. E. Use of *Daphnia magna* for the microbioassay of pesticides. I. Development of standartized techniques for rearing *Daphnia* and preparation of dosage mortality curve for pesticides. — J. Econom. Entomol., 1967, 60 (5), p. 237—249.

К. А. Гусева

ВЛИЯНИЕ НЕФТЕПРОДУКТОВ НА РАЗВИТИЕ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЕМАХ

С развитием индустрии и водного транспорта значительную долю в загрязнении наших пресных вод составляют нефть и нефтепродукты. Поскольку они довольно стойки, могут осаждаться на дно и оттуда выноситься током воды вновь в фотосинтезирующий слой, было необходимо установить возможность влияния этого загрязнения на развитие фито-планктона.

О влиянии нефти и нефтепродуктов на морские водоросли, главным образом на диатомовые, имеются данные в довольно детальных работах О. Г. Миронова [8—11], показавшего возможность токсического действия этих загрязнений на альгофлору. Однако одни и те же нефтепродукты действуют далеко не одинаково на различные формы диатомовых водорослей. Планктонные водоросли (диатомовые) оказались более чувствительными, чем бентосные, и погибали при более низких концентрациях [11]. Добавляя к морской воде мазут и сырую нефть в концентрациях 10 — 0.00001 мг/л, О. Г. Миронов и Л. А. Ланская [11] установили предел выживаемости для ряда морских диатомей. Губительный эффект выявлялся сильнее на ранних стадиях развития водорослей, но к быстрому и массовому отмиранию эти концентрации обычно не приводили. Нефть и нефтепродукты в концентрациях, не вызывающих отмирания водорослей, сокращают количество поколений [10]. В зависимости от видовой чувствительности водоросли как ее гибель, так и отсутствие деления или замедление размножения отмечены в большом диапазоне концентраций нефти (1.0—0.00001 мг/л) [9].

Однако нефть и нефтепродукты могут оказывать на водоросли не только отрицательный эффект. Л. Н. Згуровская [5, 6] проверила на морской водоросли *Chaetoceros curvisetus* Cl. действие ростового вещества, обнаруженного в нефти Институтом почвоведения и агрономии АН АзербССР еще в 1949 г. Ею был установлен прирост водоросли, а также повышение

фотосинтеза при определенных добавках вещества. Позднее О. Г. Миронов [10] проверил данные Л. Н. Згуровской на других формах морских водорослей и установил, что ростовое вещество не только стимулирует, но и ингибирует развитие водорослей; при этом ингибирующие и стимулирующие концентрации находятся в весьма близких диапазонах. Однако границы их выражены не резко. В большинстве случаев концентрация 10^{-3} мг/л тормозила, а концентрация 10^{-5} мг/л стимулировала развитие.

Работ по выявлению действия нефти и нефтепродуктов на пресноводные водоросли пока очень мало. В нашей отечественной литературе за последнее время появились работы Т. В. Догадиной [3] и Е. И. Аксеновой и З. А. Труфановой [1, 2]. Т. В. Догадина проводила наблюдения за ростом протококковых водорослей (*Chlorella vulgaris* Beger, *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz.) в водах стока тракторного завода после нефтеловушек. Эти водоросли выдерживали содержание нефтепродуктов до 40 г/л. Е. И. Аксенова и З. А. Труфанова установили, что при концентрации нефтепродуктов выше 0.5 мг/л угнетающее действие на протококковые водоросли отмечалось на 2-е сутки. В последующие сутки действие их ослабевало, а на 5-е при концентрации 5 мг/л было отмечено уже увеличение количества генераций по сравнению с контролем. Это стимулирующее действие авторы объясняли тем, что вносимые нефтепродукты были сильно загрязнены побочными органическими веществами, которые при температуре постановки опыта ($20-25^{\circ}$) быстро минерализовались, что и способствовало развитию водорослей. Синезеленые водоросли, по данным тех же авторов, оказались более чувствительными к нефтепродуктам. Они угнетались через сутки при концентрации также более 0.5 мг/л, но на 5-е сутки полностью лизировались даже при самых малых концентрациях.

Для наших опытов были взяты альгологически чистые культуры: *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Anabaena spiroides* Klebahn и *Scenedesmus quadricauda* Breb. Перед опытами культуры 3—4 дня выдерживали в ежедневно сменяемой среде Чо 10. Добавление мазута и соляра проводилось по методу, применяемому О. Г. Мироновым: тщательное взбалтывание до получения однородных капель и последующее разбавление исходной концентрации (1 мл/л) в среде Чо 10. Нефтепродукты (мазут и соляр) стерилизовали в запаянных ампулах и добавляли в стерильную среду Чо 10. Посев культур проводили после внесения нефтепродукта. Длительность опытов была 7 дней. Результаты, приведенные в табл. 1, являются средними из двух повторных опытов с одной и той же культурой водоросли. Для подсчета клеток использовали камеру типа Нажотта при трехкратном ее наполнении.

Т а б л и ц а 1

Действие мазута и соляра на развитие водорослей, кл./см³

Концентрация нефтепродуктов, мг/л	Диатомовые				Синезеленые		Зеленые	
	<i>Melosira italica</i>		<i>Stephanodiscus hantzschii</i>		<i>Anabaena spiroides</i>		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	
	мазут	соляр	мазут	соляр	мазут	соляр	мазут	соляр
Контроль	373	373	207	207	49	49	8347	8347
1	Погибли						107	Погибли
0.1	62	77	25	73	8	Погибли	1950	790
0.01	102	103	140	114	41	25	1940	1690
0.001	172	157	147	157	60	32	3800	2030
0.0001	—	—	—	—	—	—	3200	3030

Проведенные нами опыты прежде всего показали, что на соляр взятые нами водоросли реагировали быстрее, чем на мазут. *Melosira italica* при внесении 1 мг/л соляра полностью погибала через сутки, а *Anabaena spiroides* — через 3 суток. К концу опыта эти концентрации соляра даже для *Scenedesmus quadricauda* оказывали резко токсическое действие, но в колбочках с добавками мазута отдельные клетки оставались живыми. При более низких концентрациях начиная с 0.1 мг/л больших различий в действии мазута и соляра не наблюдалось (табл. 1). Концентрации 0.0001 мг/л нефтепродуктов даже у *S. quadricauda* снижали прирост в 2 и более раз по сравнению с контролем. По данным О. Г. Миронова [10] для морских водорослей мазут более токсичен, чем соляр. Возможно, что расхождение с нашими данными объясняется неодинаковым составом соляра, использованного О. Г. Мироновым и нами.

Поскольку в водоеме как мазут, так и соляр подвергаются микробиологическому распаду, было интересно установить эффективность действия продуктов этого процесса на интенсивность размножения водорослей.

Данные о скорости распада нефтепродуктов очень скромные. А. И. Изъюрова [4] наблюдала стимулирующее действие продуктов распада нефти на развитие водорослей спустя 2 месяца после ее внесения в воду Клязьминского водохранилища. С. Н. Черкинский и М. Т. Голубева [12] показали, что нефтяные загрязнения воды снижаются за 2—7 суток на 15% при 5° и на 40—50% при 20°. Г. Л. Марголина [7] считает, что в летний период интенсивность распада углеводов в поверхностном слое воды в местах загрязнения нефтепродуктами составляет 0.1—1.0 мг/л в сутки в пересчете на соляровое масло. Следовательно, распад протекает не столь уж медленно, и при некоторых условиях в водоеме возможно накопление продуктов этого процесса. Поэтому нами были проведены следующие опыты по выяснению действия продуктов распада соляра и мазута на водоросли. В 1/2-литровые колбочки со средой Чо 10 вносили мазут или соляр по 1 мг/л; во все колбочки вносили нефтеразрушающие бактерии. Через 10 месяцев, когда в колбочках с добавками нефтепродуктов образовались хлопья бактерий, среда была от них отфильтрована через бумажный фильтр и в фильтрат посеян *S. quadricauda*. В колбочках с продуктами распада мазута водоросли развивались довольно хорошо более двух недель, но прирост их был раза в два меньше, чем в контроле. *Stephanodiscus hantzschii* и *Anabaena spiroides* оказались более чувствительными. Они погибли даже при посеве на фильтрат при его разбавлении равным объемом среды Чо 10 с продуктами распада соляра через сутки, а с продуктами распада мазута — на 2—3-и сутки (табл. 2). При больших разбавлениях фильтратов их токсическое действие на *Stephanodiscus hantzschii* снижалось, но прирост его оставался заметно более низким, чем в контроле. *Anabaena spiroides* при добавке продуктов распада 0.001 мг/л

Т а б л и ц а 2

Действие продуктов распада соляра и мазута
на развитие водорослей, кл./см³

Добавки фильтрата в пересчете на соляр и мазут, мг/л	Продукты распада мазута		Продукты распада соляра		
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Anabaena spiroides</i>	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Anabaena spiroides</i>	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>
Контроль	8347	324	8347	324	735
1	1107	Погибли	Погибли	Погибли	Погибли
0.5	—	»	»	»	»
0.1	1350	»	740	»	»
0.01	1440	416	1690	143	29
0.001	3800	232	2030	580	144
0.0001	4200	—	3030	—	—

(в пересчете на исходный соляр) давала прирост несколько больший, чем в контроле. Возможно, что на такие водоросли, как синезеленые, положительно относящиеся к некоторым органическим веществам, продукты распада соляра в больших разведениях могут оказывать стимулирующее действие. Доказательством того, что далеко не все водоросли одинаково реагируют не только на соляр и мазут, но и на их продукты распада, свидетельствует отмеченное нами интенсивное развитие *Chlamydomonas* sp., случайно занесенного в исходный фильтрат, оставшийся от постановки вышеизложенных опытов.

Что является первопричиной положительного или отрицательного действия нефти и нефтепродуктов, остается пока не выясненным. Приведенные выше данные о влиянии нефти и нефтепродуктов на развитие водорослей далеко еще недостаточны и порою разноречивы. Однако они определенно уже указывают на значимость этого загрязнения как одного из факторов, могущего регулировать численность альгофлоры водоема, что особенно существенно для водоемов питьевого назначения.

Литература

1. А к с е н о в а Е. И., Т р у ф а н о в а З. А. Влияние нефтепродуктов на протокковые водоросли. — Тез. II съезда ВГБО. Биологич. проц. в морях и континент. водоемах. Кишинев, 1970, с. 7—8.
2. А к с е н о в а Е. И., Т р у ф а н о в а З. А. О влиянии хлорофоса и нефтепродуктов на протокковые и синезеленые водоросли. — Гидробиол. журн., 1971, 6, с. 86—90.
3. Д о г а д и н а Т. В. Альгофлора водоемов очистных сооружений и ее роль в очистке стоков. — Автореф. канд. дисс. Киев, 1970.
4. И з љ р о в а А. И. Влияние нефтепродуктов на развитие водных растений. — Гигиена и санитария, 1950, 10, с. 11—14.
5. З г у р о в с к а я Л. Н. Влияние нефтяного ростового вещества на интенсивность фотосинтеза и темп деления клеток. — Гидробиол. журн., 1969, 1, с. 55—59.
6. З г у р о в с к а я Л. Н. Влияние нефтяного ростового вещества на темп деления некоторых видов планктонных водорослей Черного моря. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967, с. 22—30.
7. М а р г о л и н а Г. Л. Интенсивность процессов бактериального разрушения органического вещества в водоеме. — Автореф. канд. дисс. М., 1969.
8. М и р о н о в О. Г. Некоторые вопросы морской гидробиологии. — Гидробиол. журн., 1966, 6, с. 72—80.
9. М и р о н о в О. Г. К вопросу о самоочищении морской воды от нефтепродуктов. — Гидробиол. журн., 1969, 1, с. 89—93.
10. М и р о н о в О. Г. Деление некоторых диатомовых водорослей в морской воде, содержащей нефтепродукты. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1970, 7, с. 69—72.
11. М и р о н о в О. Г., Л а н с к а я Л. А. Развитие некоторых диатомовых водорослей в морской воде, загрязненной нефтепродуктами. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967, с. 31—34.
12. Ч е р к и н с к и й С. Н., Г о л у б е в а М. Т. Предельно допустимые концентрации нефти и нефтепродуктов в водоемах. — Санит. охрана водоемов от загрязн. пром. сточн. водами, 1954, 2, с. 196—205.

Т. Ф. М и к р я к о в а, Н. П. К л а й н

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ МИНЕРАЛЬНОГО АЗОТА НА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКУЮ ДЕСТРУКЦИЮ ФЕНОЛА

Проблеме загрязнения природных вод в настоящее время уделяется большое внимание. Так как одним из наиболее распространенных загрязнителей водоемов является фенол, целый ряд работ посвящен изучению влияния различных факторов на скорость его разрушения [1, 2, 4—6, 10]. Слабее других освещен вопрос о роли в деструкции фенола биогенных элементов.

В данной работе изучалось влияние на распад фенола различных доз нитратов. Опыты проводились трижды (7, 28 февраля и 27 марта); природ-

ная вода, отбиравшаяся к каждому опыту из реки, несколько различалась по своему химическому составу (см. таблицу).

Содержание минеральных элементов (N и P)
в природной воде (мг/л)

Минеральные элементы	7 февраля	28 февраля	27 марта
NNO_3^-	0.6	0.4	0.45
NNO_2^-	0.0049	0.058	0.0086
NNH_4^+	0.63	0.46	0.94
PPO_4^-	0.022	0.023	0.144

Приготовление среды к опыту происходило следующим путем. К природной воде добавляли 0.4 мл/л жидкости из фенольного аквариума № 7 [3], содержащего 625 мг фенола/л (для введения в воду сапрофитных бактерий, разрушающих фенол). После того как приготовленная среда выстаивалась в течение нескольких дней, в нее вносился фенол в концентрации 9.4 мг/л и минеральный фосфор в количестве 0.65 мг P/л.

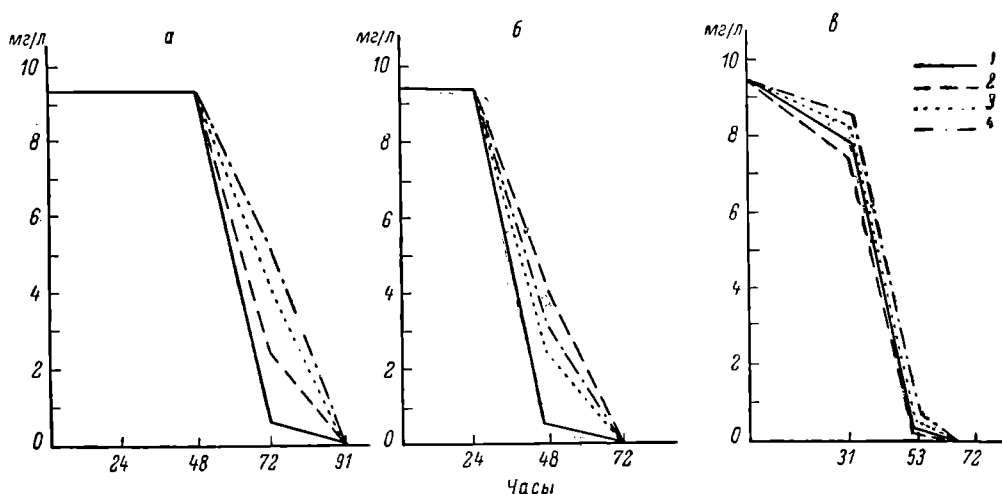


Рис. 1. Скорость разрушения фенола при различных дозах нитратного азота.

а — 7 февраля, б — 28 февраля, в — 27 марта. 1 — контроль; 2 — 3.29 мг N/л; 3 — 6.58 мг N/л; 4 — 9.87 мг N/л. По оси ординат — содержание фенола, мг/л; по оси абсцисс — время, часы.

В опыте исследовалось влияние на распад фенола четырех концентраций нитратного азота, а именно: 1) азот не вносился (контроль), 2) вносилось 3.29, 3) 6.58 и 4) 9.87 мг N/л соли KNO_3 .

Опыт был поставлен в литровых колбах с ватными пробками в темноте в нескольких повторностях с тем расчетом, чтобы для каждого повторного химического анализа использовались разные колбы. Этим предотвращалось возможное заражение испытуемой среды микрофлорой воздуха. Химические анализы на содержание фенола, кислорода, pH, биогенных элементов проводились ежедневно. Полученные результаты по содержанию фенола представлены на рис. 1, из которого следует, что введенное количество фенола сохранялось в течение нескольких часов, затем содержание его заметно снижалось и падало до нуля. Несмотря на общую для всех трех повторных опытов картину распада, исчезновение фенола в опыте 7 февраля отмечено через 91 час (рис. 1, а), тогда как в опытах 28 февраля и 27 марта (рис. 1, б, в) значительно раньше, т. е. через 72 часа. Эта разница в скорости распада фенола, по-видимому, связана с различиями химического состава природной воды.

Большинство исследователей придает большую роль в деструкции фенолов биологическим процессам, и в первую очередь деятельности микроорганизмов, способных использовать фенол в качестве единственного источника углерода и энергии [6—8]. Возможно, что отсутствие деструкции фенола в первоначальный период опыта связано с низкой исходной численностью бактерий [2].

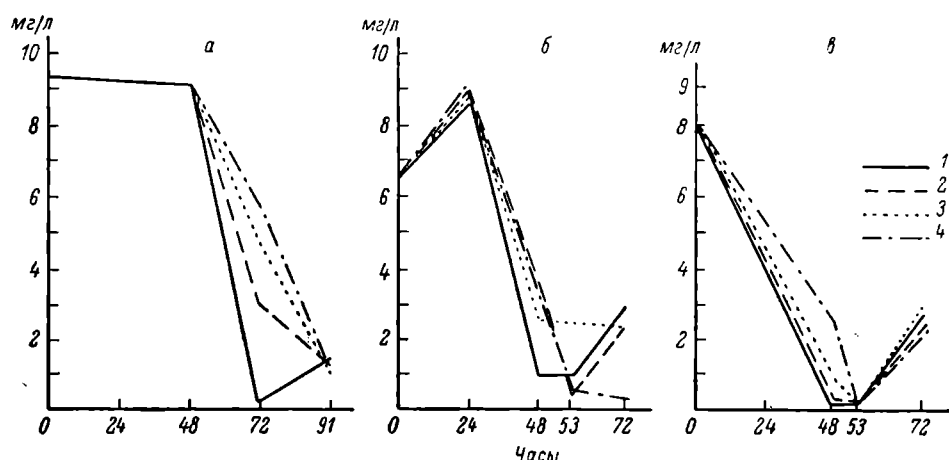


Рис. 2. Скорость поглощения кислорода при различных дозах минерального азота. По оси ординат — содержание кислорода, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Начавшийся распад фенола шел по-разному в различных вариантах опыта. Несколько быстрее шло его разрушение в 1-м варианте, т. е. в природной воде. Увеличение концентрации нитратного азота (2—4 на рис. 1, а) вопреки ожиданиям замедляло процесс распада фенола. Количества нитратного азота, находящегося в природной воде, по-видимому, было вполне достаточным для активной работы бактерий, разрушающих фенол, а более высокие концентрации его в какой-то степени угнетали их деятельность; величина pH в течение опыта держалась на уровне 7.6—7.9.

Содержание растворенного кислорода (рис. 2) во всех вариантах опыта хорошо соответствует ходу разрушения фенола. В период наиболее активного распада последнего концентрация кислорода падала, однако она вновь возрастала после исчезновения фенола.

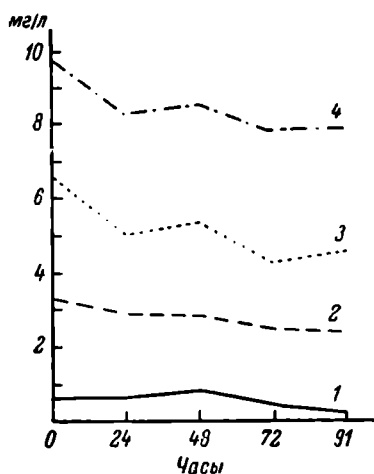


Рис. 3. Изменения в содержании нитратного азота. 7 февраля. По оси ординат — содержание нитратного азота, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Во всех вариантах опыта была прослежена динамика содержания нитратного, аммонийного и нитритного азота. На рис. 3 представлены данные первого опыта (начало 7 февраля). Повторные контрольные исследования дали хорошую сходимость результатов с данными, полученными в первом опыте, за исключением данных по азоту нитритов.

Если содержание азота нитратов изменялось в сторону уменьшения (рис. 3), то для нитритов, несмотря на различия в повторных опытах

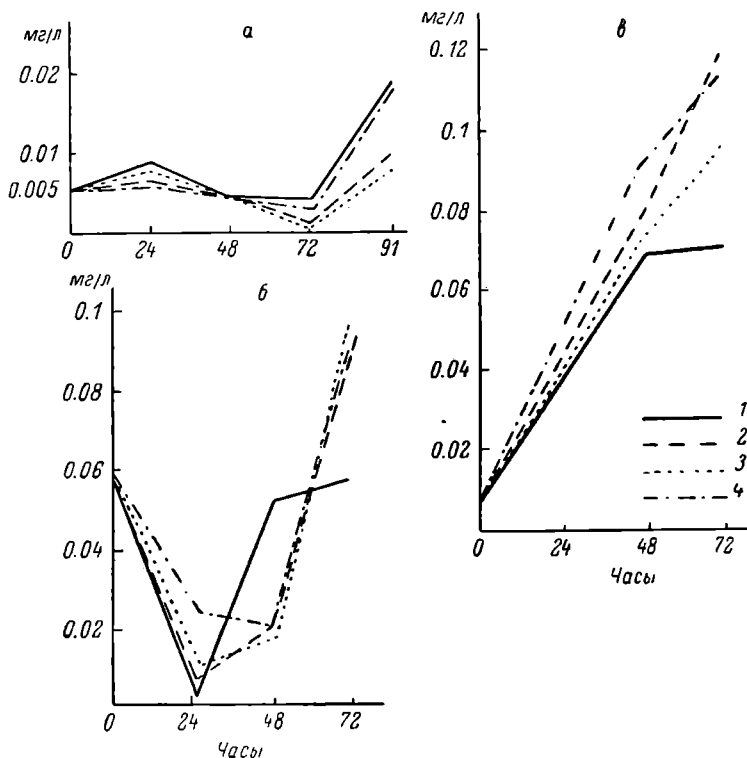


Рис. 4. Изменения в содержании азота нитритов.

По оси ординат — содержание нитритного азота, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

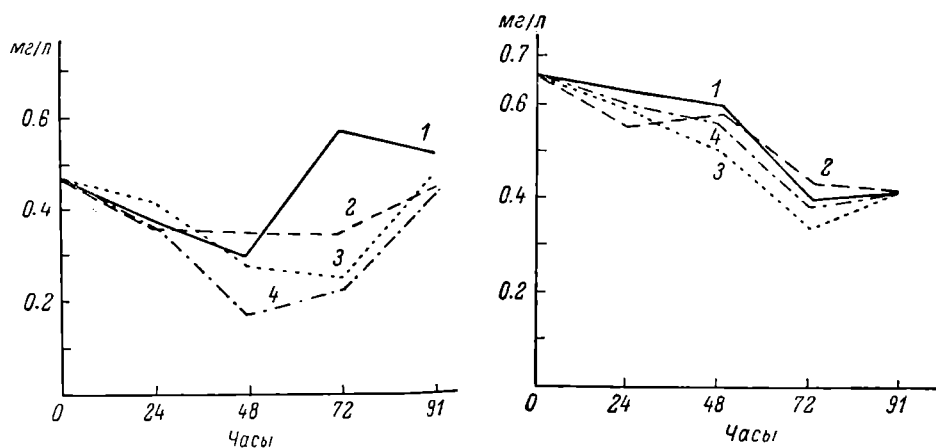


Рис. 5. Изменения в содержании аммонийного азота.

По оси ординат — содержание аммонийного азота, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

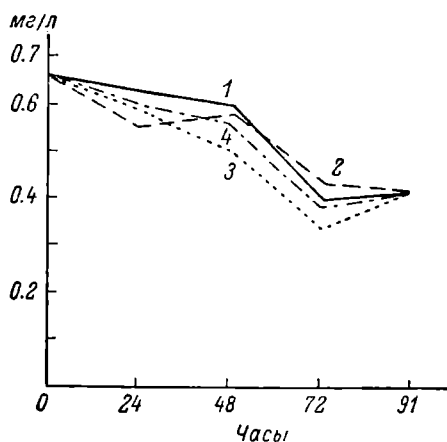


Рис. 6. Изменения в содержании минерального фосфора.

По оси ординат — содержание фосфора, мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

рис. 4), характерно значительное увеличение после того, как обнаружено отсутствие фенола для всех внесенных доз нитратов.

Различия, наблюдаемые в динамике изменения нитритов в первоначальный период (рис. 4), зависели, по-видимому, от разного исходного содержания нитритов в природной воде и соответственно связанных с ним микробиологических процессов. Очень многие бактерии используют нитраты и нитриты как водородные акцепторы, заменяющие кислород, что при наличии достаточного количества органического вещества ведет к восстановлению нитрата. Этот процесс восстановления может остановиться на стадии образования нитрита [9]; вероятно, этим и объясняется увеличение нитритов при разложении фенола.

В отношении аммонийной формы азота (рис. 5) отмечено незначительное снижение его содержания в первые двое суток, а затем разница сглаживается с возвратом к исходной величине $0.45 \text{ мг } \text{N}_{\text{NH}_4^+}/\text{л}$, возможно, за счет выделения аммиака в процессе разложения органики.

Содержание фосфора (рис. 6) снизилось и к концу опыта составило общую для всех вариантов величину — 0.37 мг P/л .

Процесс распада фенола значительно ускоряется при добавлении новой его порции в ту же воду, в которой ранее введенный фенол уже разрушился. Это явление объясняется тем, что в исходном растворе было очень мало бактерий и по мере развития их ускорялась деструкция фенола; введенная по окончании процесса в ту же жидкость новая порция токсиканта попадает уже в богатую бактериями среду, вследствие чего и сокращается время, необходимое для его распада, особенно в присутствии минеральных солей азота и фосфора [2].

Таким образом, ход процесса распада фенола зависит от качества природной воды, а избыток нитратного азота в последней не ускоряет, а тормозит разрушение токсиканта.

Л и т е р а т у р а

1. Жуков А. И., Калабина М. М., Роговская Ц. И. К вопросу об очистке фенольных сточных вод. — Гигиена и санитария, 1957, 5, с. 69—72.
2. Калабина М. М. и Роговская Ц. И. Распад фенола под влиянием микроорганизмов. М.—Л., 1934.
3. Камшилов М. М., Костяев В. Я., Лаптева Н. А. и др. Изучение деструкции фенола в модельных биоценозах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 24 (27), с. 184—200.
4. Каплин В. Т. и Фесенко Н. Г. К вопросу о скорости и механизме процесса «самоочищения» водоемов от фенольных соединений. — Тез. докл. гидрохим. совещ. по микрокомпонентам состава натур. и загрязн. вод. Новочеркасск, 1961, с. 142—149.
5. Каплин В. Т., Панченко С. Е., Фесенко Н. Г. О скорости самоочищения природных вод, содержащих одноатомные фенолы в больших концентрациях в зависимости от температуры. — Гидрохим. матер., 1965, 11, с. 262—273.
6. Лыкова Л. К., Симонов А. И. Скорость распада фенолов (карболовой кислоты) в солоноватых водах. — Тез. докл. совещ. по сост. и перспект. развития исслед. загрязнения и самоочищения поверхн. вод суши. Новочеркасск, 1972, с. 183—184.
7. Роговская Ц. И. и Лазарева М. Ф. Интенсификация процессов биохимической очистки промышленных сточных вод. — Микробиол., 1959, 28, 4, с. 563—573.
8. Столбун А. К. Роль бактерий в самоочищении некоторых Днепровских водохранилищ от фенольного загрязнения. — Гидробиол. журн., 1966, 2, с. 26—30.
9. Хатчинсон Д. Лимнология. М., 1969.
10. Юргенсон И. А. Исследования влияния промышленных сточных вод на открытые водоемы Эстонской ССР. — Биол. внутренних водоемов Прибалтики. М.—Л., 1962, с. 273—275.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА РАСПАД ФЕНОЛА

Исследование деструкции фенола в модельных биоценозах [3] показало, что скорость процесса зависит от степени насыщенности биоценоза биологическими компонентами. В аквариуме № 7, в котором распад фенола осуществляли сапрофитные бактерии в отсутствии других организмов, скорость разрушения токсиканта была наименьшей. Через 200 дней после прекращения внесения фенола он все еще обнаруживался в концентрации 600 мг/л, что составило 42% от внесенного.

Цель данной работы — выяснение факторов, способствующих ускорению распада фенола в жидкости из аквариума № 7, а также в природной воде.

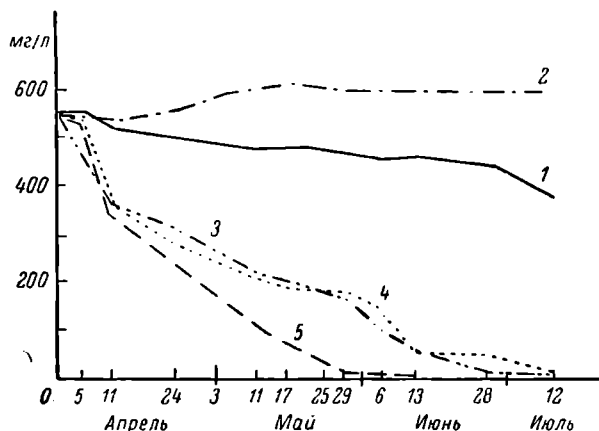


Рис. 1. Скорость разрушения фенола различными штаммами фенолразрушающих бактерий.

1 — контроль; 2 — глюкоза; 3 — штамм № 34; 4 — штаммы № 69, 62; 5 — штаммы № 34+62+69. По оси ординат — концентрация фенола, мг/л; по оси абсцисс — дни наблюдений.

Бактерии. Использовались любезно представленные Н. А. Лаптевой штаммы сапрофитных бактерий № 34, 62, 69, активно разрушающие фенол.

Опыт ставился в трех вариантах. К 200 мл жидкости из аквариума № 7 добавлялись отмытые от среды следующие штаммы бактерий: 4 мл культуры штамма № 34; по 2 мл культур штаммов № 69 и 62; по 1.3 мл культур всех 3 штаммов. Контролем служил аквариум № 7. Наблюдения за концентрацией фенола велись ежедневно. Уже через первые 7 суток (рис. 1) отмечено снижение концентрации токсиканта, особенно в опыте со штаммом № 34. Дальнейшие определения показали, что разрушение фенола началось активно во всех вариантах опыта, однако наибольшая скорость его разрушения обнаружилась в варианте с 3 штаммами (рис. 1, кривая 5). Фенол в указанном варианте исчез 13 июня, тогда как в двух других он еще сохранялся и к этому времени составлял 102 мг/л в присутствии штамма № 34 и 138 мг/л в присутствии штаммов № 69 и 62. В контроле его концентрация снизилась до 458 мг/л. К 12 июля фенол не обнаруживался ни в одной из опытных колб.

Таким образом, было установлено, что хотя все использованные штаммы бактерий обладали способностью разрушать фенол, наибольшей активностью характеризовалась смесь трех штаммов.

Глюкоза. Одновременно с вышеупомянутыми экспериментами был поставлен опыт с добавлением к жидкости из аквариума № 7 глюкозы в количестве 10 мг/л. Предполагалось, что добавление легкоусвояемого

органического вещества может ускорить рост и размножение бактерий, что в дальнейшем могло бы стимулировать разрушение фенола [5]. Анализ данных (рис. 1, 2) показал, что содержание токсиканта в течение длительного времени не изменялось и наше предположение не оправдалось.

Биогенные элементы. Скорость бактериального распада фенола определяется наличием в среде биогенных элементов [1—4]. Исследовалась роль солей азота, фосфора, серы в ходе окисления фенола в жидкости из аквариума № 7.

Из этого аквариума для каждого варианта отбиралось по 200 мл жидкости, в ней растворялись соли KNO_3 и KH_2PO_4 в соотношении 2 : 1 (рис. 2). Содержание биогенов к тому времени в аквариуме № 7 составляло 0.22 мг/л азота аммонийного и 0.015 мг/л минерального фосфора; азот нитратов и нитритов отсутствовал. Добавление солей значительно стимулировало распад фенола; через 4.5 месяца он разрушался полностью, хотя в контроле его содержание не изменилось. Наименьшая из взятых

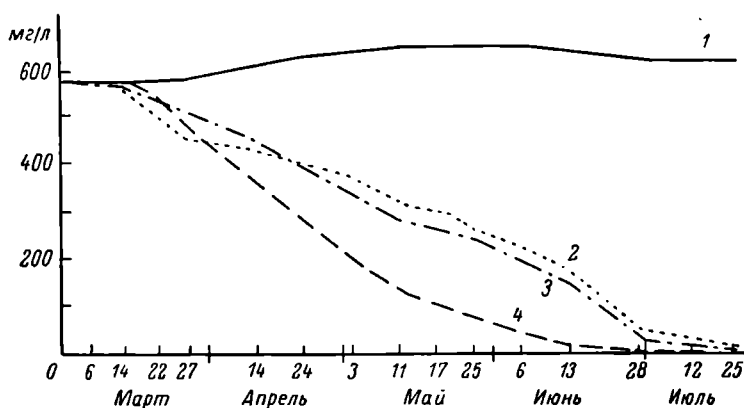


Рис. 2. Скорость разрушения фенола при внесении различных доз минеральных солей азота и фосфора.

1 — контроль; 2: KNO_3 — 2500 мг/л, KH_2PO_4 — 1250 мг/л; 3: KNO_3 — 250 мг/л, KH_2PO_4 — 125 мг/л; 4: KNO_3 — 50 мг/л, KH_2PO_4 — 25 мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

доз солей оказалась наиболее эффективной; отсутствие фенола в этом варианте отмечено на месяц раньше, чем при наличии больших доз N и P.

Большинство авторов в своих опытах в качестве источника азота используют его аммонийную форму как наиболее легко усвояемую. В связи с этим в одном из опытов нитратная форма азота (KNO_3) была заменена аммонийной $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$. Количественно аммонийный азот был приравнен к нитратному из предыдущего опыта и составлял 6.6 мг N/л (соответствует 4-му варианту). Фосфор добавлялся по 3.3 мг/л. Объем жидкости в каждом варианте 200 мл. Для сравнения действия аммонийной и нитратной форм азота вариант с наименьшей дозой солей KNO_3 и KH_2PO_4 был повторен. Положительное влияние $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (рис. 3) проявилось с первых же дней опыта. Можно было, однако, предположить, что стимулирующее действие соли $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ было связано с входящей в ее состав серой. Для проверки был поставлен дополнительный опыт с внесением серы. В колбу отобрали 200 мл жидкости из аквариума № 7 и вместе с KNO_3 и KH_2PO_4 ввели ион серы в виде соли K_2SO_4 (8.18 мг). Содержание фенола в этом случае значительно уменьшилось по сравнению с вариантом без серы и к 20 сентября составило 100 мг/л (рис. 3, 4).

Облучение ультрафиолетовыми лучами. В опытах М. М. Кампилова и др. [3] было показано, что в модельной системе аквариума № 16 УФ-лучи ускоряли распад фенола. Была сделана попытка ускорить распад фенола в жидкости из аквариума № 7 путем облучения ее УФ-л у-

чами спектральной линии 25—37 А°. В 4 чашки Петри отбиралась жидкость из аквариума № 7 (по 25, 40, 48 и 50 мл) и подвергалась облучению УФ в тех же дозах, что и жидкость из аквариума № 16. Однако и эта попытка оказалась безрезультатной: содержание фенола оставалось в них на первоначальном уровне. Это свидетельствовало о том, что облучение само по себе не вызывает ускоренного разрушения токсиканта.

Дальнейшие опыты по выяснению влияния других факторов на скорость разрушения фенола продолжались на природной воде с добавлением в последнюю карболовой кислоты заданной концентрации.

Постоянная и переменная температура. Известно, что повышение температуры до определенных пределов значительно ускоряет химические и биологические процессы, в том числе и биохимическое разрушение

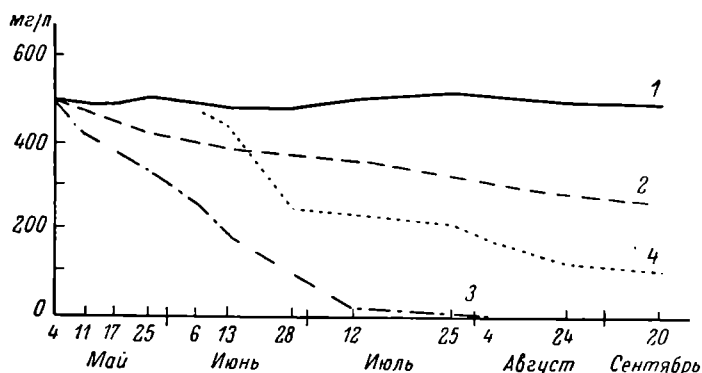


Рис. 3. Скорость разрушения фенола с участием аммонийной формы азота.

1 — контроль; 2: KNO_3 — 50 мг/л, K_2HPO_4 — 25 мг/л; 3: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 31.02 мг/л, K_2HPO_4 — 25 мг/л; 4: KNO_3 — 50 мг/л, K_2HPO_4 — 25 мг/л, K_2SO_4 — 40.9 мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

фенола. Была сделана попытка выяснить влияние переменной и постоянной температур. Опыт с постоянной температурой, которая соответствовала $+25^\circ$, был поставлен в термостатах в колбах с 200 мл природной воды и концентрацией фенола 100 мг/л. Опыт с переменной, интервал которой варьировал в довольно широком пределе — от $+4$ до $+25^\circ$, проводился в климатических камерах с автоматическим регулированием температуры. Результаты исследования приведены в табл. 1, из которой следует, что разрушение фенола при постоянной температуре произошло за месячный период, тогда как при переменной за этот же срок количество фенола снизилось по отношению к контролю лишь незначительно. Повторение подобного опыта с той лишь разницей, что интервал переменных температур находился в области повышенных температур, а именно от $+15$ до $+35^\circ$ (с расчетом, что средняя ее величина составит 25° , т. е.

Т а б л и ц а 1

Сроки распада фенола под влиянием постоянной и переменной ($4-25^\circ$) температур (концентрация фенола, мг/л)

Вариант	Условия опыта	Дата наблюдений		
		3 X (исходная)	17 X	30 X
1	Переменная температура	100	70	70
1 ¹			70	70
2	Постоянная температура, 25°	100	50	Следы
2 ¹			40	»

Сроки распада фенола под влиянием постоянной и переменной (15—35°) температур (концентрация фенола, мг/л)

Вариант	Условия опыта	Дата наблюдений				
		20 XI (исходная)	23 XI	7 XII	22 XII	29 XII
1	Переменная температура	100	85	85	85	85
1 ¹			85	85	85	85
2	Постоянная температура, 25°	100	80	70	19	0
2 ¹			80	71	21	0

величину постоянной температуры), также показало преимущество постоянных температур (табл. 2).

Песчаный грунт и перемешивание. Следующая серия опытов позволила выяснить роль песка и перемешивания фенольной жидкости как в условиях с песком, так и без него.

В аквариумы из органического стекла объемом 15 л каждый помещался свежий сырой или предварительно прокаленный песок и заливался природной водой. Через неделю после заполнения аквариумов в них был внесен фенол в концентрации 360 мг/л и подключены вертушки,

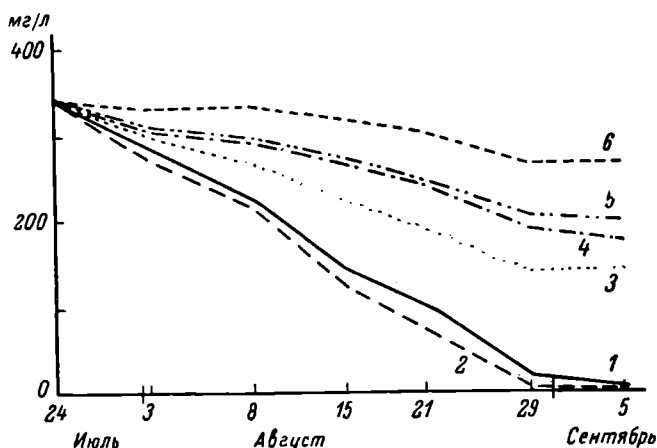


Рис. 4. Скорость разрушения фенола в модельных системах с песком и с перемешиванием.

1 — сырой песок и перемешивание; 2 — прокаленный песок и перемешивание; 3 — вода без песка и перемешивание; 4 — сырой песок без перемешивания; 5 — прокаленный песок без перемешивания; 6 — вода без песка и без перемешивания. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

с помощью которых осуществлялось перемешивание воды. Как показывает рис. 4, опыт ставился в шести вариантах.

В варианте с сырым и прокаленным песком с перемешиванием наблюдалось быстрое падение содержания фенола до 0.5 и 0.6 мг/л, тогда как без перемешивания в тех же случаях величина фенола к 5 сентября составила 172 и 198 мг/л. Различий в вариантах с сырым и прокаленным песком не наблюдалось. Наличие песка явно ускорило ход распада фенола.

Таким образом, добавление в фенольную жидкость активных штаммов фенолразрушающих бактерий значительно ускоряет распад фенола. Смесь трех штаммов оказалась более активной, чем самый активный из штаммов и чем смесь двух штаммов.

Внесение минеральных элементов азота, фосфора и серы ускоряет ход разрушения фенола. Лучший результат достигался при внесении небольших доз биогенных элементов. Фенол быстрее окисляется при действии постоянных температур. Содержание песка и активное перемешивание фенольной жидкости значительно ускоряет окисление фенола. Внесение глюкозы и УФ-облучение разрушения фенола не ускоряли.

Л и т е р а т у р а

1. Б а з я к и н а Н. А. Очистка концентрированных промышленных сточных вод. М., 1958.
2. К а л а б и н а М. М. и Р о г о в с к а я Ц. И. Распад фенола под влиянием микроорганизмов. М.—Л., 1934.
3. К а м ш и л о в М. М., К о с т я е в В. Я., Л а п т е в а Н. А. и др. Изучение деструкции фенола в модельных биоценозах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, 24 (27), с. 184—200.
4. Р о г о в с к а я Ц. И. и Л а з а р е в а М. Ф. Интенсификация процессов биохимической очистки промышленных сточных вод. — Микробиол., 1959, 28, 4, с. 565—573.
5. P a w l o s z y k M. Effect of Glucose and Urea on the rate of Phenol Degradation by *Pseudomonas fluorescence*. — Acta microbiol. Polon., 1965, 14, p. 207—214.

Б. Ф. Ж у к о в

К БИОЛОГИИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЗООФЛАГЕЛЛАТ

Бесцветные свободноживущие жгутиконосцы — одна из наименее изученных групп Protozoa. Встречаясь повсеместно, во всех типах водоемов, обладая большой скоростью размножения и развиваясь в больших количествах, особенно в водоемах с достаточным содержанием органического вещества, они, надо полагать, наряду с другими простейшими играют значительную роль в трофических взаимоотношениях гидробионтов и в продуктивности водоемов. Предпочитая водоемы с большим содержанием органических веществ, многие из бесцветных жгутиконосцев характеризуют мезосапробные водоемы, где имеет место активное окисление и разрушение органики; часть из них в такой же степени характерна для полисапробных водоемов с малым содержанием кислорода и, наоборот, большим содержанием углекислого газа и азотсодержащих продуктов распада. Развиваясь в больших количествах в водоочистных сооружениях, они, по-видимому, играют какую-то пока еще не совсем ясную роль в процессе биологической очистки сточных вод.

Несмотря на несомненное значение в трофодинамике водоемов, бесцветные жгутиконосцы изучены совершенно не достаточно. И, пожалуй, хуже всего исследованы их биология и трофические взаимоотношения с другими гидробионтами.

Данная работа посвящена экспериментальному исследованию отношения бесцветных жгутиконосцев к основным физическим факторам среды. В этом плане для пресноводных жгутиконосцев имеются лишь отдельные данные о реакции некоторых видов на соленость [1,4—6] и отношении к ультрафиолетовому облучению [2].

Для опытов использовались два вида бесцветных жгутиконосцев отряда Kinetoplastida Henigberg, *Bodo saltans* Ehrenb. и *Pleuromonas jacculans* Perty. Оба вида выделены в культуры из Рыбинского водохранилища. В опытах использовались клоны названных видов. В целях стандартизации условий среды названные жгутиконосцы были переведены на синтетическую минеральную среду Прата, имеющую следующий состав: KNO_3 — 0.1 г, K_2HPO_4 — 0.01 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0.01 г, $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0.001 г, 1 л бидистиллированной воды. На данной среде жгутиконосцы и культивировались постоянно в чашках Петри или в колбах. Подсчет жгутико-

носцев в опытах проводился двумя методами: в камере Горяева и непосредственно под микроскопом в чашках Петри. В последнем случае количество жгутиконосцев учитывалось путем просмотра 20 полей зрения микроскопа МБИ-6 с объективом 9 и окуляром 7, содержащим счетную сетку.

Отношение к рН. Для обоих видов жгутиконосцев значение рН устанавливалось от 3 до 12, с градацией в единицу. Ежедневно дважды величина рН проверялась и в случае необходимости доводилась до нужного значения. Для установления и поддержания рН использовались 0.1 н. растворы H_2SO_4 и $NaOH$. Опыты проводились при комнатной температуре (20—21°). Через неделю культивирования проводился подсчет организмов.

Т а б л и ц а 1

Численность *Bodo saltans* ($\times 10^3$) при разных значениях рН

Количество особей в 1 мл	Значение рН									
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
В начале опыта	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Через 7 суток	0	18	32	51	63	66	31	0	0	0

Bodo saltans (табл. 1). Указанные жгутиконосцы способны развиваться при значениях рН в интервале 4—9. Их численность при разных значениях рН варьирует несильно. Лишь при рН 4 развитие существенно подавлено. Оптимальное значение рН 7—8. Морфологических отличий между жгутиконосцами, развившимися при разных значениях рН, не наблюдается. Только для рН 4 они несколько крупнее, что связано, очевидно, с замедлением скорости деления.

Pleuromonas jaculans. В отличие от *Bodo saltans* данный жгутиконосец способен развиваться при значениях рН в пределах 4—10 (табл. 2). Оптимальное значение рН оказывается также сдвинутым в более щелочную сторону (рН 8—9).

Т а б л и ц а 2

Численность *Pleuromonas jaculans* ($\times 10^3$) при разных значениях рН

Количество особей в 1 мл	Значение рН									
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
В начале опыта	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Через 7 суток	0	12	45	60	75	90	99	11	0	0

Так же как и у *B. saltans*, резкой разницы в численности жгутиконосцев при разных значениях рН (за исключением рН 4 и 10) не обнаруживается. Морфологических изменений также не наблюдается.

Таким образом, оба вида жгутиконосцев способны нормально развиваться в широких пределах рН. Факт развития в экспериментальных условиях *B. saltans* при рН 4 подтверждается, в частности, нахождением его в окрестностях пос. Борок среди сфагнового мха в лужах с величиной рН 4.5.

Отношение к температуре. Опыты проводились в термостатах и холодильных камерах. Исследовалось отношение жгутиконосцев к следующим температурам: 1, 5, 10, 15, 20, 25 и 30°. Подсчет организмов проводился через каждые 5 дней для *Bodo saltans* и через 6 дней для *Pleuromonas jaculans*. Одновременно подсчитывались и бактерии.

Bodo saltans. Оптимальной температурой для *B. saltans* является 20—25° (рис. 1, а). Развитие жгутиконосцев возможно и при 15, 10 и 5°, но оно сильно отстает от развития при оптимальных температурах. При температурах 1 и 30° развития жгутиконосцев не происходит, внесенные особи исчезают полностью через несколько дней. Морфологически жгутиконосцы,

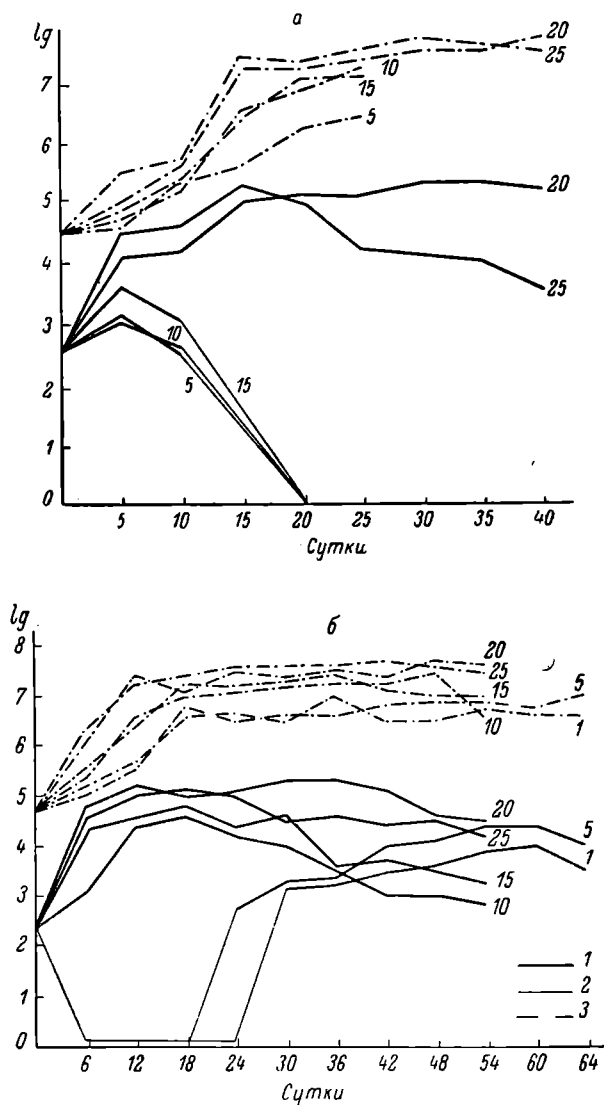


Рис. 1. Рост *Bodo saltans* (а), *Pleuromonas jaculans* (б) и бактерий при разных температурах.

1 — жгутиконосцы; 2 — жгутиконосцы, единичные экземпляры; 3 — бактерии; цифры у кривых — значения температур. По оси ординат — \lg численности жгутиконосцев и бактерий в 1 мл, по оси абсцисс — время, сутки.

развившиеся при температурах 15, 20 и 25°, не различаются. Но при 5 и 10° наблюдается появление большого количества очень крупных форм, в 1.5—2 раза крупнее обычных. Появление гигантов связано, очевидно, с затруднением деления, что в конце концов и приводит к полному их исчезновению.

Параллельный счет бактерий показал, что их развитие зависит от температуры гораздо менее и довольно значительно даже при 5°. Количество

бактерий при 5, 10 и 15° продолжает увеличиваться и после исчезновения жгутиконосцев. Таким образом, постепенная гибель жгутиконосцев при низких температурах вызывается не недостатком пищи.

Pleuromonas jaculans. Сравнивая развитие *Bodo saltans* и *Pleuromonas jaculans* (рис. 1, б) при разных температурах, можно видеть, что оптимальные температуры для последнего лежат в тех же пределах (20—25°). Так же как и *Bodo saltans*, данный вид не развивается при 30°. Но *Pleuromonas jaculans* значительно более приспособлен к низким температурам и способен довольно хорошо размножаться при 15 и 10°. Более того, развитие возможно при 5 и даже при 1°, хотя и идет значительно медленнее, чем при более высоких температурах, и ему предшествует длительное время адаптации. Так, при 5° увеличение числа жгутиконосцев было обнаружено на 24-е сутки после начала эксперимента, а при 1° — лишь на 30-е сутки. *P. jaculans* более эвритермный вид, чем *B. saltans*. Это подтверждается и обнаружением его в зимних пробах из отстойников очистных сооружений (10°), в то время как *B. saltans* в этих условиях ни разу не был встречен. Следует отметить, что при низких температурах (5 и 1°) у *P. jaculans*, так же как и у *B. saltans*, наблюдается увеличение размеров тела.

Численность бактерий, так же как и в опыте с *B. saltans*, значительно менее зависит от температуры.

Отношение к солевому составу среды и солености. Вопрос об отношении к солевому составу среды и солености рассматривался с двух сторон: 1) влияние на развитие, 2) на изменчивость морфологических признаков жгутиконосцев. Параллельно во всех случаях ставились опыты с добавлением органического вещества для выяснения его роли при развитии жгутиконосцев на средах, значительно отличающихся по составу и концентрации солей от природных водоемов, где данные жгутиконосцы встречаются.

Для выяснения влияния качественного солевого состава среды проводилось изъятие отдельных компонентов из среды Прата, на которой жгутиконосцы обычно культивировались. Как было указано выше, названная среда состоит из четырех солей. В разных вариантах изымались N, P, Mg, Fe и N с P одновременно. В качестве органического вещества использовалось молоко в пропорции 1/100 от объема среды.

В результате опытов выяснилось, что *Bodo saltans* способен развиваться в отсутствии N, P, Mg и Fe и при одновременном изъятии из среды солей N и P (табл. 3). Отсутствие указанных элементов по-разному отражается на развитии жгутиконосцев. Наиболее сильное отставание в росте по сравнению с контролем наблюдается на средах без P и без P и N при одновременном их изъятии. Значительно слабее сказывается отсутствие N. Практически не отличаются от контроля культуры жгутиконосцев на средах без Mg и Fe. Однако во всех вариантах развитие возможно. Очевидно,

Т а б л и ц а 3

Развитие *Bodo saltans* ($\times 10^3$) на средах различного солевого состава (без дополнительного внесения органического вещества)

Время, сутки	Среда					
	контроль (полная среда Прата)	без N	без P	без P и N	без Mg	без Fe
Начало опыта	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05
3	0.76	0.54	0.31	0.28	0.64	0.69
6	3.01	1.91	0.61	0.54	2.89	3.15
9	16.20	5.62	0.59	0.81	11.05	9.01
12	24.50	6.21	0.73	0.60	13.50	16.20
15	27.61	7.00	0.84	0.50	17.30	20.15
18	20.15	6.94	0.93	0.47	18.00	23.12
21	20.34	6.91	0.93	0.43	18.15	21.00

Развитие *Bodo saltans* ($\times 10^3$) на средах различного солевого состава (с дополнительным внесением органического вещества)

Время, сутки	Среда					
	контроль (пол- ная среда Прата)	без N	без P	без P и N	без Mg	без Fe
Начало опыта	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05
3	12.60	13.50	11.80	12.11	13.00	15.00
6	382.00	279.00	256.00	223.00	273.00	365.00
9	450.20	394.00	412.00	450.00	490.00	532.00
12	530.00	540.00	495.00	495.00	512.00	502.00
15	452.00	512.00	390.00	321.00	415.00	400.00
18	361.00	480.00	280.00	280.00	318.00	320.00
21	226.00	360.00	292.00	253.00	320.00	295.00

жгутиконосцам достаточно следов этих элементов, содержащихся в среде и телах бактерий.

Опыты с добавлением в среду органического вещества (табл. 4) наглядно показывают, что во всех случаях (без N, P и т. д.) численность жгутиконосцев практически не отличается от контроля. Органическое вещество как бы снимает эффект отсутствия этого или иного элемента; по-видимому, в данном случае указанные элементы хотя и в небольшом количестве, но вносились с используемой органикой. Аналогичные результаты получены и в опытах с *Pleuromonas jaculans*.

Делались попытки культивирования *Bodo saltans* и *Pleuromonas jaculans* на бидистиллированной воде с добавлением и без добавления органического вещества. Культуры жгутиконосцев со среды Прата пересеивались на бидистиллированную воду в отношении 1/100 часть объема культуры к объему воды. Оказалось, что оба вида при первом пассаже способны развиваться на бидистиллированной воде, хотя и заметно хуже, чем на среде Прата. На бидистиллированной воде с внесенным органическим веществом они развиваются значительно лучше. Второй пассаж с бидистиллированной воды без органического вещества на новый бидистиллят не удается. Но второй пассаж в вариантах с добавлением органического вещества возможен. Третий пассаж и в этом случае не удается. Данные опыты подтверждают, что для развития жгутиконосцев достаточно минимального количества элементов. Об относительном безразличии к солевому составу среды говорят также опыты с культивированием данных видов на таких средах, как физиологический раствор Рингера, среда Тамия и др.

Значительных морфологических изменений у жгутиконосцев в опытах с изъятием отдельных компонентов среды Прата и при культивировании на вышеуказанных средах не наблюдается. Стоит отметить более быстрое старение культур и уменьшение размеров тела на среде Прата без P и без P и N. Особо следует указать на изменение нормального хода деления у некоторых особей *P. jaculans*, культивируемого на физиологическом растворе Рингера. При делении пара дочерних особей, не успев полностью разделиться и оставаясь связанной протоплазматической перемычкой, начинает следующее деление. Иногда деление начинает лишь одна из дочерних особей. Явно имеет место задержка конечных фаз деления. У *Bodo saltans* подобное явление не наблюдалось.

Действие солености на жгутиконосцев выяснилось при их культивировании на среде ШП [3]. Данная среда состоит из смеси двух сред, четырех частей искусственной морской воды по прописи Шмальца (NaCl — 28.15 г, KCl — 0.67, $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ — 5.51, $CaCl_2 \cdot H_2O$ — 1.45 г, H_2O — 1000 мл) и одной части среды Прата (состав среды Прата приводился выше).

В опытах использовались среды солёности 5, 10, 15, 20, 25 и 30‰. Во всех случаях ставилось два варианта: культивирование жгутиконосцев на так называемой голодной среде, т. е. на среде, приготовленной из прокалённых солей и без специального добавления органического вещества, и на среде с добавлением органического вещества (молоко, 1/100 часть к объёму среды). Контролем служила среда Прата. Параллельно с подсчетом жгутиконосцев просчитывались и бактерии.

Bodo saltans (рис. 2, а). На среде ШП без дополнительного внесения органического вещества жгутиконосцы способны развиваться только при солёности 5‰, но и то значительно хуже, чем в контроле. Численность же бактерий в контроле и на среде ШП 5‰ практически одна и та же. Добавление в среду органического вещества делает возможным развитие жгутиконосцев при солёности 10‰, хотя и имеет место довольно сильное различие в численности и скорости роста жгутиконосцев по сравнению с контролем. Численность бактерий и в данном варианте практически не отличается в контроле и на средах с солёностью 5 и 10‰.

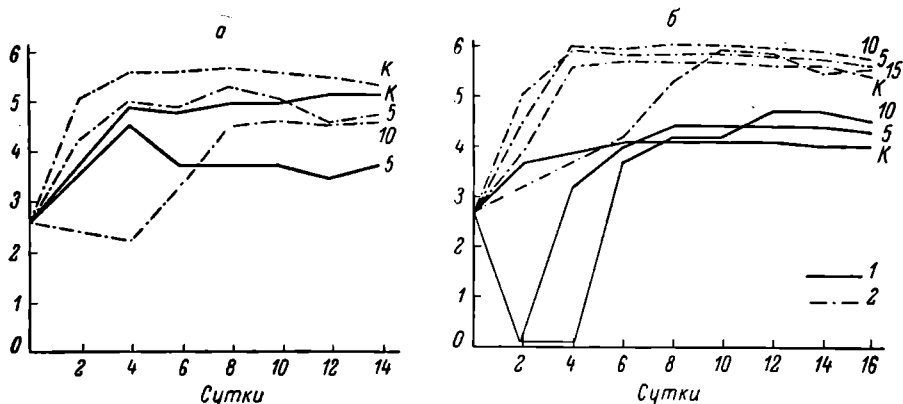


Рис. 2. Рост *Bodo saltans* (а) и *Pleuromonas jacculans* (б) на средах разной солёности.

К — контроль (среда Прата); 1 — развитие на средах без добавления органического вещества; 2 — развитие на средах с добавлением органического вещества. Цифрами обозначена солёность, ‰. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Морфологические изменения, наблюдаемые у жгутиконосцев при их внесении в среду повышенной солёности, связаны, очевидно, с дегидратацией, которая сопровождается сильным утоньшением и деформацией тела. Через сутки, при солёности 5 и 10‰, эти явления проходят, и в последующем жгутиконосцы не отличаются от таковых в контроле. При более высокой солёности эти изменения оказываются необратимыми и приводят к гибели жгутиконосцев. Попытки адаптировать данный вид к повышенной солёности (15‰) оказались безуспешными.

Pleuromonas jacculans (рис. 2, б). Развитие *P. jacculans* на среде ШП без дополнительного внесения органического вещества, как видно из рис. 2, б, значительно отличается от развития *Bodo saltans*. *Pleuromonas jacculans* более солеустойчив. В аналогичных условиях он способен развиваться при солёности 10‰; более того, при данной солёности наблюдается максимальная численность жгутиконосцев, большая, чем в контроле и при солёности 5‰. Перенос *P. jacculans* на среду ШП 5 и 10‰ вызывает вначале резкое уменьшение их числа (до единичных особей) и последующую задержку в развитии, чего не наблюдается в контроле. Эта задержка тем дольше, чем выше солёность. Временная задержка в развитии, однако, не сказывается на окончательной численности организмов, и максимальная численность на среде ШП 5‰, так же как и на среде Прата, достигается одновременно. Численность бактерий на среде ШП 5 и 10‰ отли-

чается от контроля незначительно. В вариантах с добавлением органического вещества резко увеличивается число жгутиконосцев по сравнению со средами без таких добавок, а также наблюдается массовое развитие *P. jaculans* при солености 15‰. В отличие от первого варианта отсутствует задержка в развитии при солености 5 и 10‰. Некоторое замедление роста наблюдается лишь при солености 15‰. Абсолютный максимум численности, так же как и в предыдущем варианте, приходится на 10‰. Численность бактерий на среде Прата и среде ШП 5, 10 и 15‰ практически не различается. Попытки адаптации *P. jaculans*, культивировавшегося на среде с соленостью 15‰, к солености 20‰ не были успешными.

Морфологические изменения *P. jaculans* на средах с повышенной соленостью (10 и 15‰) в общем незначительны. Первые несколько суток, во время возобновившегося роста культуры, попадаются очень крупные жгутиконосцы, в 1.5—2 раза крупнее обычных, но сохраняющие примерно обычную форму тела. Кроме того, при солености 10‰ у некоторых инди-

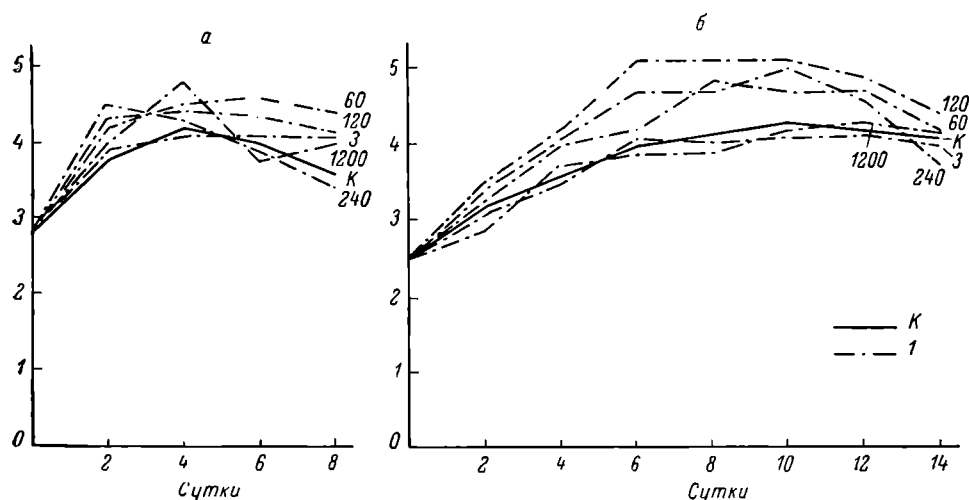


Рис. 3. Рост *Bodo saltans* (а) и *Pleuromonas jaculans* (б) при различных концентрациях CH_3COONa .

K — контроль, I — опыт. Цифрами обозначены концентрации CH_3COONa , мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

видуумов наблюдается нарушение нормального хода деления. Оно проявляется в том, что последующее деление начинается раньше, чем закончится предыдущее, в результате чего, так же как и при культивировании на физиологическом растворе Рингера, образуются «колонии» из 4—5 клеток. Повышенная концентрация солей, таким образом, задерживает заключительные фазы деления. У *Bodo saltans* подобное явление ни разу не наблюдалось.

Отношение к органическому веществу. Массовое развитие жгутиконосцев в водоемах с большим содержанием органических веществ, а также данные опытов по культивированию на средах разного состава говорят о положительном влиянии органики на развитие жгутиконосцев. Выше было показано, что добавление органики вызывает резкое увеличение численности этих организмов и делает возможным их развитие на средах такой солености, при которой без добавления органического вещества они не способны развиваться. В предыдущих опытах в качестве органического вещества использовалось молоко, состоящее, как известно, из большого числа компонентов и не являющееся постоянным по своим характеристикам. В данном опыте в целях стандартизации условий использовалось вещество постоянного состава — уксуснокислый натрий

(CH_3COONa). Использовались следующие концентрации: 3, 6, 12, 60, 120, 240, 600 и 1200 мг/л.

Bodo saltans (рис. 3, а). Добавление уксуснокислого натрия стимулирует развитие жгутиконосцев, но заметное увеличение численности наблюдается только при концентрации 60 мг/л и более. При содержании CH_3COONa 3, 6 и 12 мг/л численность жгутиконосцев практически не отличается от таковой в контроле. Максимально достигаемая численность *B. saltans* при концентрациях 60, 120, 240, 600 и 1200 мг/л оказывается выше, чем в контроле соответственно в 2,4, 1,6, 2, 2,2 и 4 раза. Наибольшей численности жгутиконосцы достигают при самом высоком содержании органического вещества (1200 мг/л). Численность бактерий также увеличивается с возрастанием концентрации CH_3COONa . Обращает на себя внимание то, что при концентрациях 240—1200 мг/л, т. е. там, где наблюдается наибольшее развитие жгутиконосцев, после достижения максимума наступает резкое уменьшение их численности. Этот факт, очевидно, можно объяснить быстрой сменой условий среды, в частности интенсивным накоплением метаболитов бактерий и самих жгутиконосцев.

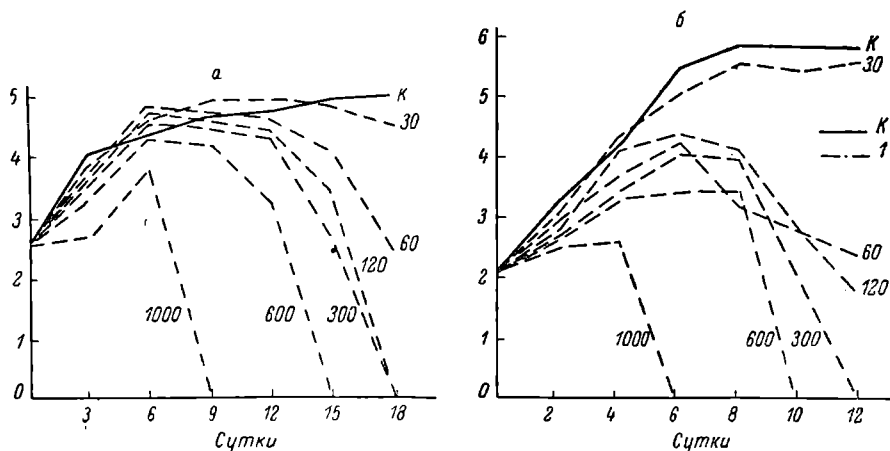


Рис. 4. Рост *Bodo saltans* (а) и *Pleuromonas jaculans* (б) при различных концентрациях NH_4ClO_4 .

Цифрами обозначены концентрации перхлората аммония в мг/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Pleuromonas jaculans (рис. 3, б). Положительный эффект добавления органического вещества наблюдается в опытах и с этим жгутиконосцем. Так же как в опыте с *Bodo saltans*, этот эффект проявляется при концентрациях 60 мг/л и выше. Однако в отличие от *B. saltans*, у которого абсолютный максимум численности отмечается при концентрации 1200 мг/л, *P. jaculans* при таком содержании CH_3COONa развивается слабо, отставая даже от контроля. Абсолютный максимум численности у данного вида наблюдается при концентрации 120 мг/л и превышает таковой контроля в 6 раз. Оптимальными концентрациями для *P. jaculans* являются концентрации 60—600 мг/л. Численность бактерий, как и в предыдущем опыте, возрастает с увеличением концентраций органического вещества.

Таким образом, добавление органического вещества стимулирует развитие обоих видов жгутиконосцев, хотя для каждого вида оптимальные количества органического вещества являются разными.

Отношение к перхлорату аммония. Перхлорат аммония (NH_4ClO_4) — вещество, искусственно получаемое современной промышленностью, и в нормальных условиях в природе не встречается. В связи с этим интересно было установить, как действует это вещество, поступающее с отходами некоторых предприятий в водоемы, на зоофлагеллат. Помимо своей ток-

сичности, перхлорат аммония интересен высоким содержанием кислорода и присутствием азота. В опытах использовались концентрации перхлората аммония 30, 60, 120, 300, 600 и 1000 мг/л.

Bodo saltans (рис. 4, а). В начале опыта, через 3—6 суток, рост жгутиконосцев при всех концентрациях NH_4ClO_4 за исключением 1000 мг/л идет примерно одинаково и мало отличается от контроля. На 9-е сутки уже ясно заметно уменьшение численности жгутиконосцев при всех концентрациях, за исключением 30 мг/л. В последующем продолжается прогрессивная гибель при всех концентрациях, кроме 30 мг/л, и тем быстрее, чем выше концентрация NH_4ClO_4 . Только при концентрации 30 мг/л численность жгутиконосцев практически не отличается от контроля. В переломные моменты снижения численности при всех концентрациях наблюдается снижение двигательной активности. Жгутиконосцы лежат неподвижно на дне или слабо дергаются. Но даже у неподвижных форм сократительная вакуоль продолжает пульсировать. Количество бактерий при всех концентрациях NH_4ClO_4 оказывается практически сходным.

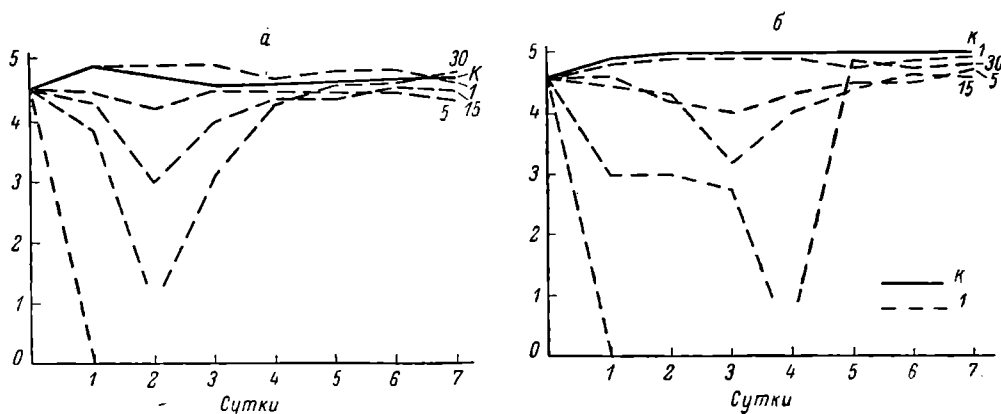


Рис. 5. Рост *Bodo saltans* (а) и *Pleuromonas jaculans* (б) после облучения различными дозами УФ-света.

Цифрами обозначено время экспозиции, мин. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Pleuromonas jaculans. Аналогичные результаты наблюдаются и в опытах с данным видом (рис. 4, б). При всех использованных концентрациях, кроме 30 мг/л, после первоначального роста наблюдается массовая гибель жгутиконосцев, и тем быстрее, чем выше концентрация NH_4ClO_4 . Так же как и у *Bodo saltans*, с момента резкого уменьшения численности падает двигательная активность, жгутиконосцы почти неподвижны и лежат на дне. В моменты достижения максимальной численности при концентрациях выше 30 мг/л у *P. jaculans* наблюдается массовое замедление деления. Жгутиконосцы, начав деление, не завершают его. У *B. saltans* это явление не обнаружено. Количество бактерий в вариантах опыта с перхлоратом аммония, как и в опыте с *B. saltans*, практически не отличается от контроля.

Таким образом, только при концентрации NH_4ClO_4 30 мг/л возможен нормальный развитие обоих видов жгутиконосцев. При более высоких концентрациях наступают необратимые изменения, связанные, очевидно, с кумулятивным эффектом данного вещества, что и приводит к гибели жгутиконосцев.

Отношение к ультрафиолетовой радиации. В экспериментах в качестве источника облучения использовалась установка из стронциевых бактерицидных ламп БУВ-30П, излучающих преимущественно лучи спектральной линии 253.4 мкм. Интенсивность потока излучения составила около 550 эрг/мм²/мин. Облучение проводилось в открытых чашках Петри на расстоянии 1 м от ламп. Культуры жгутиконосцев облучались в те

чение 1, 5, 15, 30 и 60 мин., соответственно получая дозы УФ-облучения 550, 2750, 8250, 16500 и 33000 эрг/мм². После облучения культуры для прохождения фотореактивации сутки содержались при непрерывном освещении.

В результате экспериментов было установлено, что *Bodo saltans* (рис. 5, а) выносит 30-минутное облучение УФ-лучами. 60-минутная экспозиция оказалась смертельной. Облучение в течение 1 и 5 мин. на *B. saltans* практически не влияет. После 15-минутного облучения численность организмов резко сокращается, а после 30-минутного в культуре сохраняются лишь единичные особи. Однако уже на 3-и сутки после облучения этими дозами начинается усиленное размножение и на 4—5-е сутки численность жгутиконосцев практически не отличается от таковой в контроле.

Следует отметить изменения в поведении и форме тела жгутиконосцев, подвергшихся облучению в течение 15 мин. Размеры резко уменьшаются, тело округляется и становится почти шаровидным. Кроме того, в отличие от жгутиконосцев контрольных и подвергшихся облучению более слабыми дозами почти все организмы после облучения этой дозой активно плавают в толще жидкости, хотя в нормальных условиях для них более обычным способом передвижения является ползание. При экспозиции 30 и 60 мин. округление тела наступает у всех особей и большинство жгутиконосцев лежит на дне, судорожно подергиваясь. В дальнейшем наступает массовая гибель. После облучения в течение 60 мин. изменения, вызванные УФ-лучами, оказываются необратимыми, что и приводит к полной гибели всех жгутиконосцев. При меньших дозах, вызывающих тем не менее значительное уменьшение численности, некоторый процент жгутиконосцев способен к репарации повреждений, вызванных УФ-лучами, и уже на третьи сутки наблюдается усиленный рост оставшихся особей, увеличение размеров до обычных или даже немного крупнее, а затем быстрое деление.

Реакция *Pleuromonas jaculans* на облучение УФ-лучами аналогична таковой *Bodo saltans* (рис. 5, б). Однако необходимо отметить, что этот вид, очевидно, более чувствителен к УФ-радиации. На рис. 10 видно, что лаг-период у *P. jaculans*, облученного в течение 15 и 30 мин., более длительный, чем у *B. saltans*. Последующее увеличение численности после такого облучения наступает на сутки или двое позднее по сравнению с *B. saltans*. Округление тела и резкое снижение двигательной активности замечается уже после 5-минутной экспозиции.

Проведенные исследования отношения двух видов зоофлагеллат к некоторым факторам среды позволяют говорить об их исключительной эврибионтности. *Bodo saltans* и *Pleuromonas jaculans* способны развиваться в широком диапазоне значений pH, на средах разного солевого состава. Для успешного развития при условии наличия органического вещества им достаточны минимальные количества основных солей. В то же время они способны развиваться и при их значительной концентрации. Органическое вещество стимулирует развитие жгутиконосцев и как бы нивелирует для них различные условия окружающей среды. Все это позволяет говорить о широкой экологической валентности данных организмов и, следовательно, об их участии в биологических процессах почти во всех типах водоемов.

Л и т е р а т у р а

1. Ж у к о в Б. Ф. Отношение бесцветных жгутиконосцев *Pleuromonas jaculans* Perty (*Bodonina*) к солености. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 8, с. 35—38.
2. Ж у к о в Б. Ф. Об устойчивости бесцветных жгутиконосцев *Bodo saltans* и *Pleuromonas Jaculans* к ультрафиолетовому облучению. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 12, с. 26—28.
3. К а м ш и л о в М. М. Развитие жгутиконосцев *Bodo marina* на синтетической минеральной среде. — В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с. 44—53.
4. F i n l e y Н. Toleration of fresh-water Protozoa to increased salinity. — Ecology, 1930, 11, 2, p. 337—346.

5. Liebetanz B. Hydrobiologische Studien an Kujavischen Brackwässer. — Bull. Inst. Acad. Polon. Sci. Lett. Ser. B. Sci. Nat., 1925, s. 1—116.
6. Ruinen I. Notizen über Salzflagellaten. II. Über die Verbreitung der Salzflagellaten. — Arch. Prot., 1938, 90, 2, S. 210—258.

Н. В. Горячева

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА СРЕДЫ НА РАЗМНОЖЕНИЕ БЕСЦВЕТНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Для нормального существования простейшие нуждаются в определенных минеральных солях. В этом отношении детально изучены свободноживущие бесцветные жгутиковые, обнаруживающие родство с окрашенными, и ряд паразитических бесцветных жгутиконосцев.

Обе группы принципиально отличаются по способу питания от свободноживущих бесцветных жгутиконосцев сем. *Bodonidae*. Пресноводные представители бодонид *Bodo saltans* и *Pleuromonas jaculans* в лабораторных условиях способны развиваться в отсутствии солей KNO_3 , MgSO_4 и FeCl_3 . Исключение из среды K_2HPO_4 тормозит их размножение [3].

Численность морского жгутиконосца *Bodo marina* в культуре при исключении из среды фосфора значительно снижается, в то время как исключение из среды KNO_3 почти не оказывает никакого влияния [4]. Работы авторами проводились без бактериального контроля, поэтому не могли в полной мере ответить на вопрос о действительном значении исключаемых минеральных элементов в размножении простейших.

В задачу настоящей работы входило выяснение роли минеральных элементов среды в размножении жгутиконосцев на примере моноксеничной культуры, т. е. культуры простейших с одним сопутствующим видом бактерий.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы служила моноксеничная культура бесцветного жгутиконосца *Bodo marina*, поддерживаемая в лаборатории на синтетической минеральной среде [2]. Состав среды: NaCl — 28.15 г, KCl — 0.67 г, $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 5.51 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 6.92 г, $\text{CaCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ — 1.45 г, K_2HPO_4 — 2.5 мг, KNO_3 — 25 мг, бидистиллированная вода — 1 л. Свежеприготовленную среду разливали по 100 мл в колбы для культивирования и автоклавировали 20 мин. при давлении 1 атм. Для культивирования использовали колбы Виноградского на 500 мл. Остывшую автоклавированную среду доводили стерильным раствором NaHCO_3 до величины рН 7.0—7.5.

Затем в каждую колбу вносили инокулят простейших из исходной культуры. Для инокулята обычно отбирали культуру жгутиконосцев, находящуюся в стационарной фазе роста. Жгутиконосцев засевали из расчета 1000—2000 кл. на 1 мл среды. Во время опыта колбы находились в темноте в термостате при температуре 20—21°. В определенные дни опыта, обычно до достижения максимума численности, через каждые 2—3 дня, затем через 5 дней из колб отбирали пробы для подсчета численности жгутиконосцев. Для этого стерильно, после тщательного взбалтывания, отбирали по 5 мл среды в чашки Петри диаметром 70 мм. Через 30—40 мин. после отбора пробы просчитывали под микроскопом МБИ-3 с бинокулярной насадкой АУ-12×1.5, снабженным фазово-контрастным устройством, с объективом 10 и окуляром ×10 или ×7 в зависимости от плотности культуры. Жгутиконосцев просчитывали в 25 полях зрения на дне, в толще и поверхностной пленке. Рост культуры жгутиконосцев характеризовался динамикой численности по дням культивирования, максимальной численностью и временем достижения максимальной численности.

Для контроля за состоянием культуры и поведением простейших после подсчета численности чашки просматривали с объективом водной иммерсии ВИ-70. Продолжительность опытов 30 дней. Учет численности сопутствующих бактерий в культуре жгутиконосцев производился в те же дни, что и подсчет простейших.

Так как в данных опытах жгутиконосцы культивировались на синтетической минеральной среде с сопутствующими бактериями в качестве основного источника пищи, представляло интерес выяснить, как влиял минеральный состав среды на размножение бактерий сопутствующего вида в чистой культуре.

Сопутствующий вид бактерий выделялся посевом на чашки с РПА с последующими отливками из одной колонии. Однородность колоний проверяли повторными посевами на чашки Петри, а чистоту выделенной культуры проверяли на однородность клеток под микроскопом. Культура бактерий содержалась на косяках. Перед опытом бактерии с косяка переводили на стандартную синтетическую среду, пропись которой приводилась выше. В качестве исходной культуры обычно использовали 2-дневную культуру бактерий. В чистой культуре бактерии сопутствующего вида на минеральной среде достигали максимальной численности на 2-е сутки, на следующие сутки их численность снижалась и примерно на одном уровне оставалась несколько дней. Опыты с чистой культурой бактерий продолжались поэтому не более 6 дней. Бактерий культивировали так же, как и жгутиконосцев, в колбах Виноградского, колбы стояли в темноте при температуре 20—21°.

Подсчет численности бактерий в ассоциативной культуре жгутиконосцев—бактерий и в опытах с чистой культурой бактерий проводили методом прямого счета на фильтрах № 2. Так как культуральная среда имела соленость 36‰ перед окраской эритрозином, для лучшего окрашивания бактерий проводился в течение 1 мин. диализ фильтров. Просчитывалось 10 полей зрения под микроскопом «Орговал» при увеличении 1600 (окуляр $\times 16$; объектив 100).

Полученные результаты

Минеральный фосфор. Для изучения влияния минерального фосфора на размножение *Bodo marina* были поставлены опыты со следующими дозами фосфора в среде в форме K_2HPO_4 : 0, 0.01, 0.1, 0.5, 1.0, 2.5, 5.0, 10.0 мг Р/л.

Чтобы исключить влияние небольших доз фосфора, вносимых в среду с инокулятом, в вариантах опыта со средой без фосфора и с содержанием фосфора 0.01 мг Р/л предусматривалось по два пассажа. Для этого на 20-й день культивирования проводились пересевы жгутиконосцев со среды без фосфора и с содержанием фосфора 0.01 мг/л соответственно на такие же среды. В остальных вариантах загрязнение фосфором, вносимое с инокулятом, не могло играть решающей роли. Все варианты опыта проводились в 3—4 повторностях. Аналогичные опыты ставились 5 раз. Рост жгутиконосцев на средах без фосфора и с 0.01 мг Р/л сравнивали с размножением простейших на полной стандартной среде, которая содержала 0.5 мг Р/л.

На среде без фосфора в первом пассаже жгутиконосцы начинали размножаться после 5-дневной лаг-фазы (рис. 1, а). Максимальная численность достигалась на 5 дней позже, чем в контроле, и была много ниже. После достижения максимальной численности сразу же без перехода в стационарную фазу начиналось отмирание культуры простейших. Во втором пассаже на 5-й день культивирования погибало примерно 90% засеянных жгутиконосцев. Клетки простейших увеличивались в размерах в 2.5—3 раза по сравнению с контролем, но работа плавательного жгутика и подвижность клеток не изменялись. Культура постепенно деградировала и к 23-му дню культивирования полностью погибала.

На среде с содержанием фосфора 0.01 мг/л наблюдалась та же тенденция. В первом пассаже жгутиконосцы размножались, но численность их значительно отличалась от контроля (рис. 1, б). Достижение максимальной численности происходило позднее, чем в контроле, на 5 дней. При повторном пересеве на такую же среду численность простейших оставалась на уровне исходного засева и только на 15—20-й день культивирования отмечался некоторый прирост числа клеток жгутиконосцев. Так же как и на среде без фосфора, клетки увеличивались в размерах до 6—7 против 3 мкм в контроле. Двигательная активность клеток не нарушалась.

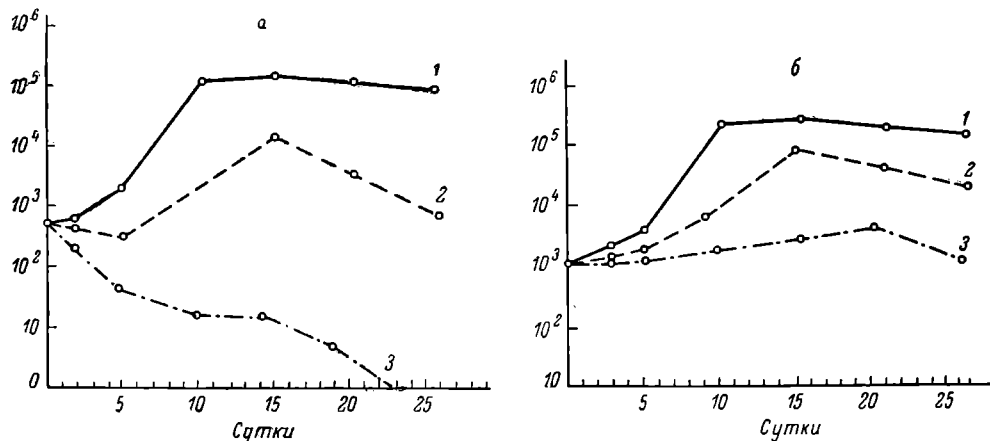


Рис. 1. Размножение простейших на среде без K_2HPO_4 (а) с содержанием 0.01 мг Р/л. (б). 1 — контроль; 2 — 1-й пассаж; 3 — 2-й пассаж. По оси ординат — число клеток жгутиконосцев в 1 мл среды (логарифмическая шкала); по оси абсцисс — длительность опыта, сутки.

Добавление стерильного раствора K_2HPO_4 до конечной концентрации 0.5 мг Р/л в обоих случаях (среда без Р и с содержанием 0.01 мг Р/л) стимулировало размножение жгутиконосцев. При культивировании на средах с содержанием фосфора 0.1—0.5—1.0—2.0 мг/л жгутиконосцы размножались почти с одной и той же скоростью, достигая практически одинаковой максимальной численности одновременно.

Дальнейшее увеличение фосфора (5.0—10.0 мг Р/л) улучшало рост культуры жгутиконосцев. Возрастал темп деления клеток простейших, сокращалось время достижения максимальной численности и увеличивалось максимальное число клеток жгутиконосцев в 1 мл среды. Наибольшей плотности культура простейших достигала на среде с концентрацией 5.0 мг Р/л (табл. 1).

Анализ роста бактерий сопутствующего вида в чистой культуре и в культуре с жгутиконосцем показал следующее (табл. 2). На 2-й день

Т а б л и ц а 1
Размножение *Bodo marina* на средах
с разной концентрацией K_2HPO_4

Концентрация Р в среде, мг/л	Максимальная численность жгутико- носцев, кл./мл $\times 10^5$	Время достижения максимальной численности, дни
0.1	1.24	10
0.5	1.30	10
1.0	1.31	10
2.0	1.34	10
5.0	1.67	8
10.0	1.40	8

Численность сопутствующих бактерий на средах
с разной концентрацией фосфора

Концентрация Р в среде, мг/л	Численность бактерий в культуре простейших, кл./мл $\times 10^6$		Численность бактерий в чистой культуре, кл./мл $\times 10^6$		
	1-й пассаж	2-й пассаж	1-й пассаж	2-й пассаж	время генерации в 1-м пассаже, часы
0.0	2.5	0.2	3.4	0.7	51.6
0.01	3.3	0.5	4.8	0.9	30.5
0.1	6.3	—	9.8	—	19.5
0.5	6.1	—	10.1	—	19.3
1.0	6.2	—	10.4	—	19.3
2.0	6.9	—	11.2	—	18.3
5.0	8.9	—	16.2	—	15.1
10.0	7.1	—	13.1	—	16.8

опытов чистая культура бактерий достигала в опытных условиях максимальной численности. Культура простейших находилась на 2-е сутки культивирования в лаг-фазе, поэтому выедание жгутиконосцами бактерий не должно было значительно изменять численность сопутствующих бактерий.

Численность бактерий в ассоциативной культуре жгутиконосцы—бактерии была наиболее низкой на среде без фосфора и в концентрации 0.01 мг Р/л (табл. 2). Повторный пересев на те же среды приводил к дальнейшему снижению численности бактерий в культуре жгутиконосцев. Наибольшая численность бактерий отмечалась на среде с содержанием фосфора 5.0 мг/л.

Опыты с чистой культурой бактерий показали, что при исходном засеве $1.77 \cdot 10^6$ кл./мл численность бактерий через двое суток на средах без фосфора и с 0.01 мг Р/л только в 1.93 раза превышала исходный засев. Время генерации было в этих условиях больше, чем на средах с более высоким содержанием фосфора. Это говорит о том, что отсутствие фосфора и содержание его в среде в концентрации 0.01 мг/л лимитировало размножение бактерий сопутствующего вида.

Оптимальный рост бактерий наблюдался на средах с концентрацией фосфора 5.0 мг/л. Бактерии достигали в этой концентрации более высокой численности и имели меньшее время генерации.

Таким образом, численность жгутиконосцев в опыте, по-видимому, зависела не непосредственно от концентрации фосфора в среде, а от численности сопутствующих бактерий, их пищевого объекта. Это предположение мы попытались проверить, блокируя антибиотиками размножение бактерий в ассоциативной культуре простейших—бактерий и добавляя в культуральную среду дополнительные источники углерода. В случае правильности нашего предположения жгутиконосцы, питаясь, кроме бактерий, растворенным органическим веществом, не содержащим фосфор, должны были размножаться одинаково на средах с различным содержанием минерального фосфора. Для подавления размножения бактерий использовались антибиотики — пенициллин, стрептомицин, тетраолеан, полимиксин, левомицетин — в различных сочетаниях и концентрациях. Необходимо было подобрать такие условия, чтобы антибиотики, не прекращая размножения жгутиконосцев, подавляли размножение сопутствующих бактерий. Лучшие результаты были получены при сочетании пенициллина и стрептомицина в дозах соответственно 40 и 30 ед./мл. Такие дозы, не подавляя размножения простейших, блокировали размножение сопутствующих бактерий в течение 4 дней.

Во всех опытах с антибиотиками к культуре простейших в качестве дополнительного источника углерода добавлялись этанол до конечной

концентрации 5 г/л, ацетат Na и глюкоза до конечной концентрации 0.1 г/л. В этих опытах размножение жгутиконосцев в первые 4 дня, т. е. в то время, пока не происходило размножения бактерий и простейшие питались растворенным органическим веществом и внесенными с засевом бактериями, совершенно не зависело от концентрации фосфора (рис. 2). После 4 дней, когда бактериостатическое действие антибиотиков прекратилось, а значительная часть добавленного органического вещества была усвоена жгутиконосцами, снова возникла зависимость между численностью бактерий и простейших.

Таким образом, в условиях моноксеничной культуры, при наличии только бактериальной пищи, содержание минерального фосфора в среде влияло на размножение жгутиконосцев косвенно: дефицит фосфора, лимитируя размножение соответствующих бактерий, ограничивал численность простейших.

Азот. Для выяснения отношения бесцветных жгутиковых к различным

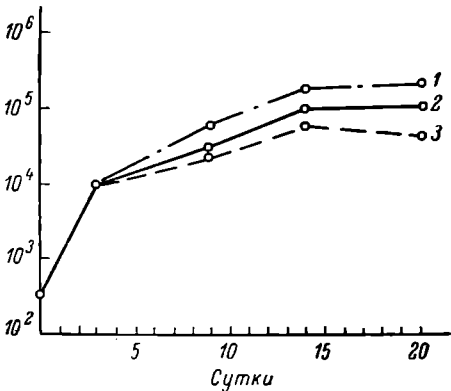


Рис. 2. Размножение простейших на средах с различным содержанием фосфора в среде при добавлении антибиотиков.

1 — контроль; 2 — среда без фосфора; 3 — среда с содержанием 5 мг Р/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

источникам минерального азота и его содержания в среде культуральная среда приготавливалась либо с нитратным азотом в форме KNO_3 , либо с аммонийным в форме $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Концентрации азота задавались следующие: 0—0,03—0,3—3,0—30,0—60,0—120,0—250,0 мг N/л. Проводилось 5 опытов по 4 параллельных в каждом на каждую концентрацию азота.

Все опыты показали сходную тенденцию, поэтому в табл. 3 представлены средние данные одного опыта. Рост простейших характеризовался максимальной численностью и временем ее достижения.

Данные опытов показали, что исключение из состава среды минерального азота не отражалось на размножении бесцветных жгутиконосцев *Bodo marina* (табл. 3). На десятый день культивирования максимальная численность на среде без азота была $2.71 \cdot 10^5$ кл./мл. В средах, содержащих все заданные концентрации нитратного азота, *B. marina* размножался так же и достигал сходных значений максимальной численности в одно и то же время — на десятый день опыта.

Таблица 3

Размножение *Bodo marina* на средах с минеральным азотом

Содержание KNO_3 в среде, мг N/л	Максимальная численность, кл./мл $\times 10^5$	Время достижения максимальной численности, дни	Содержание $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ в среде, мг N/л	Максимальная численность, кл./мл $\times 10^5$	Время достижения максимальной численности, дни
0	2.71	10	0	2.71	10
0.03	2.71	10	0.03	2.78	10
0.3	2.74	10	0.3	2.74	10
3.0	2.81	10	3.0	2.84	10
30.0	2.76	10	30.0	2.88	10
60.0	2.79	10	60.0	2.79	10
120.0	2.84	10	120.0	Нет роста	—
250.0	2.70	10	250.0	Нет роста	—

Размножение простейших в средах с аммонийным азотом в концентрации 0.03—60.0 мг N/л включительно почти не отличалось от размножения на нитратном азоте. Наблюдалась практически одинаковая максимальная численность *B. marina*. Дальнейшее увеличение концентрации аммонийного азота приводило к деградации культуры жгутиконосцев и их гибели на 10-й день после засева.

Численность сопутствующих бактерий в культуре жгутиконосцев во всех условиях опыта, за исключением сред с аммонийным азотом в концентрации выше 30 мг N/л, держалась на протяжении опытов примерно на одном уровне. В табл. 4 приведены данные о численности бактерий в культуре жгутиконосцев на 10-й день культивирования, в момент максимальной численности простейших. На больших концентрациях $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ отмечалась более высокая численность бактерий. Для чистой культуры бактерий сопутствующего вида были получены аналогичные результаты. Во всех концентрациях нитратного азота, в концентрациях аммонийного азота 0.03—30.0 мг N/л включительно и в безазотистой среде сопутствующие жгутиконосцам бактерии в чистой культуре размножались практически с одной скоростью и достигали на 2-е сутки сходной максимальной численности (табл. 5), т. е. на всех концентрациях нитратного азота и на указанных выше концентрациях аммонийного азота наблюдалась индифферентность бактерий к содержанию минерального азота в среде.

Явная стимуляция размножения сопутствующих бактерий происходила при культивировании на средах с высокими концентрациями аммонийного азота. В таких условиях бактерии достигали примерно в 10 раз большей численности.

Таким образом, исключение из среды минерального азота не влияло на размножение бесцветных жгутиконосцев, так как сопутствующие бактерии, являясь азотфиксаторами, успешно размножались на безазотистой среде, обеспечивая хороший рост простейших. Практически одинаковый рост *B. marina* на средах с нитратным азотом и с аммонийным азотом до 60 мг N/л также объясняется, по-видимому, тем, что пищевой объект жгутиконосцев — сопутствующие бактерии в этих условиях достигали почти одинаковой численности.

Калий, кальций, магний. Потребность в этих элементах проверялась посевом жгутиконосцев на стандартную среду с исключением из нее солей KCl, CaCl_2 , MgSO_4 и MgCl_2 . Чтобы не менялась общая концентрация солей и отношение суммы двухвалентных ионов к сумме одновалентных, исключаемые соли заменялись эквивалентной концентрацией солей соответствующей валентности. Соли заменялись следующим образом: KCl заменялся NaCl, CaCl_2 заменялся MgCl_2 , MgSO_4 заменялся MgCl_2 , в случае исключения обеих солей Mg увеличивалось содержание CaCl_2 в среде.

Контролем служил рост культуры простейших на полной стандартной среде. В среде без KCl на 2-е сутки культивирования нарушалась нормальная работа жгутов, простейшие утрачивали способность двигаться и нормально питаться и на 7-й день погибали.

Т а б л и ц а 4

Численность бактерий
в культуре жгутиконосцев в опыте
с разной концентрацией минерального азота

Среды с содержанием нитратного азота		Среды с содержанием аммонийного азота	
мг N/л	кл./мл $\times 10^7$	мг N/л	кл./мл $\times 10^7$
0	1.61	0	1.61
0.03	1.63	0.03	1.63
0.3	1.62	0.3	1.68
3.0	1.65	3.0	1.69
30.0	1.63	30.0	1.84
60.0	1.65	60.0	24.20
120.0	1.68	120.0	24.81
250.0	1.60	250.0	25.10

**Размножение сопутствующих бактерий
в чистой культуре на средах с азотом**

Концентрация нитратного азота, мг/л	Численность бактерий на 2-е сутки, кл./мл $\times 10^7$	Концентра- ция аммо- нийного азота, мг/л	Численность бактерий на 2-е сутки, кл./мл $\times 10^7$
0	2.74	0	2.74
0.03	2.72	0.03	2.80
0.3	2.70	0.3	2.84
3.0	2.80	3.0	2.91
30.0	2.85	30.0	4.45
60.0	2.88	60.0	22.3
120.0	2.80	120.0	26.60
250.0	2.89	250.0	28.30

В среде без CaCl_2 аналогичные нарушения жизнедеятельности *Bodo marina* наблюдались позднее, на 5-й день культивирования, к 10-му дню опыта простейшие погибали (рис. 3, кривая 4).

Бактерии и в том и в другом случае были более устойчивыми, значительное снижение их численности отмечалось только после 2-недельного культивирования, т. е. в начале опыта не было дефицита пищи для простейших и гибель их происходила не по этой причине. По-видимому, отсутствие солей калия и кальция приводило к физиологическим нарушениям в клетках жгутиконосцев.

В среде, не содержащей MgSO_4 , динамика численности жгутиконосцев по дням культивирования не отличалась от контроля (рис. 3, кривая 1). Отсутствие MgSO_4 не сказывалось на численности простейших на протяжении длительного времени

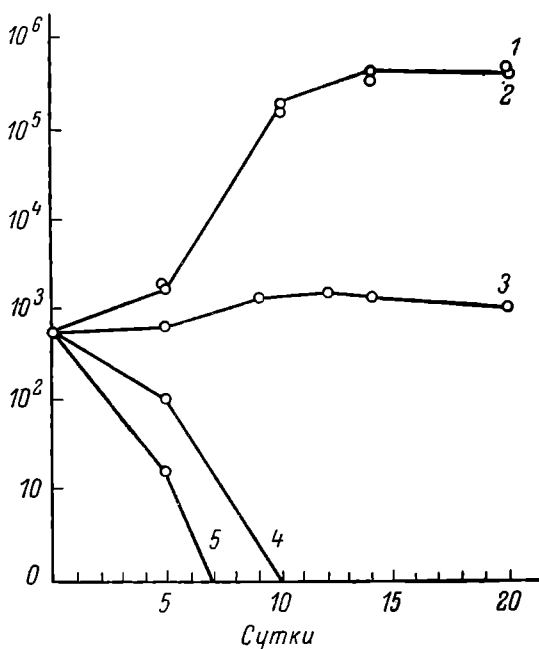


Рис. 3. Размножение простейших на средах разного состава.

1 — полная стандартная среда; 2 — среда без MgSO_4 ; 3 — среда без MgSO_4 и MgCl_2 ; 4 — среда без CaCl_2 ; 5 — среда без KCl . Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

(культура просчитывалась на протяжении 1.5 месяца), но после 35-го дня опыта клетки простейших становились мельче, чем на полной культуральной среде (1 против 3 мкм в контроле).

Полное исключение солей магния из состава среды тормозило размножение *B. marina*. Численность жгутиконосцев во время опыта поддерживалась на уровне, близком к исходному засеву. К концу опыта клетки утрачивали подвижность.

Микроэлементы. Исследовалось влияние на рост культуры жгутиконосцев добавления к среде микроэлементов: CoCl_2 в концентрации 0.5, 1.0, 5.0, 10.0 мг/л; CuSO_4 в концентрации 1.0, 10.0, 20.0, 40.0 мг/л; FeCl_3 в кон-

центрации 0.3, 3.0 мг/л, и смеси микроэлементов, предложенной М. Г. Владимировой и В. Е. Семененко [1] для культивирования водорослей.

Исходный раствор этих микроэлементов приготавливался отдельно по прописи вышеупомянутых авторов: H_3BO_3 — 2.86 г/л; $MnCl_2 \cdot 4H_2O$ — 1.81; $ZnSO_4 \cdot 4H_2O$ — 0.222 г/л; MoO_3 — 176.4 мг/10 л; NH_4VO_3 — 229.6 мг/10 л. Обычно к средам для водорослей добавляется 1 мл такого раствора.

В наших опытах к среде добавлялось 0.01, 0.1, 1.0, 5.0 мл исходного раствора. Опыты показали, что добавка всех исследуемых микроэлементов к основной среде не стимулировала размножение простейших (табл. 6). При добавлении 1.0 и 5 мл смеси микроэлементов численность была даже ниже контрольного уровня.

Т а б л и ц а 6

Размножение жгутиконосцев на средах с микроэлементами

Среды с $CoCl_2$		Среды с $CuSO_4$		Среды с $FeCl_3$		Среды с раствором микроэлементов	
концентрация, мг/л	максимальная численность жгутиконосцев, кл. $\times 10^5$	концентрация, мг/л	максимальная численность жгутиконосцев, кл. $\times 10^5$	концентрация, мг/л	максимальная численность жгутиконосцев, кл. $\times 10^5$	концентрация, мг/л	максимальная численность жгутиконосцев, кл. $\times 10^5$
0	1.78	0	1.78	0	1.78	0	1.81
0.5	1.76	1.0	1.70	0.3	1.72	0.01	1.79
1.0	2.01	10.0	1.91	3.0	1.76	0.1	1.83
5.0	1.92	20.0	1.83			1.0	1.13
10.0	1.84	40.0	0.47			5.0	1.01

По-видимому, необходимые микроэлементы содержатся как примеси в основных солях среды в достаточных для роста простейших количествах. Поэтому при культивировании морских бесцветных жгутиконосцев можно не добавлять к культуральной среде исследованных микроэлементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы, приведенные в настоящем исследовании, показывают, что в монокультурной культуре, при наличии только бактериальной пищи, содержание минеральных солей фосфора и азота на размножение бесцветных жгутиконосцев влияло косвенно. Дефицит в среде минерального фосфора, лимитируя размножение бактерий сопутствующего вида, существенно ограничивал численность простейших. Оптимальная для роста бактерий концентрация фосфора в среде (5.0 мг P/л) стимулировала размножение бактерий и способствовала лучшему росту культуры жгутиконосцев. Хорошо размножаясь на безазотистой среде, сопутствующие бактерии обеспечивали высокую численность жгутиконосцев в среде без минерального азота.

Таким образом, обнаружилась четкая зависимость численности жгутиконосцев не от концентрации в среде минеральных биогенных солей, а от численности сопутствующих бактерий.

Жгутиконосцы *Bodo marina* хорошо размножались на средах с высоким содержанием минеральных солей фосфора (до 10 мг P/л) и азота (нитратного до 250 мг N/л и аммонийного до 60 мг N/л). Азот в аммонийной форме в концентрации выше 60 мг N/л оказывал токсичное действие на простейших.

Добавление к культуральной среде микроэлементов $CoCl_2$, $CuSO_4$, $FeCl_3$ и смеси микроэлементов, применяемых для культивирования одноклеточных водорослей, не давало эффекта стимуляции размножения бесцветных жгутиконосцев. По-видимому, необходимые для роста простей-

ших микроэлементы содержались в качестве примесей к основным солям среды. Жгутиконосцы не размножались на средах без KCl и CaCl₂. Отсутствие калия и кальция вызывало нарушение нормальной работы жгутиков и гибель простейших соответственно на 7-й и 10-й день.

Полное исключение магния из среды тормозило размножение простейших. На протяжении 20 дней опыта численность жгутиконосцев на среде без магния поддерживалась на уровне, близком к исходному засеву, клетки утрачивали подвижность. Исключение из состава среды только соли MgSO₄ не влияло на темп деления клеток и подвижность простейших.

По силе отрицательной реакции простейших на исключение из состава среды исследованные катионы можно расположить в следующем порядке: K > Ca > Mg.

Л и т е р а т у р а

1. В л а д и м и р о в а М. Г. и С е м е н е н к о В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., 1962.
2. Г о р я ч е в а Н. В. Культивирование бесцветных жгутиконосцев. *Bodo marina*. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 11, с. 25—28.
3. Ж у к о в Б. Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиконосцев подотряда *Bodonidacea*. — Наст. сб., с. 139—149.
4. К а м ш и л о в М. М. Развитие бесцветных жгутиконосцев *Bodo marina* на синтетической минеральной среде. — В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с. 45—53.

Л. И. З а х а р о в а

К ВИДОВОМУ СОСТАВУ МИКОФЛОРЫ р. ВОЛГИ

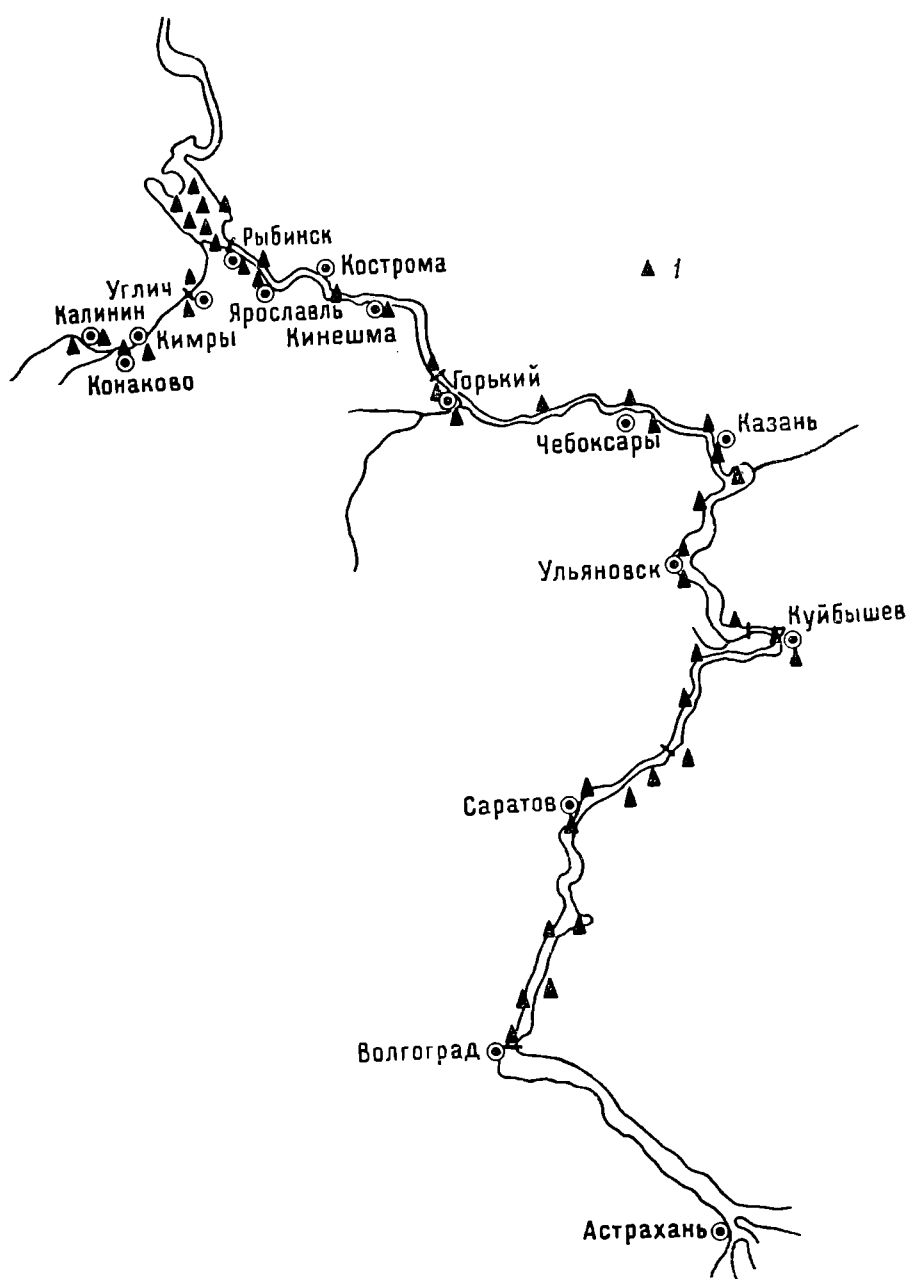
В настоящее время все большее внимание уделяется исследованию микофлоры водоемов, так как грибы играют значительную роль в биологических процессах, в частности принимают активное участие в разложении органических веществ, являются индикаторами загрязнения водоемов, участвуют в биологическом самоочищении водоемов; некоторые из них вызывают гибель взрослых рыб, мальков, икры, беспозвоночных и др.

Несмотря на большое значение грибов в водоемах, они все еще изучены недостаточно, особенно в крупных водоемах, к которым относится и р. Волга. В 1966 г. А. А. Милько и Л. А. Беляковой было начато исследование Волги с целью выяснения видового состава грибов [6]. Ими на участке от г. Кимры до Астрахани было выделено 70 видов грибов. Наибольшее видовое разнообразие и наиболее высокая численность грибов обнаружены в толще воды и в зоне крупных городов.

В последнее время много внимания уделяется исследованию водных грибов — возбудителей заболеваний рыб и икры [3]. Нами в июне—июле 1972 г. была проведена экспедиция по каскаду волжских водохранилищ с целью уточнения экологии и видового состава грибов реки Волги.

Пробы воды для анализа отбирали от г. Калинина до г. Волгограда (см. рисунок); отбор проб проводился в зоне городов и на разном удалении от них.

Пробы отбирали (вручную и при помощи батометра Францева) на мелководье в зарослях водной растительности (стрелолист, рогоз, рдест, роголистник, телорез, тростник), в прибрежной зоне (10—15 м от берега) без растительности (на поверхности и в придонном слое) и по фарватеру по горизонтам: 0—5 см, 1, 2 м, в среднем и придонных слоях. Определялась температура и рН воды. В общей сложности было отобрано около 400 проб. Отобранные пробы подвергали микологической обработке с целью выделения грибов. Для этого применяли метод приманки (главным образом семена конопли) и глубинный посев воды (взвеси грунта) на сусловом агаре



Карта-схема р. Волги.
1 — пункты отбора проб.

(рН 4.8—5.2). Обработку проб проводили в день их отбора. По числу проросших колоний подсчитывали количество грибов. Хотя этот метод недостаточно точен, он позволяет составить представление об относительной степени заселения Волги грибами. Через 5—7 дней после посева проводили количественный учет грибов и одновременно делали отсевы образовавшихся колоний в пробирки с агаром.

Температура воды в среднем находилась в пределах 20.5—23°, за исключением мест сброса вод Конаковской и Костромской тепловых электростанций, где она поднималась до 26°. Величина рН воды колебалась от 6.8 до 8.0.

Из отобранных проб было выделено около 120 видов грибов, принадлежащих к четырем классам [1, 2, 4, 5, 7, 8, 10—19].

Ниже приводится список выделенных грибов.

- | | |
|--|--|
| <i>Absidia glauca</i> Hagem | <i>M. hiemalis</i> Wehmer |
| <i>A. ramosa</i> (Lindt) Lendt | <i>M. luteus</i> Linnemann |
| <i>Achlya bisexualis</i> Coker | <i>M. plumbeus</i> Bonord. |
| <i>Acremonium</i> sp. (№ 44) | <i>M. racemosus</i> Fres. |
| <i>Alternaria alternata</i> (Fr) Keissler | <i>Ostracoderma fulva</i> Schneider |
| <i>Alternaria geophila</i> Daszewska | <i>Panus tigrinus</i> Sing. |
| <i>Amerosporus</i> sp. (№ 4) | <i>Pestotlotia</i> sp. (№ 121) |
| <i>Aphanomyces levis</i> de Bary | <i>Phoma</i> sp. (№ 11, 60, 76, 109, 140) |
| <i>Arthrimum phaeospermum</i> (Corda) Ellis | <i>Ph. sp.</i> (№ 8, 65, 128, 220, 235) |
| <i>Aspergillus clavatus</i> Desm. | <i>Ph. sp.</i> (№ 72, 239, 293) |
| <i>A. flavus</i> Link | <i>Penicillium adametzi</i> Zaleski |
| <i>A. fumigatus</i> Fres. | <i>P. bilaii</i> Chalabuta |
| <i>A. niger</i> van Tiegh. | <i>P. canescens</i> Sopp. |
| <i>A. ochraceus</i> Wiln. | <i>P. chermesinum</i> Biourge |
| <i>A. oryzae</i> Cohn | <i>P. cinnamo-purpureum</i> Abe |
| <i>A. sydowi</i> Bain. et Sartory | <i>P. citreo-viridi</i> Biourge |
| <i>A. ustus</i> Bain. | <i>P. citrinum</i> Thom |
| <i>A. viridi-nutans</i> Ducker et Thrower | <i>P. cyclopium</i> West. |
| <i>Botrytis cinerea</i> Pers. ex Fr. | <i>P. digitatum</i> Sacc. |
| <i>Chaetomium anahelicinum</i> Udagawa et Cain | <i>P. expansum</i> Link |
| <i>Ch. siccineum</i> Skolko et Growes | <i>P. fellutanum</i> Biourge |
| <i>Cladosporium brewi-compactum</i> Pidopl. et Deniak | <i>P. frequentens</i> West. |
| <i>Cl. griseo-olivaceum</i> Pidopl. et Deniak | <i>P. funiculosum</i> Thom |
| <i>Cl. herbarum</i> (Persoon) Link ex Fries. | <i>P. fuscum</i> (Sopp) Raper et Thom |
| <i>Coniothyrium</i> sp. (№ 35, 49, 87, 210, 237, 431, 499) | <i>P. granulatum</i> Bain |
| <i>Cunninghamella japonika</i> (Saito) Pidopl. et Milko | <i>P. implicatum</i> Biourge |
| <i>Curvularia affinis</i> Boedijn | <i>P. jenseni</i> Zalleski |
| <i>Dimatiaceae</i> (№ 22, 31, 49, 115, 286, 448, 487) | <i>P. lanoso-griseum</i> Thom |
| <i>Elladia saccula</i> (Dale) Smihith | <i>P. lanosum</i> West. |
| <i>Fusarium avenaceum</i> (Fr.) Sacc. | <i>P. martensii</i> Biourge |
| <i>F. heterosporum</i> Nees | <i>P. multicolor</i> Gr. Manoil et Porad. |
| <i>F. moniliforme</i> Shellott. v. <i>lactis</i> (Pir. et Rib.) Bilai | <i>P. nalgiovense</i> Laxa |
| <i>F. moniliforme</i> Shellott. v. <i>subglutinans</i> Wr et Rg. | <i>P. notatum</i> West. |
| <i>F. oxysporum</i> Schecht. Snyder et Hahs | <i>P. ochro-chloron</i> Biourge |
| <i>F. oxysporum</i> Schecht. Snyder et Hahs v. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai | <i>P. oxalicum</i> Currie et Thom |
| <i>F. sambucinum</i> Fuck. | <i>P. pinetorum</i> Christen et Buckus |
| <i>F. semitectum</i> Berk. et Rav. | <i>P. pazilli</i> Bain. |
| <i>F. sporotrichiella</i> Bilai v. <i>poae</i> (Pk) Bilai | <i>P. piscarium</i> West. |
| <i>Geotrichium</i> sp. (№ 56, 402) | <i>P. puberulum</i> Bain. |
| <i>G. sp.</i> (№ 67, 258) | <i>P. restrictum</i> Gilman et Abbott |
| <i>Humicola grisea</i> Traaen | <i>P. roqueforti</i> Thom |
| <i>Macrophoma</i> sp. (№ 412) | <i>P. spinulosum</i> Thom |
| <i>Mortierella isabellina</i> Oudem. | <i>P. steskii</i> Zalleski |
| <i>Mucor circinelloides</i> van Tiegh. | <i>P. urticae</i> Bain. |
| <i>M. corticola</i> Hagem | <i>P. variabili</i> Sopp. |
| <i>M. griseo-cyanus</i> Hagem | <i>P. waksmani</i> Zalleski |
| | <i>P. sp.</i> (№ 361) |
| | <i>P. sp.</i> (№ 34, 406, 500) |
| | <i>Peyronella</i> sp. (№ 144, 61) |
| | <i>Pullularia pullulans</i> (de Bary) Barkhout |
| | <i>Rhizoctonia solani</i> Kuhn |
| | <i>Rhizopus oryzae</i> Went et Prin. Geerlig. |
| | <i>Robillardia vitis</i> Prill et Delacr. |

Saprolegnia ferax (Gruith) Thure
S. parasitica Coker
Spicaria divaricata (Thom) Gilman et
 Abbott
Thielavia terricola (Gilman et Abbott)
 Emmous v. *minor* (Royss et Borut)
 Booth

Torulamyces lagena Delitsch
Trichoderma lignorum (Tode) Harz
T. hamatum (Bon) Bain.
Trimmatostroma betulinum (Corda) Hughes
Zygorhynchus moelleri Vuill.

В экологическом отношении выделенные грибы являются представителями двух групп. Одна группа — виды, ведущие водный образ жизни, другая — обитатели почвы. В водоемы они попадают из воздуха, со стоками и в водной среде являются «случайными».

В табл. 1 приведены данные о количестве встреченных видов грибов по станциям. Число видов суммируется по всем пробам, отобранным на станции.

Наибольшее видовое разнообразие грибов выявлено в зоне крупных городов (Калинин, Ярославль, Горький, Казань, Волгоград) и на мелководье среди водной растительности. По фарватеру найдено несколько большее количество видов грибов по сравнению с прибрежной зоной.

Общими для всего исследуемого участка реки оказались виды *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*, *Trichoderma lignorum*, *Penicillium cyclopium*, *P. frequentens*, *P. roqueforti*, *Mucor circinelloides*, *Pullularia pullulans*, *Fusarium avenaceum*, *Geotrichum* sp. На участке Верхней и Средней Волги встречались виды родов *Phoma* и *Coniothyrium*, отсутствующие в Нижней Волге. Рассматривая видовое разнообразие грибов в районах крупных городов, следует указать на присутствие в каждой пробе грибов рода *Geotrichum*, что свидетельствует о приуроченности их к окрестностям населенных пунктов и зонам пляжей. Интересным оказался участок Нижней Волги от Сызрани до Вольска (залив р. Иргиз) в связи с преобладанием гриба *Mucor circinelloides*.

В табл. 2 приведены средние данные по числу выросших колоний грибов (в чашках Петри на сусле-агаре) на одну пробу. Расчет дан для 5 мл исследуемой пробы.

Из данных табл. 2 видно, что как по всей Волге, так и по отдельным ее частям количество грибов в прибрежной зоне реки больше, чем по фарватеру. По видовому разнообразию соотношение было обратное. Численность грибов увеличивается от верховья к устью. В Нижней Волге заселенность грибами в 2 раза больше, чем в Верхней. В зонах крупных городов, где отмечено большое разнообразие грибов, увеличивается также и их численность. Особенно следует выделить участок Нижней Волги от Сызрани до Вольска, где в среднем как по фарватеру, так и у берегов в 5 мл пробы содержались диаспоры, способные дать в чашке Петри 200—500 и более колоний. Как уже указывалось, доминировал гриб *Mucor circinelloides*. Характерно, что этот гриб преобладал и в воде пруда на острове в районе залива р. Иргиз.

Рассматривая количество грибов по горизонтам, следует отметить, что их численность с глубиной меняется незначительно.

Т а б л и ц а 1

Количество видов грибов, выявленных на станциях

Станция	Количество	
	отобранных проб	выделенных видов грибов
Ниже Калинина (4 км)	6	10
Иваньковское водохранилище близ Конаковской ГРЭС . . .	5	15
Выше Дубны (5 км)	3	2

Таблица 1 (продолжение)

Станция	Количество	
	отобранных проб	выделенных видов грибов
Ниже Дубны (10 км)	3	7
Выше Углича (10 км)	4	2
Ниже Углича (10 км)	4	2
Рыбинское водохранилище:		
Коприно	3	1
Молога	3	3
Наволоок	3	—
Измайлово	3	—
Средний Двор	3	—
Брейтово	3	—
Борисоглеб	3	4
Первомайская	3	1
Весьегонск	3	—
Борок заповедный	3	2
Противье	3	9
Волково	3	—
Мякса	3	—
Череповец	3	—
близ Перебор	5	4
Близ Тутаева	6	11
Выше Ярославля (15 км)	5	11
Район Ярославля	4	16
Ниже Ярославля (20 км)	2	3
Костромское расширение:		
близ ГРЭС	2	2
залив р. Шача	4	7
ниже устья р. Шача	5	6
дер. Воронино	7	10
Ниже Кинешмы (5 км)	8	6
Район Горького (устье Оки)	5	10
Ниже Горького (15 км)	6	5
Район Козьмодемьянска	5	3
Ниже Чебоксар (5 км)	6	6
Ниже Зеленодольска (5 км)	6	1
Район Казани (ковш р. Казанки)	3	8
Ниже Казани (20 км)	2	2
Камское расширение	4	—
Выше Ульяновска (10 км)	4	—
Ниже Ульяновска (10 км)	2	—
Район Тольятти	3	—
Выше Куйбышева (10 км)	4	5
Ниже Куйбышева (20 км)	3	6
Ниже Сызрани (10 км)	4	2
Выше Балаковской плотины	5	2
Волгоградское водохранилище:		
ниже Балаковской плотины (5 км)	4	2
в зоне Вольска	3	4
залив р. Иргиз	6	1
залив р. Б. Караман	8	14
выше Саратова (10 км)	3	4
район Саратова	2	4
ниже Саратова (10 км)	6	—
залив р. Еруслан	10	9
залив Пролетарский	4	6
выше Камышина (3 км)	4	3
район Камышина	2	3
разрез (Золотое-Ровное)	14	9
залив Сестренкин	2	3
залив Яблоневый Овраг	3	10
залив Пичуга	2	5
разрез (20 км от плотины)	25	9
предплотинный плес	4	2
район Волгограда	4	11

Число проросших колоний на различных участках реки Волги

Место взятия пробы	Вся Волга		Верхняя Волга		Средняя Волга		Нижняя Волга		Нижняя Волга с вычетом участка от Сызрани до Вольска	
	проб	колоний	проб	колоний	проб	колоний	проб	колоний	проб	колоний
Фарватер	105	51	60	4.4	44	6.9	48	154.8	42	8.3
Прибрежная зона	186	60	27	7.7	49	11.4	110	116.8	94	15.6

Примечание. При обработке полученных данных по видовому разнообразию и по количеству грибов в исследованных участках Волги использовали схему разделения последней, предложенную М. А. Фортунатовым [9]: Верхняя Волга — от истоков до устья р. Шексны (плотина Рыбинского гидроузла); Средняя Волга — от устья р. Шексны до Волжской плотины им. Ленина (г. Тольятти); Нижняя Волга — от Волжской плотины им. Ленина до дельты (нами исследована до Волгограда).

На основании полученных данных можно сделать следующие выводы.

1. Несовершенные грибы встречаются в исследуемой части реки Волги в больших количествах.

2. Наиболее распространены виды *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*, *Mucor circinelloides*, *Penicillium cyclopium*, *P. roqueforti*, *P. frequentans*, *Trichoderma lignorum*, *Pullularia pullulans*, *Fusarium avenaceum*, *Geotrichum* sp.

3. Наибольшее количество видов грибов выявлено в районе г. Ярославля — 16 видов; в Ивановском водохранилище (близ Конаковской ГРЭС) — 15; в Волгоградском (залив Большой Караман) — 14; в районах г. Волгограда, Тутаева, выше Ярославля — 11; ниже г. Калинина, в Костромском расширении (дер. Воронино), в районе г. Горького, в Волгоградском водохранилище (залив Яблоневый Овраг) — 10.

4. В районах населенных пунктов отмечено большее число видов грибов и в большем количестве по сравнению с участками, удаленными от населенных пунктов.

5. В прибрежной зоне отмечено большее количество грибов по сравнению с фарватером.

6. Численность грибов с глубиной меняется незначительно.

Литература

- Билай В. И. Фузариум. Киев, 1955.
- Воронихин Н. Н. К познанию перифитов р. Волги. — Работы Волжской биол. ст. Саратов, 1925, 8, 1—3, с. 55—64.
- Домашова А. А. О флоре водных гифомицетов нижнего Поволжья. — Микол. и фитопатол., 1971, 5, 2, с. 188—193.
- Кузнецова Т. Т. Новые виды рода *Peyronella gold* ex Togl в эпифитной микофлоре некоторых растений. Л., 1967, с. 96—109.
- Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л., 1967.
- Милько А. А., Белякова Л. А. Видовой состав грибов реки Волги. — Микробиол., 1968, 37, 5, с. 944—946.
- Пидопличко Н. М., Милько А. А. Атлас мукоральных грибов. Киев, 1971.
- Пидопличко Н. М. Пеницилли. Киев, 1972.
- Фортунатов М. А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов Волжского бассейна. — Волга-1. Матер. I конф. по изуч. водоемов басс. Волги. Гуйбышев, 1971, с. 11—18.
- Ячевский А. А. Определитель грибов. Несовершенные грибы. Пгр., 1917, 2.
- Ячевский А. А., Ячевский П. А. Определитель грибов. Совершенные грибы. Фикомицеты. М.—Л., 1933, 1.
- Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. — Kew Surrey England, 1971.
- Gilman J. C. A manual of soil fungi. — Iowa USA, 1959.

14. J o n s o n T. W. a. S p a r r o w F. K. Fungi oceans and estuaries. Hafner Publishing CO, 1961.
15. P a w a r V. H., M a t h u r P. N. a. T h i r u m a l a c h a r M. Y. Species of *Phoma* isolated from marine soils in India. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1967, 50, 2, s. 219—231.
16. R a p e r K. B. a. T h o m C. G. A manual of the *Penicillia*. Baltimore, 1949.
17. R a p e r K. B., F e n n e l l D. J. The genus *Aspergillus*. Baltimore, 1965.
18. S k o l k o A. J. a. G r o w e s J. W. Notes on seed-born fungi. — VII Chaetom. Canad. J. Bot., 1973, 51, p. 779—808.
19. U d a g a w a A. J., S h u n - i c h i G. B. a. C a i n K. F. Some new or noteworthy species of the genus *Chaetomium*. Canad., 1969, 47, 12, p. 1939—1951.

К. А. Гусева

РОЛЬ КРЕМНИЯ В РАЗВИТИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Кремний в большинстве водоемов, особенно в речных водах, присутствует в концентрациях значительно больших, чем минеральный азот и фосфор. В морских и пресных водах он находится в окисленном состоянии в форме истинно-растворенного кремния, коллоидального и в виде минеральных частиц. Эти формы, надо полагать, могут переходить одна в другую. В кислых и нейтральных водах стабильных форм растворенного кремния не существует [19]. Общее количество кремния в большинстве случаев превосходит концентрации его растворимых форм [59]. Особенно это наблюдается в водоемах с повышенной мутностью, обусловленной глинистыми взвесями.

Поступление кремния в воду происходит в результате разрушения алюмосиликатных минералов под влиянием CO_2 и органических кислот [19]. Разложение силикатных минералов возможно, по-видимому, и в результате биохимических процессов — жизнедеятельности в водоеме силикатных бактерий (по аналогии с протекаемыми в почве), а также при выветривании горных пород [7]. Есть некоторые указания о возможности участия в этом процессе и диатомовых водорослей [3, 4, 51, 63], о чем будет сказано несколько ниже.

Для определения растворимого кремния обычно применяется метод Диенерта и Ванденбульке [12], не отличающийся большой точностью. С небольшими затруднениями при использовании этого метода приходится сталкиваться в случае большой цветности воды. Поэтому существующие в литературе данные далеко не всегда отражают действительность.

Т а б л и ц а 1

Содержание кремния в поверхностных водах, мг/л [19]

Регион	Предельные концентрации	Средние концентрации	Источник
Австрийские Альпы	1.11	0.0—3.0	Ruttner, 1937
Озерный округ Англии . .	1.16	0.1—2.4	Pearsall, 1930
Северно-Германская низменность	1.35	0.02—3.8	Ohle, 1934
Северо-восток штата Висконсин (США).	2.05	0.2—25.6	Juday, Birge, Meloche, 1938
Япония	10.9	2.3—27.3	Yoshimura, 1930
Центральная Африка . . .	13.6	Следы—33	Beadle, 1932; Beauchamp, 1939
Индонезия	31.3	1.0—71	Ruttner, 1931
Гватемала и Сальвадор . .	48.1	25—77.5	Deevey, 1957

Содержание кремния в водоемах СССР, мг/л

Водоем	Предельные концентрации	Источник
оз. Байкал:		
поверхностные слои	0.8—1.3	Вотинцев К. К. [6]
на максимальной глубине . .	2.5	Расплетина Т. Ф.,
Ладожское озеро	0.5—1.0	Ульянова Д. З., Шерман Э. Э. [17]
Ладожское озеро, Волховская губа	0.5—2.7	Тот же
Верхний Днепр	2.5—10.5	Алмазов А. М. и др. [1]
Киевское водохранилище	1.1—6.2	Тот же
Средний Днепр	0.7—9.6	» »
Кременчугское водохранилище .	1.1—12.5	» »
» »	(1960 г.)	
	1.1—11.2	» »
	(1964 г.)	
Днепровское водохранилище . .	1.6—8.1	» »
Каховское водохранилище	0.8—11.3	» »
	(1955 г.)	
» »	1.0—10.0	» »
	(1959 гг.)	
» »	1.4—7.5	» »
	(1960 г.)	
» »	1.2—6.4	» »
	(1964 г.)	
Учинское водохранилище	0.2—2.0	Гусева К. А. [8]
Волга и ее притоки	0.5—8	Зенин А. А. [13]
Рыбинское водохранилище	0—6.0	Киреева А. С. (неопубликованные данные)
Горьковское водохранилище . . .	0.3—14.1	Тухсанова Н. Г. [18]
Куйбышевское водохранилище . .	0.8—2.8	Гусева Н. Н. [11]

Примечание. Высокая концентрация характерна для устьевых участков впадающих рек.

Содержание растворимого кремния в воде варьирует, как видно из данных, приведенных Дж. Хатчинсоном [19] (табл. 1), довольно в больших пределах в зависимости от типологии и географического положения водоема. В водоемах одного и того же района годовые колебания в большинстве случаев не столь значительны. Так, в водоемах озерного округа Англии содержание кремния колеблется от 0.1 до 2.4 мг/л [52]. В наших водохранилищах и озерах больших колебаний концентраций кремния также не наблюдается (табл. 2). Наибольшие его количества были установлены в Кременчугском водохранилище (12.5—11.2 мг/л) и в первые годы наполнения Каховского водохранилища (11.3 мг/л). В волжских водохранилищах кремния значительно меньше (не более 6 мг/л), однако воды, поступающие в водохранилища, им более богаты. Так, в Горьковском водохранилище было обнаружено кремния в среднем 1.2—1.5 мг/л, в то время как в устье впадающих в водохранилище рек его концентрация достигала 4—8 мг/л [18]. Более высокие концентрации кремния в водах, поступающих в водоем, по сравнению с содержанием в самом водоеме также отмечены К. К. Вотинцевым [6] для оз. Байкал. Аналогичное явление на Ладожском озере наблюдала Г. Ф. Расплетина с сотрудниками [17]. Поэтому в различных частях одного и того же водоема концентрация кремния может быть несколько различной в зависимости от притока поступающих вод. Со старением водохранилищ, со снижением выщелачивания залитых почв поступление кремния снижается. Это хорошо прослежено на Каховском водохранилище в годы его становления — с 1955 по 1964 [1].

В одном и том же водоеме содержание кремния, подобно другим биогенным элементам, варьирует по горизонтам и сезонам. В водоемах с резко

выраженной стратификацией его больше в придонном слое, чем в поверхностном. Увеличение содержания кремния с глубиной было прослежено в оз. Такасука-нума (Япония) [49], в оз. Мендота [49] и в Боденском оз. [28]. У нас эта закономерность установлена на Учинском водохранилище (табл. 3). В Ладожском оз. отмечено незначительное увели-

Т а б л и ц а 3

Среднемесячное содержание кремния, мг/л, по горизонтам
в Учинском водохранилище (по данным Учинской лаборатории
Московского водопровода)

Месяц	1948 г.			1949 г.			1954 г.		
	поверх- ность, 0—1 м	середина, 9—10 м	дно, 20—21 м	поверх- ность, 0—1 м	середина, 9—10 м	дно, 20—21 м	поверх- ность, 0—1 м	середина, 9—10 м	дно, 20—21 м
I	1.0	1.5	4.0	0.75	1.0	4.0	—	—	—
II	1.0	1.5	4.0	2.0	2.0	5.0	4.5	4.5	4.5
III	1.5	1.5	4.0	1.5	1.8	4.8	4.5	5.2	5.5
IV	1.5	2.5	4.0	1.0	2.0	5.0	—	—	—
V	2.4	3.0	3.9	1.2	1.3	1.8	6.5	6.5	7.2
VI	1.0	1.3	3.2	0.8	1.2	2.7	3.2	3.5	5.0
VII	0.6	0.6	3.3	1.0	1.0	4.5	2.5	3.5	4.0
VIII	1.5	1.6	2.0	1.4	1.4	4.3	1.5	1.5	4.0
IX	1.5	1.6	2.0	0.6	0.9	2.1	1.5	2.5	2.5
X	1.5	1.5	—	1.0	1.0	1.3	2.5	2.5	2.5
XI	—	—	—	1.0	1.0	1.3	2.5	2.5	2.5
XII	1.5	1.5	—	1.0	1.5	3.0	2.5	3.0	3.2

чение с глубиной [17]. Придонный слой оз. Байкал, соприкасающийся с иловыми отложениями, содержит несколько больше кремния (2.09 мг/л), чем поверхностный слой воды (1.7—1.8 мг/л), но в грунтовых растворах содержание его достигает значительных величин (13.45—14.82 мг/л) [6]. В Рыбинском водохранилище — водоеме с большой открытой площадью при малых глубинах и частых ветровых перемешиваниях — увеличения содержания кремния в придонных слоях иногда не наблюдается. Обогащение придонных слоев кремнием связано, по-видимому, с миграцией его из донных отложений. Концентрация кремния хотя и в меньшей степени, чем фосфора, но все же зависит от стадии окисления железа на границе раздела ил—вода [19]. Мортимер [50] экспериментально установил, что в сосудах с илом из оз. Уиндермир, выдержанных в анаэробных условиях, содержание кремния было больше, чем в таковых из аэробных условий.

Сезонные колебания концентраций кремния, прослеженные на Рыбинском водохранилище за вегетационный период ряда лет (табл. 4), показали, что в поверхностном слое он присутствует в наибольших концентрациях в мае—первой половине июня. Позднее его концентрация снижается, достигая в июле нулевых значений, а в начале августа он вновь появляется, однако не достигает в большинстве случаев весенних величин. В оз. Байкал максимальное содержание кремния в верхних слоях отмечено в зимний период (декабрь—январь). В феврале—марте с началом вегетации диатомовых оно снижается и в апреле—мае достигает минимума. В течение последующих месяцев вновь нарастает с падением численности ведущей диатомовой водоросли — *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. [6]. Корреляция сезонной динамики кремния в водоеме с развитием диатомовых привлекла внимание ряда исследователей начиная с 1930 г. [27, 49, 64] и дала повод считать основной причиной уменьшения содержания кремния в водоеме его использование диатомовыми водорослями, а также привела к мысли, что этот элемент является одним из основных факторов, регулирующих их развитие. Поскольку кремний входит в состав створок диатомовых водорослей, необходимость его для них не вызвала особых сомнений. Возникал лишь вопрос, в каких коли-

**Концентрация кремния, мг/л в Главном плесе
Рыбинского водохранилища (по данным А. С. Киреевой)**

Месяц	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
V	$\frac{0.25}{0.25}$	0.50—2.25	$\frac{1.50}{2.00}$	$\frac{2.00—0.70}{1.80—0.75}$
VI	$\frac{0.40—0.75}{0.40—1.00}$	$\frac{1.75—0.25}{2.00—0.50}$	$\frac{0.25—0.80}{0.50—1.15}$	$\frac{0.25—0.00}{0.35—0.00}$
VII	$\frac{0}{0.1—0}$	0	$\frac{0—0.35}{0—0.30}$	$\frac{0.25—0.45}{0.25—0.40}$
VIII	$\frac{0.15}{0.20}$	$\frac{1.0}{1.0}$	$\frac{0.15}{0.30}$	$\frac{0.60}{0.40}$
X	$\frac{0.20—0.40}{0.30—0.40}$	$\frac{0.25—0.50}{0.25—0.60}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.20}{0.20}$
XI	$\frac{0.40}{0.40}$	$\frac{0.25}{0.25}$	$\frac{0.10}{0.10}$	$\frac{0.50—0.50}{0.90—0.50}$
XII	$\frac{0.65}{0.65}$	—	—	—

Примечание. В числителе — концентрация кремния в поверхностной воде, в знаменателе — в придонном слое.

чествах он необходим этим водорослям и являются ли они основной причиной резкого снижения кремния в водоеме.

Первые опыты по выяснению потребности диатомовых водорослей в кремнии, поставленные Рихтером [55, 56] с *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. и *Navicula minuscula* Grun. при внесении $K_2Si_2O_5$ в концентрации 0.01 мг/л, дали заметно лучший прирост, чем в культуре без кремния. Позднее Майнхольд [48] повторил эти опыты при внесении лишь следов $K_2Si_2O_5$ в культуры *Nitzschia palea*, *N. dissipatae* Grun., *Navicula minuscula*, получив аналогичные результаты. В Учинской лаборатории Московского водопровода в течение ряда лет выращивались культуры *Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* Kütz., *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs на среде Успенского без добавок кремния [8]. По-видимому, их вполне удовлетворяло то количество кремния, которое поступало из стекла и вносилось с реактивами. При анализе таких культур в них был обнаружен кремний. Культивирование диатомовых водорослей при изолировании поступления его из стекла [20, 23] показало, что в этом случае, хотя кремний в их створках не откладывается, способность к размножению они не теряют.

Выращенные нами *Asterionella formosa* (на среде Успенского) и *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (на среде Чо 10) при добавках различных концентраций Na_2SiO_3 (табл. 5), дали нам возможность установить наилучший их рост при 0.2—0.5 мг/л SiO_2 . При концентрации более 1 мг/л число генераций снижается, но, по-видимому, не в связи с концентрацией кремния, а в результате повышения pH с 7.3 до 8.2 и выше, так как для большинства диатомовых водорослей щелочная реакция среды малоблагоприятна.

Пирсолл [53] показал, что диатомовые в озерах Англии не могут достигать массового развития при концентрации SiO_2 менее 0.5 мг/л. Ланд [43—46] наблюдал нарастание *Asterionella formosa* в этих же озерах при концентрации также не ниже 0.5 мг/л, а развитие *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. и *Fragilaria crotonensis* после спада *Asterionella formosa*, когда снижалось содержание кремния. Развитие у *Melosira italica subsp. subarctica* O. Müll. лимитируется, по его наблюдениям, при более высоких

Размножение *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus hantzschii*, кл./см³ при различных концентрациях кремния

<i>Asterionella formosa</i> на среде Успенского			<i>Stephanodiscus hantzschii</i> на среде Чо 10	
SiO ₂ , мг/л	опыт 1, 5 дней	опыт 2, 20 дней	SiO ₂ , мг/л	5 дней
0.0	365	95	0.0	25
0.2	870	95	0.5	350
0.4	726	130	1.0	115
0.6	199	145	2.0	40
1.0	21	85	3.0	35
			3.5	0

концентрациях, чем у вышеприведенных форм. Килхем [36] на основании литературных данных пришел к выводу, что наименьшая потребность в кремнии у *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., достигающего максимума развития при 0.6 мг/л SiO₂. На незначительно большую концентрацию (0.9 мг/л) приходится максимум *Tabellaria flocculosa*, а максимум *Asterionella formosa* — на 1.7 мг/л. Наибольшая потребность в кремнии у *Melosira granulata*, максимум которой отмечен при 13.4 мг. Чо [22] удавалось культивировать *Asterionella formosa* при 9.8—19.6 мг/л SiO₂, а *Fragilaria crotonensis* — при 19.6—39 мг/л. *Nitzschia palea*, *N. acicularis* W. Sm. и *Fragilaria crotonensis* давали наилучший прирост при 14 мг/л SiO₂.

По данным Люина [40, 41], рост *Navicula pelliculosa* (Brele) Hilse пропорционален концентрации кремния в среде. При внесении в среду 3.5, 8.3, 34.0 мг/л кремния время генерации равнялось соответственно 20.4, 13.7, 13.1 часа, а количество кремния в клетках колебалось в зависимости от его концентрации в среде и составляло 4—22% от сухого веса клетки. Ёргенсен [34, 35] в тщательно поставленных опытах также показал, что рост *Nitzschia palea* и *Bacillaria paradoxa* Gmelin. пропорционален концентрации кремния в среде в пределах 0.1—10 мг/л. Быстрое снижение его до 0.03—0.04 мг/л лимитирует развитие этих диатомей независимо от первоначального его содержания. По данным Н. А. Левшиной [15], наилучший рост *Nitzschia palea* наблюдается при 8—10 мг/л Si; потребление кремния этой водорослью идет пропорционально его концентрации в среде.

Различная потребность в кремнии у различных диатомовых водорослей прежде всего связана со структурой их створок и накоплением его в них. Среди диатомовых встречаются формы с очень нежными створками. Так, например, *Stephanodiscus subtilis* (V. Goor) A. Cl. имеет створки настолько тонкие, что при фиксации они спадаются, вызывая сомнение в принадлежности такой формы к диатомовым. У других видов створки массивные, с ясно выраженной структурой, четкость которой зависит от возраста клетки и условий среды.

Данные по содержанию SiO₂ у различных диатомовых при расчете на клетку приведены в табл. 6, а в % на сухой вес — в табл. 7. Ейнзеле и Грим [26], изучившие довольно подробно содержание кремния у различных видов диатомей, установили, что содержание его колеблется в довольно широких пределах в зависимости от вида. *Asterionella formosa*, например, содержит $45 \cdot 10^{-9}$ мг SiO₂ на клетку, а *Cyclotella bodanica* Eulenst. — $1500 \cdot 10^{-9}$ мг. По данным этих же авторов, наиболее богаты кремнием *Centricea*, у которых на 1 м² створки приходится $0.5—2 \cdot 10^{-9}$ мг SiO₂, в то время как у *Pennatae* — $0.08—0.15 \cdot 10^{-9}$ мг. Приведенные содержания кремния для каждого вида (табл. 6) являются более или менее констант-

**Содержание кремния в планктонных диатомовых водорослях
при расчете на 10^6 клеток [46]**

Водоросль	SiO ₂ , мг/10 ⁶ клеток		Источник
	предельное	среднее	
<i>Asterionella formosa</i>	97—171	139	Einsele, Grim, 1938
То же	100—175	137	Lund, 1950; Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
» »	140—165	153	Gardiner, 1941; Mackenzie, 1940
» »	—	178	Wipple, Jackson, 1899
<i>Cyclotella comta</i>	—	750	Einsele, Grim, 1938
<i>C. glomerata</i>	—	220	То же
<i>C. socialis</i>	850—1150	1000	» »
<i>Diatoma elongatum</i>	—	250	» »
<i>Fragilaria crotonensis</i>	170—215	189	» »
То же	189—190	188	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
<i>Melosira granulata</i>	—	130	Einsele, Grim, 1938
То же	—	620	Prowse, Talling, 1958
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	—	280	Einsele, Grim, 1938
<i>M. italica</i>	—	320	То же
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	165—274	237	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
<i>Synedra acus</i> v. <i>angus tissima</i>	1100—1250	1175	Einsele, Grim, 1938
<i>S. acus</i> v. <i>radians</i>	—	286	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
<i>Stephanodiscus astraea</i>	—	8500	Einsele, Grim, 1938
<i>S. hantzschii</i>	32—47	41	То же
<i>St. hantzschii</i> v. <i>pusillus</i>	—	100	Swale, 1963
<i>Tabellaria flocculosa</i>	250—420	310	Kilkwitz, 1914
			Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
То же	370—420	395	Einsele, Grim, 1938

ными величинами, мало зависящими от условий среды. Это подтверждают наблюдения Ланда [44]. По данным последнего, содержание кремния у *Asterionella formosa* различных озер Англии до периода максимального ее развития и при наибольшей вспышке колебалось в небольших пределах. Перед вспышкой развития клетки содержали 0.14—0.13 мг SiO₂/10⁶ кл., а после спада — 0.140—0.139 мг/10⁶ кл. Аналогичное наблюдалось и при выращивании различной плотности культуры *Asterionella formosa*: при плотности 249 000 кл./мл на 10⁶ кл. приходилось 0.12 мг SiO₂, при плотности 6700 кл./мл — 0.15 мг.

Из данных табл. 6 и 7, составленных Ландом [46] по данным различных авторов, видно, что количество SiO₂ на сухой вес клетки различных видов диатомовых колеблется в пределах 20—63%, а содержание его на 10⁶ кл. — 100—8500 мг. Наибольшие количества кремния при расчете на 10⁶ кл. обнаружены у *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella socialis* Schütt. и *Synedra acus* Kütz., а в % на сухой вес у *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *M. granulata* и *Tabellaria flocculosa*. Из этих же таблиц видно, что для одних и тех же видов разными авторами приведены очень близкие величины SiO₂ на 10⁶ кл. (*Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*), а для других видов (*Melosira granulata*) они резко различны. Последнее, возможно, связано с высокой интенсивностью размножения и с уменьшением размера клеток. В таких случаях поступление в клетки кремния может не успевать за их делением.

Содержание кремния в планктонных диатомовых водорослях,
‰ на сухой вес [46]

Водоросль	SiO ₂ на сухой вес, ‰		Источник
	предельное	среднее	
<i>Asterionella formosa</i>	39—52	45	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
То же	32—61	45	То же
<i>Fragilaria crotonensis</i>	44—48	46	» »
<i>Melosira baicalensis</i>	—	49	Вотинцев, 1958
<i>M. granulata</i>	—	54	Prowse, Talling, 1958
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	59—68	63	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	20—33	26	Swale, 1963; Heron a. Mackereth (не- опубликованные данные)
<i>S. hantzschii</i> v. <i>pusillus</i>	—	30	Kolkwitz, 1914
<i>Synedra acus</i> v. <i>radians</i>	25—36	31	Heron a. Mackereth (неопубликованные данные)
<i>Tabellaria flocculosa</i>	48—56	53	То же

В культуре и в природе мельчание клеток может проявиться за несколько дней. При очень плотных культурах, выделенных нами из одной клетки, мы часто обнаруживали клетки разного размера, что связано, вероятно, с самозатенением. Клетки, получившие больше света, дали, надо полагать, больше генераций, чем клетки, имевшие его в недостаточном количестве. По наблюдениям Ланда [46], на свету клетки диатомовых могут продолжать делиться и в отсутствии нужного для них количества кремния, за счет внутриклеточного запаса. Содержание кремния у одной и той же формы диатомовых может зависеть не только от количества его в среде и интенсивности размножения, но и от присутствия элементов, способствующих его поступлению в клетку. Так, восстановительные соединения серы улучшают усвоение кремния [39], а при недостатке марганца клетки теряют способность образовывать створки нормальной структуры, как это было отмечено у *Achnanthes longipes* Ag. [57].

Кремний диатомовым необходим не только как строительный материал для их створок. Работы, проведенные Люином [40] с *Navicula pelliculosa*, показали, что кремний в темноте усиливает дыхание. Вещества, стимулирующие дыхание (главным образом углеводы), повышают поступление кремния в клетку, а ингибиторы дыхания (цианид, флюорид, иоацетат, арсенит, азид, флюорацетат) задерживают его поступление. Роль кремния в метаболизме клеток диатомовых и связь его с энергетическим обменом исследовали на той же водоросли позднее Коомбс с сотрудниками [24]. По их наблюдениям, пока в среде имелось достаточное количество кремния, увеличение численности клеток *N. pelliculosa* сопровождалось повышением содержания в них общего углерода, нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов и хлорофилла. При исчезновении в среде кремния размножение водоросли сразу же прекращалось, тогда как концентрация клеточных компонентов продолжала расти. Спустя 5—7 час. кремниевое голодание прекращалось увеличение содержания РНК, белков, углеводов и хлорофилла, а концентрация ДНК и липидов возрастала на протяжении всего периода дефицита кремния (46 час.). При внесении кремния прекращался синтез липидов, происходило постепен-

ное уменьшение общего содержания органического углерода, углеводов и увеличение ДНК и хлорофилла.

Полученные результаты были подтверждены и несколько дополнены Дарлеем и Волкани [25], работавшими с культурами *Cylindrotheca fusiformis* Reimann. Установлено, что после первых 12 час. кремниевого голодания содержание углеводов, пигментов, белков и РНК в клетках увеличивается на 75, а ДНК — только на 10%. Последующее внесение кремния стимулирует немедленно синтез ДНК, за которым следует митоз и деление клеток у 85% популяций. Для снятия ингибирования необходимо внести около 50% кремния, содержащегося в створках при нормальном развитии водоросли.

На культуре *Cyclotella cryptica* Reimann при смене света и темноты (12 : 12 час.) Вернер и Пирсон [60, 61] показали, что после затемнения культуры с добавкой кремния происходит превращение углеводов в белки и увеличение содержания кремния на 50%. Содержание липидов оставалось постоянным в течение всего периода темноты. Без $\text{Si}(\text{OH})_4$ деление клеток замедлялось; синтез протеина блокировался быстрее, чем фотосинтез и увеличение органического вещества; ингибировался и синтез пигментов.

Проведенные исследования дают вполне ясное представление о значении кремния не только в процессах построения клеточных створок, но и в процессах, протекающих в самой клетке при образовании ее органических компонентов.

В клетках диатомовых, растущих в нормальной для их развития среде, кроме кремниевой кислоты створок, существует ее фракция в плазме, так называемая плазматическая кремниевая кислота [60]. Обе фракции испытывают количественные изменения при развитии диатомовых в среде без кремния. В створке кремний находится в форме геля кремниевой кислоты [31]. Гайсслер [29] показал, что в створках адсорбция коллоидального кремния идет до степени сухого силикатного геля.

По мнению Люина [42], кремний не может быть заменен другим элементом, сходным с ним по физическим и химическим свойствам и атомному весу. В построении нормальной створки кремний, несомненно, незаменим. Однако, как было сказано выше, отсутствие кремния при некоторых условиях не может не вызвать полного прекращения размножения диатомовых. Хьюгес и Ланд [33] при добавках фосфора добились обильного роста *Asterionella formosa* в озерной воде, в которой концентрация кремния была ниже предела ее обнаружения. При этом эффективность действия фосфора была выше при слабом свете, чем при продолжительном и сильном. Однако сколь долго клетки, выращенные в таких условиях, способны существовать и размножаться, авторами не установлено. Возможно, размножение шло некоторое время за счет накопленного ранее кремния. Предположить же, что у диатомовых возможна хотя бы частичная замена кремния фосфором, прослеженная у почвенных бактерий [30], трудно. В естественных водоемах фосфор присутствует обычно в концентрациях, значительно меньших, чем кремний, хотя извлекается полнее. Примерно среднее соотношение у диатомовых (*Asterionella*) $\text{Si} : \text{P} = 60 : 1$ [26]. Необходимо также учитывать, что большое количество кремния идет на сохранение структуры створки. Последнее весьма важно для диатомовых. Сложная структура их створок, по-видимому, дает им возможность полнее улавливать солнечную энергию [9].

Потребность диатомовых в кремнии тесно связана с наличием в среде азота. Как показала Н. А. Левшина [15] на культуре *Nitzschia palea*, повышение концентрации кремния при обеспеченности азотом приводит к снижению нарастания численности клеток и ослаблению их пигментации. Увеличение интенсивности деления, по-видимому, требует определенных концентраций азота для построения клеток, хотя у диатомей потребность в нем и не столь велика по сравнению с другими водорослями.

В каких соединениях водоросли способны использовать кремний, далеко еще не выяснено. Принято считать, что растворенный кремний, определяемый молибденовым методом, усваивается диатомовыми, а высоко полимеризованные его формы — коллоидальный кремний, по мнению Люина [40], не используется. Однако Бриегер [21] экспериментально показал, что *Fragilaria pinnata* v. *elliptica* (Schum.) Carl. может усваивать такой кремний.

В. И. Вернадский еще в 1922 г. [63] стремился доказать на культуре *Nitzschia* sp. усвоение минерального кремния — каолина. В пропарафиненных сосудах с культурой водорослей после внесения туда каолина он обнаружил присутствие гидрата алюминия — показателя разложения взятого минерала. В параллельных сосудах без водорослей гидрата алюминия обнаружено не было. Поскольку данный опыт проводился не с бактериально чистой культурой водоросли, появление алюминия могло быть результатом бактериальных процессов. Поэтому А. П. Виноградов и Е. А. Бойченко [4] повторили этот опыт с бактериально чистыми культурами *Nitzschia palea* и *Navicula minuscula*, используя в качестве источника минерального кремния накрит — один из каолинов. Им удалось установить, что этот минерал является для данных диатомей достаточным источником кремния, но какую часть его они используют — осталось невыясненным. Извлечение кремния из минералов идет, по наблюдениям Кинга и Дэвидсона [37], при участии энзимов, но детально этот вопрос еще не изучен.

Поскольку разложение минерала процесс экзогенный, то в таких случаях диатомовые водоросли могут способствовать увеличению содержания кремния в водоеме. Последнее возможно и при отмирании водорослей. Скорость и степень извлечения кремния из их створок зависят от pH среды. При pH 8.0 у *Thalassiosira nana* Lohm. извлекается более 5%, а при pH 10 — до 100%, тогда как у *Nitzschia linearis* Hust. — только 20% [35]. По-видимому, скорость отдачи створками кремния зависит от способности гидролизаться той или иной его формы, характерной для вида. В глубоких водоемах, где pH в придонных слоях больших величин не достигает, отдача отмершими клетками запасенного кремния если и происходит, то очень медленно. Поэтому они долгое время сохраняются на дне, захороненные в илах. К. К. Вотинцев [6] считал, что из створок отмерших клеток в воду оз. Байкал переходит небольшая часть кремния, не более 20%. Процесс регенерации створок идет в основном в первые 5 дней после отмирания. Роль же диатомовых в аккумуляции кремния может быть весьма существенной. В оз. Байкал после отмирания *Melosira baicalensis* в годы «урожайные» кремния вносится в 4 раза больше, а в «неурожайные» — в 2 раза больше, чем приносится в озеро притоками [6].

Несмотря на большую значимость кремния для диатомовых в условиях водоема, интенсивность развития последних далеко не всегда совпадает с повышенными концентрациями кремния. Так, в Рыбинском водохранилище (табл. 8) максимальные концентрации кремния наблюдаются в мае — июне. В этот период отмечаются и максимальные биомассы диатомей. Однако близкие биомассы диатомовых Центрального (1955 г.), Моложского (1954, 1955 гг.) и Волжского плесов отмечены в большом интервале концентраций кремния — 0.1—2.5 мг/л. Аналогичное явление можно было наблюдать при несколько больших биомассах в Центральном (1954 г.) и Шекснинском (1955 г.) плесах. В июле в большинстве случаев происходит исчезновение кремния и резкое снижение биомассы диатомовых. Наиболее простое объяснение этому — использование кремния водорослями в весенний период и как следствие спад биомассы. Но часто снижение биомассы начинается несколько раньше исчезновения кремния, как это наблюдалось в Центральном и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища в 1954 г. (табл. 8). Такой же случай отмечен [46] для английских озер.

Т а б л и ц а 8

Содержание Si (мг/л) в поверхностной воде плесов Рыбинского водохранилища и средневзвешенная биомасса (г/м³)
диатомовых водорослей

Месяц	Центральный плес						Шекснинский плес					
	1954 г.		1955 г.		1956 г.		1954 г.		1955 г.		1956 г.	
	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si
V	5.707	0.25—0.50	0.497	0.50—2.25	0.131	1.5	2.234	0.25—1.50	0.485	2.0—1.0	0.451	0.75
VI	4.024	0.40—0.75	4.480	1.75—0.25	1.445	0.25—0.3	0.155	1.00—1.00	5.266	0.9—1.0	1.33	1.0—0.5
VII	0.170	0.00—0.00	0.223	0.00—0.00	1.388	0.00—0.35	0.348	0.25—0.00	0.161	0.00	1.004	0.25
VIII	0.560	0.15—0.20	0.488	1.00—0.00	0.776	0.45	0.092	0.15—0.15	0.303	0.75—0.5	0.275	0.07
IX	0.635	0.40	0.490	0.25—0.50	2.534	0.00	1.568	0.25	1.326	0.5	0.452	0.00
X	1.395	0.40	1.106	0.25	—	0.10	0.832	0.50	0.328	0.45	—	0.70
XI	0.573	0.65	—	0.50	—	—	—	0.50	—	0.50	—	—

Т а б л и ц а 8 (продолжение)

Месяц	Моложский плес						Воляжский плес					
	1954 г.		1955 г.		1956 г.		1954 г.		1955 г.		1956 г.	
	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si	биомасса	Si
V	1.846	0.50	0.348	1.0—2.5	1.560	1.0	4.282	0.25—1.5	0.290	2.00—2.50	0.531	1.25
VI	4.422	0.25—0.40	4.670	1.25—0.25	1.504	1.50—0.50	0.710	0.00—0.7	7.024	0.50—1.25	0.944	0.50
VII	0.527	0.10—0.00	0.009	0.00—0.00	0.703	0.25—0.60	0.820	0.25—0.00	0.163	0.00	0.962	0.00
VIII	0.535	0.10—0.2	0.609	1.00—0.50	0.976	0.2	0.643	0.15—0.10	0.553	0.12—0.50	0.454	0.20
IX	0.595	0.40	0.786	0.25—0.45	0.836	0.00	0.316	0.40	0.542	0.35—0.45	0.253	0.00
X	1.318	0.35	0.578	0.25	—	0.20	0.935	0.35	—	0.75	—	0.75

Однако, так как весеннее снижение диатомовых совпадает с наступлением стратификации, причина снижения их численности может быть вызвана и другими факторами. При стратификации снижается турбулентность вод водоема, и диатомовые, вес которых несколько превосходит удельный вес воды, не имеющие специальных приспособлений для плавания, оседают на дно [10, 16]. Осенью же с наступлением гомотермии они вновь выносятся током воды в верхние слои, и их численность достигает иногда осеннего максимума при отсутствии кремния, как это наблюдалось в сентябре 1956 г. в Центральном и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища (табл. 8). Кремний несомненно не единственный фактор, определяющий биомассу этих водорослей в водоеме. На это указывал еще Пирсолл [53]. Часто при достаточной концентрации кремния наблюдается слабое развитие диатомовых, связанное с недостатком, как это отмечалось на Рыбинском водохранилище, железа или фосфора. В порожистой части р. Даугавы [14] при обеспеченности кремнием развитие диатомовых задерживалось повышенной мутностью.

Далеко не всегда повинны диатомовые и в исчезновении кремния в начальные периоды летней и осенней стратификации. В 1956 г. развитие диатомей в Рыбинском водохранилище было очень слабое (табл. 8). Одной из причин этого, по-видимому, было недостаточное содержание в нем фосфора (как показали гидрохимические анализы). Однако, несмотря на небольшую биомассу диатомовых в июле этого года в Волжском и Центральном плесах (табл. 8), кремний не был обнаружен.

Кремний, подобно фосфору и железу, способен входить в комплексные соединения с минеральными и органическими веществами и с наступлением стратификации частично выпадать, частично сохраняться в коллоидальной форме [2]. Улавливается ли кремний в этой последней форме обычным молибденовым методом и используется ли диатомовыми — пока не вполне ясно. Способность кремния образовывать комплексные соединения с органическим веществом и коагулироваться — одно из положительных явлений в жизни водоема, приводящее к частичному его самоочищению. Коллоидные образования кремния с железом удерживают последнее от выпадания и спасают водоросли от железного голодания. Опыты, проведенные с *Asterionella formosa*, показали, что при одновременном внесении в культуру кремния и железа действие последнего заметно повышается [8].

Литература

1. Алмазов А. М., Денисова А. И., Майстеренко Ю. Г., Нахшина Е. П. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев, 1967.
2. Вережгагин Г. Ю. Байкал. Научно-популярный очерк. Иркутск, 1947.
3. Вернадский В. И. К проблеме разложения каолина организмами. М., 1960, 5, с. 118—119.
4. Виноградов А. П. и Бойченко Е. А. Разложение каолина диатомовыми. — ДАН СССР, 1942, 37, 4, с. 158—162.
5. Вотинцев К. К. Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы *Melosira baicalensis* Wisl (Mayer). — ДАН СССР, 1952, 84, 3, с. 607—610.
6. Вотинцев К. К. Пути миграции кремния в оз. Байкал. — Тр. ВГБО, 1955, 6, с. 70—74.
7. Глазовская М. А. Биологические факторы выветривания в высокогорьях. — Природа, 1952, 12, с. 106—110.
8. Гусева К. А. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. — Тр. ВГБО, 1952, 4, с. 3—92.
9. Гусева К. А. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоеме. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 301—307.
10. Гусева К. А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей. — Гидробиол. журн., 1968, 4, 3, с. 3—7.
11. Гусева Н. Н. Изменения в содержании биогенных веществ Куйбышевского водохранилища в период его становления. — Волга-I. Первая конф. по изуч. водоемов басс. Волги (тез. докл.). Тольятти, 1968, с. 20—21.

12. Драчев С. М., Разумов А. С., Бруевич С. В. и др. Методы химического и бактериологического анализа воды. М., 1953.
13. Зенин А. А. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Л., 1965.
14. Кумсаре А. Я. Гидробиология реки Даугавы. Рига, 1969.
15. Левшина Н. А. Некоторые проблемы гидробиологии. — Тр. МОИП, 1968, 30, с. 103—111.
16. Лунд Д. В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* — Ботан. журн., 1966, 51, 2, с. 176—187.
17. Расплетина Г. Ф., Ульянова Д. З., Шерман Э. Э. Гидрохимия Ладожского озера. — В кн.: Гидрохимия и гидрооптика Ладожского озера. Л., 1967, с. 60—122.
18. Тухсанова Н. Г. К гидрохимической характеристике приплотинной части Горьковского водохранилища. — Волга-I. Первая конф. по изуч. водоемов басс. Волги (тез. докл.). Тольятти, 1968, с. 56—58.
19. Хатчинсон Д. Лимнология. М., 1969.
20. Bachrach A., Lefevr. 1929. Цит. по: Conger P. [23].
21. Bieger F. Über den Silizium-Stoffwechsel der Diatomeen Ber. Deutsch. — Bot. Ges., 1924, 42, S. 59—78.
22. Chu S. P. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. — J. Ecol. 1942, 30, 2, p. 284—325.
23. Conger Paul S. Fixation of silica by diatoms. — Symposium on hydrobiol. Univ. Wisconsin Press., 1941, p. 219—284.
24. Coombs J., Darley W. M., Holm-Hansen O., Valciani B. E. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. I. Chemical composition of *Navicula pelliculosa* during silic on-starvation synchrony. — Plant. Physiol., 1967, 42, 11, p. 1601—1606.
25. Darley W. M., Volcani B. E. Role of silicon in diatom metabolism. Asciliclon requirement for deoxyribonucleic acid synthesis in the diatom *Cylindrotheca fusiformis* Reimann and Lewin. — Exp. Cell. Res., 1969, 58, 2—3, p. 334—342.
26. Einsele W. u. Grim J. Über den Kieselsäuregehalt planktischer Diatomen und dessen Bedeutung für einige Fragen ihrer Ökologie. — Zs. Bot., 1938, 32, S. 545—590.
27. Einsele W., Vetter H. Untersuchungen über die Entwicklung der physikalischen und chemischen Verhältnisse im Jahreszyklus in einem mässig eutrophen See (Schleinsee bei Langenargen). — Inst. Rev. Hydrobiol., 1938, 36, S. 285—324.
28. Elster H. J., Einsele W. Beiträge zur Hydrographie des Bodensees (Obersee). — Inst. Rev. Hydrobiol., 1937, 35, S. 522—585.
29. Geissler U. 1958. Цит. по: Lewin [42].
30. Heinen W. Silicium-Stoffwechsel bei Mikroorganismen. — Arch. Mikrobiol., 1962, 41, S. 229—246; 1963, 45, S. 145—152.
31. Helmcke J. C. Die Feinstruktur der Kieselsäure und ihre physiologische Bedeutung in Diatomeenschalen. — Naturwiss., 1954, 41, 11, S. 254—255.
32. Heron J. A. F. J. H. Mackereth. Цит. по: Lund [46].
33. Hughes J. C., Lund J. W. The rate of growth *Asterionella formosa* Hass in relation to its ecology. — Arch. Microbiol., 1962, 42, p. 117—129.
34. Jorgensen E. G. Silicate assimilation by diatoms. — Physiol. Plant., 1953, 6, p. 301—315.
35. Jorgensen E. G. Solubility of the silica in diatoms. — Physiol. Plant., 1955, 8, 4, p. 846—851.
36. Kilham P. A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. — Limnol. Oceanogr., 1971, 16, 1, p. 10—18.
37. King E. J., Davidson V. The biochemistry of silicic acid. IV. The relation of silica to the growth of phytoplankton. — Biochem. J., 1933, 27, p. 1015—1021.
38. Kolkwitz R. Über die Ursachen der Planktonentwicklung im Lietzensee. — Ber. deutsch. bot. Ges., 1914, 32, S. 639—666.
39. Lewin J. C. Silicon metabolism in diatoms. I. Evidence for the role of reduced sulfur compounds in silicon utilization. — J. Gen. Physiol., 1954, 37, 5, p. 589—599.
40. Lewin J. C. Silicon metabolism in diatoms. II. Sources of silicon for growth of *Navicula pelliculosa*. — Plant. Physiol., 1955, 30, 2, p. 129—134.
41. Lewin J. C. Silicon metabolism in diatoms. IV. Growth and frustule formation in *Navicula pelliculosa*. — Canad. J. Microbiol., 1957, 3, 3, p. 427—433.
42. Lewin J. C. Silification. — In: Physiology and biochemistry of algae, ed. R. A. Lewin. N. Y., 1962, p. 445—455.
43. Lund J. W. G. Studies on *Asterionella formosa* Hass. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. — J. Ecol., 1949, 37, p. 389—419.
44. Lund J. W. G. Studies on *Asterionella formosa* Hass. II. Nutrient depletion and the spring maximum. — J. Ecol., 1950, 38, 1, p. 1—35.
45. Lund J. W. G. The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* (Ehr.) Kütz subsp. subarctica O. Müll. — J. Ecol., 1954, 42, p. 151—170.

46. Lund J. W. G. The ecology of the freshwater phytoplankton. — Biol. Rev., 1965, 40, 2, p. 231—293.
47. Mackenzie E. F. W. Report on the results of the bacteriological, chemical and biological examination of the London waters for the twelve month ended 31 December 1938. — Ann. Rep. Metrop. Wat. London, 1940, 33, p. 69—81.
48. Meinhold Th. Beiträge zur Physiologie des Diatomeen. Conns. — Beitr. Biol. Pflanz., 1911, 10, S. 33—54.
49. Meloché V. M., Leader G., Safranski L., Juday C. The silica and diatom content of Lake Mendota water. — Trans. Wis. Acad. Sci. Arts. Lett., 1938, 31, p. 363—376.
50. Mortimer C. H. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. — J. Ecol., 1941, 29, p. 280—329; 1942, 30, p. 147—201.
51. Murray J. and Irvin R. Цит. по: Вернадский В. И. [3].
52. Pearsall W. H. Phytoplankton in English Lakes. I. J. Ecol., 1930, 18, p. 306—320.
53. Pearsall W. H. Phytoplankton in English Lakes. II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. — J. Ecol., 1932, 20, 2, p. 241—262.
54. Prowse G. A., Talling J. E. The seasonal growth and succession of plankton algae in the White Nile. — Limnol., Oceanogr., 1958, 3, p. 222—238.
55. Richter O. Zur Physiologie der Diatomeen. — Sitzungber. Acad. Wiss. Wien. Math-natur. Kl., 1906, 115, S. 197—215.
56. Richter O. Zur Physiologie der Diatomeen. — Sitzungber. Acad. Wien. Math-natur. Kl., 1909, 118, S. 218—232.
57. Stosch H. A. 1942. Цит. по: Lewin [42].
58. Swale E. M. F. Notes on *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in culture. — Arch. Mikrobiol., 1963, 45, p. 210—216.
59. Tanaka M. Etude chimique sur la metaboolisme mineral dans les lacs. — J. Earth. Sci. Nagoya Univ., 1953, 1, p. 119—134.
60. Werner D. Die Kieselsäure im Stoffwechsel von *Cyclotella cryptica* Reimann, Lewin, Guillard. — Arch. Mikrobiol., 1966, 55, S. 278—318.
61. Werner D., Pirson A. Über reversible Speicherung von Kieselsäure in *Cyclotella cryptica*. — Arch. Mikrobiol., 1967, 57, 1, S. 43—50.
62. Whipple G. C., Jackson D. D. *Asterionella*, its biology, its chemistry and its effect on water supplies. — J. New. Engl. Wat. waks. Ass., 1899, 14, p. 1—25.
63. Vernadsky W. Sur la problème de la decomposition du kaolin par les organismes. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1922, 175, p. 450—452.
64. Yoshimura S. Seasonal variation of silica in Takasuka-numa, Saitama. — Jap. J. Geol. Geogr., 1930, 7, p. 101—113.

Ф. И. Межнин

АДРЕНОКОРТИКАЛЬНАЯ СИСТЕМА И ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ ОСЕТРОВЫХ

Станниус [16] описал желтые тельца, локализованные в почке осетровых и констатировал их как гомолог коры надпочечника млекопитающих. Он идентифицировал небольшие желтые или беловатые тельца у костистых рыб и также рассматривал их как гомолог коры надпочечника. В последующем тельца Станниуса получили «гражданство» в описаниях как хрящевых ганглий, так и костистых рыб. Эта путаница повторилась после того, как Джакомини [8, 9] обнаружил, что у осетровых телец Станниуса, свойственных костистым рыбам, нет, а тельца, описанные Станниусом у осетровых, являются гомологом коры надпочечника млекопитающих. В американской литературе до сих пор продолжается путаница интерренальной ткани и телец Станниуса, хотя Гаррет [7] показал, что эти органы отличаются друг от друга не только гистологическим строением, но и эмбриологическим происхождением. Интерренальная ткань развивается из эпителия целома, а тельца Станниуса — из канала пронефроса.

Если адренокортикальная и хромоафинная ткани костистых рыб изучены более или менее удовлетворительно [1—3, 14], то по осетровым сведениям о концентрации адренокортикальной ткани и хромоафинных клеток

недостаточно и неизвестно, адренокортикальная ткань или тельца Станниуса имеются у этой группы рыб [11].

В литературе имеются некоторые данные по топографии, морфологии и гистохимии адренокортикальной (интерреналовой) ткани у осетровых [4, 5, 8—10, 15]. Данных же по локализации и гистологическому строению адреномедуллярной (хромаффинной) ткани очень мало, собственно говоря, кроме работ Джакомини [8—10], о ней нигде не упоминается.

В настоящей работе изучены топография и гистологическое строение адренокортикальной и хромаффинной тканей у представителей 6 видов семейства осетровых.

Исследовались туловищные почки от следующих видов: белуги (*Huso huso* (L.)) — 6 особей, шипа (*Acipenser nudiventris* Lov.) — 5, севрюги (*A. stellatus* Pal.) — 17, русского осетра (*A. güldenstägti* Brandt) — 11, стерляди (*A. ruthenus* L.) — 17 и бестера (искусственно полученный гибрид белуги и стерляди) — 2. Туловищные почки от указанных видов рыб (отдельно левую и правую) рассекали на дольки и фиксировали жидкостями Буэна и Ценкера. Материал проведен через метилбензоат—бензол и залит в парафин. Серийные срезы толщиной 5 мк окрашивали гематоксилином и эозином или пикроиндигокармином, азановым методом по Гейденгайну, железным гематоксилином и азур-эозином.

У хрящевых ганоидов отсутствует свойственная костистым рыбам головная почка (пронефрос) [3]. У этой группы рыб адренокортикальная ткань в виде мелких круглых или овальных желтоватых телец разбросана на всем протяжении почки. При этом тельца могут локализоваться непосредственно под капсулой почки, в толще ретикуло-лимфоидной ткани или в тесном соседстве с задней кардинальной веной или ее ветвями. В количественном отношении они неравномерно встречаются на протяжении почки, у некоторых видов большинство телец располагается в ее передней части. Количественных различий встречаемости интерреналовых телец в левой и правой половинах не отмечено.

Белуга. Адренокортикальная ткань у этого вида представлена сравнительно крупными тельцами, которые локализованы в почке на поверхности, непосредственно под капсулой, в толще паренхимы и возле кровеносных сосудов. От гемопоэтической ткани почки тельца отграничены соединительнотканной капсулой, от которой в паренхиму тельца отходят септы, делящие тельце на доли и дольки (см. рисунок, а). Паренхима телец состоит из сравнительно мелких клеток полигональной формы. Цитоплазма интерреналовых клеток сильно вакуолизирована, т. е. места, где были липидные включения, остались пустыми после экстракции липидов в процессе проводки и заливки материала. Ядра интерреналовых клеток круглые, с одним, реже с двумя четко выраженными ядрышками. Периферические клетки несколько крупнее, вытянутые, цитоплазма их сильно вакуолизирована, чем в центральных клетках. В центре телец и в междольковой соединительной ткани много кровеносных сосудов и синусоидных капилляров. Большинство телец у белуги локализовано в передней части почки.

Хромаффинные клетки одиночные или группами по 2—4 располагаются в стенках посткардинальной вены и ее ветвей различного диаметра непосредственно под эндотелием. Клетки полиморфные, цитоплазма их реагирует с бихроматом калия (при фиксации жидкостью Ценкера) и становится светло-коричневого цвета. Ядра хромаффинных клеток овальные, реже круглые, крупнее ядер интерреналовых клеток, но беднее хроматином, локализуются в центре клеток.

Шип. Адренокортикальные тельца шипа (см. рисунок, б) меньшего размера, чем у белуги, а соединительнотканые междольковые прослойки толще. Кровеносные междольковые сосуды в тельцах шипа имеют боль-

ший диаметр, чем у белуги. Как у белуги, периферические интерреналовые клетки шипа призматические; цитоплазма их сильнее вакуолизирована, чем у центрально расположенных клеток. Большинство телец локализовано на поверхности почки непосредственно под почечной капсулой и видно невооруженным глазом в виде мелких овальных или круглых образований. Часто в тесном соседстве с интерреналовыми тельцами проходят нервы и располагаются симпатические ганглии, которых в почке шипа довольно много.

Хромаффинные клетки у шипа, как и у белуги, расположены непосредственно под эндотелием задней кардинальной вены и ее ветвей.

Севрюга. У этого вида адренокортикальные тельца круглые, реже овальные, покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, а в отдельных местах интерреналовая ткань отделяется от ретикуло-лимфоидной ткани почки лишь синусоидными капиллярами. Паренхима телец не делится на дольки (см. рисунок, *в*), как это было отмечено у белуги и шипа. Состоит она из мелких полигональных клеток, между группами которых проходят синусоидные капилляры. Цитоплазма интерреналовых клеток севрюги мелкозернистая, в сильно вакуолизированных периферических клетках крупные вакуоли, а в центральных — мелкие.

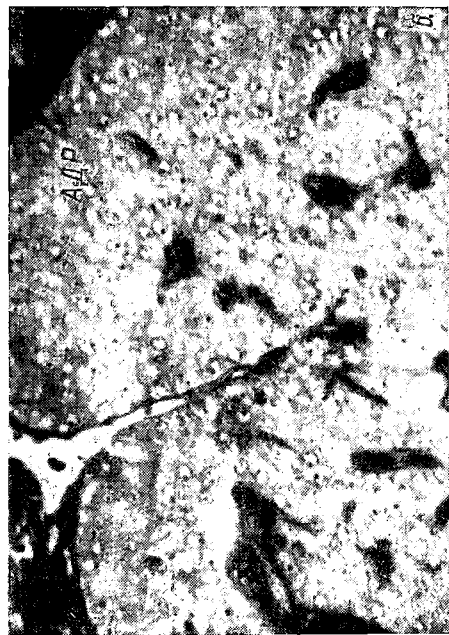
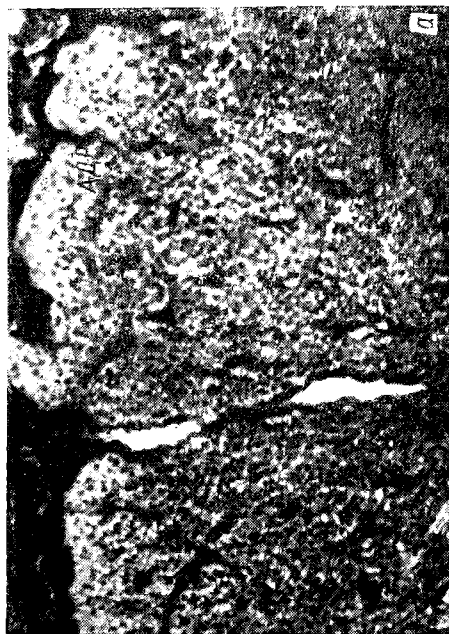
Как и у предыдущих видов, хромаффинная ткань севрюги представлена группами клеток, локализованными в стенках посткардинальной вены и ее ветвей. Но в отличие от первых 2 видов, хромаффинные клетки которых располагаются непосредственно под эндотелием венозной стенки, у севрюги хромаффинные клетки локализуются в толще мышечной оболочки вен (см. рисунок, *г*).

Русский осетр. Адренокортикальная ткань этого вида представлена тельцами различной величины и формы, покрытыми тонкой соединительнотканной капсулой. Паренхима телец состоит из тяжей интерреналовых клеток, между которыми проходят синусоидные капилляры (см. рисунок, *д*). В тельцах осетра нет различий между периферическими и центральными интерреналовыми клетками. И те и другие мелкие, полиморфные, в цитоплазме содержат крупные вакуоли. Но периферические клетки содержат больше вакуолей, а следовательно, и липидных включений. Ядра интерреналовых клеток круглые, сравнительно крупные, богаты хроматином, локализованы в центре клеток.

Хромаффинные клетки группами или в виде цепочки располагаются непосредственно под эндотелием задней кардинальной вены и ее ветвей (см. рисунок, *ж*). У осетра по величине они такие же примерно, как и интерреналовые; круглые или овальные ядра хромаффинных клеток локализуются эксцентрично. Характерной особенностью этого вида является то, что в тельцах между тяжами интерреналовых клеток в рыхлой соединительной ткани встречаются группы хромаффинных клеток (см. рисунок, *е*). При окраске азур-эозином после фиксации жидкостью Ценкера цитоплазма хромаффинных клеток окрашивается в специфический яркий зеленый цвет.

Стерлядь. Адренокортикальная ткань в виде телец преимущественно располагается в передней части почки и в незначительном количестве — в задней. Тельца сравнительно небольшие, богато васкуляризированы синусоидными капиллярами. Капсула в тельцах или отсутствует, тогда от ретикуло-лимфоидной ткани тельце отделяется синусоидными капиллярами, или имеется, но очень тонкая (см. рисунок, *и*). На доли и дольки паренхима телец не делится, а представлена клеточными тяжами, отграниченными друг от друга синусоидными капиллярами. Цитоплазма периферических клеток телец сильнее вакуолизирована, чем центральных (см. рисунок, *и*), причем вакуоли в центральных интерреналовых клетках стерляди очень крупные (см. рисунок, *к*).

Как и у других изученных осетровых, хромаффинные клетки у стерляди одиночно или группами локализованы в стенке задней кардинальной



Адренокортикальные тельца и хромафинные клетки осетровых.

а — адренокортикальная (АДР) ткань белуги (Ценкер, гематоксилин и пикроиндигокармин; увел. 9×10); б — АДР тельца шипа (Бун, железный гематоксилин; увел. 20×10); в — интерренальная ткань осетров (Бун, железный гематоксилин; увел. 20×10); г — хромафинные (ХР) клетки в стенке посткардинальной вены осетров (Ценкер, гематоксилин и эозин; увел. 30×10);

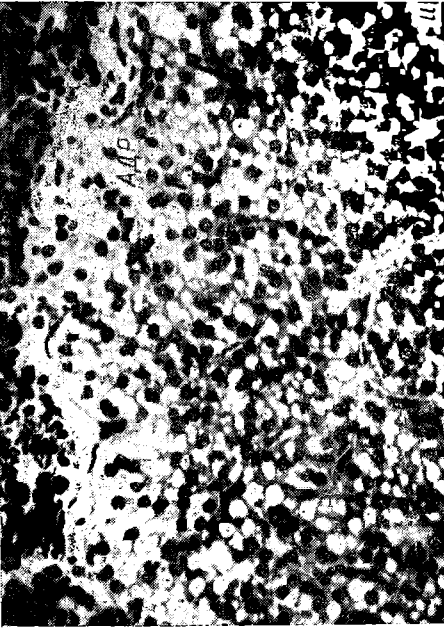
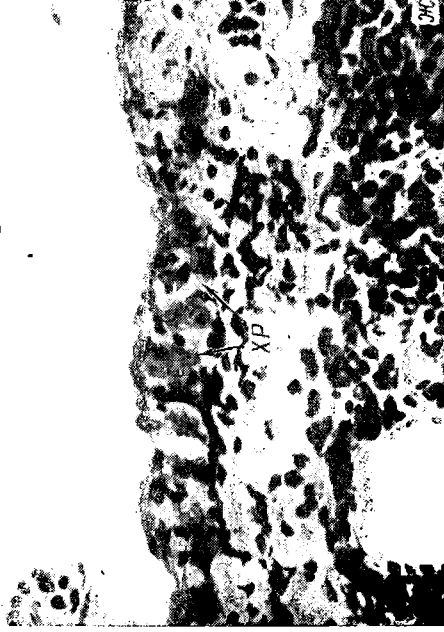
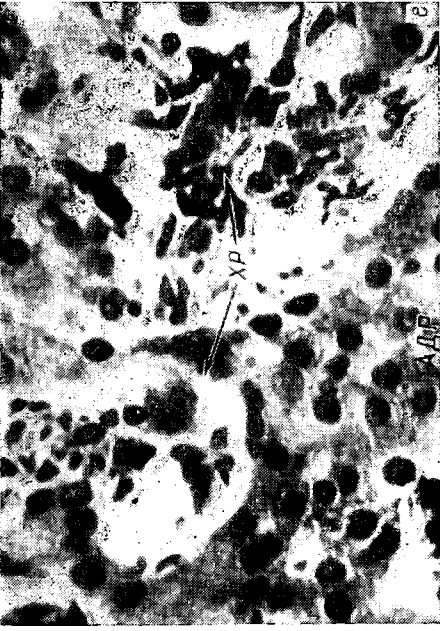
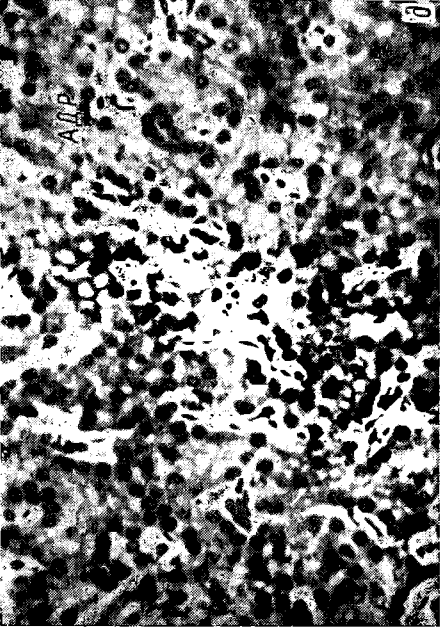


Рисунок (продолжение)

а — АДР ткани русского осетра (Центер, азур-эозин; увел. 20×10); б — ХР клетки в стенке вены русского осетра (Центер, гематоксилин и эозин; увел. 20×10); в — АДР ткани русского осетра (Центер, азур-эозин; увел. 40×10); г — АДР тельце стёрляди (Центер, гематоксилин и эозин; увел. 20×10);

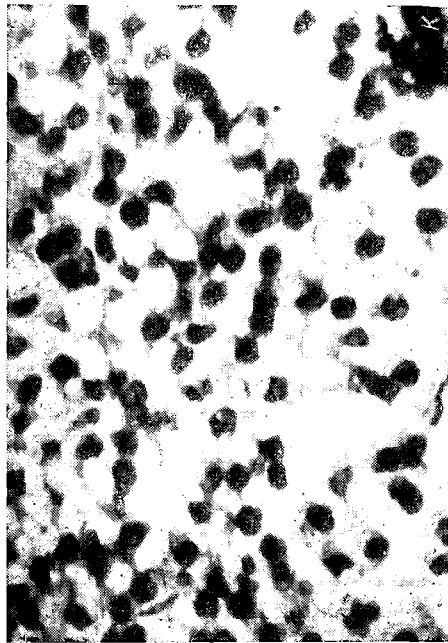


Рисунок (продолжение)

к — крупные вакуоли в АДР клетках стерляди (Ценкер, азур-эозин, увел. 40×10); л — интерренальное тельце бестера (Буэн, гематоксилин и эозин, увел. 40×10); м — КР клетки под эндотелием вены бестера (Буэн, гематоксилин и эозин, увел. 40×10).

вены и ее ветвей. Кроме того, хромаффинные клетки у стерляди обнаружены в симпатических ганглиях и нервных волокнах. Хромаффинные клетки крупнее интерреналовых, овальные ядра их беднее хроматином, расположены чаще в центре клетки, а иногда — эксцентрично.

Бестер (искусственно полученный гибрид белуги и стерляди). У этого представителя семейства осетровых адренокортикальные тельца крупнее, чем у стерляди, но меньше, чем у белуги. Тельца покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, которая дает септы, делящие тельце на доли и дольки (см. рисунок, л). В тельцах много кровеносных сосудов и синусоидных капилляров. Цитоплазма интерреналовых клеток мелкозернистая, содержит небольшие вакуоли. Различий между периферическими и центральными интерреналовыми клетками не обнаружено.

Хромаффинные клетки расположены под эндотелием венозных сосудов (см. рисунок, м).

Топография и гистологическая структура интерреналовой ткани и хромаффинных клеток у белуги, шипа, русского осетра, стерляди и бестера описываются впервые. Телец Станниуса, свойственных костистым рыбам, как отмечает и Джакомини [8, 9], у изученных осетровых не обнаружено. Не обнаружили телец Станниуса Смит [15] у европейского осетра, а Кришнамарти и Берн [13] — у *Acipenser transmontanus*. Вероятно, тельца Станниуса появляются у рыб на промежуточных стадиях между хрящевыми ганоидами и костистыми рыбами. Е. А. Пенькова [4], изучавшая интерреналовые тельца севрюги из разных участков почки на предмет их равноценности в функциональном отношении, отметила, что отличий в функциональной активности телец из различных участков почки обнаружить не удалось. Но она указывает, что тельца могут локализоваться в области головной почки. Однако головная почка, свойственная костистым рыбам, у осетровых отсутствует [3]. Передняя часть их почки свободна от почечных элементов (клубочки, канальцы, выводные протоки) и состоит лишь из ретикуло-лимфоидной ткани, поэтому, вероятно, Е. А. Пенькова и принимает ее за головную почку, хотя у костистых, имеющих головную почку (пронефрос), последняя не всегда состоит лишь из гемопоэтической ткани, а имеет в своем составе и почечные элементы, а у некоторых — еще и фолликулы щитовидной железы [2].

Айдлер и О'Халлоран [11], изучавшие гистоструктуру и гистохимические показатели гидроксистероидных дегидрогеназ интерреналовых телец американского атлантического осетра, выяснили адренокортикальную природу интерреналовых телец осетра. Еще одно подтверждение в пользу адренокортикальной природы интерреналовой ткани осетровых получено в работе [12]. Авторы показали в интерреналовых клетках наличие холестерина, необходимого энзима для стероидогенеза. Дин [6], описывая интерреналовую ткань и хромаффинные клетки осетровых, отмечает, что интерреналовая ткань представлена тяжами эпителиоидных клеток, а хромаффинные клетки не смешиваются с интерреналовой тканью. Нам удалось обнаружить наличие хромаффинных клеток среди клеточных тяжей интерреналовых телец у русского осетра, кроме того, иногда адренокортикальные тельца локализуются рядом с веной, в стенке которой располагаются хромаффинные клетки.

Подводя итог вышеизложенному, можно сделать следующие выводы.

1. У осетровых отсутствует головная почка (пронефрос), свойственная костистым рыбам.

2. Тельца Станниуса, характерные для костистых рыб, отсутствуют у осетровых; вероятно, эти образования появляются у рыб между хрящевыми ганоидами и костистыми.

3. Имеются видовые различия по топографии адренокортикальных телец у изученных осетровых (у белуги и стерляди большинство телец располагается в передней части почки, а у остальных они более или менее равномерно разбросаны по всей почке).

4. Интерреналовые тельца белуги, шипа и бестера дольчатые, а у севрюги и осетра состоят из клеточных тяжей.

5. Периферические интерреналовые клетки в тельцах белуги, шипа и стерляди отличаются от центральных величиной, формой и содержанием вакуолей, а у осетровых и севрюги таких различий не обнаружено.

6. Хромаффинные клетки у всех изученных видов локализованы под эндотелием посткардинальной вены и ее ветвей, за исключением севрюги, у которой они расположены в мышечной оболочке вен, и осетра, где хромаффинные клетки имеются непосредственно в интерреналовых тельцах между клеточными тяжами.

Л и т е р а т у р а

1. М е ж н и н Ф. И. Гистологическое строение интерреналовой и супрареналовой желез у некоторых представителей пресноводных рыб. — Арх. анат., гистол., эмбриол., 1971, 61, 7, с. 32—43.
2. М е ж н и н Ф. И. Интерреналовая и хромаффинная ткань пресноводных рыб. — Вопр. ихтиол., 1972, 12, 4 (75), с. 733—748.
3. М е ж н и н Ф. И. Морфология и топография интерреналовой и хромаффинной тканей у некоторых осетровых. — VI науч. совещ. и симп. по эвол. физиол. Л., 1972, с. 151—152.
4. П е н ь к о в а Е. А. Интерренальная система севрюги (*Acipenser stellatus* Pal.) и ее функциональная связь с гипофизом. — ДАН СССР, 1972, 206, 5, с. 1256—1259.
5. B r i d g e T. W. Fishes: The suprarenal bodies — Cambr. Nat. Hist., 1904, 7, p. 346—348.
6. D e a n e H. W. The anatomy, chemistry and physiology of adrenocortical tissue. — Handb. exp., Pharmacol., 1962, 14, 1, p. 1—185.
7. G a r r e t F. D. The development and phylogeny of the corpuscles of Stannius in ganoid and teleostean. — J. Morphol., 1942, 70, 1, p. 41—68.
8. G i a c o m i n i E. Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei Teleostei. — Mon. Zool. Ital., 1902, 13, p. 183—189.
9. G i a c o m i n i E. Contributo alla canoscenza delle capsule surrenali dei Ganoidi e particolarmente sull'esistenza delle loro sostanza midollare. — Mon. Zool. Ital., 1904, 15, p. 19—32.
10. G i a c o m i n i E. Il sistema interrenale e i corpuscoli di Stannius dei Ganoidi e dei Teleostei. — Boll. Soc. Ital. biol. sper., 1933, 8, p. 1215—1220.
11. I d l e r D. R. a. O' H a l l o r a n M. J. Steroids of a Chondrosteian: identification of interrenal tissue in the american atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus* Mitchill by histological and histochemical methods. — J. Endocrinol., 1970, 48, 4, p. 621—626.
12. I d l e r D. R. a. S a n g a l a n d G. B. Steroids of a Chondrosteian: in vitro steroidogenesis in yellow bodies isolated from kidneys and along the posterior cardinal veins of the american atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus* Mitchill. — J. Endocrinol., 1970, 48, 4, p. 627—637.
13. K r i s h n a m u r t h y V. G. a. B e r n H. A. Correlative histologic study on the corpuscles of Stannius and the juxtaglomerular cells of teleost fishes. — Gener. Comp. Endocrinol., 1969, 13, 3, p. 313—335.
14. N a n d i J. The structure of the interrenal gland in teleost fishes. — Zool., Univ. California Publ., 1962, 65, 2, p. 129—211.
15. S m e t D e W. Considerations on the *Stannius corpuscles* and the interrenal tissues of boni fishes, especially based on researches in *Amia*. — Acta Zool. Stockholm, 1962, 43, 2—3, p. 201—219.
16. S t a n n i u s H. Über Nebenniere bei Knochenfischen. — Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med., 1839, 19, 46, p. 97—101.

Влияние минерального состава среды на размножение бесцветных жгутиконосцев. Гор я ч е в а Н. В. В сб.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 30 (33). 1975. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., с. 149—157.

Исследовалась роль минеральных элементов среды в размножении бесцветных жгутиконосцев на примере монокультурной культуры *Bodo marina*. Показано, что в условиях монокультурной культуры численность жгутиконосцев зависела не от концентрации в среде минеральных биогенных солей, а от численности сопутствующих бактерий. Жгутиконосцы хорошо размножались на средах с высоким содержанием солей фосфора (до 10 мг Р/л в форме K_2HPO_4) и азота (нитратного до 250 мг N/л и аммонийного до 60 мг N/л). Микроэлементы $CoCl_2$, $CuSO_4$, $FeCl_3$ и смесь микроэлементов, применяемых для культивирования водорослей, не оказывали стимулирующего эффекта на размножение *B. marina*. На средах без KCl и $CaCl_2$ жгутиконосцы погибали соответственно на 7-й и 10-й день. Исключение солей магния из среды тормозило размножение простейших. Илл. — 3, табл. — 6, библи. — 4 назв.

УДК 582.28 (282.247.41)

К видовому составу микрофлоры р. Волги. З а х а р о в а Л. И. В сб.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 30 (33). 1975. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., с. 157—164.

В настоящей статье представлены данные о видовом составе и экологии водных грибов каскада Волжских водохранилищ. В июне—июле 1972 г. было проведено исследование микрофлоры реки Волги на участке от г. Калинина до Волгограда. Пробы воды отбирались на мелководье в зарослях водной растительности, в прибрежной зоне и по фарватеру. Из отобранных проб было выделено около 120 видов грибов, принадлежащих к 4 классам. В экологическом отношении выделенные грибы относятся к 2 группам. Первая группа — виды, ведущие водный образ жизни, 2-я — обитатели почвы, попадающие в воду из воздуха и со стоками воды. Наибольшее видовое разнообразие грибов выявлено в зоне крупных городов и на мелководье среди водной растительности. Численность грибов увеличивается от верховья к устью. В Нижней Волге заселенность грибами в 2 раза больше, чем в Верхней. Илл. — 1, табл. — 2, библи. — 19 назв.

УДК 582.26 : 581.19

Роль кремния в развитии диатомовых водорослей. Г у с е в а К. А. В сб.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 30 (33). 1975. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., с. 164—176.

Обзор иностранной и отечественной литературы о роли кремния в развитии диатомовых водорослей. Табл. — 8, библи. — 64 назв.

УДК 591.8 : 597

Адренкортикальная система и хромаффинные клетки осетровых. М е ж н и н Ф. И. В сб.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 30 (33). 1975. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л., с. 176—183.

В статье изучены топография, гистологическое строение и локализация адренкортикальной ткани и хромаффинных клеток у 6 представителей семейства осетровых. Показаны видовые и индивидуальные особенности в локализации и строении указанных тканей у осетровых. У представителей этого семейства телец Станниуса, свойственных костистым рыбам, не обнаружено. Илл. — 1, библи. — 16 назв.

Предисловие	3
Г. В. Кузьмин, В. Г. Девяткин. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища	5
Г. В. Кузьмин, А. Г. Охупкин. Фитопланктон р. Волги на трассе строительства Чебоксарского водохранилища и прогноз его альгологи- ческого режима	32
И. М. Балонов. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланк- тона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водо- хранилища в 1968—1972 гг.	47
И. Л. Пырина, В. Г. Девяткин, В. А. Елизарова. Экспери- ментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фи- топланктона	67
В. Я. Костяев. Биологические факторы разрушения фенола	85
Г. А. Лукина. Действие фенола на хлореллу при различных условиях культивирования	88
В. Е. Матей. Действие фенола на центральную нервную и нейроэндокрин- ную системы костистых рыб	97
И. К. Ривьер, Б. А. Флеров. Экспериментальное исследование от- равления <i>Daphnia pulex</i> (De Geer) фенолом, перхлоратом аммония и полихлорпинеом	117
К. А. Гусева. Влияние нефтепродуктов на развитие планктонных водо- рослей в пресноводных водоемах	127
Т. Ф. Микрякова, Н. П. Клайн. Влияние различных доз минераль- ного азота на микробиологическую деструкцию фенола	130
Т. Ф. Микрякова, Н. П. Клайн. Влияние различных факторов на распад фенола	135
Б. Ф. Жуков. К биологии пресноводных зоофлагеллат	139
Н. В. Горячева. Влияние минерального состава среды на размноже- ние бесцветных жгутиконосцев	149
Л. И. Захарова. К видовому составу микрофлоры р. Волги	157
К. А. Гусева. Роль кремния в развитии диатомовых водорослей	163
Ф. И. Межнин. Адренокортикальная система и хромаффинные клетки осетровых	175
Рефераты	183

CONTENTS

	Pag.
Introduction	3
G. V. Kuzmin, V. G. Devyatkin. Phytoplankton in the Ivankovo reservoir and its species composition	5
G. V. Kuzmin, A. G. Okhapkin. Phytoplankton in the Volga river in the region of the building of the Cheboksar reservoir and the algological regime prognosis	32
I. M. Balonov. Seasonal and annual periodicity in the development of phytoplankton in 1968—1972 of Mologa part and the Main part of the Rybinskoe reservoir	47
I. L. Pyrina, V. G. Devyatkin, V. A. Yelizarova. Experimental investigation of heating influence on phytoplankton development and photosynthesis	67
V. Ya. Kostyaev. Biological factors of phenol destruction	85
G. A. Lukina. Influence of phenol on chlorella under different cultivation conditions	88
V. E. Matei. The effect of phenol on the central nervous and neuro-endocrine systems of the teleost fishes	97
I. K. Rivier, B. A. Flerov. Experimental study of poisoning of <i>Daphnia pulex</i> (De Geer) by monohydric phenol, polychlorpinene and perchlorate ammonium	117
K. A. Guseva. Oil-products and their influence on development of plancton algae in fresh-water reservoirs	127
T. F. Mikryakova, N. P. Klain. Different doses of nitrogen and their influence on the microbiological phenol destruction	130
T. F. Mikryakova, N. P. Klain. Influence of different factors on phenol decay	135
B. F. Zhukov. Biology of freshwater zooflagellates	139
N. V. Goryacheva. Influence of mineral composition of media on the colourless flagellates reproduction	149
L. I. Zakharova. On the species composition of Volga mycoflora	157
K. A. Guseva. Silicon and its role in the diatoms development	163
F. I. Mezhnin. Adrenocortical system and chromaffin cells of the sturgeons	175
Abstracts	183



**АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ
В ЖИЗНИ ВОДОЕМОВ**

**ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР
Вып. 30 (33)**

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР*

Редактор издательства И. П. Дубровская
Художник Я. В. Таубвурцель
Технический редактор В. В. Шиханова
Корректоры Р. Г. Гершинская, А. И. Кац и А. Х. Салтаваева

Сдано в набор 28/VII 1975 г. Подписано к печати 31/X 1975 г. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага № 1.
Печ. л. 11³/₄+2 вкл. (1/4 печ. л.)=16.45 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.46. Изд. № 5804. Тип. зам. № 509.
М-56199. Тираж 1500. Цена 1 р. 85 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

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