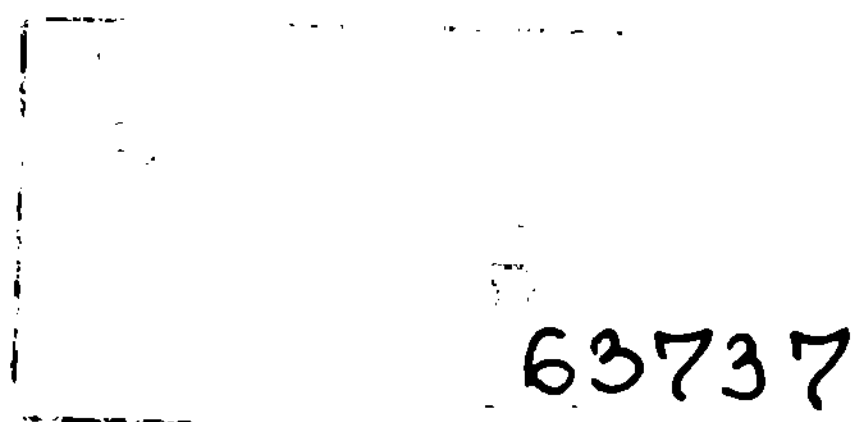


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НЦ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ВОДОРОСЛИ: ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОНИТОРИНГЕ



ЕКАТЕРИНБУРГ, 2011

Все материалы докладов, поступившие до начала конференции, размещены в Интернете: ВОДОРОСЛИ: ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ, ЭКОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОНИТОРИНГЕ: Материалы II Всероссийской конференции (Сыктывкар, 5-9 октября 2009 г.) [Электронный ресурс]. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. – 362 с. – Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный.

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ (1.07.1910 – 9.12.2007) ЭМИЛИИ АДРИАНОВНЫ ШТИНА

Л. И. Домрачева, Л. В. Коподанова

Кировский педагогический университет – Киров



Есть люди, чьи имена уже при жизни становятся легендой. Таковой стала Эмилия Адриановна Штина, ставшая мировым символом почвенной деятельности.

Она родилась 1 июля 1910 г. в Вятской губернии – северном крае старейшей России. Вся ее научная, общественная и педагогическая деятельность протекала в Советском Союзе. Закат своих дней она встретила в новой России, так и не привыкнув, и не смирившись, что ее многие бывшие друзья, коллеги, учени-

ки стали жителями других государств – Украины, Молдовы, Грузии, Азербайджана, Узбекистана, Литвы, Эстонии, Таджикистана, Армении и Казахстана. Ни в одной стране мира, кроме СССР, не изучался так тщательно состав флоры водорослей в различных типах почвы каждой из союзных республик. Неслучайно на всесоюзные конференции и просто на консультации по почвенным водорослям в маленький г. Киров, где жила и работала Эмилия Адриановна, съезжались исследователи со всех концов необъятной страны – от Калининграда и Петрозаводска до Якутска и Магадана, от Таллинна и Кишинева до Ташкента и Душанбе. В годы, которые позднее назвали застоем, кипела научная жизнь на кафедре ботаники Кировского сельскохозяйственного института, на кафедре, которую долгие годы возглавляла Эмилия Адриановна, на кафедре, где за продолжением опытов и микроскопами ее ученики засиживались до глубокой ночи, и застекленные окна здания агрономического факультета были единственными окнами на спящем проспекте.

Эмилия Адриановна прожила 97 лет. Эти годы вместили все тяготы, горести, разочарования и победы XX в. – Первая мировая, Гражданская, Великая Отечественная войны, революция, коллективизация, построение социализма, пятидесятые, наши победы в космосе, победы советской науки и ее упадок в годы застоя в СССР. И все эти годы Эмилия Адриановна всегда была окружена любовью и преданностью своих родных и близких, коллег, друзей, учеников. Она умела дружить как никто другой. Она раскрывала лучшие качества своих учеников и так умела сплотить их, что возникло братство людей разного возраста, живших в разных краях, объединенных одним именем – Штина. Все мы, работавшие с ней, так и остались навсегда «птенцы гнезда Штинова».

Маленькая, маленькая женщина обладала твердым мужским умом, железной волей и необычайной трудоспособностью. Она вела дневники на протяжении всей своей жизни – от 12 лет и до последних дней. Даже фрагменты дневника, сохранившиеся в виде воспоминаний «Моя долгая жизнь», раскрывают облик незаурядной, умной, стойкой и чрезвычайно интересной женщины. Ее дневники – это летопись века, летопись эпохи, всего, что «было с друзьями и со страной, это в сердце было моим». Дневники – рассказ о провинциальном детстве и юности, наполненных дружбой, книгами, природой и выбором жизненного пути. В 17 лет Э.А. пишет: «Во мне расцветает безумная жажда жизни. Жить! Как угодно, кем угодно, но жить. Жить и знать! Главное -- знать! Как хочется мне, как давно страстно хочется все знать! О, вот она моя цель, мой «смысл», мое «содержание» – знание, природа». Жажда знаний привела Э.А. сначала на химико-биологическое отделение Вятского педагогического института, затем в аспирантуру МГУ к выдающемуся отечественному ботанику Константину Игнатьевичу Мейеру. В аспирантуре она получила специальность по альгологии. Ее кандидатская диссертация посвящена изучению альгофлоры рек Вятки, Камы и других водоемов Кировской области.

В последующем работа в Кировском сельскохозяйственном институте (ныне – Вятская сельскохозяйственная академия) определила дальнейшее направление ее исследовательской работы – изучение почвенных водорослей. В докторской диссертации «Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области и их роль в почвенных процессах», которую она защитила в 1956 г., были заложены основы глубокого, всестороннего изучения почвенных водорослей. Э.А. Штина и ее многолетний соавтор и друг, ленинградский альголог Макси-

милиан Максимилианович Голлербах, фактически стали основоположниками новой науки – почвенной альгологии.

Эмилия Адриановна была из плеяды тех великих ученых, результаты исследований которых не стареют с годами, а становятся классикой мировой науки, поскольку посвящены решению фундаментальных проблем, связаны с глубоким изучением процессов, протекающих в природе.

Направления почвенной альгологии, разрабатываемые Эмилией Адриановной и ее учениками, связаны с изучением состава, численности и закономерностей распространения водорослей в различных типах почвы. Подробно изучена экология почвенных водорослей, их зависимость от условий среды и взаимодействие с другими обитателями почвы – бактериями, грибами, беспозвоночными. Установлена роль водорослей в создании и восстановлении почвенного плодородия – накопление ими органического вещества, их противозерозионное значение, роль в рекультивации нарушенных земель. Многочисленные исследования посвящены влиянию водорослей на высшие растения и разработке приемов практического использования водорослей. Впервые показано, что водоросли можно применять для биологической индикации состояния почвы, загрязненной агрохимикатами или испытывающей техногенное воздействие.

Эмилия Адриановна была счастливым человеком, так как всю жизнь занималась любимой работой. Ее окружала любящая и понимающая семья – любимый муж, дети и внуки. Ее письма к мужу всегда начинались словами «Здравствуй, родной мой». Он был для нее не только любимым мужчиной, но самым верным другом, разделяющим все научные поиски и замыслы. После его смерти она постоянно поддерживала связь с однополчанами мужа, а праздник Победы был для нее одним из самых святых и великих.

Будучи преданным другом, в 75 лет она пишет М.М. Голлербаху: «Пожалуйста, береги себя, ты так нужен! Чем больше людей нашего поколения уходит безвозвратно, тем ценнее остающиеся светлые умы, несущие в себе мудрость и опыт многих поколений. Наша задача – бороться за человеческое достоинство путем активной работы. Я горжусь тем, что кому-то отдала лучи радости».

В 88 лет в своем дневнике Эмилия Адриановна пишет: «Кто я? По темпераменту – меланхолик (восприятие медленное, но глубокое). По жизненной стратегии – верблюд (выносливость, терпение, работоспособность, неумение быть лидером). Хорошая, но избирательная память – хорошее помнится, плохое забывается. Неумение «качать права». Вся [моя] жизнь – жизнь поколения, которое [сейчас] называют «совками», высмеивают, поливают грязью. Счастливейшее поколение думающих ... людей. А сколько хороших людей было в моей жизни! Все периоды моей жизни несли свою долю счастья».

В одном из интервью она говорила: «В науку попадали разные люди. были и «зубры», и «карьеристы», и «рабочие лошади». На последних, как правило, держалась основная работа, они создали то, чем пользуются и еще будут пользоваться люди долгое время. Я – старая рабочая кляча».

Эмилия Адриановна Штина была и остается лидером почвенной альгологии, нашим мудрым учителем и другом. Повторить ее путь невозможно. Но мы в своих работах можем и должны поддерживать приоритеты российской почвенной альгологии.

АРКТИЧЕСКАЯ АЛЬГОЛОГИЯ В КОМИ: ИСТОРИЯ, РАЗВИТИЕ, ПРИОРИТЕТЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

М.В. Гецен

ИУ «Республиканский экологический центр по изучению и охране восточноевропейских тундр»
при Минприроды РК, г. Сыктывкар
E-mail: ecet@mail.ru

В системе Российской академии наук ведущую роль в развитии фундаментальных научных исследований высоких широт играют в основном академические учреждения. Институту биологии Коми НЦ УрО РАН принадлежит видное место в исследованиях биоты Арктики (Чернов, 2004). В данной работе анализируются истоки и основные слагаемые научных приоритетов «арктической» альгологии в Коми, благодаря которым заполярные территории Северо-Востока европейской части страны заняли достойное место в изучении природы этого края. Эта тема обсуждалась ранее в научно-популярном издании, посвященном Международному полярному году (Гецен, 2007). В нем была сделана попытка передать атмосферу научного труда и ту цену, которую ученые платят за получение нового знания.

Материалы настоящего доклада хорошо знакомы старшему поколению альгологов. Но на конференции около 40% участников – молодые исследователи, которым хотелось было напомнить путь, пройденный альгологами в Коми. Общеизвестно, что наука сильна преемственностью, традициями, и в любом научном направлении важно не разрывать связь между поколениями исследователей. С этих позиций нужно оценивать и дальнейшее развитие альгологических исследований в новых социально-экономических условиях. Настоящая конференция и мой доклад посвящены памяти Э.А. Штина в связи со 100-летием со дня ее рождения.

Открывая на правах председателя Оргкомитета пленарное заседание конференции, хочу подчеркнуть весьма символическое совпадение. Трудно даже представить, что в этом же зале Института биологии мне доведется, 30 лет спустя, вновь выступить перед альгологами. В 1981 г. в г. Сыктывкаре был открыт IX Всесоюзный симпозиум «Биологические проблемы Севера», популярность которого в те годы была огромна. Для альгологов Коми он памятен тем, что впервые в практике работы этого северного форума была организована секция «Низшие растения». Исторически ее можно рассматривать как своеобразного «прародителя» настоящей альгологической конференции.

Организация в г. Сыктывкаре первой секции для ботаников-«споровиков» самых разных специальностей стала возможной благодаря поддержке М.М. Голлербаха и Э.А. Штина. Определяющей на секции стала роль Э.А. Штина и ее первого для тех лет обзорного доклада «Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их изучения для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов». Он привлек интерес ботаников к спорным растениям и их определяющей роли в структурно-функциональной организации экосистем Крайнего Севера. Эмилия Адриановна впервые обобщила имеющиеся сведения и раскрыла громадную «работу» почвенных водорослей по обеспечению устойчивости биогеоценозов тундры. Мой доклад на сек-

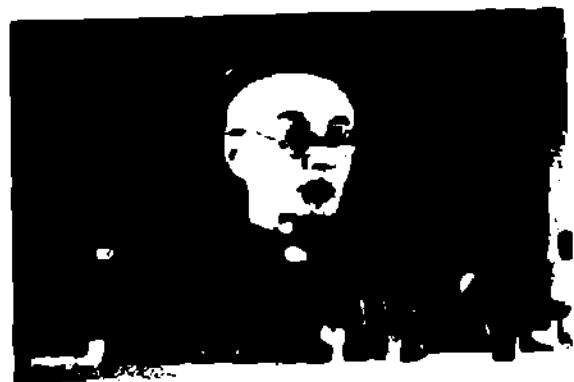


Рис. 1 Президиум IX Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера» (Сыктывкар, 1981 г.) На трибунах международных заседаний – М.М. Голлербах и О.А. Шгина

ции «Современное состояние и задачи изучения споровых растений в тундрах СССР» освещал и достижения альгологов Коми за истекший к тому времени 20-летний период. Вскоре под редакцией М.М. Голлербаха доклады конференции были опубликованы в первом для Института биологии межведомственном сборнике «Споровые растения тундровых биогеоценозов» (1982), который привлек внимание к их углубленному изучению в Большеземельской тундре.

Вторым ярким событием для альгологов страны, которое более 20 лет тому назад прошло в этом же зале Института биологии, стала выездная сессия Научного совета Академии наук по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (рис. 1). Основным ее организатором в г. Сыктывкаре (1987 г.) стало Всесоюзное ботаническое общество. В те годы Научный совет на базе Ботанического института АН СССР был основным координирующим органом ботанической науки. На открытии сессии участников приветствовал Р.В. Камелин, в те годы – зам. председателя совета, ныне – член-кор. РАН, Председатель Российского ботанического общества.

Выездная сессия совпала с 80-летием М.М. Голлербаха, который в Научном совете возглавлял альгологическое направление, и тем самым привлек в г. Сыктывкар ведущих альгологов, среди них: Э.А. Шгина, В.М. Андреева, К.Л. Виноградова, Л.Н. Новичкова-Иванова, И.В. Макарова (Санкт-Петербург, БИН РАН); Т.И. Алексахина (Москва), И.И. Васильева (Якутск), Т.А. Судаква (Иркутск), Н.И. Караева (Баку), В.М. Шаларь (Кишинев). Эта встреча альгологов с М.М. Голлербахом стала последней, через два года он ушел из жизни. Но время распорядилось так, что именно эта ботаническая сессия с ее участием стала поворотным моментом для дальнейшего развития альгологии в Коми. Доложенные мною на сессии итоги 30-летнего этапа изучения водорослей в Коми (Гецен, 1985) в очередной раз показали лидирующее значение водорослей во флоре споровых растений Севера, раскрыв их многообразную роль как «конституционной основы жизни высокоширотных экосистем» (с М.М. Голлербахом).

Творческое наследие учителей как один из первоисточников приоритетов альгологии в Коми

Ольга Степановна Зверева (1901–1967) – основатель генетической лимнологии. Первые сведения о водорослях заполярных территорий Печорского бассейна (1955 г.) связаны с ее именем. Эта дата и стала точкой отсчета полувекового периода развития арктической альгологии в Коми. При этом планомерное исследование водорослей на Европейском Северо-Востоке также началось с субарктического региона. Объектом комплексного гидробиологического и рыбохозяйственного изучения с включением альгологического раздела стала крупная озерно-речная система. И этот выбор не был исторической случайностью. Оценка полученных коллективом результатов опиралась, вопреки существующим в те годы взглядам, на научное предвидение О.С. Зверевой древне-озерного происхождения первого района лимнологических исследований. Богатейшее творческое наследие О.С. Зверевой прошло испытание временем и получило свое дальнейшее развитие (Гецен и др., 1994, 2002) при изучении водоемов Большеземельской тундры (Возобновимые ресурсы..., 2002).

Максимилиан Максимилианович Голлербах (1907–1989) – основатель отечественной почвенной альгологии. М.М. Голлербах никогда не был в Арктике. Но его пионерные наблюдения за «поведением» споровых растений в Антарктиде (1957 г.) позволили ему на встрече «споровиков» различных специальностей в г. Сыктывкаре (1981 г.) высказать необычный взгляд на специфику тундры как ландшафтной единицы. Он напрямую увязывал ее с формирующей ролью водорослей (Гецен, 1996). Говоря словами самого Максимилиана Максимилиановича, он дал по сути «альгологическую» расшифровку своеобразия экосистем на Крайнем Севере. Выполненное нами на междисциплинарной основе первое обобщение о месте и значении водорослей в водоемах и почвах Большеземельской тундры (Гецен, 1985), как уже было отмечено, подтвердило их лидирующую роль в структурно-функциональной организации экосистем этого региона.

Эмилия Адриановна Штина (1910–2007) – основатель кировской школы почвенных альгологов. Реорганизация гидробиологических исследований в Институте биологии Коми филиала АН СССР в конце 70-х годов прошедшего столетия привела меня в почвенную альгологию. Становление и развитие проходили в «недрах» кировской школы, через которую прошли альгологи многих регионов бывшего СССР. Здесь по сути и зародился почвенно-альгологический раздел стационарных биогеоценологических исследований в Воркутинской тундре. Под влиянием первых данных, полученных совместно с кировскими альгологами, Э.А. Штина докладывает в г. Сыктывкаре (1981 г.) свое первое обобщение о своеобразии флоры, экологии и ценологических связей почвенных водорослей на Крайнем Севере (Штина, 1982).

Особое место тундровой зоны в альгологических исследованиях Коми

Большеземельская тундра (площадь более 100 тыс. км²) является крупнейшей в этой географической зоне на Европейском Севере. В восточно-европейском секторе развиты все основные характерные для Арктики зональные типы и

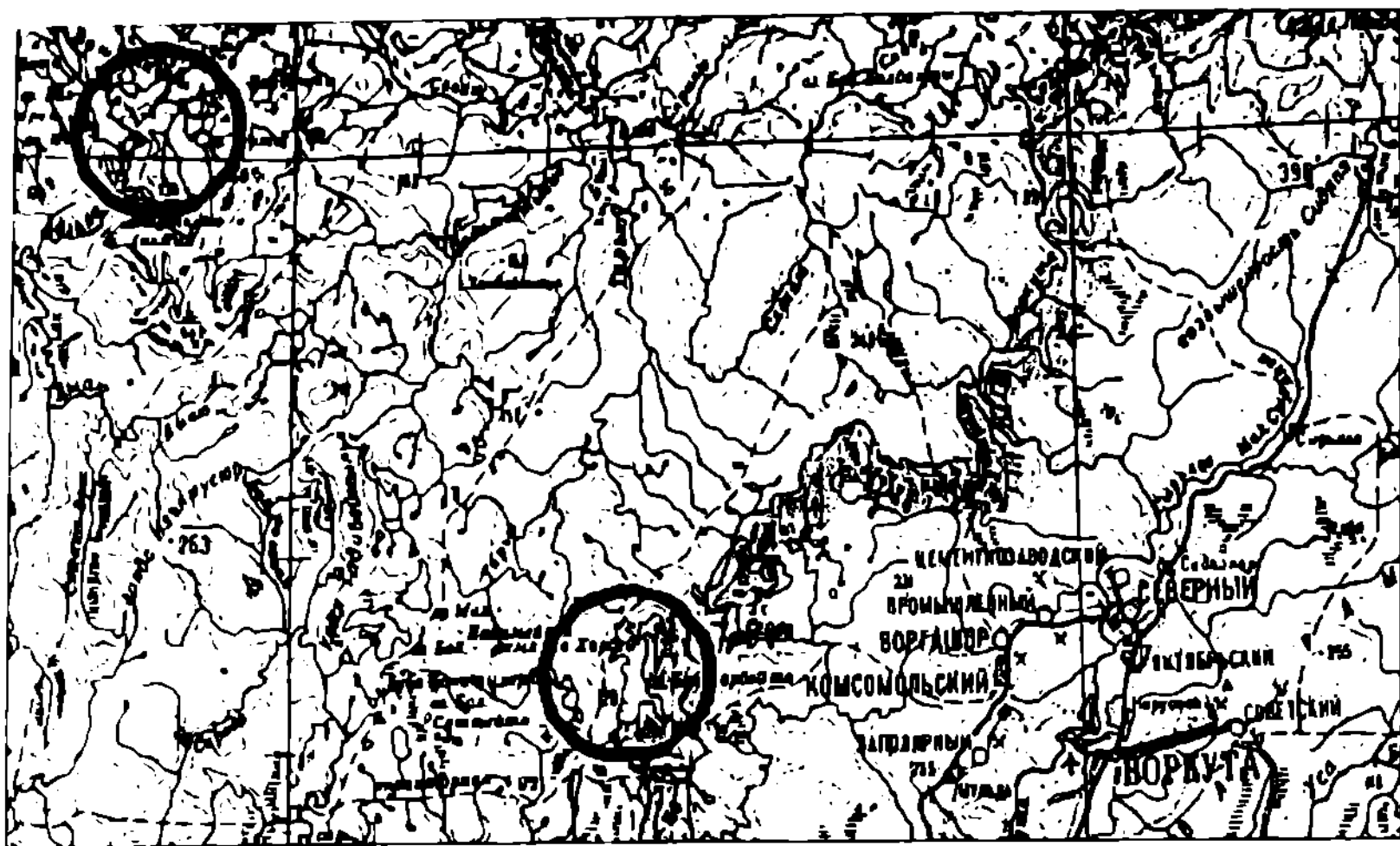
варианты экосистем, почв, биоценозов, фитоценозов. Геологическое строение и климатические условия обусловили развитие в регионе густой гидрографической сети. По числу озер (80 тыс.) Большеземельская тундра почти вдвое превосходит страну озер – Карелию. Практический интерес представляют самые крупные водоемы – Вашуткины и Харбейские озера (рис. 2).

Системные альгологические исследования в Коми начались в 1960 г. с тундровой зоны. Оценивая их с позиций современной кризисной ситуации, в 60-е годы республика начала беспрецедентный по своим масштабам и затратам эксперимент по созданию для населения угледобывающего арктического г. Воркуты местной кормовой базы (рыбные и молочные продукты). В условиях сегодняшних реалий экономического положения на Севере моногородов даже трудно себе представить, какой он имел глубокий социальный смысл. По заданию партийно-хозяйственных органов республики для научного обоснования по созданию в тундре сеяных лугов и развития рыбного промысла были включены институты Коми филиала АН СССР, а для этого необходимы были длительные полевые наблюдения. Развитая инфраструктура г. Воркуты стала важной точкой отсчета для выбора его местом организации стационарных научных работ. Свой путь альгология в Коми начала с «исследовательской тропы» А.В. Журавского. И здесь символично еще одно историческое совпадение: он, как основатель первого за полярным кругом академического института в составе Императорской академии наук, во время экспедиции в Большеземельскую тундру (1904 г.) положил начало изучению Вашуткиных озер. Его баркас с флагом «Тундра» высадился в той же самой точке, где в 1960 г. начала свои работы экспедиция Коми филиала АН СССР под руководством О.С. Зверевой. Ровно через 100 лет состоялось повторное посещение Вашуткиных озер в целях их альгологического изучения (рис. 3).

Важнейшие приоритеты арктической альгологии

Основные положения этого раздела отражены в ряде обзорных работ (Гецен и др., 2005; Гецен, 2007). В них достаточно полно изложены фактический материал и библиография. Поэтому для краткости многие работы здесь опущены и приведены лишь имена исследователей, благодаря которым достигнуты приоритетные позиции в изучении водорослей Большеземельской тундры.

Видовое разнообразие водорослей в Большеземельской тундре. Из высокоширотных регионов России обширная территория этого субарктического района является единственной, где к началу нового столетия имеются обширные сводные данные по альгофлоре водных и наземных экосистем различных подзональных вариантов тундры. Институт биологии обладает одной из самых богатых на Европейском Севере коллекцией водорослей. Завершение на Европейском Северо-Востоке экстенсивного этапа изучения водорослей стало возможным благодаря многолетнему творческому содружеству с альгологами и флористами-«споровиками» ведущих ботанических центров. Это позволило выявить важную зональную закономерность, что в растительном покрове Большеземельской тундры среди других групп споровых водоросли по видовому разнообразию занимают ведущее положение. При этом облик альгофлоры оценен как близкий к бореальному, в котором истинно высокоширотные элементы



занимают подчиненное положение. В наибольшей степени водоросли освоили водную среду. По видовому разнообразию наиболее полно изучены диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли (Гецен и др., 1994; Патова, 2004; Стенина, 2009). Авторами составлены сводные списки водорослей из водоемов восточной части Большеземельской тундры. Выявление видового разнообразия водорослей в водоемах и почвах Большеземельской тундры с прилегающими районами Полярного Урала под руководством Е.Н. Патовой продолжает молодое поколение альгологов. На условиях научной кооперации углубляется изучение состава десмидиевых (Р. Бришкайте), с использованием электронной микроскопии – золотистых водорослей (Л.Н. Волошко). Настоящая конференция отчетливо показала, что на данном этапе развития альгофлористических исследований для всех регионов (и Коми – не исключение) назрела насущная необходимость в обобщении накопившихся материалов и проведении ревизии с учетом последних систематических изменений... (из резолюции конференции).

Биологическое продуцирование в водоемах и почвах тундры. Исследования приоритетного значения процессов биопродуцирования в водоемах тундры Институт биологии Коми филиала АН СССР провел в 1968–1969 гг. в соответствии с заданием Советского Национального Комитета по международной биологической программе. Объектом сезонных полевых наблюдений стало одно из самых больших по акватории и типичных озер Большеземельской тундры – оз. Большой Харбей (рис. 4).

Высокий методический уровень изучения фитопланктона как ключевого звена продукционного процесса был достигнут благодаря научной кооперации с Институтом биологии внутренних вод АН СССР (И.Л. Пырина, В.А. Елизарова, М.Б. Вайнштейн). Это был один из самых плодотворных периодов в истории лимнологических исследований региона. Впервые выявлены высокие про-

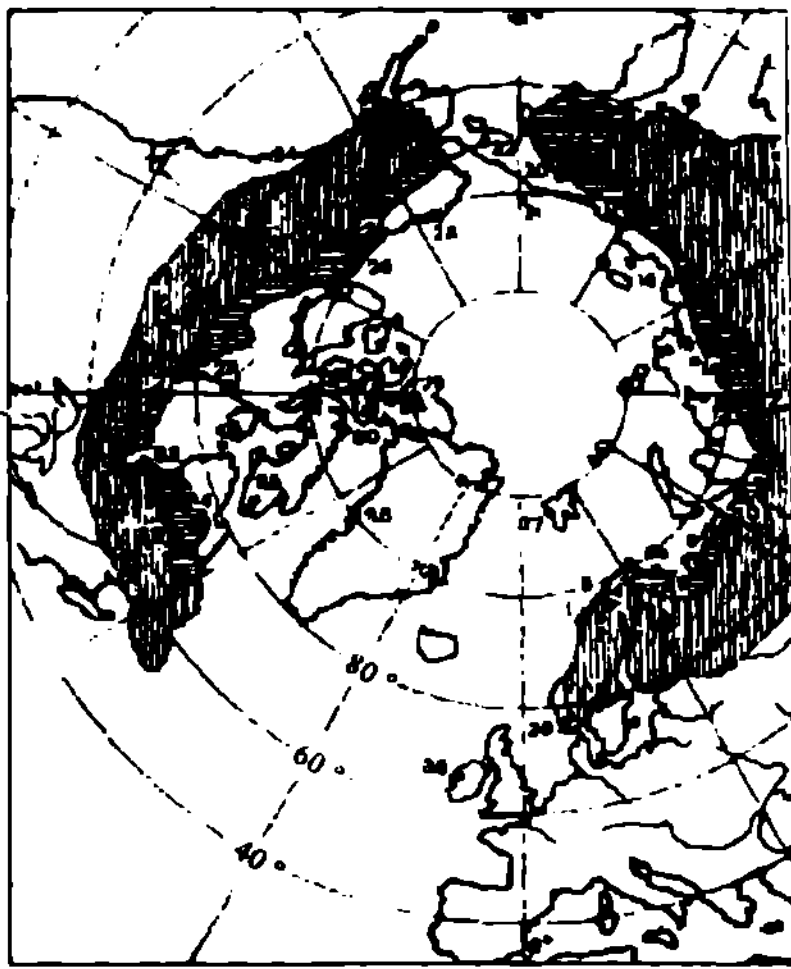


Рис. 2 Карта-схема Большеземельской тундры. На врезке показано расположение Воркуты на фоне научных стационаров мира в циркумполярном масштабе. Кругами обведены районы стационарных работ Института биологии Коми филиала АН СССР (вверху – озерно-речная система Вашуткинских озер, внизу – Харбейских озер)

дукционные возможности и типологические свойства субарктического озера. Водоросли продуцируют на порядок большее количество органического вещества автохтонного происхождения по сравнению со всеми последующими звеньями трофической цепи. Положительный баланс фотосинтеза за короткий период вегетации достигается благодаря высокой активности мелкоразмерных видов водорослей фитопланктона (преимущественно золотистые). Эта ранее неизвестная специфика процессов биопродуцирования в озерах тундры объясняла и высокую фотосинтетическую активность единицы биомассы фитопланктона. Значения продукции каждого трофического уровня были сведены к единому энергетическому показателю.

Еще одно важное направление в альгологических исследованиях – изучение процессов продуцирования водорослями органического вещества в почвах. Исследования были проведены в 1977–1979 гг. на базе Воркутинского научного стационара (рис. 5).

Благодаря научной кооперации с Кировским сельскохозяйственным институтом (Г.Н. Перминова) впервые для тундровой зоны российского сектора Арктики были изучены биомасса и продукция водорослей тундровых земель в условиях сельскохозяйственного освоения. Использованы новые методические подходы. Достоверно установлена исключительная подвижность популяций водорослей в почвах тундры. Полное обновление биомассы водорослей происходит каждые 3–5 дней, а за месяц почвенные водоросли могут создавать до 500 кг/га продукции. Спустя четверть века делалась попытка возродить эти наблюдения. В 2004 г. в Воркутинской тундре их продолжила Н.М. Зимонина (2010). Но это уже будет новая страница в истории почвенной альгологии Вятского государственного гуманитарного университета.

Экология азотфиксации в тундре – ключевая проблема для понимания закономерностей функционирования высокоширотных экосистем. Их эволю-



Рис. 3. Вандальские озера. Места расположения полевых отрядов



Рис. 4. Харбюевские озера. Места расположения полевых отрядов

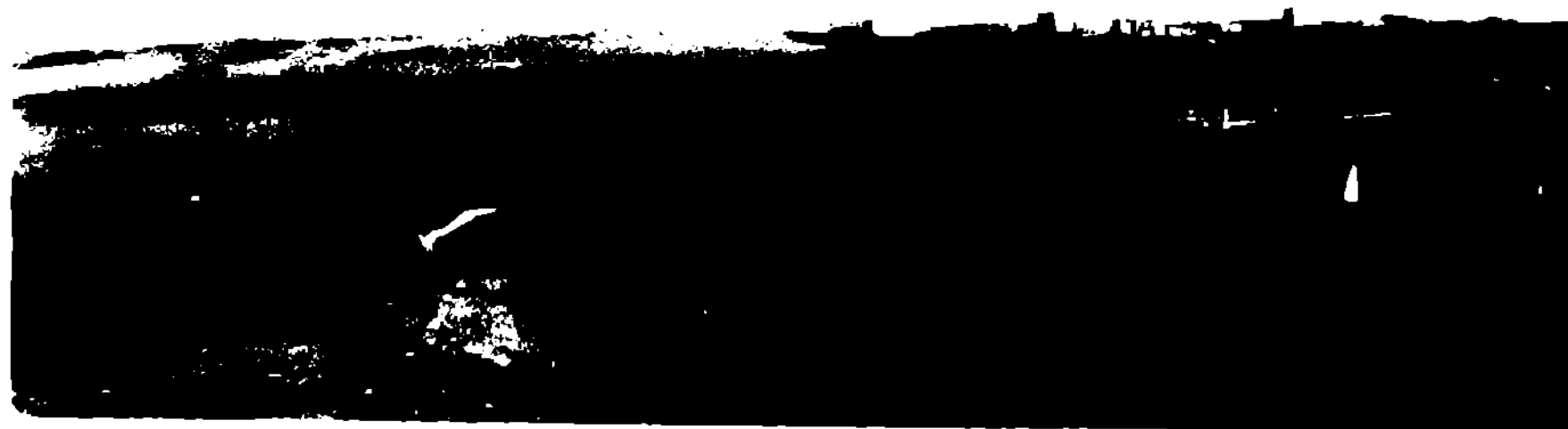


Рис. 5. Места расположения в дельте реки Барунага объекты стационарных наблюдений

цию в Арктике во многом определяет дефицит минерального азота – характерная зональная особенность ландшафтов тундры. С таких позиций частично был объяснен высокий процент в составе водорослевого населения водоемов (34%) и почв (30%) Большеземельской тундры потенциально способных к азотфиксации видов (Гецен, 1985). К изучению процессов азотфиксации подталкивала другая, выявленная у споровых растений в Воркутинской тундре, закономерность зонального характера: в ряду накопления химических элементов преобладает прежде всего азот. Становилось все более очевидным, что азотный тип аккумуляции во многом есть результат биотического взаимодействия высших растений и прокариот различного систематического уровня.

Под эту проблему в Институте биологии была создана (1986 г.) первая междисциплинарная арктическая лаборатория (Гецен, 2007). Совместно с Институтом биологии внутренних вод АН СССР (В.Я. Костяев) наблюдения специалистов разных направлений в первое 10-летие были нацелены на изучение функциональных связей между структурами фитоценозов. Объектами изучения на фоновых территориях стали споровые растения (водоросли, мхи) и лишайники, на нарушенных – злаки. Для оценки приоритетности результатов исключительное значение имели достигнутые в условиях Воркутинского стационара мобильность и оригинальность полевых экспериментов, сопряженные с факторами среды, единовременное измерение процесса, количественная оценка азотфиксации и расчет вклада в азотный пул каждого компонента экосистемы. Зарубежные авторы изучали роль азотфиксации в условиях Арктики на модельных видах.

Итоги изучения в Большеземельской тундре биогенной аккумуляции азота в процессе азотфиксации были расценены как «одно из наиболее впечатляющих достижений тундровой экологии» тех лет (Чернов, 2004). Они сводились к тому, что основой восполнения азотного дефицита в Арктике является биогенный путь поддержки (через азотфиксацию) при главенствующей роли свободноживущих синезеленых водорослей. Растения тундры, способные и неспособные к азотфиксации, имеют принципиально различные уровни накопления азота. Для видов с наибольшей скоростью азотфиксации характерны и максимальные уровни накопления азота. Сеяные злаковые луга в Воркутинской тундре не могут себя поддерживать за счет биогенного пути и требуют постоянной минеральной подкормки, а в условиях Крайнего Севера – высоких доз азотных удобрений. Эта страница академических исследований Института биологии не только внесла достойную лепту в приоритеты тундровой экологии, но и получила свое дальнейшее развитие в физиологических исследованиях.

Биоиндикация состояния и мониторинг тундровых экосистем. По сути формирование этого направления проходило в течение всего полувекового периода изучения альгофлоры региона. Удобной моделью для изучения состава растительности и протекания биологических процессов стал Воркутинский промышленный район с таким многообразием на его территории антропогенных факторов, какого нет ни в одном освоенном районе Российской Арктики. При этом в длительном экологическом мониторинге состояния его природной среды широко использовался и метод биоиндикации. Приоритетные позиции арктической альгологии Коми состоят в том, что изучение состава и биологических процессов с участием водорослей проводилось сопряженно с другими группами споровых растений. Биоиндикационные наблюдения отчетливо выя-

нили следующую тенденцию: в водной и наземной среде обитания идет сложная видовая перестройка ведущих комплексов водорослей (альгоиндикация), грибов на высших водных растениях (микондикация) и наземных лишайников (лихеноиндикация). Крайне чувствительные к антропогенному загрязнению виды северного происхождения, которые придают оригинальный облик растительному покрову тундры, замещаются на широко распространенные, толерантные к условиям среды обитания виды.

Впервые в практике биоиндикационных исследований тундры одновременно были использованы необычные биотесты: крайне чувствительные к загрязнению среды водные грибы (видовой уровень); дыхательная активность и проницаемость клеточных мембран лишайников (биохимический уровень); генетическая структура популяций лишайников (генетический уровень). Дальнейшее развитие этого направления стало опираться на изучение модельных видов водорослей (наземная водоросль *Nostoc commune*) с использованием физиологических тестов (интенсивность фотосинтеза и азотфиксации на фоновых и нарушенных территориях). Экологический мониторинг на обширной территории Большеземельской тундры с использованием биоиндикационного подхода в изучении структурно-функциональной организации растительного покрова тундры во многом стал основой всевозможных прогнозных оценок для сохранения зонального облика ландшафтов тундры.

Несмотря на богатые научные традиции, российская альгология сегодня утратила многие приоритеты, в том числе и на международном уровне. И дело не только в скудости финансирования. Только за последние 50 лет развития альгологии это направление науки потеряло целый пласт ученых – носителей научных традиций. В год издания трудов настоящей конференции в Коми перевернута уже третья и последняя страница памятных 100-летий со дня рождения О.С. Зверевой, М.М. Голлербаха и Э.А. Штина. Именно они положили начало ряду научных направлений академических исследований на заполярных территориях Печорского бассейна, закладывая основы приоритетных направлений и дальнейшего развития альгологии в Коми. И в этом плане Коми несказанно повезло. Творческое наследие наших учителей и даже еще их предшественников до сих пор «питает» многое из того, что было и есть лучшее в альгологии Коми (Гецен, 2007). Как уже отмечалось, после 25-летнего перерыва Ботанический институт РАН продолжил изучение в Большеземельской тундре (на примере Вашуткиных озер и озер Приполярного Урала) золотистых водорослей. После 30-летнего перерыва Вятский государственный гуманитарный университет в Воркутинской тундре возрождает изучение продукции почвенных водорослей.

Международный резонанс получило направление по биоиндикации водорослей. Без него сегодня не обходится ни один международный проект Института биологии. Это направление имеет большие перспективы развития. Под социальный заказ международных проектов по глобальному потеплению климата в ином ракурсе нашло свое дальнейшее развитие направление по физиологическим аспектам исследований.

В формировании приоритетных направлений исследований по арктической тематике Института биологии большую роль сыграл Воркутинский научный стационар, который сейчас расформирован. Несомненно, в свете современных реалий освоения ресурсов Арктики необходимо его возрождение на новой орга-

низационной и финансовой основе. В условиях развитой инфраструктуры г. Воркуты только за последнее 20-летие, начиная с 1989 г. Академией наук в содружестве с органами законодательной и исполнительной власти Республики Коми были проведены три крупных научных симпозиума по арктической тематике. И этот приоритет Коми должен вновь звучать как важный шаг в выработке государственной политики по Северу.

ИЗ ИСТОРИИ АЛЬГОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ Е.Е. УСПЕНСКОГО В РАЙОНЕ РУБЛЕВСКОЙ ВОДОПРОВОДНОЙ СТАНЦИИ

Н.Н. Колотилова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва,
E-mail: kolotilovan@gmail.ru

Один из важных этапов в изучении водорослей Москвы-реки и ее притоков в 1920-х – начале 1930-х годов связан с именем крупного российского естествоиспытателя (альголога, гидробиолога, микробиолога, физиолога растений) Евгения Евгеньевича Успенского (1889–1938), игравшего важную роль в научной жизни Москвы в первые десятилетия Советской власти. Е.Е. Успенский окончил в 1912 г. Московский университет со специализацией по физиологии растений и был оставлен при кафедре ботаники для подготовки к профессорскому званию. После защиты в 1916 г. магистерской диссертации он работал в Московском университете, занимая должности приват-доцента, штатного преподавателя, доцента, профессора, действительного члена Ботанического института (МГУ), наконец, заведующего кафедрой микробиологии, основанной им в 1924 г.

Одновременно Е.Е. Успенский возглавлял отделение физико-химических основ жизни (позднее – отделение физиологии растений) в Биологическом институте им. К.А. Тимирязева, руководил подразделом агрономической микробиологии в Научном институте по удобрениям, заведовал лабораторией физиологии питания водорослей в Микробиологическом институте, активно участвовал в организации и про-



Евгений Евгеньевич Успенский
(1889–1938)

педении ряда научных съездов и конференций в области ботаники, почвоведения, сельскохозяйственной микробиологии, гидробиологии. Круг его интересов был очень широк, а области деятельности разнообразны. Большое место в его научной работе занимали проблемы альгологии.

С начала 1920-х годов Е.Е. Успенский проводил альгологические исследования Москвы-реки в лаборатории Рублевской водонасосной станции. В Поповке (бывшем имении Боткиных и Гучковых), вблизи Рублевской станции, им была организована биостанция, которая вскоре вошла в состав Биологического института им. К.А. Тимирязева. Здесь работали аспиранты и сотрудники института (В.И. Успенская, К.А. Гусева, Т.И. Нехотенова, А.В. Францев), проходили практику студенты МГУ. Бессменным руководителем биостанции был Е.Е. Успенский. Наряду с фундаментальными аспектами физиологии и экологии водорослей, здесь разрабатывались прикладные вопросы, связанные с очисткой и оценкой качества речной воды, поступающей в водопровод. Интенсификация альгологических и гидробиологических исследований в Поповке в начале 1930-х годов была обусловлена расширением московского водопровода и созданием системы подмосковных водохранилищ.

Основная тематика альгологических исследований Е.Е. Успенского была связана с изучением экологии, экспериментальной морфологии, физиологии питания и циклов развития отдельных видов водорослей. Большое значение имели работы по влиянию на водоросли таких физико-химических факторов, как окислительно-восстановительный потенциал (E_h) и активная кислотность (pH) воды. Первым в нашей стране ввел и горячо пропагандировал использование в микробиологии физико-химических параметров, которые С.Н. Скадовский начал применять в гидробиологии. Он установил, что их значение может определять направленность метаболических процессов микроорганизмов, условия их питания (концентрацию растворенных элементов и соответственно их доступность и/или токсичность), распространение в водоемах.

Косвенное действие pH на распространение водорослей было обнаружено Е.Е. Успенским при изучении отношения водорослей к железу. Он показал, что из факторов, определяющих, какие водоросли обитают в тех или иных водоемах, ведущим является концентрация растворенного железа, растворимость которого в свою очередь зависит от значений pH воды: в щелочных водах концентрация железа, доступного микроорганизмам, низка, так как оно выпадает в осадок в виде слабо растворимого гидрата окиси, в более кислой среде оно сохраняется в растворе в виде ионов. Поэтому водоросли, чувствительные к высоким концентрациям железа, встречаются в более щелочных водах, а толерантные – в более кислых. Отмеченные закономерности были подтверждены в экспериментальных исследованиях с *Cladophora fracta*. Кроме того, на основании многолетних обследований Москвы-реки и ее притоков от пос. Рублева до г. Звенигорода (рек Чачинки, Сомынки, Старицы и др.) Е.Е. Успенский выделил водоросли, которые могут служить индикаторами железистости воды, и разделил в связи с этим природные воды на несколько типов. Результаты этих исследований вошли в состав монографии «Железо как фактор распределения водорослей» (Успенский, 1925) и крупной работы «К вопросу об изучении действия различных доз железа (буферный в отношении железа раствор)» (Успенский, 1924).

Изучая химизм воды рек, болот, родников и населяющие их водоросли, Е.Е. Успенский составил несколько рецептов сред (питательных растворов

№ 1, 2, 3), имитирующих состав воды разных природных водоемов, что дало возможность вести культивирование водорослей в условиях, близких к природным («Нормальная питательная среда для водорослей и воспроизведение естественных вод», 1926). Это позволило Е.Е. Успенскому вплотную подойти к вопросам управления ростом водорослей.

О состоянии водорослей можно было судить по их габитусу, внешнему виду. Изменяя содержание одного из ингредиентов среды (например концентрацию азота), удавалось добиться значительных изменений морфологии водорослей, что позволило Е.Е. Успенскому связать воедино их морфологию, физиологию, экологию, систематику и даже наметить переход к эволюции. Последнее нашло отражение в фундаментальной работе Е.Е. Успенского «Превращение одних наследственных форм в другие и возникновение новых в роде *Spirogyra*» (1934), в которой он показал ступенчатый переход от крупных форм спирогиры к мелким (при голодании), и наоборот. Промежуточные стадии (ступени) при этом укладывались в так называемые ряды сопряженных форм с математически определенным коэффициентом перехода и соответствовали описаниям разных видов *Spirogyra*.

Исследования Е.Е. Успенского носили не только фундаментальный характер, но были самым тесным образом связаны с решением хозяйственных проблем. Прежде всего это касалось очистки воды, поступающей в систему водоснабжения. Он совершенно по-новому сформулировал задачу: выработать новые подходы к водоочистке, научиться управлять самоочисткой воды. В самоочистке воды участвовали в первую очередь водоросли, в процессе жизнедеятельности которых концентрация разных элементов (азота, фосфора) в воде снижалась до определенных пороговых величин. Комбинируя состав водорослей, регулируя их жизнедеятельность, нужно было добиться максимальной очистки воды. С другой стороны, по наличию индикаторных форм можно было судить о степени чистоты воды и содержании в ней отдельных элементов. В-третьих, в связи с созданием водохранилищ остро стоял вопрос о предупреждении в них цветения воды. Сформулировав вопрос, «что будет с рекой, если остановить ее течение», Е.Е. Успенский предсказывал изменение характера микробных процессов и возможность «цветений». Он был инициатором созыва научных совещаний по водохранилищам. Это направление отражено в таких работах, как «К вопросу о задачах и путях микробиологии в связи с развитием городского водоснабжения и в особенности с развитием водохранилищ» (1932). «Новые задачи биологического исследования водохранилищ» (1934).

Стремительный рост потребления Москвой воды сопровождался ухудшением ее качества, в связи с этим санитарная зона вблизи водозабора была значительно расширена. В 1934 г. река Поповка оказалась в зоне усиленного санитарного контроля Рублевской станции, и в 1935 г. биостанция была перенесена в соседнюю деревню Раздоры, где работу пришлось продолжать в крайне неблагоприятных условиях. Позднее санитарно-бактериологические показатели московской водопроводной воды улучшились, однако в 1936 г. в ней было отмечено появление землистого запаха (кстати, такое явление иногда наблюдалось и в другие годы и не только в Москве). По сфабрикованному делу «об отравлении водопровода» в 1937 г. были репрессированы многие сотрудники Рублевской лаборатории: начальник лаборатории А.И. Прудников, бактериолог В.К. Барсов, химик С.А. Озеров. Как полагают, в связи с «отравлением водо-

провода» в 1938 г. Е.Е. Успенский был арестован и расстрелян. После его реабилитации (1956 г.) благодаря В.И. Успенской, жене Е.Е. Успенского, и его ученику С.И. Кузнецову были изданы избранные труды Е.Е. Успенского (1963).

По поручению Моссовета в 1937–1940 гг. изучение проблемы землистого запаха в Москве-реке проводилось под руководством академика Б.Л. Исаченко и составило особую страницу в истории микробиологии.

SUMMARY

ON THE HISTORY OF ALGOLOGICAL INVESTIGATIONS OF E.E. USPENSKY NEAR RUBLEVO WATERWORKS

N.N. Kolotilova

Some moments of the scientific biography of E.E. Uspensky (1889–1938), famous microbiologist and algologist, the founder of the department of microbiology at Moscow State University (1924) are discussed. From the beginning of 1920ies and up to the tragic end of his life (he became a victim of Stalin's repressions) Uspensky worked at a biological station in Popovka, near Rublevo waterworks. He investigated the problems of ecophysiology of algae (relation to pH, Eh, iron concentration, etc) and the role of algae in the purification of water.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. 116 с. (Тр. Коми научного центра УрО РАН. № 169).
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 168 с.
- Гецен М.В. Роль М.М. Голлербаха в становлении и развитии исследований по изучению споровых растений на Крайнем Севере России // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1996. С. 6–11 (Тр. Коми научного центра УрО РАН. № 135).
- Гецен М.В. Воркута и академическая наука: взгляд через поколения. Научно-популярное изд. Сыктывкар, 2007. 352 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ Наука, 1994. 148 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Изучение водорослей Большеземельской тундры: традиции и современные тенденции // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. С. 15–24. (Тр. Коми научного центра УрО РАН. № 169).
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Библиография работ по современным водорослям Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2005. 88 с.
- Зимонина Н.М. Сукцессионные изменения количественных показателей альгогруппировок вторичных травянистых сообществ на Крайнем Севере. Ст. в настоящем сборнике.
- Споровые растения тундровых биогеоценозов / Отв. ред. М.М. Голлербах. Сыктывкар, 1982. 113 с. (Тр. Коми филиала АН СССР. № 49).
- Патова Е.Н. Суапорhуta в водосмах и почвах восточно-европейских тундр // Ботан. журн., 2004. Т. 89, № 9. С. 1405–1419.
- Стенина А.С. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) в озерах востока Большеземельской тундры. Сыктывкар: Коми ИЦ УрО РАН, 2009. 176 с.
- Успенский Е.Е. Физико-химические условия среды как основа микробиологических процессов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 258 с.
- Чернов Ю.И. Направления, состояние и перспективы отечественных исследований биоразнообразия Арктики // Вестн. РФФИ, 2004. № 1 (35). С. 5–35.
- Штина Э.А. Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их изучения для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 4–14. (Тр. Коми филиала АН СССР. № 49).

Часть I

**СОВРЕМЕННАЯ НОМЕНКЛАТУРА ВОДОРОСЛЕЙ
(МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ,
МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ), РАЗНООБРАЗИЕ
ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП,
ЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЯ ВОДОРОСЛЕЙ**

**INDUCTIVE HOMOGENEOUS INDUCTION CEMENTATION: NORMAL
INDUCTION KRYSTALLOINDUCTION**

IN Accordance

Correspondence address: Dr. B. J. Kampman P.O. Box 10000, Dordrecht
1 and 1, Verkeijde, 10000

[illegible]

История изучения компьютерной вирусологии подразделяется на три периода: первоначальный с разными методами исследования (сетевой, электронный контроль) и методы компьютерной биологии. Для решения классификации критерия была характерна действительность компьютерного вируса: вирусность и биологическая (1970-е годы начался новый период в изучении компьютерной вирусологии, связанный с совершенствованием методов исследования электронного вируса (ЭВ) для новых филологических информационных данных. Были открыты биологические механизмы вирусов и компьютерные механизмы. В результате анализа представлений о вирусности для оценки возможности классификации, компьютерный анализ стал основным фактором (Восточник, 2000, 5).

[illegible]

Современная система криптофитовых находится в постоянном движении, и многие вопросы классификации остаются до сих пор остаются дискуссионными. Разделенные на несколько самостоятельных классов, криптофитовые вместе с другими классами гетероконтов включены в состав Heterokontophyta (= Stramenopiles) Сложнофитовые: Meristophyceae, Bacillariophyceae, Volvophyceae, Chrysomonadophyceae, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Pelagophyceae, Phaeophyceae, Phaeothamnioophyceae, Pinguiophyceae, Raphidophyceae, Schizocladophyceae, Synurophyceae, Xanthophyceae (Anderson, 2004a, b). В глобальной системе эукариот все гетероконтные водоросли и бесцветные криптофиты с трехчленистыми митохондриями вошли в царство Stramenopiles материи (Eukaryotae) (The new higher , 2005). В этой ситуации в зарубежных публикациях вместо таксона Chrysophyta широко используются термины без таксономического ранга - Chrysophytes и Golden algae. Мы предлагаем включить водоросли как самостоятельный отдел. В системе криптофитовых (Chrysophyta или phylum) может быть использован в качестве таксона объединяющего более родственные классы Chrysophyceae и Synurophyceae, выходящее монофилетическое происхождение (Phylogenetic analysis , 1999). Таксон Chrysophyta или phylum должен включать Chrysophyceae и Synurophyceae, может включать и более отдаленно родственные классы Dictyochophyceae, Pelagophyceae и Phaeothamnioophyceae (Selva, 1980; Bailey et al , 1998). Два других класса (Bacillariocida и Raphidophyceae) не могут быть объединены с водорослями. Bacillariocida представляют гетеротрофную линию гетероконтов, а криптофитовые являются таксономически более высоким рангом (класс Haptophyta) в системе Eukaryotae (Anderson, 2004a, The new higher 2005).

изучения кремниевых структур стал электронный микроскоп с пределом разрешения 0,0002 мкм вместо 0,2 мкм у светового микроскопа.

Кремниевые структуры имеют свыше 300 видов (из 1200) золотистых водорослей из сем. *Paraphysomonadaceae* (класс *Chrysophyceae*) и все виды класса *Synuriphyceae* (Kristiansen, 2005). У представителей класса *Chrysophyceae* чешуйки располагаются на поверхности клеток свободно, без какой-либо системы. Все они гомотипные, радиальной или билатеральной симметрии. Кремниевые структуры у *Synuriphyceae* – гетеротипные с билатеральной симметрией и собраны в виде панциря из спиральных или поперечных рядов, в котором чешуйки плотно скреплены вместе. Чешуйки у этого класса более сложно устроены и на поверхности клетки их может быть до 4 различных типов. Молекулярные исследования подтверждают таксономию, основанную на морфологических данных (Leadbeater, 1990). Устройство кремниевых структур имеет большую таксономическую значимость и дает возможность исследовать биогеографию и экологию этих видов, а также использовать их в качестве индикаторных организмов, особенно в палеоокеанологии.

Кремниевые покровные структуры золотистых водорослей (*Chrysophyceae* и *Synuriphyceae*) являются ценными палеоиндикаторами осадочных пород. Происхождение этих водорослей тесно связано с эволюцией гетероконтных (Anderson, 2004b). Ультраструктурные и молекулярные данные дают возможность предположить, что гетероконтные водоросли вместе с водными грибами (*Oomycetes*) являются одной из ветвей протистов, дивергенция которых произошла 300–400 млн лет назад. Именно тогда у будущих гетероконтных водорослей сформировался хлоропласт (первоначально как симбионт), и с тех пор эволюция хромофитных групп ускорилась. Анализ осадочных пород в сочетании с ультраструктурными данными и результатами секвенирования рибосомных генов подтверждают эту гипотезу. Расчеты, выполненные по методике «молекулярных часов», также свидетельствуют о том, что дивергенция гетероконтных водорослей происходила очень быстро (Масюк, Костиков, 2002).

Самые древние находки гетероконтных (*Phaeophyceae*) имеют возраст приблизительно 200 млн лет. Диатомовые водоросли впервые появляются в отложениях нижнеюрского периода (180–190 млн лет назад), и к позднему меловому периоду они уже колонизируют пресные водоемы. С золотистыми водорослями сложилась парадоксальная ситуация, поскольку находки стоматоцист в осадочных породах (нижний мел, 135 млн лет) значительно древнее кремниевых структур (чешуек и щетинок) вегетативных клеток (несколько тысяч лет назад). В результате эволюционная история и время появления золотистых водорослей в пресных водоемах долго оставались неизвестными. Недавние палеонтологические исследования в северо-западной части Канады (Siver, Wolfe, 2005) на глубине 96 и 128 м, что соответствует возрасту осадочных пород 50 млн лет, выявили кремниевые клеточные структуры нескольких десятков видов. Чешуйки у некоторых из них не соответствуют современным аналогам, в то время как кремниевые структуры других видов идентичны ныне существующим. В образце с глубины 128 м у *Mallomonas* чешуйки с куполом и щетинками еще не встречаются, хотя в слое 96 м эти структуры уже обильно представлены, но морфология щетинок заметно отличается от таковой современных видов. Эти наблюдения поддерживают предположение S. Lavau et al. (1997) о том, что чешуйки с куполом и щетинками являются более высокоорга-

низованным типом данных структур у золотистых. Таким образом, кремниевые структуры клеток золотистых водорослей уже сформировались к эпохе среднего эоцена, и происхождение большинства найденных видов уходит в более древние периоды.

Основная задача настоящей работы – исследование таксономического разнообразия золотистых водорослей в водоемах Большеземельской тундры, поиск новых и редких видов на обследованных территориях с использованием методов электронной микроскопии, а также оценка возможности применения хризифитовых в качестве индикаторных организмов.

В последние годы возрос интерес к изучению золотистых водорослей в арктическом и субарктическом регионах (Kristiansen et al., 1997; Siver et al., 2005). Глобальные изменения, происходящие в атмосфере Земли (антропогенное изменение климата, повышение интенсивности ультрафиолетовой радиации и концентрации углекислого газа в атмосфере), могут быть значительными в Арктике. Экосистема высоких широт является очень чувствительным индикатором глобальных перемен и реагирует изменением устойчивости сообществ (Global change..., 1998). В то же время возрастает антропогенный пресс на водоемы и водотоки Крайнего Севера. В данной ситуации особенно актуальны систематические исследования всех компонентов экосистемы в целях долгосрочного прогноза экологической ситуации.

Специальных исследований золотистых с использованием ЭМ в арктическом регионе немного, и они выполнены на основании материалов из Северной Америки (Asmund, Hillard, 1961; MacKenzie, Kling, 1989), Гренландии (Kristiansen, 1994; Wilken et al., 1995) и Исландии (Bradley, 1964). В России изучению этим методом золотистых на северных территориях России посвящена работа И.М. Балонова (1982). Он впервые нашел в водоемах Воркутинской тундры и вблизи Харбейских озер 25 видов золотистых водорослей. В водоемах бассейна Колымы (Магаданская обл.) обнаружено 29 видов хризифитовых (Кузьмин, 1985; Кузьмин, Кузьмина, 1986, 1987). Некоторые сведения о золотистых водорослях п-ова Таймыр приводят К. Duff (1996) и J. Kristiansen с соавт. (1997).

В 2002–2005 гг. в Большеземельской тундре, известной как уникальный эталон равнинных тундр Европы, нами был проведен мониторинг золотистых водорослей (Siver et al., 2005). Впервые в водоемах этого района выявлена разнообразная и обильная флора золотистых водорослей, что указывает на исключительную важность этой группы в Арктике вопреки существующему мнению об их исчезновении в условиях Крайнего Севера (Siver, 2002). В водоемах тундры идентифицированы 95 видов и внутривидовых таксонов хризифитовых, принадлежащих к 6 родам (см. таблицу): *Chrysosphaerella* (2 вида), *Paraphysomonas* (11), *Spiniferomonas* (10), *Dinobryon* (16), *Mallomonas* (46) и *Synura* (10).

В составе флоры золотистых представлены географически широко распространенные виды и космополиты (48%), виды с ограниченным распространением и редкие (35%), кроме того, встречены специфические северные (11%) и биполярные (6%) виды. Среди редко встречающихся отмечены *Paraphysomonas acantholepis* Preisig et Hibberd, *P. corynephora* Preisig et Hibberd, *P. quadrispina* Thomsen et Kristiansen, *P. punctata* ssp. *atrema* Preisig et Hibberd, *P. subquadrangularis* Preisig et Hibberd, *P. subrotacea* Thomsen, *P. undulata* Preisig et Hibberd, *Spiniferomonas alata* Takahashi, *S. cornutus* Balonov, *S. serrata* Nicholls,

**Количество видов золотистых водорослей, обнаруженных в водоемах
Большеземельской тундры**

Таксон	Пашутинны озера	Харбейские озера	Окрестности г. Воркуты	Большеземельская тундра
Chrysophyceae				
<i>Chrysosphaerella</i>	2	2	2	2
<i>Paraphysomonas</i>	7	3	3	11
<i>Spiniferomonas</i>	5	9	2	10
<i>Dinobryon</i>	5	5	6	16
Synurophyceae				
<i>Mallomonas</i>	18	14	31	46
<i>Synura</i>	8	7	9	10
Всего	45	40	53	95

S. silverensis Nicholls, *S. triangularis* Siver, *Mallomonas actinoloma* var. *maramuresensis* Péterfi et Momeu, *M. actinoloma* var. *nadiensis* Dürrschmidt, *M. alata* Asmund f. *alata*, *M. alata* f. *hualvensis* Asmund, Cronberg et Dürrschmidt, *M. leboimeii* Bourrelly, *M. crassisquama* var. *papillosa* Siver, *M. lelymene* Harris et Bradley, *M. maculata* Bradley, *M. ouradion* Harris et Bradley, *M. pillula* Harris, *M. punctifera* var. *brasiliensis* Kristiansen et Menezes, *M. pseudocoronata* Prescott, *M. torquata* Asmund et Cronberg, *Synura nygaardii* (Petersen et Hansen) Kristiansen. Из водоемов Воркутинской тундры описан новый таксон *Mallomonas vorkutiensis* Voloshko (см. рисунок). В отдельных пробах количество видов колебалось от 2 до 29. В 77% от всех обработанных проб отмечено по 10 видов и более. Высокое разнообразие золотистых водорослей в этом регионе можно объяснить их физиологическими особенностями и специфическими условиями существования в этом регионе. В олиготрофных условиях сложились благоприятные условия для развития этой группы водорослей: температура воды (12–19 °C) и pH (5.5–7.5) близки к оптимальным величинам, низкие удельная электропроводность (19–59 $\mu\text{S cm}^{-1}$) и трофность водоемов, а также отсутствие конкурентных отношений со стороны синезеленых водорослей. Способность к миксотрофному питанию дает золотистым водорослям преимущество в олиготрофных водоемах. Сведения по таксономическому разнообразию этих водорослей могут быть использованы при рациональной эксплуатации северных территорий России.

Оценка золотистых водорослей как экологических индикаторов проводилась в водоемах на территории Юньягинского месторождения (на расстоянии 50 км от г. Воркуты), где добыча угля проводится открытым способом. Основными источниками загрязнения этих водоемов являются сбросы дренажных сильно минерализованных вод и атмосферные выбросы котельной с высоким содержанием тяжелых металлов. С увеличением техногенной нагрузки в водоемах происходят смена доминирующих видов и обеднение биоценозов золотистых водорослей до полного их исчезновения. В минерализованных водах отмечены деформации кремниевых чешуек наружного панциря клеток золотистых водорослей, возможно, связанные с нарушениями клеточного метаболизма кремния в присутствии повышенного содержания металлов (Волошко, 2008в).



Новые и редкие виды *Malvastrum* из семейства Мальвовые

1. *M. uzbekensis*, клетки 2. *M. caspiodarya* (крупный плод) 3. *M. caspiodarya* (крупный плод) 4. *M. pulchra* (крупный плод) 5. *M. caspiodarya* (крупный плод) 6. *M. caspiodarya* (крупный плод)

Масштаб 1 мм

Аналогичные результаты были получены в экспериментальных условиях при выращивании в течение 15 сут *Synura petersenii* Korschikov при разных значениях pH (4.5–8.5). Максимальная численность клеток была достигнута на 12-е сутки при pH 7.5 и 6.5. Кислая (4.5 и 5.5) и щелочная (8.5) реакции оказывали ингибирующее влияние на рост штамма (Voloshko, Gavrilova, 2002). При крайних значениях pH (5.5 и 8.5) уже на 7-е сутки наблюдалась деформация чешуек, которая выражалась в изменении формы чешуек (от округло-овальной до круглой), слабой силификации чешуек, различных деформациях центрального гребня (от гипертрофии до дегратации). Выявленные морфологические изменения кремниевых структур могут быть использованы при биоиндикации условий окружающей среды.

Таким образом, применение ЭМ-методов при изучении разнообразия золотистых водорослей в полярном регионе России в десятки раз повысило эффективность их идентификации (Волошко, 2007). Активное использование методов молекулярно-биологического анализа (PCR) позволит более эффективно оценивать биоразнообразие микроводорослей в водоемах севера России.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ проекты № 03-04-49256 и № 04-04-63067.

SUMMARY

CHRYSTOPHYCEAN ALGAE IN ECOSYSTEM OF THE NORTH: USING OF NEW TECHNIQUES FOR EVALUATION OF BIODIVERSITY

L.N. Voloshko

The paper gives a modern overview concerning the classification system of chrysophycean algae. It shows the importance of the available techniques such as light and electron microscopy, and molecular biology for evaluation of diversity of chrysophycean algae (Chrysophyta). The importance of silica structures both in the taxonomy and in identification of chrysophytes is underlined. EM study of the scaled chrysophytes in Bolshezemelskaya tundra allowed revealing a rich and diverse flora of these algae, including 95 species. Using of the chrysophytes as valuable ecological indicators is discussed.

ОБНАРУЖЕНИЕ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ РОДА *GYRODINIUM* В ФИТОПЛАНКТОНЕ И ГУБКАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ ПУТЕМ АНАЛИЗА НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ

Н.В. Анненкова, С.И. Беликов, О.И. Белых

Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск
E-mail: tasha.annenkova@gmail.com

Динофлагелляты – одноклеточные организмы, традиционно рассматриваемые в составе фитопланктона морских и пресноводных экосистем. Они обла-

дают двумя неравными по длине жгутиками, что дает им ряд преимуществ по сравнению с неподвижными планктонными организмами. Цветение динофлагеллят наблюдается при самых разнообразных условиях, в том числе и под льдом. Среди этих простейших встречаются автотрофы, гетеротрофы и миксотрофы. Они ведут преимущественно свободноживущий образ жизни, но в то же время целый ряд видов находится в мутуалистических взаимоотношениях с различными беспозвоночными (например кораллами, губками, моллюсками) и другими простейшими (радиоляриями, фораминиферами). Для одних динофлагеллят полностью доказана симбиотическая природа взаимоотношений, для некоторых из них степень ассоциированности остается неясной (Hackett et al., 2004). Считается, что количество паразитических динофлагеллят существенно больше известного на данный момент. Найдено порядка 160 видов бентосных морских динофлагеллят, для пресноводных водоемов описан только один бентосный вид (Taylor et al., 2008).

Озеро Байкал является самым глубоким в мире и содержит 20% мирового запаса «поверхностной» пресной воды. Благодаря уникальным физическим характеристикам озера байкальские флора и фауна – одни из самых богатых и необычных в мире, с высокой степенью эндемизма (Kozhova, Izmet'seva, 1998). Динофлагелляты играют важную роль в озере, составляя в отдельные годы существенную часть от годовой первичной продукции фитопланктона (Вотинцев и др., 1975). Вместе с тем байкальские динофлагелляты недостаточно исследованы как с таксономической, так и экологической точек зрения. Имеются данные начала – середины прошлого века (Антипова, 1955) о наличии панцирных и беспанцирных динофлагеллят в озере. Один из видов беспанцирных динофлагеллят на основе световой микроскопии определен Н.Л. Антиповой как *Gymnodinium coequeum* Dogiel. В данной работе мы применили комплексный подход для изучения этого вида, включающий как световую микроскопию, так и молекулярно-генетические исследования.

Пробы отбирали в поверхностном слое воды Южного Байкала в литорали у поселков Листвянка и Большие Коты, в пелагиали на разрезе Листвянка – Танхой сетью Апштейна и батометром (2005–2008 гг.). Микроскопирование проводили при помощи инвертированного микроскопа Axiovert 200, снабженного ртутной лампой HBO 50W/AC. (Zeiss). Микрофотографии получали камерой Pixera Penguin 600CL (DiRectorTM) в программе ВидеоТест-Размер 5.0 (www.videotest.ru). Клетки измеряли в Image-Pro Plus 4.0 (www.mediacy.com).

ДНК выделяли с помощью набора ДНК sorb B (InterLab Service, Москва) из планктонной пробы, содержащей исключительно беспанцирных динофлагеллят (рис. 1а), и из губок *Baikalospongia intermedia* Dybowsky, *Lubomirskia incrustans* Efremova и *Baikalospongia recta* Efremova, образцы которых были взяты из лабораторной коллекции. Фрагмент 18S РНК гена амплифицировали, используя сконструированные нами специфические для динофлагеллят праймеры. Их конструирование осуществляли, сравнивая 18S рДНК последовательности, взятые из базы данных GenBank. Пара праймеров ограничивает фрагмент 18S рДНК от V1 до V5 домена (710 п.н.). Структуры прямого и обратного праймеров: L1 – 5'-TTGGCCTACCGTGGCAATGAC-3', R1 – 5'-TCCAATCTCTAGTCGGCATGGT-3'. Амплификационная смесь объемом 20 мкл содержала реагенты в обычных концентрациях. Параметры амплификации: первичная денатурация при 94 °C – 2 мин, затем 33 цикла в режиме 92 °C – 20 с,

60.5 °C – 40 с и 72 °C – 1 мин с последующей выдержкой при 72 °C в течение 10 мин. Очистку наработанного ПЦР-продукта проводили электрофорезом в 1%-ной легкоплавкой агарозе при $U = 80$ В в течение 30–40 мин. ДНК выделяли из агарозы за счет центрифугирования при 5000 gpm. Получив ожидаемый продукт, клонировали его с использованием InsTAclone PCR Cloning Kit ("Fermentas", EU).

Определение нуклеотидных последовательностей фрагментов 18S рДНК проводили на автоматическом секвенаторе CEQ 8800 (Beckman Coulter Inc., США) с набором реактивов "Dye Terminator Cycle Sequencing with Quick Start Kit" (Beckman Coulter). Выравнивали нуклеотидные последовательности в программе BioEdit (Hall, 1999). Генетические дистанции подсчитывали в программе Mega 4.0 (Tamura et al., 2007). Использовали модель Tamura-Nei с расчетом пропорций стабильных сайтов и учетом параметра Gamma.

Для сравнения расшифрованных фрагментов из GenBank были выбраны фрагменты 18S рДНК динофлагеллят, которые соответствуют различным пресноводным группам на наиболее полном на данный момент филогенетическом древе этих организмов (Logares et al., 2007). В анализ также включили фрагменты рДНК морских динофлагеллят, оказавшихся наиболее сходными с байкальскими последовательностями согласно BLAST анализу. Филогенетические древа строили методом максимального правдоподобия (ML) и байесовским методом (BI). Модель GTR + G + I для 18S рДНК элаймента выбрана как оптимальная модель нуклеотидных замен ДНК с использованием критерия Akaike (AIC), реализованного в программе Modeltest v3.8 (Posada, 2006).

Для построения древа методом ML использовалась программа Phym1 (Guindon, Gascuel, 2003) с опциями, позволяющими определить численные параметры модели для элаймента, первоначальное древо создавалось методом BIONJ. Устойчивость кластеризации ML филогенетического древа оценена в 100 циклах бутстрепа-анализа. Для BI анализа нуклеотидного элаймента использовалась программа MrBayes (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Запускали в двух повторностях три «горячие» и одну «холодную» марковские цепи в течение 2×10^6 циклов с отбором каждого сотого генерированного древа. Из полученных 2×10^4 деревьев первые 5000 были отброшены; на основе остальных, имеющих стабильные оценки параметров моделей нуклеотидных замещений и правдоподобия, получено филогенетическое древо и апостериорные вероятности его ветвления. В качестве аутгруппы был выбран паразитический морской вид *Perkinsus marinus* Mackin, Owen et Collier, являющийся, по-видимому, одним из предковых динофлагеллят (Hackett et al., 2004). Расшифрованные в ходе работы последовательности находятся в GenBank под номерами FJ024299, FJ823475 – FJ823479.

За период наших наблюдений вид, описанный ранее как *G. coeruleum* (рис. 1б), встречался постоянно от единичных экземпляров до 1–2 тыс. кл л⁻¹ и в пелагиали, и в литорали озера, что согласуется с известными литературными данными о его вегетации в течение всего периода открытой воды (Kozhova, Izmet'seva, 1998). Максимальная численность *G. coeruleum* выявлена в литорали Южного Байкала – 6.3 тыс кл л⁻¹. В пелагиали наибольшую численность (5.4 тыс кл л⁻¹) наблюдали в апреле 2007 г. Хотя ранее этот вид вместе с другими динофлагеллятами рассматривался в составе байкальского фитопланктона, по нашим данным, отсутствие автофлуоресценции клосток в голубом свете

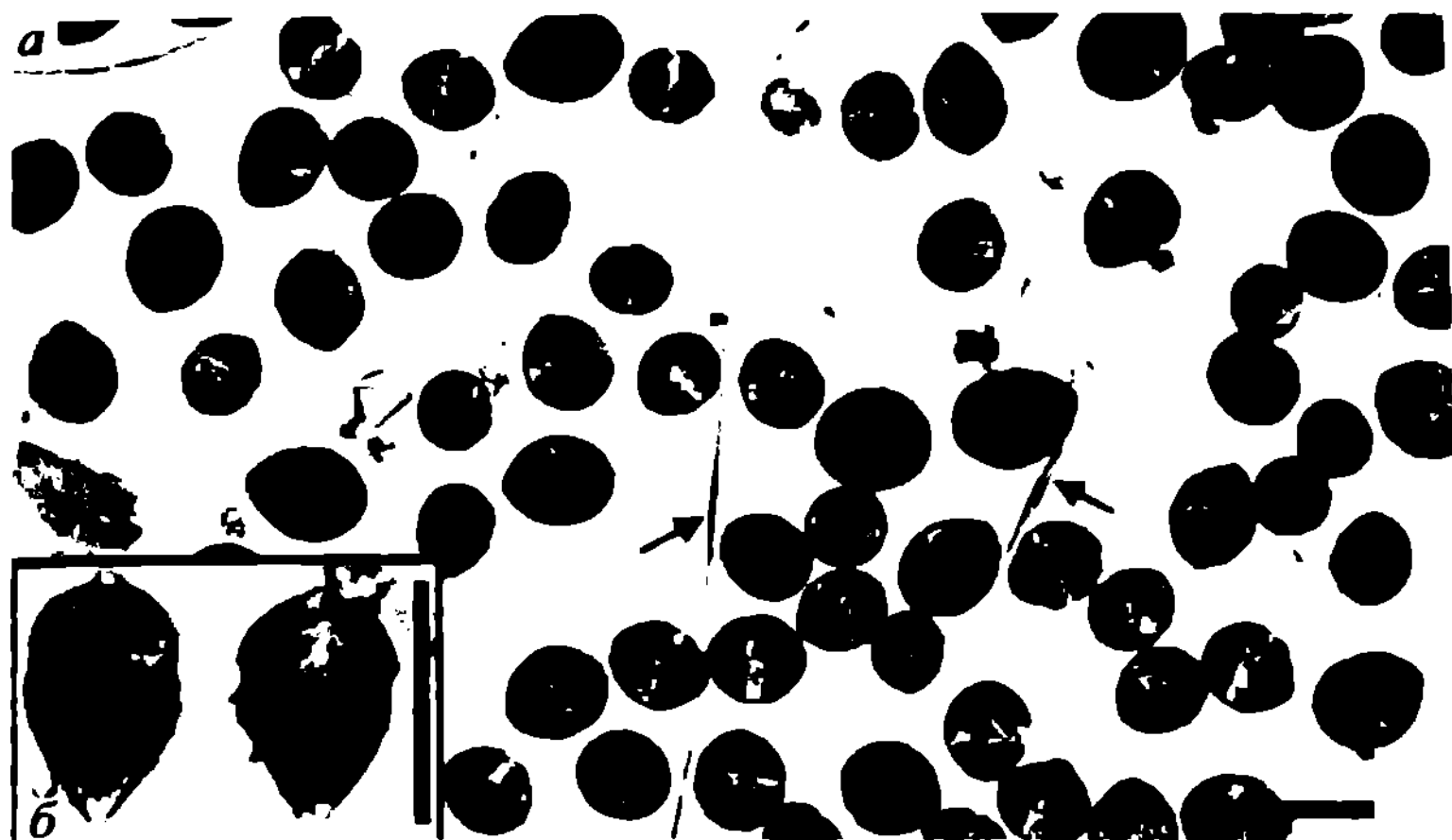


Рис. 1. Планктонная проба с *Gymnodinium baikalense* Антипова (а) (стрелками отмечена диагональ *Synedra acus* Kütz.) и *G. coeruleum* из байкальского планктона (б) Масштаб 50 мкм

доказало его неспособность к фотосинтезу. Это отличает его от других известных байкальских автотрофных динофлагеллят.

В качестве молекулярного маркера для определения динофлагеллят мы выбрали фрагмент гена 18S РНК, так как для него имеется значительная база данных. При анализе библиотеки клонов, полученной на основе ДНК из планктонной пробы, выявили фрагмент 18S рДНК, который показал полное сходство с ДНК гетеротрофного вида *Gyrodinium helveticum* (Penard) Takano et Horiguchi из японского пресноводного о. Шикотсу (Takano, Horiguchi, 2004). Мы соотнесли эту последовательность с *G. coeruleum* – единственным гетеротрофным видом в пробе. Н.Л. Антипова (1955) также отмечала сходство описанного ею вида с *G. helveticum*. По ее мнению, определяющим различием между ними является более короткая продольная борозда и остроконическая без выростов верхушка у *G. coeruleum*, а также голубая окраска у *G. coeruleum* в отличие от розовой у *G. helveticum*. Однако накопленные на сегодня наблюдения свидетельствуют о том, что окраска не может считаться важным отличительным признаком: часть встречаемых байкальских особей, так же как и ряд представителей японского варианта вида *G. helveticum*, бесцветны. Кроме того, описаны морфологические варианты вида *G. helveticum*, включающие и характерные для байкальских особей «шапочки» (Takano, Horiguchi, 2004). По нашим данным, средние размеры клеток байкальского вида, определенного ранее как *G. coeruleum*, составляют 47.5 (SD 3.1 , $n = 30$) \times 27.1 (SD 2.3 , $n = 30$) мкм, что полностью соответствует размерам *G. helveticum* (Takano, Horiguchi, 2004). Мы наблюдали также у байкальских особей характерную для рода *Gyrodinium* Kofoid et Swezy продольную нечерченность клеток. Все это в совокупности со 100%-ным генетическим сходством по рассмотренному нами маркеру позволяет утверждать, что представитель гетеротрофных байкальских динофлагеллят принадлежит к роду *Gyrodinium*. Вероятно, мы имеем дело с байкальским

вариантом вида *G. helveticum*, хотя для окончательного диагноза необходимо провести более тщательные электронно-микроскопические исследования. Известно, что вид *G. helveticum* не является эндемичным и обитает в пресных водах умеренного климата повсеместно (Takano, Horiguchi, 2004).

Положение исследуемой динофлагеллаты относительно других видов показано на филогенетическом древе (рис. 2, клон LM083). Наиболее близким видом к *G. helveticum* оказался морской представитель рода – *Gyrodinium rubrum* Kofoed et Swezy. Согласно недавнему исследованию (Logares et al., 2007), большинство групп пресноводных динофлагеллат филогенетически далеки от морских видов и только несколько групп являются исключениями. К сравнительно недавно ответвившихся от морских представителей авторы относят *G. helveticum*. Это подтверждают и наши данные. Из рис. 2 видно, что пресноводный *Peridinium aciculiferum* Lemmermann расположен в одной кладе с морскими представителями. В будущем предстоит выяснить, действительно ли эти пресноводные виды недавно дивергировали от морских динофлагеллат или же их близость объясняется недостаточно полными на данный момент генетическими сведениями о разнообразии пресноводных видов динофлагеллат.

Кроме изучения планктонных представителей, мы провели поиск динофлагеллат, связанных с байкальскими губками эндемичного семейства *Lubomirskiidae* Rezvoy, основываясь на анализе суммарной ДНК из губок. Сконструированные видоспецифические праймеры позволили вычлени из этой ДНК фрагменты гена 18S РНК динофлагеллат. На их основе была создана библиотека клонов и проанализирована при помощи частичного секвенирования.

Данные, полученные при анализе динофлагеллат, ассоциированных с губками, подтвердили наличие фрагментов ДНК *G. helveticum* (рис. 2, клоны M5-3BI и M5-12BI). Нуклеотидные последовательности, найденные в губках, и последовательность планктонного *G. helveticum* сходны между собой на 99.7%. Кроме того, нами выявлены последовательности, чье сходство с *G. helveticum* составляет лишь 97%. На филогенетическом древе они находятся с низкой степенью достоверности в общем кластере с гиродиниумами (клоны M5-11BR, M5037LI и M5-35LI). Вероятно, эти фрагменты рДНК принадлежат другому виду, возможно, также из рода *Gyrodinium*. Дальнейшие исследования должны выявить его родовую принадлежность и то, оказался ли данный неизвестный вид в губке из-за ее способности к фильтрации или же он находится в более близких взаимоотношениях с губкой, обитая на ее поверхности или внутри нее.

Ранее молекулярно-биологическими методами в губках выявляли не только симбиотических динофлагеллат, но и родственных свободноживущим. Такие динофлагеллаты отмечены в губке *Haliclona simulans* Johnston с западного побережья Ирландии (Diversity of bacteria..., 2008), в арктических губках идентифицированы последовательности, близкие к миксотрофному *Gyrodinium galatheanum* (Braarud) Taylor (Webster et al., 2004), но роль этих динофлагеллат в жизни губки не исследовалась. Мы можем лишь предположить, что байкальские последовательности (M5-11BR, M5-37LI, M5-35LI) принадлежат некоему прикрепленному, возможно, связанному с губками виду, поскольку при анализе библиотек клонов с фрагментами ДНК планктонных динофлагеллат данная последовательность нами не обнаружена.

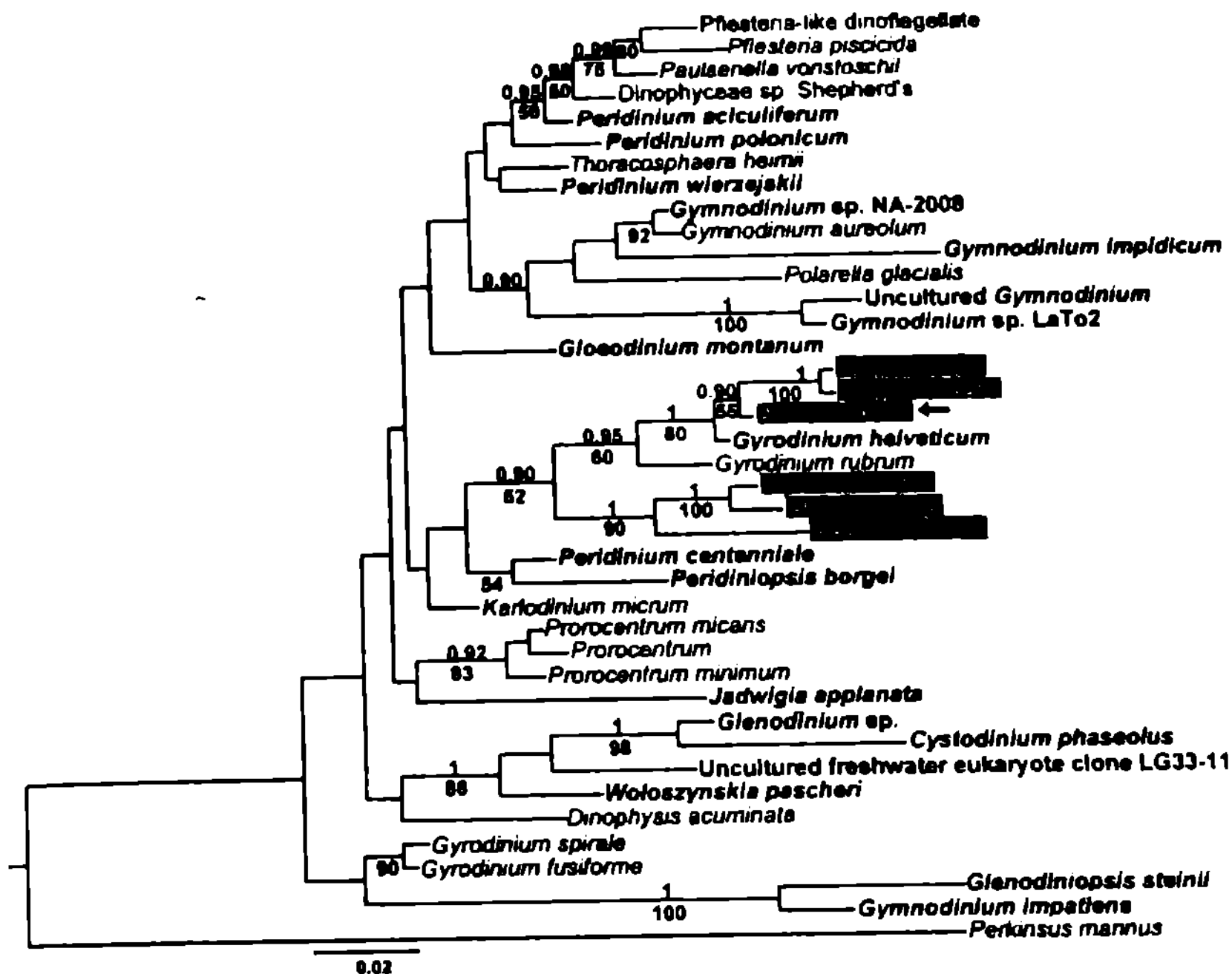


Рис. 2. Филогенетическое древо фрагмента 18S рДНК динофлагеллят, построенное методом Байеса, укорененное по дуггруппе.

Цифры над линиями – значения апостериорных вероятностей (BI, < 90 не приведены), под линиями – значения бутстрепа % (ML, < 50 не приведены). Последовательности пресноводных видов выделены полужирным шрифтом, байкальских – заштрихованы, последовательность из байкальского планктона отмечена стрелой

Таким образом, примененные в работе методы позволили быстро и эффективно получить новые данные о малоисследованной группе простейших оз. Байкал. Установлено наличие нового для озера рода *Gyrodinium*. Показано, что вид, ранее идентифицированный в планктоне озера как *G. coeruleum*, принадлежит к виду *G. helveticum*. Обнаружение гетеротрофного *G. helveticum* в Байкале открывает возможности для тщательного изучения взаимоотношений между этим видом и другими организмами, а также для сравнительного анализа байкальской популяции с популяциями из других озер. Выявленные нами ДНК последовательности, близкие к роду *Gyrodinium*, но не принадлежащие *G. helveticum*, свидетельствуют о большем разнообразии динофлагеллят в Байкале, чем считалось ранее, и о необходимости его дальнейших исследований.

FINDING DINOFLAGELLATES FROM THE GYRODINIUM GENUS IN BAIKALIAN PHYTOPLANKTON AND SPONGES BY MOLECULAR GENETIC ANALYSIS

N. V. Annenkova, S. I. Belikov, O. I. Belykh

Baikal is the deepest lake in the world with 20% of the world's total surface fresh water. Studies of its rich, unusual biodiversity will help us to get more information about evolution and biogeography of organisms, in particular of various protists. Here we have determined at first time dinoflagellates from the *Gyrodinium* genus in Baikal. We suggest that species previously identified in the lake as *Gymnodinium coeruleum* is the well-known freshwater species *Gyrodinium helveticum*. Also we have found *Gyrodinium*-like rDNA sequences in Baikalian sponges. At the same time neither Bayesian nor Maximum Likelihood analyses do not support enough similarity of these sequences to *Gyrodinium*. It becomes clearly, that dinoflagellate diversity in Baikal is larger than it was thought and future studies are required.

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ПИРЕНОИДОВ У ЗЕЛЕННЫХ МОНАД

О. Н. Болдина

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
E-mail: olgab1999@mail.ru

Полифилетичность происхождения большинства родов зеленых монад показана рядом авторов путем сопоставления последовательностей генов рибосомных РНК (Pröschold et al., 2001; Nakada et al., 2008b). Однако при комплексном обосновании новых клад все еще недостаточно используются морфологические признаки. В нашем исследовании штаммов зеленых монад мы опирались на традиционную систему Chlorophyta (Ettl, 1983). Среди зеленых монад (Phytomonadina) род *Chlamydomonas* занимает центральное положение и, согласно классическим представлениям (Ettl, 1983), насчитывает более 500 видов. В ранних публикациях (Pascher, 1927; Gerloff, 1940) для удобства классификации этот род был разбит на подроды и секции, а позднее (Ettl, 1976) – только на группы. В основу таксономии хламидомонад положены взаимосвязанные признаки «форма хлоропласта» и «расположение и число пиреноидов в хлоропласте» (Ettl, 1983). Пиреноид, как структура хорошо различимая в световом микроскопе, играет очень важную роль в систематике зеленых монад. Так, у представителей класса Chlamydomonadeae наличие или отсутствие пиреноида в хлоропласте является важным таксономическим признаком в ранге рода (Ettl, 1983).

Изучение морфологии пиреноидов Chlorophyta позволило выявить различия в их строении как на светооптическом (Geitler, 1926; Pascher, 1927; Chaedefaud, 1941), так и на электронно-микроскопическом (Gibbs, 1962; Dodge, 1973; Ettl, 1976; Griffith, 1980; Nozaki et al., 2002, 2010; Nakada et al., 2008a; и др.) уровнях. Как правило, в пиреноидах различают три основных компонента (рис. 1).

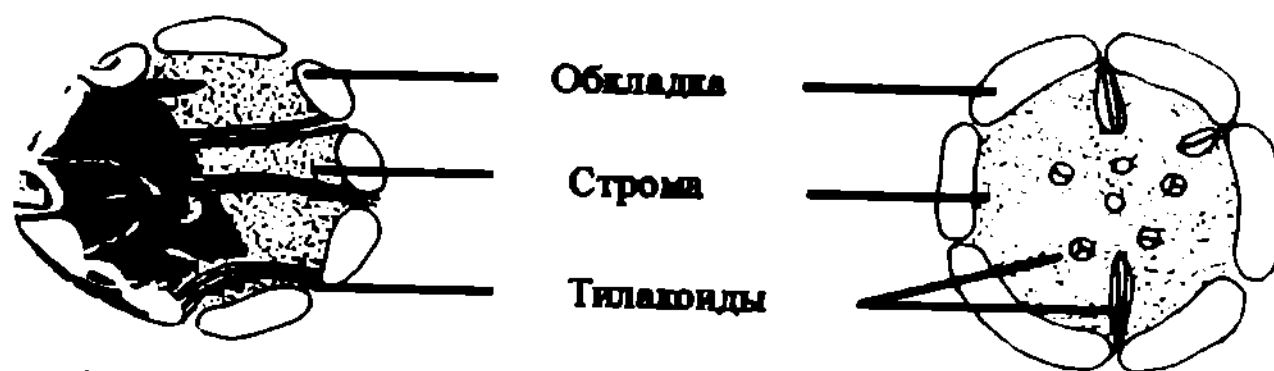


Рис. 1. Схема основных компонентов пиреноидов зеленых монад (справа) и фрагмент электронно-микроскопического изображения (слева)

Многочисленные классификации пиреноидов, предложенные для различных родов Chlorophyta (Hori, Ueda, 1967; Lokhorst, Start, 1980; Friedl, 1989; и др.), невозможно полностью использовать для хламидомонад из-за разных подходов авторов к построению классификаций. Анализ имеющихся данных позволил нам выделить наиболее достоверные признаки: строение тилакоидной системы в пиреноиде (Friedl, 1989; Ikeda, Takeda, 1995) и особенности крахмальной обкладки (Ettl, 1976). При этом мы критически отнеслись к оценке излишней дробности в классификации этих важных морфологических признаков. Опираясь на многочисленный фактический материал, мы старались придерживаться принципов, разработанных Э. Майером (1971) для классификации живых объектов, и при выборе типов структур. В предлагаемой нами классификации объединены все модификации, наблюдаемые у каждого из изученных видов, а также учтены отклонения, которые в свою очередь могут быть вызваны как разными условиями культивирования штаммов (состав среды, освещенность, температура и прочие факторы), так и особенностями приготовления препаратов для ЭМ. Проведенный нами анализ более 3000 случайных срезов многих клеток позволил оценить изменчивость признаков внутри видов и штаммов.

В основу классификации были положены следующие признаки: крахмальная обкладка и степень ее расчлененности, строма пиреноида и тилакоидная система пиреноида (табл. 1, рис. 2).

Обкладка может быть как сплошной (охватывать тело пиреноида равномерно, подобно коже апельсина), так и расчлененной, фрагментированной. Фрагменты обкладки варьируют по размерам и могут быть представлены в виде небольшого числа довольно крупных пластинок, более мелких пластинок, но в большем количестве покрывающих строму пиреноида, или даже совсем мелких зерен.

Строма (тело) пиреноида различается по степени ее цельности: цельная или разделенная на части.

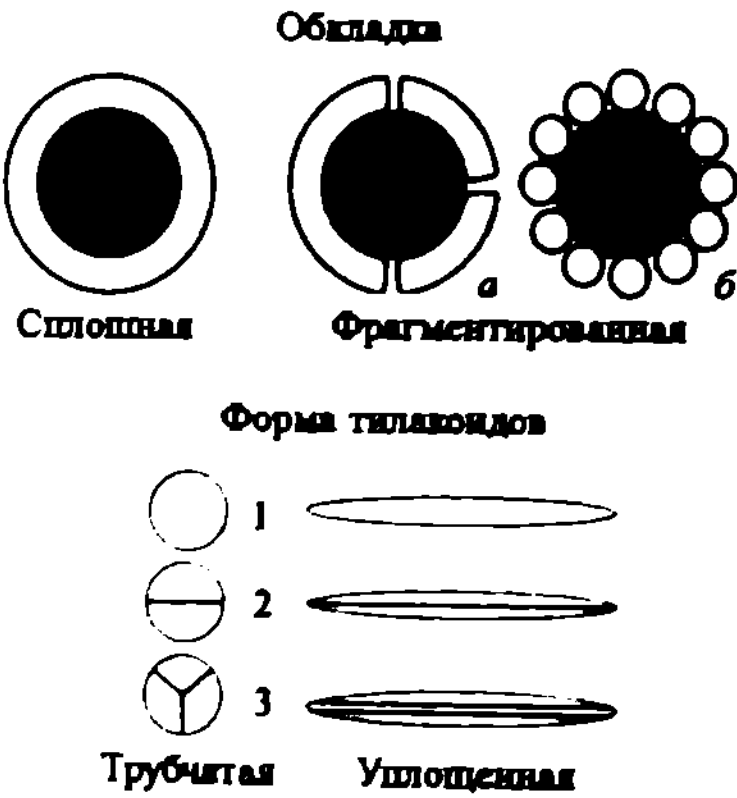
Тилакоидная система пиреноида различается по: а) форме тилакоидов, б) числу тилакоидов в пачке и в) расположению пачек в строме. При входе в тело пиреноида тилакоиды могут изменять форму за счет расширения внутри тилакоидного пространства и становиться грубчатыми, а на поперечных сечениях округлыми, или оставаться без существенных изменений, плоскими, уплощенными. Число тилакоидов, входящих в строму пиреноида, как правило, является стабильным признаком и формируется после процесса редукции в пачке на уровне ее вхождения в строму. Итогом этой редукции

Типы пиреноидов и признаки, учитываемые при их классификации

Тип пиреноида	Обкладка	Строма	ГиллакOIDЫ			Примечание
			Форма	Число	Расположение	
I	Сплошная	Цельная	Трубчатая	1	По всей строме	В обкладке и строме имеются перфорации от/для тилакоидов
II	Фрагментированная, из пластинок или зерен	Рассеченная	Уплощенная	1	То же	
III	—	—	—	2	—	
IV	Фрагментированная, из пластинок	—	Трубчатая	1–3	—	Число тилакоидов уменьшается от периферии к центру
V	Фрагментированная, из зерен	—	Уплощенная	3	—	
VI	Фрагментированная, из пластинок	Цельная	—	2	Периферическое	Иногда встречаются пиреноглобулы

являются пачки из 1–3, а реже большего числа тилакоидов. При этом в пачках тилакоидов, образующих трубки, процесс редукции может продолжаться и внутри стромы. Тилакоидной системе в нашей классификации придается наибольшее значение с учетом вносимого ею разнообразия в строение пиреноидов.

В результате исследования 30 видов (56 штаммов) зеленых монад выявлено 6 типов пиреноидов (табл. 2). При этом в пиреноидах VI типа в отличие от ранее изученных И.А. Константиновой и О.Н. Болдиной (2000) типов (I–V)



пачки тилакоидов не рассекают и не проникают в строму пиреноида, а располагаются на периферии. Кроме того, в области тилакоидов иногда обнаруживаются липидные глобулы разных размеров. Вероятно, подобный тип соответствует V типу, преобладающему у *Ulothrix* (Lokhorst, Starr, 1980), и характерен для рода *Gungnir* (Nakada et al., 2008a).

Рис. 2. Классификация морфологических признаков – обкладки и тилакоидов пиреноидов (в поперечном сечении)
а – крупные пластины, б – зерна крахмала, 1, 2 и 3 – число тилакоидов в пачке

Типы пиреноидов видов *Chlamydomonas*

Таблица 2

№	Группа	Штамм	Вид	Синоним	Тип пиреноидов
1	Euchlamydomonas	SAG 1.72	<i>Chlamydomonas actinochloris</i> Deason et Bold		II
2		SAG 5.73 SAG 26.86	<i>C. augusta</i> Skuja <i>C. augusta</i>	<i>C. nivalis</i> (Bauer) Wille	IV IV
3		SAG 14.72 SAG 15.72 SAG 11-1	<i>C. debaryana</i> Gorosch. <i>C. debaryana</i> (Gorosch.) Ettl var. <i>cristata</i> <i>C. debaryana</i>	<i>C. agloëformis</i> Pascher <i>C. komma</i> Skuja	IV IV IV
4		SAG 26.72 SAG 4.72 SAG 11-56A SAG 11-56B	<i>C. debaryana</i> <i>C. debaryana</i> <i>C. debaryana</i> <i>C. debaryana</i>		IV IV IV IV
5		SAG 69.72	<i>C. gelatinosa</i> Korsch.	<i>Sphaerellopsis aulata</i> (Pascher) Gerloff	IV
6		SAG 11.72	<i>C. nasuta</i> Korsch.	<i>C. proboscigera</i> (Korsch.) Ettl var. <i>conferta</i>	III
7		SAG 2.73	<i>C. parallelistriata</i> Korsch.		IV
8		CCAP 11/82	<i>C. pseudomacrostigma</i> Peterfi		III
9		SAG 73.72 PGC CC-124 PGC CC-125 PGC mut 14 PGC mut 7 CALU 61 CALU 87	<i>C. reinhardtii</i> Dang. <i>C. reinhardtii</i> <i>C. reinhardtii</i> <i>C. reinhardtii</i> <i>C. reinhardtii</i> <i>C. reinhardtii</i> <i>C. reinhardtii</i>		IV IV IV IV IV IV IV
10		SAG 25.72 CALU 449	<i>C. sphaeroides</i> Gerloff <i>C. zebra</i> Korsch.		IV IV
11	Chlamydeila	SAG 64.72	<i>C. culleus</i> Ettl	<i>C. reinhardtii</i>	IV
12		SAG 65.72 CALU 228	<i>C. culleus</i> <i>C. moewusii</i> Gerloff	<i>C. elliptica</i> (Korsch.) Fritsch et John var. <i>britannica</i> <i>C. eugametos</i> Moewus	III III
13		SAG 19.73 SAG 22.72 SAG 23.87 SAG 30.90 SAG 35.72 SAG 36.72	<i>C. noctigama</i> Korsch. <i>C. noctigama</i> <i>C. noctigama</i> <i>C. noctigama</i> <i>C. noctigama</i> <i>C. noctigama</i> (Korsch.) Ettl var. <i>ellipsoidea</i>		V V V V V V
14		SAG 38.72	<i>C. paterfii</i> Gerloff	<i>Heterochlamydomonas lobata</i> Langford et Cox	IV
15		LABIK 46-8-7	<i>C. planiconvexa</i> Lund		V

№	Группа	Штамм	Вид	Синоним	Тип пиреноида
16	Chlorogoniella	SAG 11-9	<i>C. applanata</i> Pringsh. em. Ettl et Schlösser		II
17		SAG 11.41	<i>C. asymmetrica</i> Korsch.		IV
		CCAP 11/41	<i>C. asymmetrica</i>		IV
		SAG 12.83	<i>C. asymmetrica</i>		IV
		SAG 11-7	<i>C. asymmetrica</i>		IV
18		SAG 123-80	<i>C. badensis</i> Moewus		III
19		SAG 12.96	<i>C. chlorococcoides</i> Ettl		VI
		SAG 15.82	<i>C. chlorococcoides</i>		VI
20		SAG 12-4	<i>C. gloeophila</i> (Skuja) Ettl var. <i>irregularis</i>		I
		SAG 12-5	<i>C. gloeophila</i> var. <i>irregularis</i>		I
21		SAG 27.72	<i>C. minutissima</i> Korsch.		IV
		SAG 28.72	<i>C. minutissima</i>		IV
22	SAG 37.72	<i>C. oblonga</i> Pringsh.	<i>C. minuta</i> Pringsheim	IV	
23	SAG 2.79	<i>C. pitschmannii</i> Ettl		III	
	SAG 14.73	<i>C. pitschmannii</i>		0	
24	SAG 41.72	<i>C. proteus</i> Pringsh.		IV	
25	Amphi- chloris	SAG 42.72	<i>C. pseudopertusa</i> Ettl		III
26	Pseud- agloë	SAG 34.72	<i>C. mutabilis</i> Gerloff		II
27	Agloe	SAG 11-53	<i>C. philotes</i> Lewin		III
28		SAG 47.72	<i>C. radiata</i> Deason et Bold		II
29	Pleio- chloris	SAG 46.72	<i>C. carrizoensis</i> Deason et Bold	<i>C. chlorococcoides</i> Ettl et Schwartz	II
30	Sphae- rella	SAG 29.83	<i>Chloromonas clathrata</i> Korsch.	<i>Chlamydomonas</i> <i>yellowstoniensis</i> Kohl	0

Примечание. CALU – Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии БИНИ СПбГУ (Тронов, Титова, 1991); CCAP – коллекция культур водорослей и простейших (George, 1976; <http://www.ccap.ac.uk/>); LABIK – коллекция культур зеленых водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Андреева, Лукницкая, 1991); PGC – Петергофская генетическая коллекция микроводорослей БИНИ СПбГУ (Чунаев и др., 1991); SAG – коллекция водорослей Геттингенского университета (<http://www.epaag.uni-goettingen.de/>). Тип пиреноида соответствует обозначенному в табл. 1, 0 – пиреноид отсутствует, * – штамм был получен и изучен как *Chlamydomonas yellowstoniensis* из отвергнутой группы Sphaerella.

Отмечено, что штаммы хламидомонад, относимые к одному виду, имеют пиреноиды не только одного типа, но и идентичны по своему строению (табл. 2). Исключение составляет только штамм SAG 14.73 *C. pitschmannii*, у которого пиреноид вообще отсутствует. Соответственно этот штамм, а также штамм 29.83 SAG (Болдина, 1998) следует рассматривать как представителя другого рода – *Chloromonas*, а штамм SAG 14.73, полученный из коллекции как типовой, требует дополнительной проверки.

Нами показано, что штамм *C. carrizoensis*, который отнесен (Pröschold et al., 2001) к виду *C. chlorococcoides*, существует независимо, так как штаммы *C. carrizoensis* и *C. chlorococcoides* имеют различные типы пиреноидов. Следовательно, тип пиреноида можно использовать для уточнения таксономической (видовой и родовой) принадлежности того или иного штамма. В группах

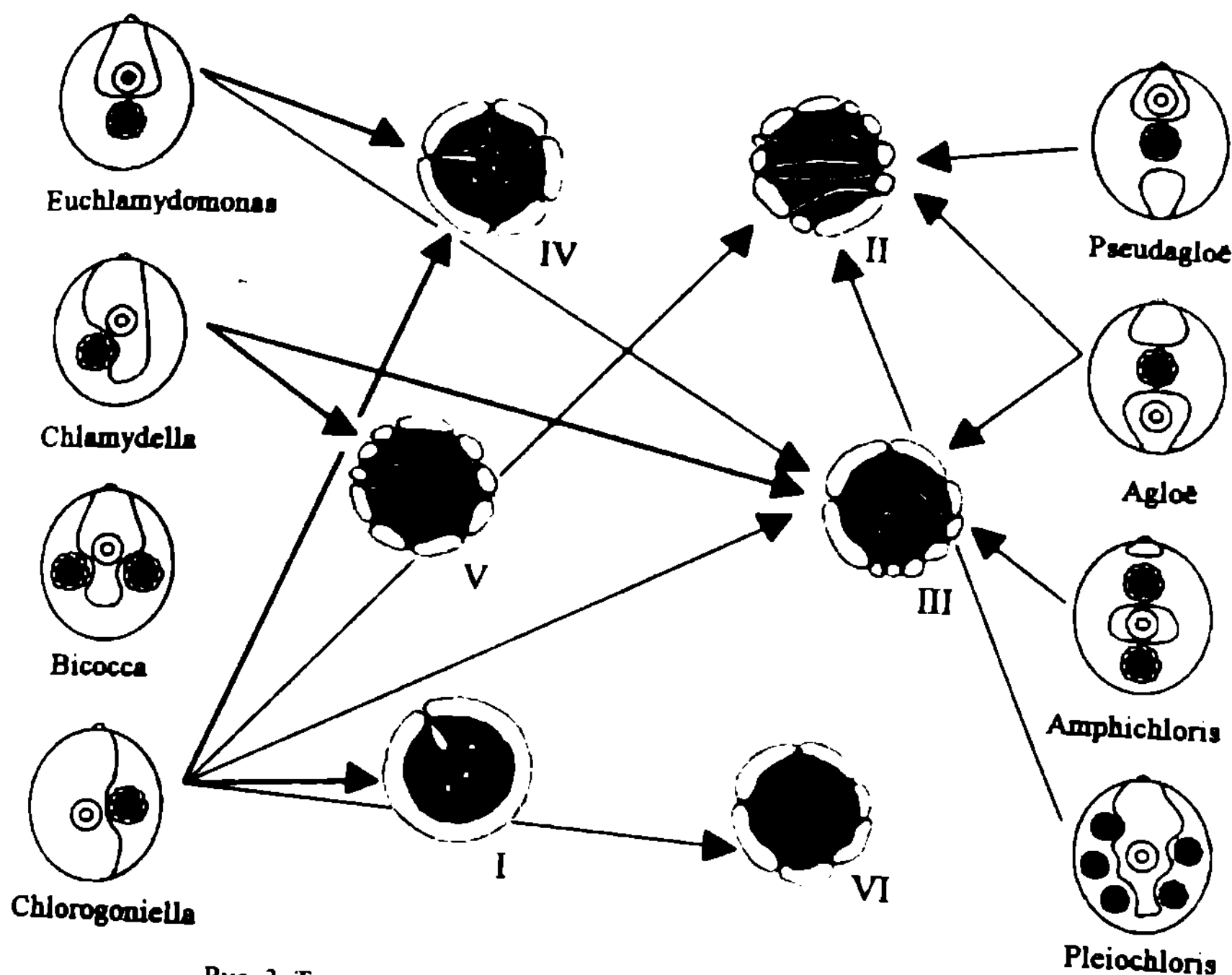


Рис. 3. Типы пиреноидов, выявленные в группе *Chlamydomonas*

Chlamydomonas типы пиреноидов распределены неравномерно (рис. 3). Наибольшее разнообразие (5 типов) по строению пиреноидов наблюдается в группе *Chlorogoniella* (рис. 4). Причем у *C. applanata* обнаружена особая, «двудольная» модификация пиреноидов II типа. Она аналогична типу I в других классификациях (Hori, Ueda, 1973; Lokhorst, Start, 1980).

При попытке оценить расположение типов пиреноидов на филогенетических деревьях *Chlorophyta*, построенных на основе последовательностей 18S рРНК (Pröschold et al., 2001, Nakada et al., 20086), оказалось, что виды *Chlamydomonas* представлены почти во всех кладах. При этом виды группы *Euchlamydomonas* с IV типом пиреноида часто обнаруживаются на одинаковых ветвях филогенетического дерева. Такая же закономерность прослеживается и для видов группы *Chlamydeila*. Так, штаммы *C. postigata* с V типом пиреноида образует общую ветвь в кладе «*Moewusiinia*», так же как *C. toewusii* и *C. pilschmannii* с III типом пиреноида. В одной веточке с последними двумя видами в кладе «*Moewusiinia*» обнаруживаются и виды *Chlorococcyt*, имеющие по нашим данным (Константинова, Болдина, 2000), III тип пиреноида. Кроме того, все изученные нами виды со II типом пиреноида компактно располагаются в кладе «*Chloromonadinia*» (Nakada et al., 20086).

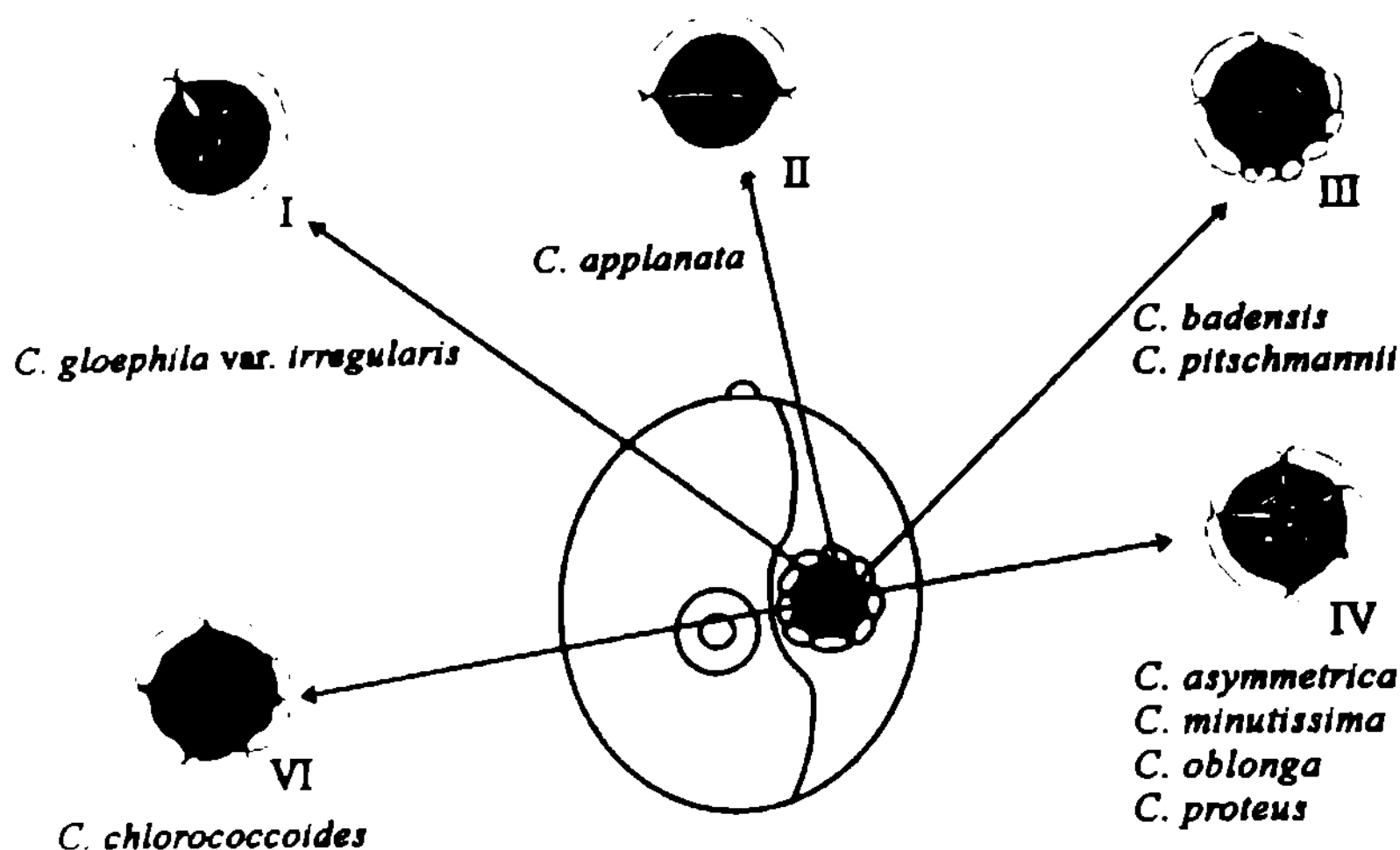


Рис. 4. Типы пиреноидов и их модификации в группе *Chlorogoniella*

Поскольку хламидомонады, имеющие один и тот же тип пиреноида, часто образуют общие клады, тип пиреноида может косвенно указывать на родственные связи объектов клады. Однако для оценки объема каждого из видов следует располагать обширным материалом, поскольку разные клады могут содержать водоросли с одинаковым типом пиреноида. Таким образом, выбранная нами методика классификации пиреноидов может помочь в решении спорных вопросов таксономического характера у зеленых монад и дать дополнительный критерий для идентификации видов.

SUMMARY

CLASSIFICATION PRINCIPLES OF PYRENOIDS IN GREEN MONADS

O.N. Boldina

On the basis of classification principles of some Chlorophyta genera the new classification of pyrenoids was developed for green monads. The 6 pyrenoid types, varying in the starch envelope, stroma characters and especially in thylakoid form, number and distribution, were revealed. Most types contain different modifications, and the "bipartite" modification inside type II was discovered in *C. applanata*. The distribution of different types in *Chlamydomonas* groups showed that *Chlorogoniella* includes species with 5 pyrenoid types and demonstrates the largest heterogeneity. The proposed classification is discussed comparing with the molecular phylogenetic data.

К ФЛОРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ КЛАССА ZYGNEMATOPHYCEAE СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

А. Ф. Лукницкая

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург
E-mail: aliya.lukn@mail.ru

Пресноводная альгофлора Северо-Запада России остается до настоящего времени недостаточно изучена. Полнее всего обследована флора пресноводных водорослей Ленинградской области, далее по степени изученности идут Новгородская и Псковская области (Лукницкая, 2008). Объектами наших исследований в водоемах Ленинградской и Псковской областей и в меньшей степени – в более северных районах европейской части России стали конъюгаты (Streptophyta, Zygnematomphyceae). В основном конъюгаты изучались в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ), являющихся эталонами растительности при сравнении с территориями, несущими антропогенную нагрузку.

Конъюгаты, а из них в первую очередь мезотениевые и десмидиевые водоросли, – одна из немногих групп, которая находит для себя оптимальные условия в водоемах, бедных минеральными веществами, но с достаточно высоким содержанием органических веществ (болота и заболоченные территории). Видовое разнообразие, количественное развитие и распределение пресноводных зеленых мезотениевых и десмидиевых водорослей могут служить наиболее чувствительными показателями состояния водных экосистем (Лукницкая, 2007).

В 1989–2007 гг. нами были обследованы более 30 ООПТ Северо-Запада России. Ниже приводятся сведения о биоразнообразии конъюгат в водоемах наиболее интересных ООПТ.

Ленинградская область

Низовское и Термолдовские болота. Региональные комплексные заказники, расположенные на Карельском перешейке. На этой территории нами выявлено 30 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к 14 родам мезотениевых и десмидиевых водорослей. Болото Низовское – верховое, типичное грядово-мочажинное и грядово-озерковое, с наличием характерных черных мочажин, представляющих собой регрессивный комплекс с недостаточным обеспечением кислородом. В центре черного пятна одного из таких комплексов был обнаружен ярко-зеленый слизистый налет на поверхности мочажины, полностью состоящий из представителей аэрофильных и полужаэрофильных мезотениевых (*Cylindrocystis* и *Netrium*) и десмидиевых (*Actinotaenium* и *Tetmemorus*) водорослей, причем *Cylindrocystis* развивался в массе, вызывая «цветение».

Нижнесви́рский заповедник. Государственный природный заповедник, расположенный в Лодейнопольском районе. В водоемах этого заповедника было выявлено 68 видов и 10 разновидностей и форм мезотениевых и десмидиевых водорослей, относящихся к 18 родам. Первое место по количе-

ству идентифицированных таксонов занимает род *Closterium* (24), на втором месте стоит род *Cosmarium* (13) и третье место делят между собой роды *Euastrum* и *Cosmoastrum* – по 7 и 6 таксонов соответственно.

Болото Ламмин-Суо. Региональный гидрологический заказник, расположенный в Выборгском районе. Находится в озерной котловине и представляет собой типичное верховое грядово-мочажинное болото Карельского перешейка. Видовой состав представлен характерным комплексом болотных конъюгат, насчитывающим 32 вида и 3 разновидности, относящихся к 17 родам.

Стрельнинский берег. Комплексный памятник природы, расположенный в Красносельском районе г. Санкт-Петербурга. На берегу Финского залива был отмечен в массовом количестве *Cosmarium quadrum* var. *minus*, обычно встречающийся в озерах, болотах, прудах, низовьях рек в прибрежном планктоне (Лукницкая, 1996). Массовое развитие указанного таксона свидетельствует о сильном опреснении залива в районе Стрельны.

Березовые острова. Региональный комплексный заказник, расположенный на Березовых островах и прилегающей к ним акватории Финского залива в Выборгском районе. Разнообразие водорослей на изученном Большом Березовом острове оказалось не очень богатым – 30 видов, 2 разновидности и одна форма конъюгат. Следует отметить, что на этом острове впервые для России в мочажине на болоте в массовом количестве был обнаружен *Cosmarium schröderi*. Этот вид был описан в 1926 г. из болот Силезии в Германии (Grünblad, 1926). До настоящего времени местонахождение *C. schröderi* оставалось единственным в мире. Это один из самых мелких представителей рода (до 10 мкм).

Котельский. Региональный комплексный заказник, расположенный в Кингисеппском районе на территории Приморской низменности. В видовом составе заказника представлены 69 видов и 2 разновидности, принадлежащие к 18 родам. Наиболее разнообразно представлены семейства *Closteriaceae* и *Desmidiaceae*.

Заповедник «Кивач». Расположен на территории Республики Карелия в Кондопожском районе в подзоне средней тайги в Заонежском сельском районе. Выявлено 69 видов и 8 разновидностей конъюгат, относящихся к 18 родам. Наибольшей видовой насыщенностью отличались роды *Closterium* (22 таксона – 19 видов, 2 разновидности и одна форма), *Cosmarium* (10 видов) и *Euastrum* (8 видов). Следует подчеркнуть, что на территории заповедника были встречены такие редкие и интересные виды водорослей, как *Staurastrum leptacanthum*, *S. cerastes*, *S. clevei*, *Pleurotaenium nodosum* f. *borgei* и *Micrasterias sol.*

Полярно-альпийский ботанический сад-институт (ПАБСИ), территория которого приравнивается к ООПТ (Кольский п-ов, Хибины). Здесь идентифицировано 76 видов, 8 разновидностей и 3 формы конъюгат. Встречены редкие виды: *Staurodesmus tumidus*, включенный в Красную книгу природы Ленинградской области (Водоросли, 2000), а также аркто-альпийский вид *Cosmarium nasutum* и *C. blittii* – один из самых мелких и характерных гранулированных видов этого рода.

Таким образом, в результате анализа в водоемах ООПТ было выявлено 198 видов, или 225 видов и внутривидовых разновидностей конъюгат, относящихся к 27 родам (*Actinotaenium*, *Bambusina*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Cosmoastrum*, *Cosmocladium*, *Cylindrocystis*, *Desmidium*, *Docidium*, *Euastrum*,

Genicularia, Gonatozygon, Hyalotheca, Mesotaenium, Micrasterias, Netrium, Penium, Pleurotaenium, Raphidiastrum, Spondylosium, Staurastrum, Stauroidesmus, Tetmemorus, Xanthidium, Mougeotia, Spirogyra, Zygnema). Из отмеченных нами видов *Cosmarium schröderi* впервые обнаружен в России (заказник «Березовые острова», Ленинградская обл.), а *Stauroidesmus tumidus*, редкий вид, занесен в Красную книгу природы Ленинградской области (ПАБСИ, Кольский п-ов, Хибины).

Псковская область

До настоящего времени сведения о пресноводных водорослях этого региона остаются довольно скудными (Лукницкая, 2008). Из многочисленных озер Псковской обл. только Псковско-Чудское можно считать более исследованным, о других водоемах имеются в лучшем случае краткие одноразовые сведения, в которых чаще всего не приводятся списки водорослей. Существенный вклад в изучение водорослей Псковской обл. внесла Д.Н. Судницина (2008), в работе которой на основе анализа литературных и собственных данных приведен аннотированный систематический список водорослей.

Национальный парк «Себежский» (Себежский район). Водоемы, расположенные на территории этого парка, а их более 100, практически не изучались. Только в нескольких озерах в летний период одноразово были отобраны и обработаны пробы фитопланктона (Судницина, 1999). Результаты изучения конъюгат (класс *Zygnematorphyceae*) в водоемах и водотоках национального парка, проведенного нами в летние месяцы 2005–2007 гг. показали, что общий список включает 112 видов и 8 разновидностей, относящихся к 21 роду: *Actinotaenium, Closterium, Cosmarium, Cosmoastrum, Cylandrocystis, Bambusina, Euastrum, Gonatozygon, Micrasterias, Netrium, Penium, Pleurotaenium, Raphidiastrum, Spondylosium, Staurastrum, Stauroidesmus, Teilingia, Tetmemorus, Mougeotia, Spirogyra, Zygnema* (Лукницкая, 2008). Встречены два представителя редких десмидиевых водорослей: *Staurastrum gracile* var. *cyathiforme* и *S. leptocladum* var. *cornutum*, которые в дальнейшем следует занести в Красную книгу природы Псковской области. Наибольшей видовой насыщенностью отличаются роды *Cosmarium* (34), *Staurastrum* (19) и *Closterium* (14). Следует отметить нахождение видов рода *Micrasterias* (5), особенно *M. sol*, которые в последнее время встречаются крайне редко.

Ниже приводится сводный список видов и внутривидовых таксонов класса *Zygnematorphyceae*, выявленных в водоемах ООПТ Северо-Запада России по оригинальным данным автора. Звездочкой отмечены редкие виды и вид, впервые найденный в России.

Отдел Streptophyta Класс Zygnematorphyceae Пор. Zygnematales

Cylandrocystis brebissonii Menegh.; *C. crassa* De Bary
Maesotaenium chlamydosporum De Bary
Mougeotia genuflexa (Dillw.) Ag.; *M. laetevirens* (A. Br.) Wittr.; *Mougeotia* sp. ster.

Actinium digitus (Ehr.) Itzigs et Rothe var. *digitus*; *N. digitus* var. *lamellosum* (Bréb.) Grönbl.; *N. digitus* f. *latum* (Hust.) Kossinsk.; *N. digitus* f. *parvum* Borge; *N. digitus* f. *rhomboideum* (Grönbl.) Kossinsk.; *N. interruptum* (Bréb.) Lütken.; *N. oblongum* (De Bary) Lütken.
Spirogyra setiformis (Roth) Kütz.; *Spirogyra* sp. ster.
Zygnema sp. ster

Pop. Desmidiáles

Actinotaenium cordanum (Bréb.) Ružička et Pouzar.; *A. cucurbita* (Bréb.) Teil. ex Ružička; *A. cucurbitinum* (Biss.) Teil.; *A. globosum* (Bulnh.) Krieg. et Gerloff; *A. tassellatum* (Delp.) Pal.-Mordv.
Bambusina brebissonii Kütz. var. *brebissonii*; *B. brebissonii* var. *gracilescens* Nordst.
Closterium abruptum W. West; *C. acerosum* (Schrank) Ehr. var. *acerosum*; *C. acerosum* var. *elongatum* (Bréb.) Kossinsk.; *C. aciculare* Tuffen West; *C. acutum* (Lyngb.) Bréb.; *C. archerianum* Cleve; *C. cornu* Ehr.; *C. delpontei* (Klebs) Wolle; *C. diana* Ehr.; *C. ehrenbergii* Menegh.; *C. gracile* Bréb.; *C. idiosporum* W. et G. S. West; *C. incurvum* Bréb.; *C. intermedium* Ralfs; *C. jenneri* Ralfs var. *robustum* G. West; *C. juncidum* Ralfs; *C. kuetzingii* Bréb.; *C. libellula* Focke var. *libellula*; *C. libellula* Focke var. *interruptum* (W. et G. West) Donat; *C. lineatum* Ehr.; *C. littorale* Gay; *C. lunula* (Müll.) Nitzsch.; *C. macilentum* Bréb.; *C. moniliferum* (Bory) Ehr. var. *moniliferum*; *C. moniliferum* var. *concavum* Klebs; *C. navicula* (Bréb.) Lütken.; *C. parvulum* Näg.; *C. peracerosum* Gay; *C. pronum* Bréb.; *C. pseudodiana* Ehr.; *C. setaceum* Ehr.; *C. rostratum* Ehr.; *C. striolatum* Ehr.; *C. toxon* W. West (?); *C. tumidum* Johns.; *C. ulna* Focke; *C. striolatum* Ehr.; *C. venus* Kütz.; *Closterium* sp. 1; *Closterium* sp. 2; *Closterium* sp. 3.
Cosmarium abbreviatum Racib.; *C. amoenum* Bréb. var. *amoenum*; *C. amoenum* var. *mediolaeve* Nordst.; *C. asphaerosporum* Nordst.; *C. bioculatum* Bréb.; **C. blittii* Wille; *C. botrytis* Menegh.; *C. connatum* Bréb.; *C. constrictum* Delp. var. *constrictum*; *C. constrictum* var. *subdeplanatum* (Schmidle) Krieger et Gerloff; *C. contractum* Kirchn. var. *contractum*; *C. cucumis* (Corda) Ralfs; *C. depressum* (Näg.) Lund.; *C. granatum* Bréb. var. *granatum*; *C. granatum* var. *subgranatum* Nordst.; *C. hammeri* Reinsch.; *C. humile* (Gay) Nordst.; *C. impressulum* Elfv.; *C. lapponicum* Borge; *C. lundellii* Delp.; *C. margaritifera* Menegh. f. *margaritifera*; *C. meneghinii* Bréb.; *C. moniliforme* (Turp.) Ralfs; **C. nasutum* Nordst. var. *nasutum*; *C. nasutum* var. *nasutum* f. *granulatum* Nordst.; *C. obtusatum* Schmidle var. *obtusatum*; *C. obtusatum* var. *minus* Kissel.; *C. orbiculatum* Ralfs.; *C. ovale* Ralfs; *C. paragranaoides*? Skuja; *C. phaseolus* Bréb.; *C. portianum* Arch.; *C. protractum* (Näg.) De Bary; *C. pseudobroomei* Wille; *C. punctulatum* Bréb. var. *punctulatum*; *C. punctulatum* var. *subpunctulatum* (Nordst.) Borg.; *C. quadrifarium* Lund.; *C. quadrum* Lund. var. *quadrum*; *C. quadrum* var. *minus* Nordst.; *C. quadratum* Ralfs; *C. quadratulum* (Gay) De Tony; *C. reniforme* (Ralfs) Arch.; *C. retusifera* Gutwinask.; **C. schroderi* Grönbl.; *C. sphagnicolum* W. et G. S. West; *C. subarctum* (Lagerh.) Racib.; *C. subexavatum* W. et G. S. West; *C. subprotumidum* Nordst.; *C. suspectiosum* Nordst.; *C. trachypleurum* Lund. var. *trachypleurum*; *C. trachypleurum* var. *minus* Racib.; *C. trilobulatum* Reinsch; *C. turpinii* Bréb.; *C. undulatum* Corda; *C. undulatum* var. *crenulatum* (Näg.) Witt.; *C. usmense* Skuja; *C. venustum* (Bréb.) Arch. var. *venustum* f. *minor* Wille; *C. vexatum* West; *Cosmarium* sp.

Cosmoastrum brebissonii (Arch.) Pal.-Mordv.; *C. brevlaculeatum* (G.M. Smith) Pal.-Mordv.; *C. cedercreutzii* (Grönbl.) Pal.-Mordv.; *C. dilatatum* (Ehr.) Pal.-Mordv.; *C. dispar* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *C. erasum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *C. gladiosum* (Turn.) Pal.-Mordv.; *C. hirsutum* (Ehr.) Pal.-Mordv.; *C. lapponicum* (Schmidle) Pal.-Mordv.; *C. muricatum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *C. muticum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *C. orbiculare* (Ralfs) Pal.-Mordv. var. *orbiculare*; *C. orbiculare* var. *depressum* (Roy et Biss.) Pal.-Mordv.; *C. polytrichum* (Perty) Pal.-Mordv.; *C. punctulatum* (Bréb.) Pal.-Mordv. var. *punctulatum*; *C. punctulatum* var. *kjellmanii* (Wille) Pal.-Mordv.; *C. punctulatum* var. ?; *C. pyramidatum* (West) Pal.-Mordv.; *C. striolatum* (Näg.) Pal.-Mordv.; *C. tristichum* (Elfv.) Pal.-Mordv.; *C. turgescens* (De Not.) Pal.-Mordv.

Cosmocladium sp.

Docidium undulatum Bail.

Desmidium cylindricum Grev.; *D. swartzii* Ag.; *D. coarctatum* Nordst.

Euastrum affine Ralfs; *E. ansatum* (Ehr.) Ralfs; *E. bidentatum* Näg.; *E. binale* (Turp.) Ehr. f. *gutwinskii* Schmidle; *E. crassum* (Bréb.) Kütz.; *E. denticulatum* (Kirchn.) Gay; *E. didelta* (Turp.) Ralfs; *E. dissimile* (Nordst.) Schmidle; *E. dissimile* var. *lapponicum* Grönbl.; *E. dubium* Näg.; *E. elegans* (Bréb.) Kütz.; *E. gemmatum* Bréb.; *E. insigne* Hass.; *E. insulare* (Wittr.) Roy; *E. intermedium* Cleve; *E. oblongum* (Grev.) Ralfs; *E. pectinatum* Bréb.; *E. pinnatum* Ralfs; *E. validum* W. et G. West var. *validum*; *E. validum* var. *glabrum* W. Krieger; *E. verrucosum* Ehr.

Genicularia spirotaenia De Bary

Gonatozygon aculeatum Hast.; *G. brebissonii* De Tony; *G. kinahanii* (Arch.) Rabenh.;

G. monotaenium De Bary

Hyalotheca dissiliens (Smith) Bréb.

Micrasterias americana (Ehr.) Ralfs; *M. apiculata* (Ehr.) Menegh.; *M. crux-melitensis* (Ehr.) Hass.; *M. crux-melitensis* var. *superflua* Turn.; *M. denticulata* Bréb.; *M. rotata* (Grev.) Ralfs; *M. thomasiana* Arch.; *M. truncata* (Corda) Bréb.; *M. truncata* f. *crenata* (Bréb.) Reinsch.; **M. sol* (Ehr.) Kütz.

Penium borgeanum ? Skuja; *P. cylindrus* (Ehr.) Bréb.; *P. margaritaceum* (Ehr.) Bréb.; *P. polymorphum* Perty; *P. spinospermum* Josh.; *P. spirostriolatum* Barker.; *Pleurotaenium coronatum* (Bréb.) Rabenh.; *P. ehrenbergii* (Bréb.) De Bary; *P. minutum* (Ralfs) Delp.; *P. minutum* f. *minus* (Racib.) Kossinsk.; *P. nodosum* (Bail.) Lund. f. *borgei* Grönbl.; *P. trabecula* (Ehr.) Näg. var. *trabecula*; *P. trabecula* var. *rectum* (Delp.) W. et G. West; *P. trabecula* f. *clavatum* (Kütz.) W. et G. West *Raphidiastrum avicula* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *R. bifidum* (Ehr.) Pal.-Mordv.; *R. lunatum* (Ralfs) Pal.-Mordv.; *R. pungens* (Bréb.) Pal.-Mordv.; *R. quadrispinatum* (Turn.) Pal.-Mordv.; *R. simonii* (Heimer) Pal.-Mordv.

Spondilosium planum (Wolle) W. et G. S. West; *S. pygmaeum* (Cooke) West *Staurastrum aciculiferum* (West) Anders.; *S. arcticon* (Ehr.) Lund.; *S. brachiatum* Ralfs; *S. cingulum* (W. et G. S. West) G. M. Smith; *S. cerastes* Lund.; *S. chaetoceros* (Schröd.) G. M. Smith; *S. clevei* (Wittr.) Roy et Biss.; *S. cyrtocentrum* Bréb.; *S. forficulatum* Lund.; *S. gracile* Ralfs var. *gracile*; **S. gracile* var. *cyathiforme* W. et G. S. West; *S. hexacerum* (Ehr.) Wittr.; *S. leptacanthum* Nordst.; *S. leptocladum* Nordst. var. *leptocladum*; **S. leptocladum* var. *cornutum* Wille; *S. longipes* (Nordst.) Teil.; *S. margaritaceum* (Ehr.) Menegh.; *S. paradoxum* Meyen; *S. platycentrum* Jochua ?; *S. polymorphum* Bréb.; *S. pseudopelagicum* W. et G. S. West; *S. pseudosebaldii* Wille; *S. sebaldii* Reinsch. var. *sebaldii*; *S. sebaldii* var. *ornatum* Nordst.; *S. sexcostatum* Bréb. var. *sexcostatum*; *S. sexcostatum* var. *productum* West; **S. tohopekaligense* Wolle; *S. vestitum* Ralfs; *Staurastrum* sp.

Staurodesmus brevispina (Bréb.) Croasd.; *S. convergens* (Ehr.) Teil.; *S. cuspidatus* (Bréb.) Teil.; *S. dejectus* (Bréb.) Teil.; *S. extensus* (Borge) Teil.; *S. incus* (Bréb.) Teil.; *S. indentatus* (West) Teil.; *S. megacanthus* (Lund.) Thunm.; *S. triangularis* (Lagerh.) Teil.; *S. tumidus* (Bréb.) Teil.

Teilingia granulata (Roy et Biss.) Bourr.

Tetmemorus brebissonii (Menegh.) Ralfs; *T. brebissonii* f. *minor* (De Bary) Kossinsk.; *T. granulatus* (Bréb.) Ralfs; *T. laevis* (Kütz.) Ralfs; *Xanthidium acanthophorum* Nordst.; *X. antilopaeum* (Bréb.) Kütz. var. *antilopaeum*; *X. antilopaeum* var. *dimasum* Nordst.; *X. antilopaeum* var. *hebridarum* W. et G. S. West; *X. armatum* (Bréb.) Rabenh.; *X. smithii* Arch. var. *octocorne* (Ehr.) Pal.-Mordv.

Общее количество видов и видовых разновидностей для обследованной территории Северо-Запада России составляет 226 видов, или 259 видов и внутривидовых таксонов, которые распределились следующим образом: *Actinotaenium* – 5 видов, *Bambusina* – 1 вид и 1 разновидность, *Closterium* – 37 видов и 4 разновидности, *Cosmarium* – 50 видов и 11 разновидностей, *Cosmoastrum* – 18 видов и 2 разновидности, *Cosmocladium* – 1 вид, *Cylindrocystis* – 2 вида, *Desmidium* – 3 вида, *Docidium* – 1 вид, *Euastrum* – 19 видов и 3 разновидности, *Genicularia* – 1 вид, *Gonatozygon* – 3 вида, *Hyalotheca* – 1 вид, *Maesotaenium* – 1 вид, *Microsterias* – 8 видов и 2 разновидности, *Mougeotia* – 2 вида, *Netrium* – 3 вида и 4 разновидности, *Penium* – 6 видов, *Pleurotaenium* – 5 видов и 4 разновидности, *Raphidiastrum* – 6 видов, *Spirogyra* – 1 вид, *Spondylasium* – 2 вида, *Staurastrum* – 25 видов и 4 разновидности, *Staurodesmus* – 11 видов, *Teilingia* – 1 вид, *Tetmemorus* – 3 вида и 1 разновидность, *Xanthidium* – 4 вида и 3 разновидности, *Zygnema* sp. ster.

Таким образом, инвентаризация флоры конъюгат (Streptophyta, Zygnematophyceae) в водоемах Северо-Запада России показала ее высокое разнообразие (259 видов и внутривидовых таксонов). В обследованных водоемах наиболее богато представлены семейства Closteriaceae и Desmidiaceae. Выявлены массовые, редкие и новые для России виды, ряд видов рекомендован для включения в Красную книгу природы изученных регионов.

SUMMARY

FLORA OF FRESHWATER GREEN ALGAE (ZYGNEMATOPHYCEAE) IN THE NORTH-WEST OF RUSSIA

A. F. Luknitskaya

On the territory of north-western Russia, original investigations of the author have found a diverse species composition of conjugates (Streptophyta, Zygnematophyceae) including 259 species, varieties and forms from 28 genera. *Actinotaenium*, *Bambusina*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Cosmoastrum*, *Cosmocladium*, *Cylindrocystis*, *Desmidium*, *Docidium*, *Euastrum*, *Genicularia*, *Gonatozygon*, *Hyalotheca*, *Maesotaenium*, *Microsterias*, *Mougeotia*, *Netrium*, *Penium*, *Pleurotaenium*, *Raphidiastrum*, *Spirogyra*, *Spondylasium*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*, *Teilingia*, *Tetmemorus*, *Xanthidium*, *Zygnema*. Most of them are widely distributed species, *Cosmarium schroderi*, *C. blittii*, *C. nasutum*, *Staurastrum gracile* var. *cyathiforme*, *S. leptocladium* var. *cornutum*, *Staurodesmus tumidus* species are rare or have a restricted range.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ ОСЦИЛЛАТОРИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (CYANOPROKARYOTA, CYANOPHYTA, CYANOBACTERIA). ПОЛЕВЫЕ И ЛАБОРАТОРНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

*В.К. Орлеанский¹, Н.Н. Колотилова², Е.А. Жегалло³, Е.И. Тембрел⁴,
Г.А. Карпов⁴, А.В. Брянская⁵*

¹Институт микробиологии РАН, г. Москва

²МГУ им. Ломоносова, г. Москва

³Палеонтологический институт РАН, г. Москва

⁴Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский

⁵Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск

E-mail: orleanov@mail.ru

Синезеленые водоросли (Cyanoprokaryota, Cyanophyta, Cyanobacteria), и в частности представители осцилляториевых, – широко распространенные организмы. Их бентосные формы обильно развиваются в мелководных водоемах разных экологических ниш: в обычных лужах, сохраняющихся после дождей, в гидротермальных источниках, солоноватых озерах и лагунах, часто образуя при этом различные слоистые структуры (Кальдерные..., 1989; Альго-бактериальные..., 1992; Заварзин, Алексеева, 2009). По палеонтологическим данным, синезеленые водоросли относятся к числу наиболее древних организмов на нашей планете. Распространенные еще в ранние геологические периоды эволюции Земли, эти организмы сохранились в осадочных образованиях и постоянно обнаруживаются в виде «первых живых букв» каменной летописи нашей планеты. Принято считать, что они формировали структуры, получившие название строматолиты и онколиты. В этой связи изучение данных организмов дает возможность заглянуть в прошлое планеты (Заварзин, Крылов, 1983; Орлеанский, Раабен, 1998; Бактериальная..., 2002). Имеется гипотеза, что бактерии и синезеленые водоросли, как первые колонизаторы планеты, являются также начальной точкой отсчета возникновения социальных отношений не только у низших, но и у высокоорганизованных форм жизни (Николаев и др., 2009).

Цель данной работы – обобщить полевые и лабораторные данные изучения морфологических структур, создаваемых в процессе жизнедеятельности представителями осцилляториевых водорослей. В экспедиционных условиях образцы просматривали в световом микроскопе (МБИ-4). Изучали пробы, отобранные в гидротермальных источниках кальдеры вулкана Узон (Камчатка), в лагунах оз. Сиваш и ряде мелководных солоноватых водоемов Крыма (Украина) и Калмыкии (Россия). Отобранные образцы в лаборатории высевали на среду Заварзина следующего состава (г л⁻¹): CaCl₂ 0.1; NH₄Cl 0.1; MgSO₄ 7H₂O 0.2; H₃BO₃ 0.1; K₂HPO₄ 0.02; NaHCO₃ 0.3; Na₂SiO₃ 9H₂O 0.3; FeSO₄ 0.001; микроэлементы (Арнон 5) – 1 мл л⁻¹. Культивирование водорослей осуществляли на установке с лампами накаливания круглосуточно, освещенность до 2000 лк. Культуры изучали как в световом, так и сканирующем электронном микроскопе (Cam-Scan 4) в Палеонтологическом институте РАН.

Полевые наблюдения и лабораторные эксперименты показали, что представители пор. Oscillatoriales могут формировать различные морфологические структуры. Основное внимание было уделено бентосным формам.

Биопленки. Наиболее типичное образование при росте данного типа водорослей. Как в природе, так и в лаборатории синезеленые водоросли (цианобактерии) разрастаются по поверхности субстрата (рис. 1, 1). В природных условиях это можно наблюдать в летнее время, когда после дождя зеленеет поверхность мелководных луж. В лабораторных условиях активно растущие водоросли могут колонизировать поверхность чашки Петри в пределах суток. Уже через сутки растущая пленка обладает определенной механической устойчивостью (рис. 1, 2).

Лабораторные наблюдения показали, что бентосным формам синезеленых нужна опора. Эту опору они находят также и в пленке поверхностного натяжения воды на переходе фаз вода – газ, образуя в лабораторных сосудах «верхний рост», т. е. как раз под пленкой поверхностного натяжения. Кроме того, постоянно отмечается обрастание стенок сосудов, часто даже выше уровня среды (рис. 1, 3). Можно предположить, что такое явление происходит за счет капиллярного подтока питательной среды по трихомам самих водорослей, растущих по стенкам сосудов.

Кольца. Образование осцилляториевыми колец при росте, особенно на агаровой поверхности, – распространенное явление (рис. 1, 4). На термальном источнике Камчатки авторами обнаружены кольца, сформированные коллоидной серой, выделяемой источником. Периодически (с определенными промежутками времени) выделяемая сера налипает на трихомы радиально растущих по поверхности воды колоний осцилляториевых водорослей и фиксируется там в виде своеобразных радиальных кругов серы, так называемых колец Карпова (рис. 1, 5).

Альго-бактериальные маты. Это структуры, формирующиеся путем нарастания пленок водорослей, накладывающихся в процессе роста друг на друга, с образованием слоистости. В природных водоемах такая слоистость сохраняется в виде слоистого донного осадочного формирования мощностью до 20 см и более (рис. 1, 6). Иногда между биопленками имеется минеральный прослой. Слоистые маты – наиболее древние биологические образования, дошедшие до нас в осадочной геологической летописи Земли в форме слоистых структур, называемых строматолитами (рис. 1, 7), которые датируются возрастом от 3.5 млрд лет. Современные маты образуются в термальных источниках, в солоноватых водоемах (лагунах), щелочных озерах. Их формирование может быть обусловлено периодическим изменением среды, связанным с выпадением минерального осадка, чередованием подсыхания и последующего обводнения поверхности водорослевого роста или с изменением температурного режима среды. Для получения слоистой структуры в лаборатории авторами была использована проточная установка лоткового типа, в которую среда подавалась насосом с подогревом до 66 °С, а по мере поступления среды температура падала до 31 °С (моделирование условий термального источника). В эксперименте удалось вырастить не только природный биоценоз, но и получить слоистость, аналогичную полевым наблюдениям (рис. 1, 8).

Бугрообразные постройки связаны с водорослевыми матами и выпадением на термальных источниках минерального осадка в виде кремнезема. Так, на термальных источниках Камчатки авторы обнаружили постройки конусообразной формы, достигающие 10–150 см в ширину и до 1.5 м высотой (рис. 1, 9, 10). Формируются они на выходах источников с повышенным содержанием крем-

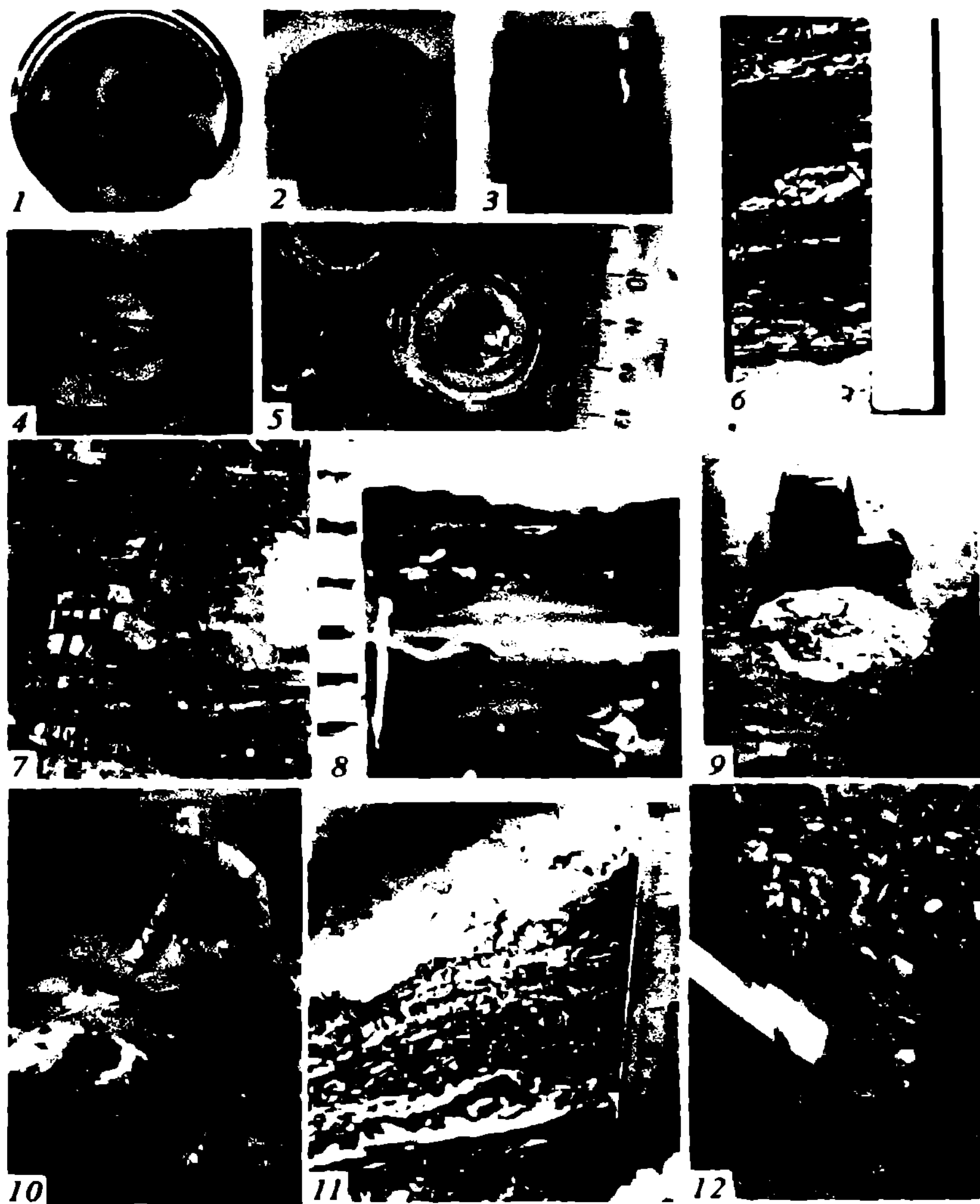


Рис. 1. Типы роста представителей пор *Oscillatoriales* в культурных и природных условиях. 1 — разрастание по поверхности субстрата; 2 — механическая устойчивость роста; 3 — колония на поверхности субстрата; 4 — колония с формированием центральной структуры; 5 — колония с формированием центральной структуры; 6 — колония с формированием центральной структуры; 7 — колония с формированием центральной структуры; 8 — колония с формированием центральной структуры; 9 — колония с формированием центральной структуры; 10 — колония с формированием центральной структуры; 11 — колония с формированием центральной структуры; 12 — колония с формированием центральной структуры.

ния. На вертикальных срезах построек четко прослеживается слоистость (рис. 1, 11).

Шарообразные структуры формируются в условиях гидромеханического перемещения водной толщи. В природных условиях такие структуры образуются в результате разрушения выросших биопленок, куски которых в условиях турбулентности приобретают их округлую (почти шарообразную) форму (рис. 1, 12) размером от нескольких миллиметров до 10 см и более. В условиях выпадения минеральных осадков может формироваться, как и в матах, чередующаяся слоистость. В ископаемом состоянии такие структуры называются онколитами. Иногда отдельные шары слипаются с образованием одной оболочки (полионколиты) (рис. 2, 1, 2).

Плавающие пленки. Данное явление обусловлено тем, что синезеленые водоросли (цианобактерии) образуют в процессе фотосинтеза кислород, который выделяется в виде газовых пузырей как на поверхности, так и под биопленкой. По мере накопления газа пузырьки с поверхности отрываются и уходят в воздушную среду, а газ под пленкой формирует бугорок (рис. 2, 3). Активное газовое накопление может оторвать выросшую пленку этих организмов от дна, и она начинает плавать по поверхности водоема (рис. 2, 4). В речных мелководьях такие плавающие пласты содержат песок, мелкую гальку и представляют определенную опасность для гидротурбин электростанций.

Шатры. В лабораторных условиях, а также в природе образующийся газ может приподнимать участок биопленки. Формируется шатрообразная структура с газовым пузырем, удерживающим такую форму структуры (рис. 2, 5).

Столбики. За счет подъемной силы газовых пузырьков в природе и лаборатории отмечается другая структура – в виде столбиков. Эта структура образуется тогда, когда от выросшей биопленки отрывается одним концом относительно удлиненная полоска биопленки, которая за счет газового пузырька поднимается вертикально и формирует столбообразную структуру (рис. 2, 6).

Тяжи. Как упоминалось выше, для роста бентосным формам осцилляториевых водорослей необходима опора. В ее отсутствие опорой может стать соседний трихом, что приводит к образованию тяжей, жгутов из трихомов (рис. 2, 7). Интересно, что тяжи часто создаются при продувании сосудов воздухом. Такие тяжи стойко переносят гидромеханическое воздействие, но трихомы быстро разбегаются по поверхности сосуда при остановке продувания. В природе и лаборатории нами неоднократно отмечался факт, когда биопленка водорослей лопається с образованием дырчатой ткани, часть ее сжимается и собирается в виде жгутов, тяжей (рис. 2, 8).

Ряды. Интересна еще одна особенность изучаемых нами организмов. Неоднократно отмечалось, что трихомы могут формировать по поверхности субстрата визуально четко оформленные параллельные волнообразные ряды. Такое явление наблюдается в природе, в потоке некоторых термальных источников (рис. 2, 9). В лаборатории подобная структура неустойчива и быстро, буквально на глазах, распадается, если культуральный сосуд потревожить.

Минеральные чехлы, футляры. Как в природных, так и лабораторных условиях авторы обнаруживали или моделировали образование минеральных футляров около нитей осцилляториевых водорослей. На термальных источниках (гейзерах) мы наблюдали кремневые футляры (рис. 2, 10), а в лаборатории получали фосфатные чехлы.



Рис. 2. Различные формы побегов, образующихся до цветения

1 — вертикальный срединный срез с коническим наращением (сильно увеличен); 2 — срединный срез с коническим наращением (сильно увеличен); 3 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 4 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 5 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 6 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 7 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 8 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 9 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 10 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 11 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен); 12 — та же форма побегов, но с растущими побегами (сильно увеличен).

Ловчие сети. Многие синезеленые водоросли (цианобактерии), являясь автотрофными организмами, могут использовать и органические соединения. Они часто развиваются в эвтрофизированных водоемах, сточных водах. Довольно обычное явление – рост этих организмов на разливах нефти по почве. В лабораторных условиях обнаружено (рис. 2, 11, 12), что осцилляториевые могут создавать своеобразные «ловчие сети», в которых они сжимают, а затем отфильтровывают планктонную бактериальную взвесь. Внесенная нами культура актиномицетов была полностью оплетена трихомами осцилляториевых. В связи с этим уместно напомнить, что еще много лет назад С.В. Горюнова (1955) предположила, что описанные явления есть факт хищничества, а осцилляториевые водоросли – одни из первых хищников на планете Земля.

Таким образом, показано, что морфологические структуры и постройки, создаваемые трихомами осцилляториевых водорослей, наблюдаемые в микробиологических препаратах, как правило, в виде отдельных подвижных нитей, могут формировать пленки, слоистые структуры, тяжи, ряды, выпуклые и шарообразные структуры и т. д.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем», Интеграционного проекта СО РАН 10 и РФФИ (проекты № 10-04-01475 и № 11-05-00572).

SUMMARY

MORPHOLOGICAL STRUCTURES OF OSCILLATORIALES (CYANOPROKARYOTA, CYANOPHYTA, CYANOBACTERIA): NATURAL AND LABORATORY OBSERVATIONS

*V.K. Orleansky, N.N. Kolotilova, E.A. Zhegallo, E.I. Tembrel, G.A. Karpov,
A.V. Bryanskaya*

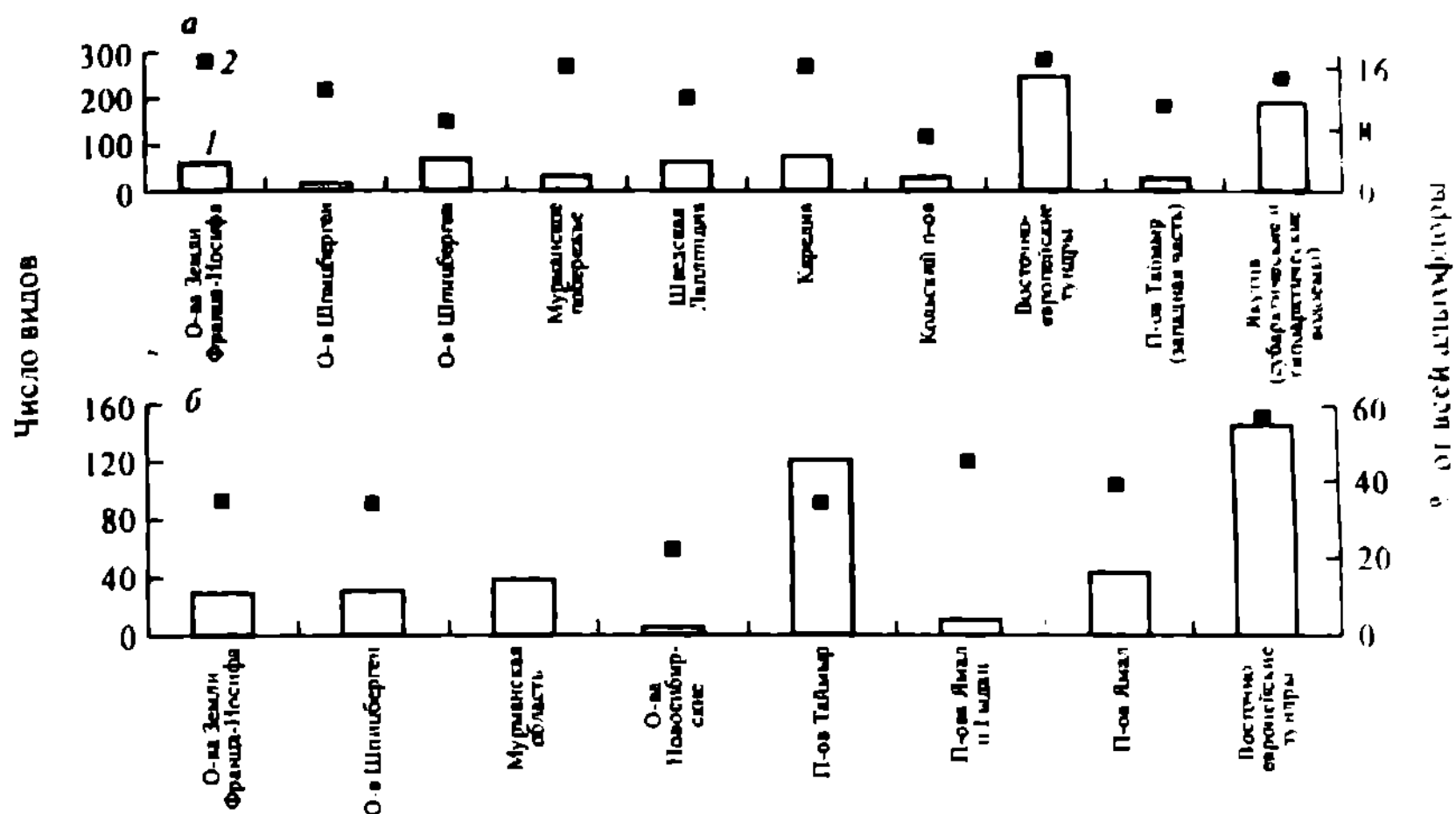
Authors have described various morphological structures and constructions of Oscillatoriales (Cyanoprokaryota) in natural and laboratory conditions.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЦИАНОПРОКАРИОТ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР РОССИИ

Е.Н. Патова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: patova@ib.komisc.ru

К настоящему времени в восточноевропейских тундрах зарегистрировано 334 вида (371 с внутривидовыми таксонами) цианопрокариот из 4 порядков, 20 семейств и 69 родов (см. табл. 1–3). Учитывая, что сводный список водорослей региона включает около 1900 видов с разновидностями и формами (водоемы – 1460, почвы – 253) из 10 отделов (Гецен и др., 2002), синезеленые региона формируют 19% от всего выявленного разнообразия водорослей, что указывает на значительное флористическое богатство этого отдела. По разнообра-



Распределение видового разнообразия (1 – число видов) и участия цианопрокариот в альгофлорах (2 – % от всей альгофлоры) северных регионов. В водных (а) наземных (б) экосистемах (по: Сдобникова, 1986; Перминова, 1990; Флора тундровой зоны..., 1991; Skulberg, 1996; Комулайнен, 2004; Давыдов, 2006; Флора тундровой зоны..., 1991; и др.)

зию цианопрокариоты уступают только диатомовым и зеленым водорослям (Гецен и др., 1994, 2002). Флора цианопрокариот восточноевропейских тундр составляет около 80% от выявленного разнообразия этой группы в российском секторе Арктики, на Таймыре, в Якутии, Мурманской области и в ряде других северных территорий – от 7 до 45% альгофлор (см. рисунок). На данный момент зарегистрированное для восточноевропейских тундр разнообразие цианопрокариот – одно из самых высоких для субарктических и арктических регионов России, что связано в первую очередь с лучшей изученностью и широким охватом местообитаний. В водоемах зарегистрировано 304, в почвах – 158 видов с разновидностями и формами (табл. 1), общих для водных и наземных экосистем – 87 видов. Сходство видового разнообразия цианопрокариот водоемов и почв достигает 39%. В условиях дефицита азота в экосистемах тундры ведущее место в структуре флоры принадлежит видам, способным к фиксации молекулярного азота. Потенциально способных к азотфиксации гетероцитных видов 31% (111 видов): для водоемов – 34% (92), для почв – 30% (46 видов).

С момента последней инвентаризации, проведенной для Большеземельской тундры (Гецен и др., 1994) флора цианопрокариот восточноевропейских тундр была дополнена для водоемов на 135 видовых и внутривидовых таксонов, для почв – на 41. Современные пропорции флоры этой группы водорослей составляют 1:3.5:16.7. Родовая насыщенность видами – 4.8 (см. табл. 1). Эта величина в 2.5 раза ниже, чем для диатомовых и зеленых обсуждаемого региона (Гецен и др., 1994), но несколько превосходит значения, рассчитанные для цианопрокариот ряда других северных альгофлор (Сдобникова, 1986; Перминова, 1990; Флора тундровой зоны..., 1991; Skulberg, 1996; Комулайнен, 2004.

Таксономическое разнообразие Цианопрокариота в восточноевропейских тундрах

Таксономическая характеристика	Всего	Водоемы	Почвы
Семейств	20	19	18
Родов	69	63	44
Видов	334	268	154
Видов с внутривидовыми таксонами	371	304	158
В среднем			
Число родов в одном семействе	3.5	3.3	2.4
Число видов в одном семействе	16.7	14.1	8.6
Число видов в одном роде	4.8	4.1	3.5

Ярушина, 2004; Давыдов, 2006; и др.). Как видно из табл. 1, во флоре водоемов видовая насыщенность родов и видов выше, чем в почвах.

Лидирующие позиции по видовому разнообразию во флоре региона занимают семейства *Nostocaceae*, *Phormidiaceae* и *Oscillatoriaceae* (табл. 2). Десять ведущих семейств включают 80% всего видового разнообразия цианопрокариот. Эта величина близка к полученной для ведущих семейств всей альгофлоры Большеземельской тундры, которая, по данным М.В. Гецен (1985), составила 86%. Спектр ведущих семейств сходен с таковым, полученным для наиболее хорошо изученной к настоящему времени флоры цианопрокариот Мурманской области, где к ведущим относятся семейства *Nostocaceae*, *Merismopediaceae*, *Phormidiaceae* (Давыдов, 2006) – они включают почти половину (44%) всего видового разнообразия цианопрокариот.

Спектры семейств альгофлоры водоемов и почв имеют некоторые отличия (табл. 2). Так, в наземных экосистемах водоросли семейства *Nostocaceae* уступают лидирующие позиции представителям *Phormidiaceae*. Более высокий ранг занимает *Pseudanabaenaceae*. Два последних семейства наряду с *Oscillatoriaceae* обычно лидируют во флорах цианопрокариот почв не только арктических регионов, но и других природных зон (Базова, 1978; Новичкова-Иванова, 1980; Алексахина, Штина, 1984; Приходькова, 1992; Кузяхметов, 2006; Патова, Белякова, 2006; и др.).

Сравнение спектров семейств цианопрокариот, ранее исследованных в Якутии (Флора тундровой зоны..., 1991), на п-ове Таймыр (Сдобникова, 1986), в Мурманской обл. и на архипелаге Шпицберген (Давыдов, 2006; Флора и растительность..., 2008), показало, что в целом они довольно схожи для восточноевропейских тундр и других северных регионов. Спектры отражают принадлежность сравниваемых флор цианопрокариот к арктическим и гипоарктическим широтам. Для таксономической структуры цианопрокариот восточноевропейских тундр характерны: 1) большее число семейств; 2) высокое видовое разнообразие семейств *Phormidiaceae* и *Oscillatoriaceae*, что объясняется лучшей изученностью водных экосистем; 3) низкое положение в спектре семейств *Merismopediaceae*, *Pseudanabaenaceae* и *Synechococcaceae* по сравнению с флорой цианопрокариот Мурманской обл., что в свою очередь может быть связано с меньшей изученностью в нашем регионе горных экосистем и моховых стаций.

Соотношение по числу таксонов семейств Cyanoprokaryota во флоре восточноевропейских тундр

Место семейств	Семейство	Место семейства		Число родов	Число видовых и внутривидовых таксонов
		Водоемы	Почвы	Всего/водоемы/почвы	Всего/водоемы/почвы
1	Nostocaceae	1	2	$\frac{8}{7/5}$	$\frac{84}{75/22}$
2	Phormidiaceae	2	1	$\frac{7}{5/5}$	$\frac{57}{42/37}$
3	Oscillatoriaceae	3	4	$\frac{3}{3/3}$	$\frac{46}{39/13}$
4	Merismopediaceae	4	8-9	$\frac{8}{8/2}$	$\frac{31}{29/7}$
5	Rivulariaceae	5	6	$\frac{4}{4/3}$	$\frac{29}{28/9}$
6	Pseudanabaenaceae	6	3	$\frac{5}{5/3}$	$\frac{28}{22/16}$
7	Synechococcaceae	7	5	$\frac{8}{7/5}$	$\frac{26}{21/11}$
8	Microcystaceae	11	7	$\frac{3}{2/3}$	$\frac{11}{6/8}$
9	Chroococcaceae	8, 9	10	$\frac{3}{2/2}$	$\frac{10}{8/8}$
10	Microchaetaceae	8, 9	11, 12	$\frac{3}{3/2}$	$\frac{9}{8/5}$
11	Schizotrichaceae	13, 14	8, 9	$\frac{1}{1/1}$	$\frac{8}{3/7}$
12-20	Прочие	—	—	$\frac{13}{11/7}$	$\frac{32}{23/15}$

Ведущими родами по числу видов во флоре цианопрокариот восточноевропейских тундр являются *Anabaena* (52 вида), *Phormidium* (40), *Oscillatoria* (31), *Nostoc* (20), *Calothrix* (17), *Leptolyngbya* (14), *Aphanocapsa* (11) и *Lyngbya* (10). Они формируют 54% от общего разнообразия флоры цианопрокариот, остальные роды содержат менее 10 видов. Родовые спектры для водоемов и почв заметно различаются (табл. 3). В формировании облика флоры водных экосистем лидируют виды рода *Anabaena*, типичные для планктонных сообществ, а также высока доля видов из родов, характерных для перифитона и бентоса лентических систем (*Phormidium*, *Oscillatoria*, частично *Nostoc*) и реофильных водоемов (*Calothrix*, ряд видов *Nostoc*).

В структурной организации почвенной альгофлоры заметное участие принимают таксоны, встречающиеся преимущественно в наземных сообществах (*Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Schizothrix*), а также в водных и наземных экосистемах (*Nostoc*, *Oscillatoria*, *Stigonema*).

Родовая структура (число видов с внутривидовыми формами) Цианопрокариота во флоре восточноевропейских тундр

Место	Род	Общее число видов (таксонов)	Водоемы		Почвы	
			Число видов (таксонов)	Место	Число видов (таксонов)	Место
1	<i>Phormidium</i>	43	31	2	28 (29)	1
2	<i>Anabaena</i>	32 (49)	31 (48)	1	5	7–10
3	<i>Oscillatoria</i>	26 (34)	21 (29)	3	8 (9)	4
4	<i>Nostoc</i>	15 (20)	11 (14)	5	9 (11)	3
5	<i>Calothrix</i>	15 (18)	15 (18)	4	6	6
6	<i>Leptolyngbya</i>	14	10	6	12	2
7–8	<i>Aphanocapsa</i>	11	9	7–8	4	11–12
7–8	<i>Lyngbya</i>	11	9	7–8	3	13–19
9	<i>Aphanotheca</i>	9	8	9	4	11–12
10	<i>Chroococcus</i>	8	7	10	7	5
11	<i>Rhabdogloea</i>	7	5	12–15	2	20–28
12–14	<i>Schizothrix</i>	6	2	29–42	5	7–10
12–14	<i>Rivularia</i>	6	6	11	1	29–44
12–14	<i>Jaaginema</i>	6	4	18–19	1	29–44
15–69	Прочие	124	99	–	58	–
	Всего (69)	334 (371)	268 (304)	63	158 (154)	44

Родовая структура цианопрокариот восточноевропейских тундр сходна с таковой для других арктических регионов, например в альгофлоре Якутии к числу ведущих относятся роды *Phormidium* (40 видов), *Oscillatoria* (31), *Anabaena* (25), *Nostoc* (20) и *Calothrix* (17) (Флора тундровой зоны..., 1991). Для Мурманской области наблюдается еще большее сходство – ведущими здесь являются роды *Nostoc* (11), *Anabaena* (10) и *Phormidium* (10) (Давыдов, 2006). Особенности родовой структуры цианопрокариот восточноевропейских тундр по сравнению с приведенными выше регионами являются: 1) более высокое разнообразие на родовом уровне; 2) лидирующая роль в спектре родов *Phormidium* и *Anabaena*, многие виды из которых являются характерными доминантами холодных тундровых вод и почв; 3) присутствие во флоре видов из родов *Gloeobacter*, *Fischerella*, *Plectonema*, обитающих на криогенных пятнах, которые являются постоянным компонентом растительных сообществ восточноевропейских тундр и достаточно хорошо изучены; 4) появление в родовом спектре родов *Chlorogloea*, *Gomphosphaeria* и *Tychonema*, видимо, связанное с более детальным изучением солоноватоводных водоемов в нашем регионе.

Для количественной оценки флористического сходства видового состава флор восточноевропейских тундр и Мурманской области был рассчитан коэффициент Стюгrena-Радулеску. Он оказался равен 0.32, что говорит о значительном своеобразии флоры этих регионов. Аналогичные данные были получены ранее при сравнении флор Мурманской области, Большеземельской тундры и о-ва Шпицберген (Давыдов, 2006).

В целом флора Цианопрокарыота восточноевропейских тундр по таксономической структуре во многом близка к флорам других субарктических и арктических регионов. Отличия объясняются разной степенью изученности, характерными особенностями климата, физико-географического положения и гидрографии регионов исследования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 07-04-00443-а и 10-04-01446-а).

SUMMARY

CYANOPROKARYOTA SPECIES DIVERSITY IN RUSSIAN EAST EUROPEAN TUNDRA

E.N. Patova

The diversity and distribution of Cyanoprokaryota/Cyanophyta was studied in freshwater and terrestrial ecosystems of the typical arctic and sub-arctic tundra of East-European Russia. Samples were taken in the Bolshezemelskaya and the Malozemelskaya tundras and in some arctic islands. It is shown that Cyanoprokaryota are one of key groups in the taxonomic structure of algae flora in studied regions. Distribution of cyanophytes is registered in various plant communities of freshwater and terrestrial tundra ecosystems.

In the ecosystems of the East-European tundra 334 species were identified. 304 species in water bodies and 158 in soils were found. They belong to 4 divisions, 20 families and 69 genera (more than 14% of the total diversity of algae in this region). The Nostocaceae, Phormidiaceae, and Oscillatoriaceae families are characterized by the highest species diversity. 31% of the total Cyanoprokaryota group is heterocytic algae which are potentially able to fix nitrogen.

СОСТАВ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ОЗЕРАХ БАССЕЙНА РЕКИ ВАНГЫР (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

А.С. Стенина

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: stenina@ib.komisc.ru

Высокоиндикаторная группа диатомовых в течение многих лет успешно используется при выявлении антропогенного влияния на различные водные объекты Европейского Северо-Востока (Стенина, 2000, 2002). Однако применение этой группы водорослей для оценки состояния водоемов на особо охраняемых территориях региона пока ограничено вследствие их слабой изученности. Национальный парк «Югыд ва» – один из таких районов на Приполярном Урале. Единичные сведения о пресноводных диатомовых водорослях на его территории приводятся лишь для некоторых рек и единичных озер в бассейнах рек Кожым (Sterlyagova, Stenina, 2008; Стенина, Стерлягова, 2010), Малый Паток (Стенина, 2004; Патова, Стенина, 2007) и Вангыр (Стенина, 2001; Стенина и др., 2001). В настоящей работе приведены результаты изучения видового состава диатомовых водорослей и анализа особенностей эколого-географической структуры их комплексов в пяти горно-долинных озерах.

Исследованные водоемы расположены на западном склоне Приполярного Урала в районе хребта Лапа-Пай в бассейне верхнего течения р. Вангыр (левого притока р. Косью – притока р. Печоры первого порядка) на территории национального парка «Югыд ва». Большинство озер сточные, соединяющиеся с рекой протоками, или проточные. Максимальная глубина в разных водоемах равна 1–15 м. Вода бесцветная, в глубоких озерах кажется зеленовато-голубой, прозрачность достигает 6 м. Донные отложения разнообразны: песчано-илистые, песчано-каменистые, галечниковые с валунами, илистые, торфянистые. Температура воды в период наблюдений составляла 14.5–25 °С, рН в большинстве случаев равен 8.1–8.4, реже 6.4–7.3. Состав воды в озерах гидрокарбонатно-кальциевый, сумма основных ионов – 28.7–64.6 мг/дм³, удельная электропроводность – 39.0–69.0 мк С/см. Содержание органических веществ небольшое: цветность воды – 17.9–58.2°, величина ХПК – 7.6–20.6 мг О/дм³. Концентрация общего азота колеблется в пределах 0.03–0.3 мг/дм³, аммонийного азота – 0.024–0.078 мг/дм³, общего фосфора – 0.003–0.044 мг/дм³, минерального фосфора – 0.002–0.019 мг/дм³. Водоемы значительно отличаются по содержанию кремния в воде – его концентрация равна 0.59–8.90 мг/дм³.

В исследованных озерах к настоящему времени выявлено 256 видов с разновидностями и формами диатомовых водорослей, относящихся к 38 родам и 16 семействам. Самое крупное семейство Naviculaceae содержит 87 таксонов рангом ниже рода, что составляет 34% всего состава. Также разнообразны, но с меньшим числом таксонов семейства Fragilariaceae – 36 (14.1%), Cymbellaceae – 28 (10.9%), Achnanthaceae, Bacillariaceae – по 21 (по 8.2%), Gomphonemataceae – 16 (6.3%) и Eunotiaceae – 14 (5.5%), остальные содержат менее чем по 10 таксонов. В родовом спектре по разнообразию выделяется род *Navicula*, представленный 47 видами с разновидностями и формами (18.4%). За ним следуют *Fragilaria* – 31 (12%), *Cymbella* – 24 (9.4%), *Nitzschia* – 20 (7.8%), *Pinnularia* – 19 (7.4%), *Achnanthes* – 17 (6.6%), *Gomphonema* – 15 (5.9%), *Eunotia* – 14 (5.5%). Остальные роды менее разнообразны и представлены небольшим числом таксонов.

Большая часть видового состава (114 таксонов, или 44.5%) относится к группе донных и литоральных представителей диатомовых – это характерная черта озерных альгофлор, особенно в неглубоких водоемах. Количество эпифитов в 1.5 раза меньше (79 таксонов, 30.9%), а истинные планктонные виды немногочисленны (15 таксонов, 5.9%). Основу диатомового комплекса в условиях низкой минерализации воды формируют индифферентные диатомеи в количестве 145 таксонов (56.6%). Среди них наибольшее количество (девять таксонов) доминирующих диатомей из родов *Fragilaria*, *Achnanthes*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Eriothemia*. Практически одинаково представлены индикаторные группы галофобных диатомей (51 таксон, или 19.9%) и галофилов (49 таксонов, 19%) с единственным мезогалобом (оценка обилия последнего «единично»). В первой группе один доминирующий вид – *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., во второй – два: *Fragilaria pinnata* Ehr. и *Nitzschia amphibia* Grun.

Реакция водной среды преимущественно слабощелочная и щелочная, в связи с чем большая часть видового состава приходится на группу алкалифилов с алкалибионтами (131 таксон, или 51.2%). Кроме указанных видов-галофилов, к ним относятся также доминанты, как *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *F. construens* f. *venter* (Ehr.) Hust., *Achnanthes minutissima* Kütz., *Cymbella*

microcephala Grun., *C. reichardtii* Krammer, *Gomphonema acuminatum* Ehr. и *Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb. Доля индифферентов почти в два раза меньше (70 таксонов или 27.3%), в их числе виды с максимальным обилием – *Achnanthes linearis* (W. Sm.) Grun. и *Cymbella minuta* Hilse. Значительно меньше ацидофилов (39 таксонов, 15.2%), доминирует названный выше галофобный вид.

Субдоминанты – в основном индифферентные по отношению к солености и алкалифильные диатомеи. К ним относятся *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Gomphonema clavatum* Ehr., *Fragilaria danica* (Kütz.) Lange-Bert., *Epithemia adnata* var. *saxonica* (Kütz.) Patr., *Achnanthes subatomoides* (Hust.) Lange-Bert. et Archib., *E. adnata* var. *porcellus* (Kütz.) Patr., *Fragilaria brevistriata* Grun., *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust., *F. vaucheriae* (Kütz.) B. Peters., *F. virescens* var. *oblongella* Grun., *Navicula pseudoscutiformis* Hust., *Nitzschia angustata* (W. Sm.) Grun., *N. fonticola* Grun., *Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) Lange-Bert., *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll. Указанные виды в основном встречаются лишь в одном из озер.

Биогеографические группы распределяются по разнообразию следующим образом. Более половины диатомовых (55.9%) – космополиты, их насчитывается 143 таксона. Большинство видов-доминантов относятся к этой группе. Разница в разнообразии аркто-альпийских диатомей – 58 видов с разновидностями (22.7%) и бореальных – 52 таксона (20.3%) небольшая. В числе аркто-альпийских видов доминируют *Tabellaria flocculosa* и *Cymbella reichardtii*. Бореальные диатомеи *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria pinnata* var. *lancettula* и *F. virescens* var. *oblongella* занимают положение субдоминантов. Часть диатомовых не имеет экологических характеристик по солености (10 таксонов, 3.9%), pH (16 таксонов, 6.3%) и географическому распространению (3 таксона, 1%). Это преимущественно ограниченно распространенные виды и разновидности.

Около 14% выявленных диатомовых водорослей (35 таксонов) встречаются с разным обилием во всех озерах. К ним относятся *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun., *A. laterostrata* Hust., *A. linearis*, *A. minutissima*, *A. peragalli* Brun et Hérib., *Amphora pediculus* (Kütz.) Grun., *Cocconeis placentula* Ehr., *Cymbella cistula* (Ehr.) Kirchn., *C. gracilis* (Ehr.) Kütz., *C. microcephala*, *C. minuta*, *C. sinuata* Greg., *Epithemia adnata*, *Eunotia minor* (Kütz.) Grun., *Fragilaria construens*, *F. construens* f. *venter*, *F. pinnata*, *F. vaucheriae*, *Gomphonema acuminatum*, *G. clavatum*, *G. parvulum* (Kütz.) Grun., *G. truncatum* Ehr., *Meridion circulare* Ag., *Navicula bacillum* Ehr., *N. cryptocephala* Kütz., *N. menisculus* Schum., *N. pupula* Kütz., *N. radiosa* Kütz., *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Grun., *N. fonticola*, *N. frustulum* var. *perminuta* Grun., *N. palea* (Kütz.) W. Sm., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll., *Stephanodiscus minutulus*, *Tabellaria flocculosa*.

Исследованные озера в бассейне Вангыра отличаются по ряду признаков: разнообразию видового состава, положению семейств и родов в таксономических спектрах, экологической структуре, ведущим видам основных сообществ. Флористическое богатство диатомей колеблется в водоемах от 75 до 156 таксонов, наибольшее их разнообразие характерно для глубоких озер с развитой водной растительностью. Сходство состава диатомовых водорослей большей частью незначительно выше среднего, значения коэффициента Сьёренсена–Чекановского колеблются от 0.52 до 0.6.

Общая черта практически всех озер, за исключением одного, – наибольшее разнообразие семейств Naviculaceae и Fragilariaceae, занимающих 1-е и 2-е ме-

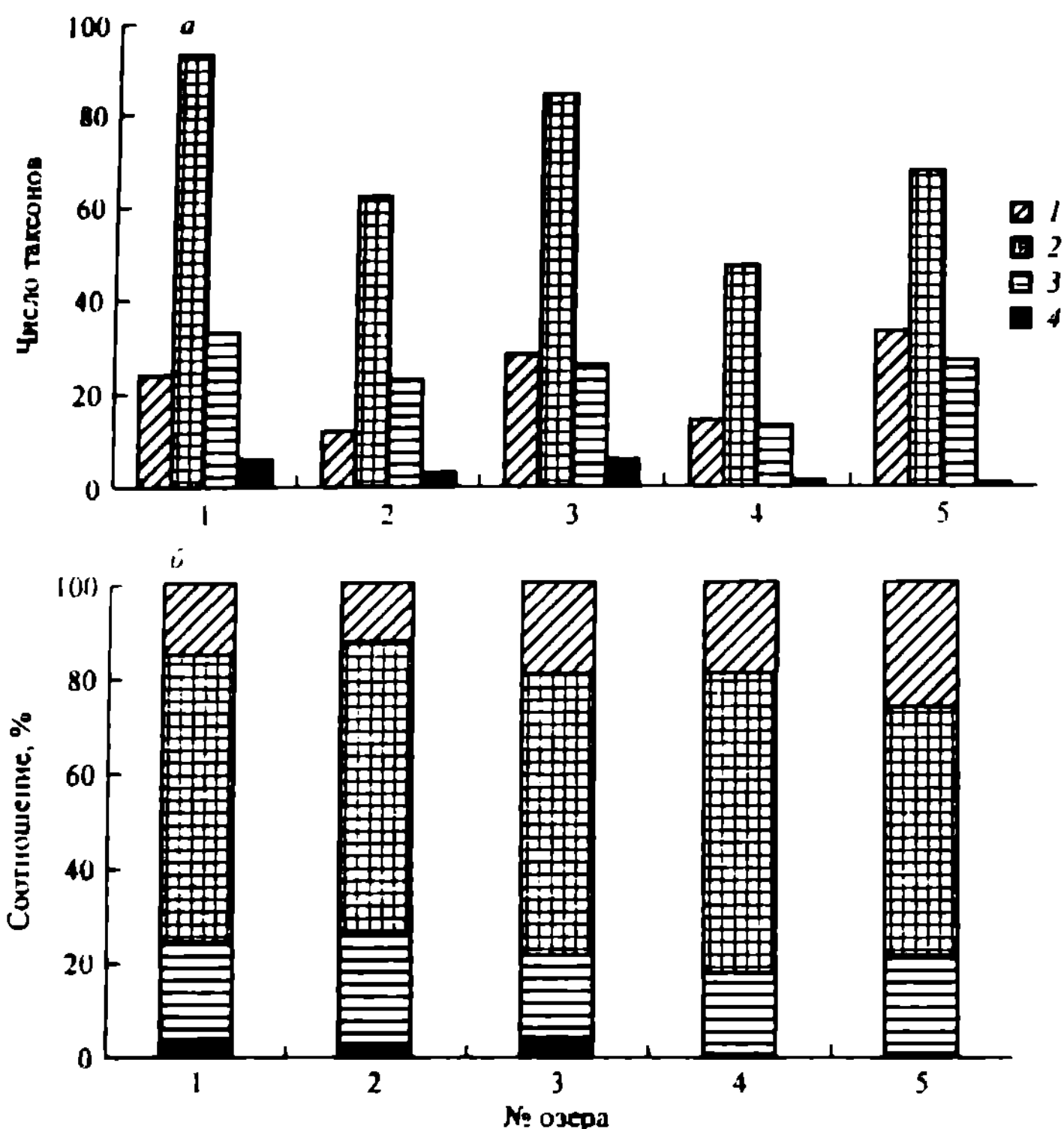


Рис. 1. Разнообразие (а) и соотношение групп диатомовых водорослей (б) по отношению к солености воды в озерах бассейна р. Вангыр.

1 - галофобы, 2 - индифференты, 3 - галофилы с мезогалофилами, 4 - экология неизвестна

ста в таксономической структуре. В отдельных озерах на 2–3-м местах находятся семейства *Achnanthesaceae*, *Cymbellaceae* и *Bacillariaceae*. Два водоема с заболоченным водосбором и массовым развитием нитчатых зеленых водорослей в береговой зоне отличаются бедным составом *Bacillariaceae*. Одно озеро у сфагнового болотца с pH 4.9–5.2 характеризуется более высоким разнообразием сем. *Eunotiaceae*. В структуре родового спектра также прослеживается сходство по преобладанию родов *Navicula* и *Fragilaria* в большинстве озер. Различия заключаются в большем разнообразии родов *Pinnularia* и *Eunotia* в озере с заболоченными берегами.

Соотношение экологических групп диатомовых водорослей в озерах различается, несмотря на значительное сходство физико-химических свойств водной среды. Если по количеству таксонов индикаторных групп галофобов и галофилов в озерах нет закономерных различий (рис. 1, а), то по процентному соотношению они очевидны. В озерах № 3–5 доля видов первой группы не-

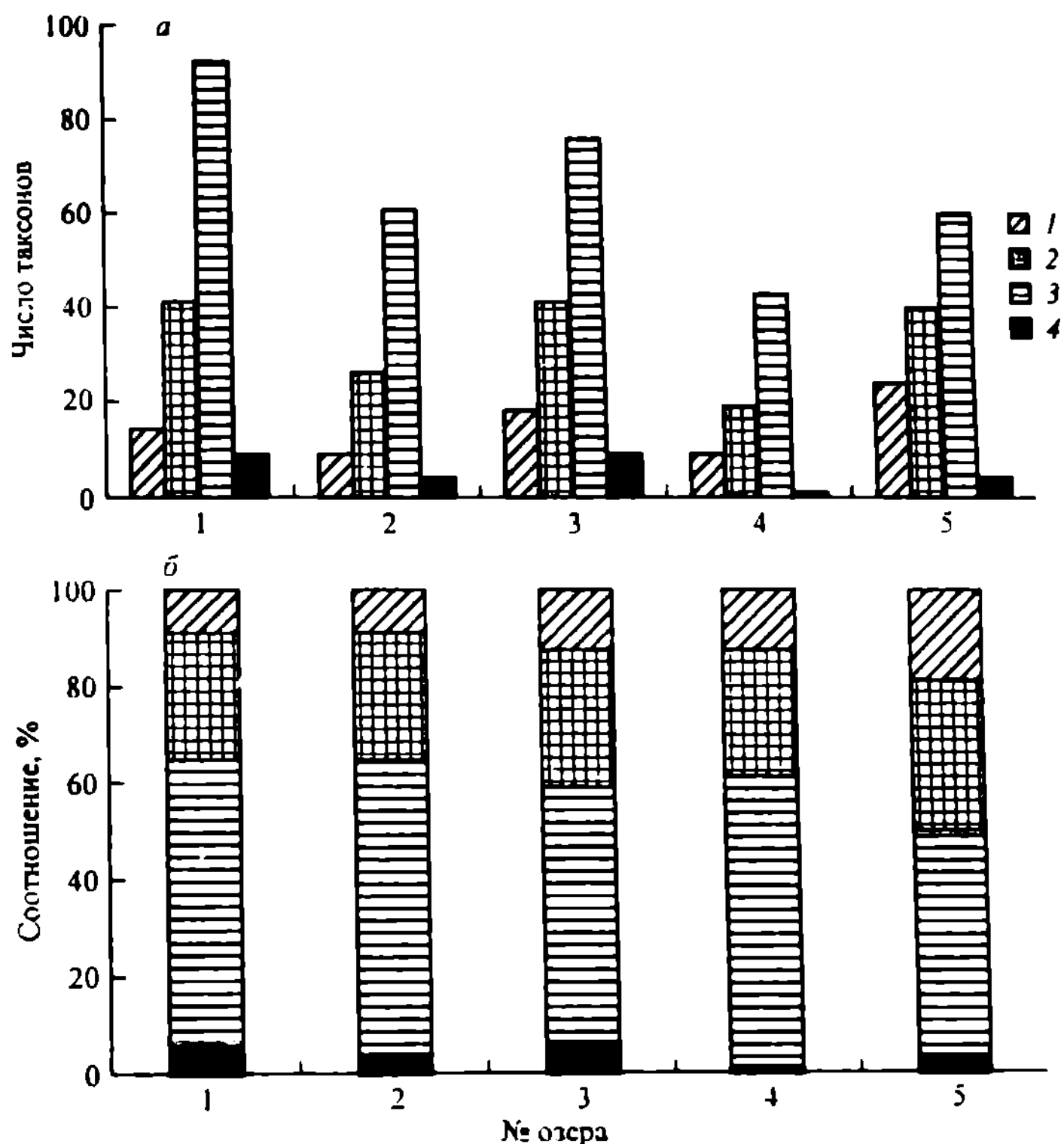


Рис. 2. Разнообразие (а) и соотношение (б) групп диатомовых водорослей по отношению к pH в озерах бассейна р. Вангыр

1 - ацидофилы, 2 - индифференты, 3 - алкалифилы и алкалибионты, 4 - таксоны неизвестны

сколько выше (рис. 1, б). Аналогичная разница выявлена и по отношению диатомей к pH. Во всех озерах по разнообразию на первом месте стоят алкалифилы (рис. 2), достигая 61%, и корреляция их количества с уровнем pH положительная (0.698). В водоемах с заболоченным водосбором и подтоком болотных вод доля алкалифилов снижается до 47%. В то же время число и доля ацидофильных диатомей в видовом составе в таких водоемах в 2 раза больше (до 19%), несмотря на слабощелочную реакцию водной среды (в озерах № 2 и 5 - pH 8.3 и 8.1). Однако большинство представителей этой группы имеют небольшое обилие.

В альгофлоре исследованных озер встречаются такие диатомовые водоросли из категории редких: *Achnanthes suchlandtii* Hust., *Eucocconeis nuckei* (Guérin et Mang.) Lange-Bert., *Fragilaria bicapitata* A. Mayer, *Gomphonema acutiusculum* (O. Müll.) A. Cl., *G. olivaceum* var. *fonticola* Hust., *G. pseudotenellum* Lange-Bert., *G. tackei* Hust., *Navicula absoluta* Hust., *N. arvensis* var. *major* Lange-Bert.

N. digitulus Hust., *N. interglacialis* Hust., *N. latens* Krasske, *N. medioconvexa* Hust., *N. schmassmannii* Hust., *N. similis* Krasske, *Stauroneis kriegerii* Patr., *Stenopteroberia capitata* (Font.) Lange-Bert. et Metz. и ряд других.

Работа выполнена при реализации международного проекта «Деградация тундры в Российской Арктике», составной частью которого было исследование водоемов в чистых районах, не затронутых хозяйственной деятельностью.

SUMMARY

DIATOM COMPOSITION IN LAKES OF THE VANGYR RIVER BASIN (PREPOLAR URAL)

A.S. Stenina

Diatom composition in lakes of the Vangyr river basin in the Yugyd Va National Park is studied. 256 taxa from 38 genera, 16 families were identified. Among families, Naviculaceae (87 taxa; 34%), Fragilariaceae (36; 14.1%), Cymbellaceae (28; 10.9%), Achnanthaceae (21; 8%), Bacillariaceae (21; 8%), Gomphonemataceae (16; 6%), Eunotiaceae (14; 5.5%) predominate. The most diverse genera are *Navicula*, *Fragilaria*, *Cymbella*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Achnanthes*, *Gomphonema*, *Eunotia*. Ecological and geographical analyses of diatoms are made. Results have shown the prevalence of cosmopolitans, benthic diatoms, alkaliphilous and indifferent to water mineralization species. Halophobic and halophilic species are in almost equal proportions. Difference between arctic and boreal diatoms shares is little.

СИСТЕМЫ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ. МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Л.М. Теренько

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского
НАН Украины, г. Одесса
E-mail: terenko_ludmila@mail.ru

Динофлагелляты (Dinoflagellates), или динофитовые водоросли (Dinophyta), – одна из доминирующих групп микроводорослей в водных экосистемах, которые отличаются морфологическим и экологическим разнообразием, играют значительную роль в продукционно-трофических процессах, а также являются возбудителями «красных приливов», в том числе токсичных. Это типичные обитатели пелагиали морей и океанов, хотя встречаются и в пресных континентальных водоемах. Крупнейший специалист в области исследования динофлагеллят Д. Додж (Dodge, 1983) считает, что «уникальное сочетание примитивных и эволюционно продвинутых особенностей строения обеспечивает им процветание в современный период».

В настоящее время одни исследователи отводят динофлагеллятам ведущее место по числу современных (2500) и ископаемых (3800) видов (Williams et al., 1998), другие, с учетом современных данных, указывают на 2000 ныне живущих и 2500 ископаемых видов (Taylor et al., 2008). Планктонная флора Мирового океана насчитывает 1555 видов морских свободноживущих (Gomez, 2005) и

около 160 морских бентосных (псаммофильных и эпифитных) представителей этой группы. С момента выхода монографии П. Бурелли (Bourrelly, 1970), в которой указаны 220 пресноводных планктонных водорослей, описано еще около 50 видов и только один истинно пресноводный бентосный вид. Несколько видов были описаны из снега и морского льда. Таким образом, с 2004 г. к списку прибавилось одно семейство, 12 родов и 27 новых видов современных динофлагеллят (Taylor et al., 2008).

Это группа организмов чрезвычайно разнообразна. Среди них есть свободноживущие фототрофные, миксотрофные и гетеротрофные, симбиотические и паразитические формы. Они могут включать в себя внутриклеточных симбионтов или быть непосредственно симбионтами инфузорий, моллюсков, кораллов, радиолярий, медуз, турбеллярий и других животных. Из динофлагеллят около 5% паразитируют на различных водных организмах, что составляет около 140 видов экто- и эндопаразитов (Shields, 1994).

Из-за неясного таксономического положения в системе органического мира, обладая признаками как растений, так и животных, эти водоросли привлекают внимание ботаников и протистологов. Для них характерны сложные жизненные циклы, особые формы бесполого и полового размножения, своеобразный сложный наружный скелет, уникальные экструсомы. Эту таксономическую группу рассматривают либо в составе фитопланктона, либо как компонент протозоопланктона, преимущественно гетеротрофного. Их «двойственное» положение служит источником трудностей при оценке их роли в водных сообществах. По типу питания они делятся на две примерно равные группы: авто- и миксотрофы, среди которых встречаются (довольно редко) облигатные автотрофы, и гетеротрофы с животным типом питания. На этом основании на протяжении XIX и XX вв. эти водоросли относили как к царству растений, так и царству животных. До сих пор одни и те же виды (при сохранении их видовых и родовых названий) входят в состав двух систем – ботанической и зоологической, подчиняясь двум разным номенклатурным кодексам. К концу прошлого века эта группа протистов была названа двуцарственными, однако на основе современных представлений она не относится ни к одному из имеющихся царств растений и животных (Кусакин, Дроздов, 1998).

Система Dinophyta разработана еще недостаточно, главным образом из-за крайне неравномерной изученности отдельных групп, причем независимо ботаниками и зоологами. При этом ботаники, что естественно, больше внимания уделяли автотрофным группам, тогда как зоологи – гетеротрофным, особенно паразитическим. Были созданы в значительной степени параллельные, во многом отличительные системы, различался также состав групп, которые исследователи считают нужным или возможным включать в состав динофлагеллят как отдела.

Следуя правилам зоологической номенклатуры, классификация Р. Берга (Bergh, 1881) определила ряд тенденций, из которых некоторые существуют до настоящего времени. Так, он предложил разделить динофлагеллят на десмокоитных – с апикальным и динокоитных – с вентральным расположением жгутиков.

Наблюдения за размножением и обнаружение целлюлозы в составе клеточной стенки позволили сделать вывод о растительной природе динофлагеллят. Используя ботаническую номенклатуру, А. Пашер (Pascher, 1931) разработал

систему, в которой объединил динофлагеллят, криптомонад и рафидофициевых в единую группу Raptophyta. В дальнейшем, по мере накопления новых данных, было установлено, что криптофитовые и динофитовые отличаются по многим признакам – строению ядра, набору пигментов, строению жгутиков и являются самостоятельными линиями эволюции, не имеющими общих предков. Хотя ряд ботаников обосновали неправомерность отнесения криптомонад и динофлагеллят к одному отделу, тем не менее долгое время встречался отдел Raptophyta, включающий в качестве классов как Cryptophyceae, так и Dinophyceae (Матви́снюк, Литвиненко, 1977).

Деление динофитовых водорослей на две большие группы десмофициевых и динофициевых в качестве классов ряд ботаников использовали вплоть до настоящего времени (Водоросли, 1989). Однако было высказано обоснованное заключение (Dodge, 1983), что десмофициевые и динофициевые не имеют значительных ультраструктурных отличий и должны быть объединены в один класс Dinophyceae.

С начала XIX в., при первых попытках систематизации водорослей, в основу их классификации был положен пигментный принцип, сохранивший свое значение до наших дней. Часть ботаников (Steidinger, Tangen, 1997) склоняется к отнесению динофлагеллят в качестве класса Dinophyceae к обширному типу Chromophyta на том основании, что у этих водорослей (Cryptophyceae, Prymnesiophyceae, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Bacillariophyceae, Raphidophyceae) зеленый цвет пигмента маскируется ксантофиллами, придающими им буроватую или желтоватую окраску, имеется хлорофилл *c*, но отсутствует хлорофилл *b*. Однако динофлагелляты существенно отличаются от настоящих хромофитов по целому ряду признаков, включая отсутствие хлорофилла *c*, наличие трех, а не четырех мембран в оболочке хлоропласта, иной состав продуктов ассимиляции. Уже суммы этих признаков вполне достаточно для отделения их от хромофитов и выделения в самостоятельный отдел, как это делают многие исследователи в последние годы (Карпов, 1990; Масюк, Костиков, 2002).

Во второй половине XX в. было описано много ископаемых видов, и ряд этих организмов был отнесен к родам современных динофлагеллят. Г. Дефляндре (DeFlandre, 1952) опубликовал первую систему ископаемых динофлагеллят. К этому времени появилась необходимость указывать, относится ли классификация к современным или ископаемым организмам. Существовала еще одна система, созданная палеонтологами, главным образом на основании спор вымерших и ныне живущих динофлагеллят, где одни и те же виды имели разные названия, что было причиной дополнительных затруднений (Wall, Dale, 1968).

Гипотеза раннего происхождения динофлагеллят в истории эукариот и концепция мезокариот в качестве группы, промежуточной между про- и эукариотами (Dodge, 1966), не подтвердилась. Мезокариотное ядро динофлагеллят (динокарион) оказалось производным от типичного эукариотного. Ядро большинства свободноживущих видов, динокарион, характеризуется компактными хромосомами, которые постоянно видны, отсутствием гистонов, ядерной оболочки, не разрушающейся во время митоза, наличием внеядерного митотического веретена.

Таким образом, можно сделать вывод о большой обособленности динофлагеллят от остальных эукариот, но вместе с тем нецелесообразности их выделе-

ния от всех эукариот на основе крайней примитивности, связанной с «мезокариотностью» ядра. В настоящее время можно считать доказанным принадлежность динофлагеллят к эукариотам. Эту группу низших эукариот объединяет наличие у них, хотя бы на одной из стадий жизненного цикла, динокариона, сочетающего признаки настоящего ядра эукариотов с таковым прокариотов, а митотическое деление этих протистов имеет специальный термин «диномитоз».

В современный период филогенетическая систематика водорослей учитывает происхождение и родство каждого из трех основных геномов эукариотической клетки: ядерного, пластидного и митохондриального, и контролируемых ими клеточных структур. С внедрением методов молекулярной биологии в систематику водорослей взгляды на родственные связи эукариотических водорослей значительно изменились, однако статус существующих отделов, выделенных на основании фенотипических признаков, сохранился. Систематика данной группы все еще находится в стадии становления и разработок, а в современных версиях систем организмов (и ботанических, и зоологических) им присваивается высокий таксономический ранг типа или отдела. В современной системе эукариот (The new higher..., 2005) динофлагелляты наряду с Ciliophora (инфузории) и Apicomplexa (споровики) образуют группу Alveolata, однако в ней они не имеют установленных рангов таксонов, что затрудняет ее использование ботаниками.

В 1993 г. была опубликована единая классификация современных и ископаемых динофлагеллят (A classification..., 1993), в которой обобщены все достижения в области систематики и таксономии этой группы (см. ниже). Отдел (Dinophyta) Dinoflagellata был разделен на два подотдела: Dinokaryota и Syndinea. Принадлежность внутриклеточных паразитов Syndinea к динофлагеллятам обусловлена тем, что подвижные клетки у представителей этого подотдела диноконтного типа. Подотдел Dinokaryota подразделен на три класса: Dinophyceae, Blastodiniphyceae и Noctiluciphyceae.

Система современных и ископаемых динофлагеллят

Отдел Dinoflagellata Bütschli, 1885, em. Fensome, Taylor, Serjeant, Norris, Wharton, and Williams, 1993

Класс Dinophyceae Pascher, 1914

Подкласс Gymnodiniphyceidae Fensome et al., 1993

Порядок Gymnodinales Apstein, 1909

Сем. Gymnodiniaceae (Bergh) Lankester, 1885

Amphidinium Claparède et Lachmann, 1859

Gymnodinium Stein, 1878

Cochlodinium Schütt, 1896

Gyrodinium Kofoid et Swezy, 1921

Paulsenella Chatton, 1920

Woloszynskia Thompson, 1951

Сем. Polykrikaceae Kofoid et Swezy, 1921

Polykrikos Bütschli, 1873

Сем. Warnowiaceae Lindemann, 1928

Warnowia Lindemann, 1928

Порядок Ptychodiscales Fensome, Taylor, Serjeant, Norris, Wharton, and Williams, 1993

Сем. Ptychodiscaceae Willey et Hickson, 1909

Ptychodiscus Stein, 1883

Сем. Amphitholaceae Poche, 1913 ex Fensome, Taylor, Serjeant, Norris, Wharton, and Williams, 1993

Achradina Lohmann, 1903

Порядок Gonyaulacales Taylor, 1980

Сем. Cladopyxiaceae Stein, 1883

Cladopyxis Stein, 1883

Peridiniella Kofoid et Michener, 1911

Сем. Gonyaulacaceae Lindemann, 1928

Lingulodinium Wall, 1967

Protoceratium Bergh, 1881

Gonyaulax Diesing, 1866

Amylax Meunier, 1910

Сем. Ceratiaceae Wiley et Hickson, 1909

Ceratium Schrank, 1793

Сем. Goniodomaceae Lindemann, 1928

Goniodoma Stein, 1883

Alexandrium Halim, 1960

Pyrophacus Stein, 1883

Сем. Pyrocystaceae Apstein, 1909

Pyrocystis Murray, 1885 ex Haeckel, 1890

Порядок Peridinales Haeckel, 1894

Сем. Heterocapsaceae Fensome, Taylor, Serjeant, Norris, Wharton, and Williams, 1993

Heterocapsa Stein, 1883

Сем. Glenodiniaceae Wiley et Hickson, 1909

Glenodinium Ehrenberg, 1836

Сем. Peridiniaceae Ehrenberg, 1831

Ensiculifera Balech, 1967

Scrippsiella Balech, 1959 ex Loeblich III, 1965

Peridinium Ehrenberg, 1830

Kryptoperidinium Lindemann 1924

Сем. Congruentidiaceae Schiller, 1935

Congruentidium Abè, 1927

Protoperidinium Bergh, 1881

Diplopsalis Bergh, 1881

Diplopelta Stein, 1883

Diplopsulopsis Meunier, 1910

Oblea Balech, 1964 ex Loeblich Jr et Loeblich III, 1966

Сем. Podolampaceae Lindemann, 1928

Podolampus Stein, 1883

Сем. Oxytoxaceae Lindemann, 1928

Oxytoxum Stein, 1883

Порядок Dinophysiales Kofoid, 1926

Сем. Dinophysiaceae Stein, 1883

- Dinophysis* Ehrenberg, 1839
- Histioneis* Stein, 1883
- Сем. *Amphisoleniaceae* Lindemann, 1928
- Amphisolenia* Stein, 1883
- Сем. *Oxyphysiaceae* Sournia, 1984
- Oxyphysis* Kofoid, 1926
- Порядок *Prorocentrales* Lemmermann, 1910
- Сем. *Prorocentraceae* Stein, 1883
- Prorocentrum* Ehrenberg, 1834
- Mesoporos* Lillick, 1937
- Порядок *Phytodinales* Christensen, 1962 ex Loeblich III, 1970
- Сем. *Phytodiniaceae* Klebs, 1912
- Phytodinium* Klebs, 1912
- Cystodinium* Klebs, 1912
- Класс *Blastodiniphyceae* Fensome, Taylor, Norris, Serjeant, Wharton, and Williams, 1993
- Порядок *Blastodinales* Chatton, 1906
- Сем. *Blastodiniaceae* Cavers, 1913
- Blastodinium* Chatton, 1906
- Класс *Noctiluciphyceae* Fensome, Taylor, Norris, Serjeant, Wharton, and Williams, 1993
- Порядок *Noctilucales* Haeckel, 1894
- Сем. *Noctilucaceae* Saville-Kent, 1881
- Noctiluca* Suriray in Lamarck, 1816
- Сем. *Kofoidiniaceae* Taylor, 1976
- Kofoidinium* Pavillard, 1928
- Spatulodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1967
- Сем. *Leptodiscaceae* Taylor, 1976
- Petalodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1969
- Scaphodinium* Margalef, 1963

Согласно большинству существующих систем (Sournia, 1986; Steidinger, Tangen, 1997), *Noctiluca scintillans* (Macart.) Kof. et Sw. входит в класс *Dinophyceae* на уровне порядка *Noctilucales*, включающем семейство *Noctilucaceae*, состоящее из одного только рода *Noctiluca*. В отличие от большинства динофлагеллят жизненный цикл *Noctiluca* сложный, с чередованием половой и бесполой стадий, вегетативная планктонная стадия диплоидна, тогда как все остальные динофлагелляты гаплоидны. Другая структура ядра наблюдается у ночесветки: в крупном пузырьковидном ядре находятся многочисленные ядрышки, наблюдается полная деконденсация хромосом, которые заметны только во время клеточного деления. Необходимо отметить, что ядро такого типа (ноктикарин) имеется у нее только в вегетативной клетке, тогда как ядра гамет – типичные мезокариотические. На основании этого *Noctiluca scintillans* включена в класс *Noctiluciphyceae* (A classification . 1993). Порядок *Noctilucales* содержит три семейства: *Noctilucaceae*, *Kofoidiniaceae*, *Leptodiscaceae*.

В современной системе динофлагеллят в качестве основного критерия для разграничения таксонов от подкласса до семейства использованы наиболее стабильные признаки табуляции теки. Признаки табуляции, обладающие значительным постоянством, широко использованы также для разграничения родов. В последние 20 лет диагностические признаки табуляции пояска и брюшного поля особенно активно применяются систематиками при классификации внутри порядка *Peridinales* (Balech, 1980; Abe, 1981). Основываясь на анализе пластинок пояска, Э. Балеч (Balech, 1974) отделил пресноводные *Peridinium* от морских, которые теперь отнесены к роду *Protoperidinium*, а из рода *Peridinium* выделен род *Scrippsiella*. В связи с невалидностью род *Exuviaella* (Dodge, 1975) перенесен в род *Prorocentrum*.

В систему Р. Фенсома с соавт. (A classification..., 1993) внесены изменения и дополнения, касающиеся филогении некоторых динофлагеллят, в том числе рода *Glenodinium*, отнесенного на основании табуляции теки в семейство *Cladopyxaceae* порядка *Gonyaulacales* (Okolodkov, Dodge, 1995). Другие авторы (Dodge, 1985; Sourin, 1986; Коновалова, 1998; Крахмальский, 2008) род *Glenodinium* помещают в сборную группу организмов неясного систематического положения *Peridinales incertae sedis*, так как данный род служит «приютом» для различных мелких пресноводных и морских перидиней, табулирование которых не удавалось установить. Морские виды этого рода сегодня считаются синонимами других родов и сохранение родового названия возможно только на уровне пресноводных видов.

Род *Ceratium*, ранее включавший как морские, так и пресноводные виды, на основании филогенетических исследований последних лет был разделен на два самостоятельных рода: *Neoceratium* gen. nov. (морские виды) и *Ceratium* (пресноводные виды) (Gómez et al., 2010).

Сложнее обстоит дело с группой эбриид (*Ebria tripartita* (Schum) Lemm., *Hermesinium adriaticum* Zacharias), морскими планктонными видами с кремневым скелетом и фаготрофией. В разных публикациях их относят к различным таксонам высокого ранга: силикофлагеллятам (Gemeinhardt, 1930), динофлагеллятам (South, Whitick, 1987) и золотистым водорослям *Chrysophyta* (Parke, Dixon, 1976; Коновалова и др., 1989; Hällfors, 2004), а также к зоофлагеллятам (тип *Zoomastigophora*) (Thronsen, 1997). По системе Эдла с соавт. (The new higher..., 2005) они включены в группу организмов с неясным филогенетическим положением *Eukaryota incertae sedis*. Однако последние молекулярно-филогенетические исследования и ультраструктурные данные (Horpenrath, Leander, 2006) определили их место рядом с *Cerczoa*, которые близко связаны с *Foraminifera* и *Radiolaria*, и вместе с ними формируют группу, названную *Rhizaria*.

Несмотря на развитие новых биохимических и молекулярно-биологических методов, морфологический подход в методологии изучения динофлагеллят по-прежнему остается основным. Однако часто морфологический критерий понимается слишком узко и односторонне, например как внешний вид единственной клетки, без использования всех широких возможностей морфологического метода. В.Н. Беклемишев (1994) под формой организма понимал весь цикл его изменений в онтогенезе, считая, что истинным объектом сравнительной анатомии являются морфопроцессы. Очевидно, что современную диагностику динофлагеллят следует основывать

на изучении морфологии всех стадий жизненного цикла вида, включая спору, или цисту.

Традиционно диагностика динофитовых базируется на морфологических методах исследования вегетативной клетки жгутиковой стадии как у текальных (панцирных), так и у атекальных (беспанцирных, или «голых») видов. Если для первых метод полного текального анализа приводит к четкому-распознаванию таксона, по крайней мере на уровне рода, то для вторых из-за отсутствия панциря определение не только вида, но и рода всегда сопряжено с рядом трудностей. Специфические морфологические признаки поверхности клеток беспанцирных динофлагеллят, к которым относится большинство родов (*Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Amphidinium*, *Katodinium* и др.), изначально положены в основу их идентификации на уровне рода. Большие затруднения в диагностике этих видов вызывает необходимость исследования их живыми при оптической микроскопии, так как при использовании большинства фиксаторов они теряют отличительные признаки либо полностью разрушаются. На практике разделение перечисленных выше родов осуществляется по одному главному признаку: положению пояса и величине расхождения его концов на брюшной стороне, т. е. по соотношению размеров эписомы и гипосомы. Особенно трудно поддаются идентификации виды двух крупнейших родов – *Gymnodinium* и *Gyrodinium*. Определение беспанцирных динофлагеллят требует сочетания экспериментальных лабораторных и естественных полевых наблюдений (Коновалова, 1998; Теренко, 2002).

Известно, что одной из основных трудностей в систематике динофлагеллят является внутривидовая изменчивость на протяжении жизненного цикла, который может включать до 20–25 стадий. Это касается и текальных перидиней, особенно *Ceratium*, тека которого слабо используется в таксономии рода, а планктонная жгутиковая стадия одного вида может давать (в культуре) до 10–13 морфотипов, известных в качестве самостоятельных видов или внутривидовых таксонов.

Таким образом, внедрение новых методов исследования, включая электронно-микроскопические в сочетании с методами молекулярной биологии, способствуют заметному прогрессу в области систематики и филогении динофлагеллят.

SUMMARY

THE SYSTEMS OF DINOFLAGELLATES. METHODOLOGY OF STUDY

L. M. Terenko

The historical review of systems dinoflagellates is given. Classification of dinoflagellates by Fensholt et al. (A classification. . . 1993) is most full resulted. Related communications of dinoflagellates and other groups of unicellular are discussed. Modern diversity of dinoflagellates is analyzed.

ВОДОРΟΣЛИ ОТДЕЛА CHLOROPHYTA В СТОЯЧИХ ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО ТИМАНА (БАССЕЙН РЕКИ ИЖМЫ)

Ю. Н. Шабалина

Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар
E-mail: julia-n-shabalina@rambler.ru

Альгофлора водоемов таежной зоны Северо-Востока европейской части России к настоящему времени исследована неравномерно. Водоросли отдела Chlorophyta были выявлены для рек Вычегда и Печора, а также для некоторых водоемов их бассейнов (Воронихин, 1929; Цинзерлинг, 1929; Чернов, 1945; Зверева, 1969; Гецен, 1973; Патова, Гарус, 2005; Демина, 2007; и др.). Из водных объектов таежной зоны, связанных с Тиманским краем, данные о зеленых водорослях имеются лишь для нескольких притоков Печоры: реки Сойва, Нибель, Сев. Мылва и Печорская Пижма (Borge, 1894; Гецен, 1968, 1971, 1973); сведения о водорослях фитопланктона р. Ижмы и ее притока р. Ухты остались неопубликованными (Гецен, 1968). В настоящей работе приводятся данные о составе зеленых водорослей в разнотипных стоячих водоемах, расположенных на отрогах Тиманского края в бассейне среднего течения р. Ижмы – притока р. Печоры.

Пробы фитопланктона, фитобентоса и обрастаний различных субстратов собраны автором в 2003–2004 и 2006–2007 гг. из четырех карстовых озер гидрологического памятника природы «Параськины озера», сапропелевого оз. Пионерского – источника лечебных грязей и водоема на верховом болоте. Водные объекты расположены в бассейнах двух притоков р. Ижмы – р. Тобысь (карстовые озера и болото) и р. Ухты (оз. Пионерское), которые относятся к Тиманскому гидрологическому округу (Атлас..., 2001). Водоемы, связанные с Тиманским краем, нередко отличаются повышенной минерализацией и высоким содержанием наравне с бикарбонатами сульфатов и ионов хлора (Водные ресурсы, 1955). Кроме того, имеются водоемы с низкой минерализацией вследствие питания атмосферными осадками и поверхностными водами (Хохлова, 2002).

Альгологические пробы отбирали на доступной глубине общепринятыми методами. Водоросли определяли в фиксированных и живых пробах без предварительной обработки. В связи с тем, что основная часть материала была зафиксирована, не было возможности идентифицировать некоторых представителей Chlorococcales, Tetrasporales, Volvocales. Пользовались отечественными и зарубежными определителями, а также сводками по отдельным группам. Экологические и географические характеристики приводятся по данным литературы. Деление Chlorophyta на классы (включая Charophyceae) выполнено по системе принятой D. M. John, B. A. Whitton, A. J. Brook (John et al., 2002), объем и деление порядка Chlorococcales на семейства даны по П. М. Царенко (1990), порядка Desmidiaceae – по R. Lenzenweger (1996, 1997, 1999).

В исследованных водоемах бассейна р. Ижмы из отдела Chlorophyta было обнаружено 136 видов с разновидностями и формами, что составило 23.3% от общего числа таксонов водорослей, выявленных в этих водных объектах. Данные виды относятся к четырем классам, девяти порядкам, 24 семействам и

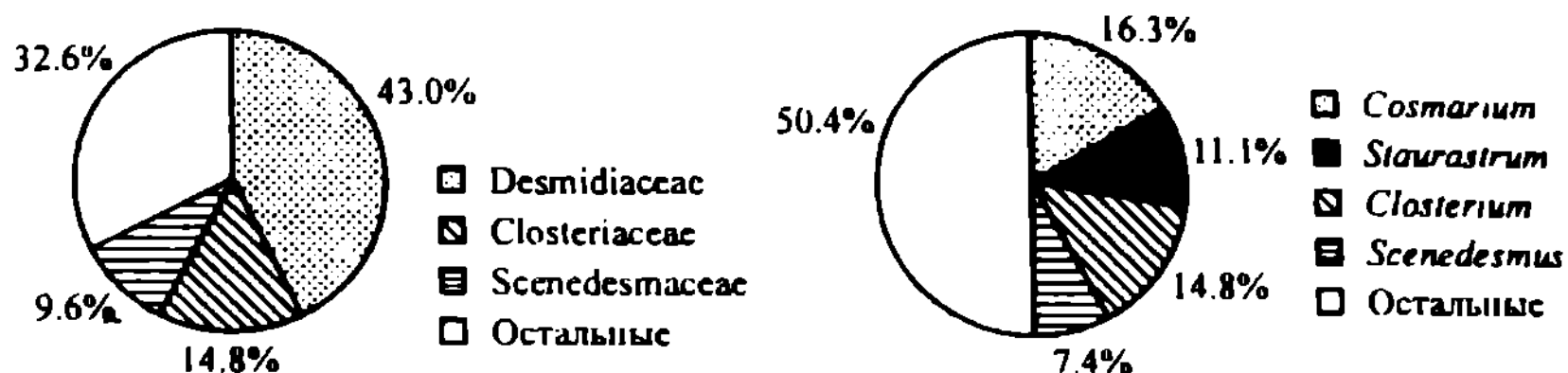


Рис. 1. Спектр ведущих семейств (слева) и родов (справа) Chlorophyta по числу видов и внутри-видовых таксонов в альгофлоре обследованных водоемов

47 родам; 14 таксонов определены до рода. По разнообразию отдел Chlorophyta стоит на втором месте после Bacillariophyta (347 таксонов), что характерно для Севера (Гецен, 1978; Ярушина, 2004; Патова, Демина, 2007), в то время как во флорах более южных территорий зеленые водоросли лидируют по количеству видов или их разнообразие сопоставимо с диатомовыми (Михеева, 1999; Снитко, Сергеева, 2003; Палагушкина, 2004; Селезнева, 2007).

Среди ведущих таксонов выявленной альгофлоры преобладают диатомовые, однако зеленые водоросли занимают высокие ранговые места: по количеству видов и внутривидовых таксонов порядок Desmidiaceae занимает 2-е место, Chlorococcales – 5-е, из семейств Desmidiaceae – 1-е место, Closteriaceae – 9–10-е. Из родов в первую десятку входят *Cosmarium* (6-е место), *Closterium* (7–8-е место) и *Staurastrum* (10-е место). К ведущим родам (объединяют 50% всех видов альгофлоры) относится род *Scenedesmus*.

Среди таксонов отдела Chlorophyta по разнообразию преобладают порядки Desmidiaceae (79 видов с разновидностями и формами) и Chlorococcales (39). К ведущим семействам и родам относится небольшое количество таксонов (рис. 1), остальные представлены одним-шестью видами. Те же ведущие таксоны преобладают по разнообразию и в других близко расположенных альгофлорах, например Полярного (Патова, Демина, 2007) и Приполярного (Стерлягова, Патова, 2008) Урала.

Наибольшее число видов Chlorophyta было выявлено для класса Zygnematomphyceae (82 таксона), порядка Desmidiaceae (79) и семейства Desmidiaceae (58). Ведущее положение этих таксонов в альгофлорах северных территорий отмечалось неоднократно (Гецен, 1973, 1985; Патова, Демина, 2007, Стерлягова, Патова, 2008). Давно известен факт высокого разнообразия десмидиевых в местах, где материнской породой являются палеозойские и докембрийские отложения (Косинская, 1960), что справедливо и в отношении исследуемой территории: данный район большей частью расположен на протерозойских горных породах девонской системы, карстовые озера расположены на каменноугольных отложениях (Атлас ..., 2001).

В исследованных водоемах из класса Zygnematomphyceae также были обнаружены представители Zygnematales из родов *Mougeotia* и *Spirogyra*, идентифицированные до рода. Широкий экологический спектр видов *Spirogyra* обуславливает их распространение в водоемах различного типа, в то время как представители рода *Mougeotia* были обнаружены лишь в карстовых озерах, где часто в массе развивались на литорали. Из порядка Mesotaeniales в болоте

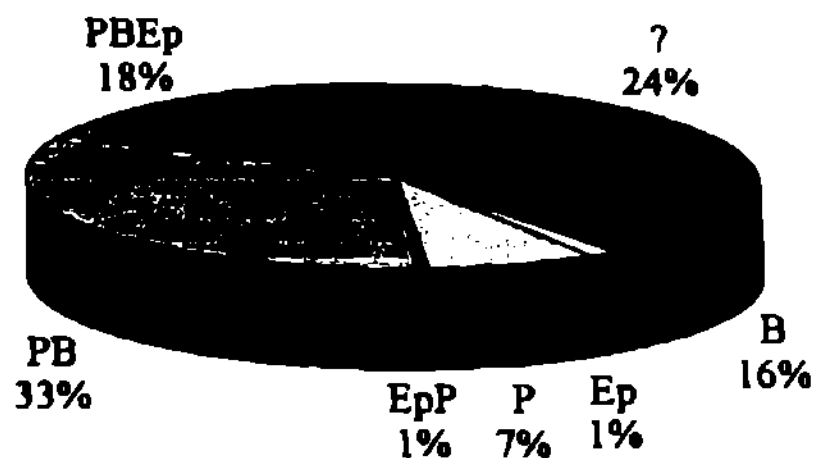
обнаружен только *Cylindrocystis brebissonii* (Menegh. ex Ralfs) de Bary. Низкое разнообразие мезогениевых, а также отсутствие представителей Gonatozygales, вероятно, связано с экологией этих водорослей, многие из которых являются сфагнофилами, обычно встречаются в торфяных болотах и озерах с берегами, поросшими сфагновыми мхами (Косинская, 1960). Из исследованных водоемов этим условиям соответствуют лишь болото, где был обнаружен *C. brebissonii*, и отчасти оз. Пионерское. Также надо учитывать, что, как правило, встречаются лишь единичные экземпляры этих водорослей.

На втором месте по количеству видов среди зеленых водорослей в альгофлоре бассейна Ижмы находится класс Chlorophyceae, преимущественно представители Chlorococcales (81.6% от всех видов и разновидностей класса). Характерная черта флоры хлорококковых Голарктического флористического царства – ведущее положение по видовому разнообразию семейств *Scenedesmaceae* (и соответственно среди родов – *Scenedesmus*), *Selenastraceae* и *Oocystaceae*, которые объединяют более половины видов хлорококковых (Царенко, 2000). В альгофлоре бассейна Ижмы обнаружены представители только двух первых семейств (некоторые идентифицированы до рода) – они составили 47.5% от всех видов отдела. Отсутствие водорослей сем. *Oocystaceae*, вероятно, в большой степени связано с трудностями их определения в фиксированном материале. Среди родов хлорококковых по разнообразию выделяется *Scenedesmus* (13 таксонов, или 26.5%), остальные роды класса представлены одним-четырьмя видами. В целом слабое развитие протококковых водорослей в Республике Коми отмечал В.К. Чернов (1945) для Озельских озер, М.В. Гецен (1973) в водоемах бассейна Печоры было выявлено только девять видов. Причинами относительно низкого разнообразия этих водорослей могут быть слабый прогрев воды, незначительное содержание органических веществ, фосфора и азота.

Роды порядков Volvocales и Tetrasporales представлены единичными видами. Водоросли порядка Oedogoniales в основном были найдены в стерильном состоянии, что затрудняло установление их видовой принадлежности. По ярко выраженным морфологическим отличиям вегетативных клеток удалось идентифицировать только *Oedogonium undulatum* (Gréb.) A. Br. ex De Bary. Водоросли рода *Oedogonium* – обычный компонент водоемов исследованной территории. Эпифитные представители класса Ulotrichophyceae были обнаружены почти во всех водоемах. Пять родов этого класса представлены единичными видами.

Обширные заросли видов из рода *Chara* были обнаружены на мелководье только в крупных карстовых озерах с умеренной минерализацией и в сапропелевом оз. Пионерское. Данные водоемы обладают всем спектром необходимых экологических условий для развития харовых: илистое или песчаное с наилком дно, прозрачная, мягкая вода с близкой к нейтральной кислотностью, относительно высоким содержанием кальция и низкой концентрацией фосфора (Голлербах, Красавина, 1983). На территории Северо-Востока европейской части России известны лишь отдельные популяции харовых в озерах Большеземельской тундры, водоемах Приполярного Урала, в бассейне верхнего участка р. Вычегды, в тиманских реках Сойва и Печорская Пижма (Гецен, 1968; Жакова, 1995; Патова и др., 2008). Как правило, местообитания харовых приурочены к местам близкого залегания или выходов горных пород, в карстовых и термокарстовых озерах.

Рис. 2. Соотношение экологических групп зеленых водорослей: Р – планктонные, В – бентосные, Ер – эпифитные водоросли, остальные – промежуточные группы



Анализ состава зеленых водорослей в водоемах бассейна Ижмы показал, что по количеству родов, представленных одним видом, отдел Chlorophyta стоит на первом месте (30 родов, или 39% от всех родов водорослей), что часто отмечалось при исследовании других северных альгофлор (Гецен, 1985; Ярушина, 2004; Стерлягова, Патова, 2008). На одно семейство зеленых водорослей приходится в среднем 1.9 рода и 4.2 вида с внутривидовыми таксонами. Родовой коэффициент Chlorophyta в исследуемом бассейне составляет 2.6, что ниже, чем в других северных альгофлорах. По данному показателю среди всех выявленных отделов водорослей зеленые занимают третье место после диатомовых и желтозеленых. В других альгофлорах тундровой и таежной зон по соотношению родов и видов отдел Chlorophyta находится также на третьем или более низком месте (Гецен, 1978; Патова, Демина, 2007). Необходимо отметить, что пропорции флоры в большой степени зависят от размера исследуемой территории (Шмидт, 1980) и классификации отделов, так как в некоторых современных системах существует тенденция к дроблению родов, что увеличивает количество таксонов этого ранга и, следовательно, при том же количестве видов и семейств снижает соответствующие коэффициенты.

Соотношение групп по флористическим областям не установлено для 43.4% видов. Среди остальных преобладают космополиты – 73 вида с разновидностями и формами (или 53.6% от общего числа Chlorophyta). Обнаружено по два аркто-альпийских (*Spondylosium planum* (Wolle) W. & G.S. West, *Staurodesmus lanceolatus* (Arch.) Croasd. in Teil.) и бореальных (*Cosmarium humile* (Gay) Nordst. in De Toni, *Quadrigula pfizeri* (Schröd.) G.M.Sm.) вида. Выявлены редкие и ограниченно распространенные таксоны (например *Volvox cf. tertius* A. Meyer, *Raphidocelis mucosa* (Korsh.) Kom., *Tetradesmus wisconsinensis* G.M. Sm., *Scenedesmus microspina* Chod., *S. pseudogranulatus* Massjuk, *Actinotaenium cucurbitinum* (Biss.) Teil., *Staurostrum senarium* (Ehr.) Ralfs).

Среди выявленных зеленых водорослей, для которых установлена приуроченность к определенному местообитанию, более половины видов развиваются в двух и более экотопах (рис. 2). Небольшое число истинно планктонных форм обусловлено тем, что исследования в значительной степени ограничены планктоном прибрежной зоны.

Экологические группы по отношению к содержанию солей в воде и уровню pH не установлены для более чем половины таксонов (64.7 и 52.2%, соответственно), поэтому вряд ли можно характеризовать состав зеленых водорослей по этим показателям. Так, преобладание ацидофильных видов (25.7%, алкалофилов – 1.5% и индифферентов – 20.6%) связано с тем, что отношение к pH установлено в основном для десмидиевых, большинство из которых типичные обитатели вод с пониженным pH. Для других порядков данная характеристика, как правило, не установлена. Возможно, это также является причиной

отсутствия группы галофильных видов (олигогалофитов без более точной характеристики – 0.8%, галофитов – 11%, индифферентов – 23.5%).

Отличительная особенность алыофлоры Печорского бассейна (Гецен, 1973) – наличие кальцефилов: *Cosmarium humile*, *Staurastrum pingue* Teil., *Aphanochaete repens* A.Br. Концентраторами кальция среди выявленных видов являются харовые водоросли *Chara* cf. *globularis* Thull. и *C. vulgaris* L., предложенные для внесения в Красную книгу Республики Коми (Патова и др., 2008). Некоторые виды этого отдела признаны индикаторами стронция (Свириденко, 1993). Это подтверждают и наши данные, поскольку исследованные карстовые озера с массовым развитием хары отличаются необычно высоким содержанием стронция (690–1370 мкг/дм³ в верхних слоях воды).

По литературным сведениям, в стоячих таежных водоемах Северо-Востока европейской части России из отдела Chlorophyta было выявлено около 320 видов с внутривидовыми таксонами. В результате настоящего исследования шести водоемов этот список пополнился еще на 57 таксонов, что позволяет говорить о необходимости дальнейших исследований и прогнозировать выявление новых видов зеленых водорослей для стоячих водоемов данного региона.

SUMMARY

CHLOROPHYTA OF STAGNANT WATER BODIES IN MIDDLE TIMAN (BASIN OF THE IZHMA RIVER)

J.N. Shabalina

Total 136 species with intraspecific taxa of Chlorophyta were identified in six stagnant water bodies in basin of the Izhma river (European North-East of Russia). They belong to 47 genera, 24 families and 9 orders. Orders Desmidiaceae, Chlorococcales, family Desmidiaceae and genera *Closterium*, *Cosmarium* appeared to have the richest composition. Most of studied Chlorophyta species are cosmopolitans (73 taxa). Water bodies of Timan differ by diversity and abundance of alkaliphilous species (*Cosmarium humile*, *Staurastrum pingue* Teil., *Aphanochaete repens* A.Br., *Chara* cf. *globularis* Thull., *C. vulgaris* L.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексихина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
- Альго-бактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша (Крым) / Л.М. Герасименко, С.Л. Венешкая, А.В. Дубинин, В.К. и др. // Альгология, 1992. Т. 2, № 2. С. 88–94.
- Андреева В.М., Лукницкая А.Ф. LABIK – Коллекция культур зеленых водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. М.: ИФР РАН, 1991. С. 62–75.
- Антипова Н.Л. Новые виды рода *Gymnodinium* Stein (Gymnodiniaceae) из оз. Байкал // Докл. АН СССР, 1955. Т. 103. С. 325–328.
- Атлас Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2001. 552 с.
- Базова Г.А. Почвенные водоросли высокогорий Памира. Душанбе: Дониш, 1978. 171 с.
- Бактериальная палеонтология / Отв. ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.
- Балонов И.М. Золотистые водоросли водосмов Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1982. С. 32–38.
- Балонов И.М., Кузьмина А.Е. Золотистые водоросли // Гидрохимические и гидробиологические исследования водоема Хантайского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1986. С. 59–70.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd, 1994. 250 с.
- Балдина О.Н. Об ультраструктуре одноклеточной зеленой водоросли рода *Chloromonas* (Chlamydomonadaceae, Chlorophyta) // Ботан. журн., 1998. Т. 83, № 4. С. 61–65.
- Балдина О.Н. Ультратонкое строение клеток у *Chlamydomonas chlorococcoides* и *C. carrizoensis* // Современные проблемы альгологии: Мат-лы Междунар. науч. конф. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2008. С. 60–61.
- Водные ресурсы // Производительные силы Коми АССР. Т. 2. Ч. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 135–161.
- Водоросли: Справочник / Отв. ред. С.П. Вассер. Киев. Наук. думка, 1989. 608 с.
- Водоросли // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 359–437.
- Волошко Л.Н. Золотистые водоросли // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Под ред. М.В. Гецен. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2007. С. 57–69.
- Волошко Л.Н. Обзор систем золотистых водорослей // Ботан. журн., 2008а. Т. 93, № 4. С. 513–526.
- Волошко Л.Н. Современная система золотистых водорослей // Ботан. журн., 2008б. Т. 93, № 8. С. 610–622.
- Волошко Л.Н. Золотистые водоросли как экологические индикаторы (на примере Воркутинской тундры) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в.: Мат-лы всерос. конф. Ч. 2: Альгология, Микология, Бриология. Петрозаводск, 2008в. С. 18–20.
- Воронихин Н. Н. Опыт сравнительного изучения микрофлоры озера Дон-ты (обл. Коми) и его отложений // Изв. салропел. комитета АН СССР, 1929. Вып. 5. С. 117–186.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука, 1975. С. 188.
- Гецен М.В. О водной флоре притоков Печоры в области Тимана // Ботан. журн., 1968. Т. 53, № 7. С. 967–970.
- Гецен М.В. Альгофлора водоемов в долине Средней Печоры // Биология северных рек на древнеозерных низинах. Сыктывкар, 1971. С. 16–26. (Тр. Коми филиала АН СССР № 22).
- Гецен М.В. Водоросли бассейна Печоры: состав и распространение. Л.: Наука, 1973. 147 с.
- Гецен М.В. Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Водоросли. Флора и фауна водоемов Европейского Севера: на примере озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 11–21.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1985. 165 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Палова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 148 с.

Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Изучение водорослей Большеземельской тундры: традиции и современные тенденции // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар. Коми НЦ УрО РАН, 2002. С. 15–24.

Галлербах М.М., Красникова Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 14. Харовые водоросли. Л.: Наука, 1983. 190 с.

Горюнова С.В. Явление хищничества у синезеленых водорослей // Микробиология, 1955. Т. 24, № 3. С. 271–274.

Грамов Б.В., Титова Н.Н. САЛУ – Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Санкт-Петербургского университета / Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. М.: Ин-т физиол. растений РАН, 1991. С. 76–125.

Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИБ Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2006.

Демина И.В. Десмидиевые водоросли заболоченных водоемов территории Якшинского участка Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 78–81.

Жакова Л.В. *Tolypella spicata* (Nitellaceae) – новый для флоры России вид Charophyta // Ботан. журн., 1995. Т. 80, № 8. С. 109–113.

Заварзин Г.А., Алексеева Т.В. Луга: омброфильное циано-бактериальное сообщество // Микробиология, 2009. Т. 78, № 4. С. 519–524.

Заварзин Г.А., Крылов И.И. Циано-бактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа, 1983. № 3. С. 59–68.

Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР / Отв. ред. Л.Н. Соловкина. Л.: Наука, 1969. 280 с.

Кальдерные микроорганизмы / Под ред. Г.А. Заварзина. М.: Наука, 1989. 121 с.

Карпов С.А. Система протистов. Изд. 2-е. Омск, 1990. 261 с.

Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Скандинавии. Петрозаводск. КарНЦ РАН, 2004. 182 с.

Комулайнен С.Ф., Чекрышева Т.А., Вислянская И.Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 81 с.

Коновалова Г.В. Динофлагеллаты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 1998. 300 с.

Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука, 1989. 160 с.

Константинова И.А., Болдина О.Н. Сравнительный анализ ультраструктуры пиреноидов зеленых монадных и коккоидных водорослей // Физиол. растен., 2000. Т. 47, № 5. С. 655–659.

Косинская Е.К. Флора споровых растений СССР. Т. V. Конъюгаты, или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли. Вып. 1. М.; Л.: АН СССР, 1960. 708 с.

Крахмальский А.Ф. Морфология теки *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenf.) Bourr. (Dinophyta) // Альгология, 2008. Т. 18, № 4. С. 366–374.

Кузьмин Г.В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1985. 41 с.

Кузьмин Г.В., Кузьмина В.А. Виды рода *Mallomonas* (Chrysophyta) из водоемов Магаданской области // Ботан. журн., 1986. Т. 71, № 6. С. 805–807.

Кузьмин Г.В., Кузьмина В.А. Панцирные представители золотистых водорослей из Магаданской области // Новости систематики низш. раст. СПб. БИН РАН, 1987. Т. 24. С. 40–42.

Кузнецов Г.Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи / Под ред. Б.М. Миркина. Уфа. БашГУБ, 2006. 286 с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч. 2. СПб.: Наука, 1998. 358 с.

Лукницкая А.Ф. Массовое развитие *Coelastrum quadrum* var. *minus* (Chlorophyta, Desmidiaceae) на побережье Финского залива // Ботан. журн., 1996. Т. 81, № 1. С. 58–64.

Лукницкая А.Ф. К флоре пресноводных зеленых водорослей (Streptophyta, Zygnematales) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области (заповедники – Котельский и Ламмин-Суо) // Новости систематики низш. раст. СПб. БИН РАН, 2007. Т. 41. С. 33–40.

Лукницкая А.Ф. К альгофлоре Псковской области: пресноводные зеленые водоросли (Streptophyta, Zygnematales) национального парка «Себежский» // Новости систематики низш. раст. СПб. БИН РАН, 2008. Т. 42. С. 55–64.

Мэйер Э. Принципы экологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

Масюк Н.П., Костилов И.Ю. Современные взгляды на положение водорослей в системе органического мира // Альгология, 2002. Т. 12, № 2. С. 151–182.

Матвієнко О.М., Литвиненко Р.М. Визначник прісноводних водоростей УРСР Пірофтові водорості. Киев: Наук. думка, 1977. Т. 3. Ч. 2. 387 с.

Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: Изд-во БГУ, 1999. 396 с.

Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с.

Ніколаєв Ю.А., Орлеанский В.К., Казаков А.Е. Коммуникация в сообществах микроорганизмов – основа общественных отношений высокоорганизованных форм жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2009. Т. 144, № 2. Приложение 1. С. 70–73.

Орлеанский В.К., Раабен М.Е. Строматолиты – живые буквы каменной летописи Земли // Природа, 1998. № 11. С. 68–85.

Палазушкина О.В. Экология фитопланктона карстовых озер среднего Поволжья: Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2004. 198 с.

Патова Е.Н., Белякова Р.Н. Наземные Суалпоргокагуола острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости систем. низш. раст. СПб.: БИН РАН, 2006. Т. 40. С. 83–91.

Патова Е.Н., Гарус М.Н. Водоросли лесных водоемов и болота «Гусиное» (Якшинский участок Печоро-Илычского заповедника) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 243–246.

Патова Е.Н., Демина И.В. Водоросли других отделов // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Под ред. М.В. Гецен. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2007. С. 69–90.

Патова Е.Н., Стенина А.С. Водоросли озер в бассейне реки Малый Паток (Приполярный Урал, Россия) / Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тез. III Междупар. науч. конф. Минск: Нарочь, 2007. С. 169–170.

Патова Е.Н., Стерлягова И.Н., Шабалина Ю.Н. Редкие водоросли-макрофиты Северо-Востока европейской части России // Вестн. Тверского гос. ун-та, 2008. № 3. С. 105–112.

Перминова Г.Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. Деп. в ВИНТИ. № 4471-В90. 41 с.

Приходькова Л.П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. Киев: Наук. думка, 1992. 216 с.

Свириденко Б.Ф. Харовые водоросли – индикаторы урановых вод // Ботан. журн., 1993. Т. 78, № 7. С. 29–37.

Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 68–79.

Селезнева Н.В. Сравнительный анализ альгофлоры водоемов лесостепной зоны Русской равнины // Ботан. журн., 2007. Т. 92, № 4. С. 457–468.

Снитко Л.В., Сергеева Р.М. Водоросли разнотипных водоемов восточной части Южного Урала. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2003. 166 с.

Стенина А.С. Оценка состояния водных объектов г. Воркуты с использованием диатомовых водорослей // Эколого-экономические и социальные проблемы Воркутинского промышленного района (поиск путей решения и обеспечение стабильности). Воркута; Сыктывкар: Комитет природных ресурсов по Республике Коми, 2000. С. 50–63.

Стенина А.С. Диатомовые водоросли Попомаревского озера (национальный природный парк «Югыд Ва») // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 37–49. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 165)

Стенина А.С. Таксономическое и видовое разнообразие диатомовых водорослей в водоемах промышленного района Субарктики (г. Воркута) // Биол. внутр. вод, 2002. № 1. С. 9–14.

Стенина А.С. Диатомовые водоросли в двух уральских притоках реки Печоры // Сиб. экол. журн., 2004. № 6. С. 849–858.

Стенина А.С., Стерлягова И.Н. Материал к альгофлоре водоемов и водотоков бассейна р. Кожым. Bacillariophyta // Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка «Югыд Ва») / Отв. ред. Е.Н. Патова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2010. С. 35–50.

Стенина А.С., Тетерюк Б.Ю., Патова Е.Н. Растительные сообщества прибрежных экотонів озера в долине р. Вангыр на Приполярном Урале / Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 20–36. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 165)

- Стерлягова И.Н., Патова Е.Н. Водоросли водосмов в бассейнах рек Кожым и Щугор (Приполярный Урал). Сыктывкар, 2008. 36 с. (Науч. докл. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 499).
- Судницина Д.Н. Летний фитопланктон некоторых озер Себежского национального парка // Проблемы экологии и региональной политики Северо-Запада России и сопредельных территорий: Мат-лы Междунар. общественно-науч. конф. Псков: ПГПИ, 1999. С. 21–23.
- Судницина Д.Н. Водоросли водоемов и водотоков Псковской области. СПб.: ФГНУ «ГосНИОРХ», 2008. 186 с.
- Теренько Л.М. Некоторые методические аспекты исследования динофлагеллят // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: МГИ, ИнБЮМ, 2002. Вып. 1(6). С. 310–316.
- Флора и растительность побережья залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген) / Под ред. Н.А. Константиновой и Н.Е. Королевой. Апатиты, 2008. 132 с.
- Флора тундровой зоны Якутии / Под ред. А.А. Егоровой, И.И. Васильевой, Н.А. Степановой и Н.Н. Фесько. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1991. 186 с.
- Хаклова Л.Г. Особенности формирования химического состава воды в водотоках, расположенных в зоне трассы газопровода // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН, 2002. № 11 (61). С. 8–11.
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР / Отв. ред. Г.М. Паламарь-Мордвинцева. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.
- Царенко П.М. Закономерности распределения Chlorococcales региональных флор Земного шара // Альгология, 2000. Т. 10, № 1. С. 67–81.
- Цинзерлинг Ю.Д. Очерк растительности болот по среднему течению Печоры // Изв. Гл. ботан. сада, 1929. Т. 28. С. 95–127.
- Чернов В.К. Материалы по фитопланктону Озельских озер: Рукопись. Фонды Коми фил. АН СССР Сыктывкар, 1945. Ф. 86. Оп. 5, № 1.
- Чунаев А.С., Звинчук А.Р., Борщевская Т.Н. PGC – Петергофская генетическая коллекция микроводорослей Биологического научно-исследовательского института СПбГУ // Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. М.: ИФР РАН, 1991. С. 176–190.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: ЛГУ, 1980. 176 с.
- Ярушина М.И. Водоросли // Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала / Отв. ред. В.Д. Богданов. Екатеринбург: УрГУ, 2004. С. 18–56.
- A classification of living and fossil dinoflagellates / R.A. Fensome, F. J. R. Taylor, G. Norris et al. Hanover, Pennsylvania, 1993. 351 p.
- Abe T.H. Studies of the family Peridinidae. An unfinished monograph of the armoured dinoflagellata / Kyoto Univ. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Spec. publ. ser. Osaka: Nippon Print. et Publ. Co, 1981. V. 6. 409 p.
- Andersen R.A. The Synurophyceae classis nov., a new class of algae // Amer. J. of Botany, 1987. V. 74. P. 337–353.
- Andersen R.A. A historical review of heterocont phylogeny // Japan J. of Phycology, 2004a. Suppl. 52. P. 153–162.
- Andersen R.A. Biology and systematics of heterocont and haptophyte algae // Amer. J. of Botany, 2004b. V. 91, No. 10. P. 1508–1522.
- Andersen R.A., Saunders G.W., Paskund M.P., Sexton J.P. // Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Pelagomonas calcoliata* gen. et sp. nov., and the description of a new algal class, the Pelagophyceae classis nov. // J. of Phycology, 1993. V. 29. P. 701–715.
- Armand B., Hillard D.K. Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Alaska // Hydrobiology, 1961. V. 17. P. 237–258.
- Bailey J.C., Bidigare R.R., Christensen S.J., Andersen R.A. Phaeothamniophyceae classis nov.: a new lineage of chromophytes based upon photosynthetic pigments, rbcL sequence analysis and ultrastructure // Protist, 1998. V. 149. P. 24–263.
- Balech E. El genero *Protoperdinium* Bergh, 1881 (= *Peridinium* Ehr., 1831) partim // Rev. Mus. argent. cienc. natur. Hidrobiol., 1974. V. 4, No. 1. P. 1–79.
- Balech E. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on circular and sulcal plates // Ann. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nat. Auton. Mexico, 1980. V. 7, No. 1. P. 57–68.
- Bergh R.S. Der Organismus der Cilioflagellaten. Eine phylogenetische Studie // Morphol. Jahrb., 1881. V. 7. No. 2. P. 177–288.
- Borge O. Süßwasser-Chlorophyceen gesammelt von Dr. A. O. Kihlmann in nördlichsten Russland, gouvernement Archangel. Bihang till K. Svensk Vet.-Akad. Handlingar, 1894. Bd 19. Afd. 3. No. 5.

- Bourrelly P.** Les Algues d'Eau Douce. III: Les Algues Bleues et Rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines / Ed. N. Boubée and Cie. Paris, 1970. 512 p.
- Bradley D.E.** A study of *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of northern Iceland // J. of General Microbiol., 1964. V. 37. P. 321–333.
- Cavalier-Smith T.** The kingdom Chromista: origin and systematics // Progress in Phycological Research., 1986. V. 4. C. 309–347.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E., Allsop T.E.P.** Ribosomal RNA evidence for chloroplast loss within Heterokonta: pedinellid relationships and a revised classification of ochristan algae // Archiv für Protistenkunde, 1995. V. 145. P. 209–220.
- Chaedefaud M.** Les pyrenoides des algues et l'existence chez ces vegetaux d'un appareil cinétique intra-plastidal // Ann. Sci. Nat. Bot., 1941. Ser. 2. T. 11. P. 1–44.
- Deflandre G.** Classe des Ebriédiens (*Ebriaceae* Lemmermann 1900 em. *Ebriideae* Deflandre 1936) // Traité de zoologie. T. 1. Ed. P.-P. Grasse. Paris, 1952. P. 405–424.
- Diversity of bacteria associated with the marine sponge *Haliclona simulans* and identification of polyketide synthase genes from the sponge metagenome / J. Kennedy, C. Codling, B. Jones et al. // Environmental Microbiol., 2008. P. 1–14.
- Dodge J.D.** The *Dinophyceae* // The chromosomes of the algae / Eds. M. B. E. Godward. L. 1966. P. 96–115.
- Dodge J.D.** The fine structure of algal cells. L.; N. Y.: Acad. Press, 1973. 261 p.
- Dodge J.D.** The *Prorocentrales* (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum* // Bot. J. Linn. Soc., 1975. V. 71, No. 2. P. 103–125.
- Dodge J.D.** Dinoflagellates: investigation and phylogenetic speculation // J. Phycology. 1983. V. 18, No. 4. P. 335–356
- Dodge J. D.** Marine dinoflagellates of the British Isles. L., 1985. 303 p.
- Duff K.** Chrysophyte microfossils in arctic Siberian lakes // Chrysophytes: progress and new horizons // Nova Hedwigia, 1996. V. 114. P. 253–263.
- Ettl H.** Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // Nova Hedwigia, 1976. Bd 49. 1122 p.
- Ettl H.** Süßwasserflora von Mitteleuropa 9. Chlorophyta I (Phytomonadina). Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1983. 807 p.
- Friedl T.** Systematik und Biologie von *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (lichenisierte Ascomyceten). Inaugural. Dissertation zur Erlangung des Doktorates der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth. München, 1989.
- Gentler L.** Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide // Archiv für Protistenk., 1926. Bd 56, Ht 1. S. 128–144.
- Gemeinhardt K., Schiller Jos.** Silicoflagellatae. Coccolithineae Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, 1930. V. 10. P. 1–85.
- George E.A.** Culture centre of algae and protozoa. List of strains / 3 ed. Cambridge: Inst. Terr. Ecol. Nat. Environment. Res. Counc., 1976. 120 p.
- Gerloff G.** Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung *Chlamydomonas* // Archiv für Protistenk., 1940. Bd 94. Ht. 3. S. 311–502
- Gibbs S. P.** The Ultrastructure of the Pyrenoids of Green Algae // J. Ultrastr. Res., 1962. V. 7. P. 262–272.
- Global change in Europe cold regions / O.W. Heal, T.V. Callaghan, K.C. Cornelissen et al. Ecosystems Research No. 27 (Eur 18178 EN). 1 European Commission. Copenhagen: Danish Polar Centre, 1998. 220 p.
- Gomez F.** A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans // Acta Bot. Croat., 2005. V. 64 (1). P. 129–212.
- Gomez F., Moreira D., Lopez-Garcia P.** *Neoceratium* gen. nov., a new genus for all marine species currently assigned to *Ceratium* (Dinophyceae). // Protist., 2010. V. 161. P. 35–54.
- Griffith D.J.** The Pyrenoid and its Role in Algal Metabolism // Sci. Progr., 1980. V. 66. P. 537–553
- Grunblad R.** Beitrag zur Kenntnis der Desmidiaceen Schlesiens // Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol., 1926. Bd II, Ht 5. S. 1–39
- Guindon S., Gascuel O.** A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood // Syst. Biol., 2003. V. 52. P. 696–704
- Hackett J.D., Anderson D.M., Erdner D., Bhattacharya D.** Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment // Am. J. Botany, 2004. V. 91. P. 1523–1534
- Hall T.A.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Ser., 1999. V. 41. P. 95–98

- Hallfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species. Baltic Sea Environment Proceed. Helsinki, 2004. No. 95. 210 p.
- Hoppenrath M., Leander B.S. Eubrid phylogeny and the expansion of the Cercozoa // Protist., 2006. V. 157. P. 279–290.
- Hori T., Ueda R. Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationships // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daisaku, Sec. B., 1967. V. 12. P. 225–244.
- Ikeda T., Takeda H. Species-specific differences of pyrenoids in *Chlorella* (Chlorophyta) // J. Phycology, 1995. V. 31. P. 813–818.
- John D.M., Whitton B.A., Brook A.J. The Freshwater Algal flora of the British Isles. An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae. L.: Cambridge Univer. Press, 2002. 704 p.
- Kazhova O.M., Izmet'eva L.R. Lake Baikal: evolution and biodiversity. Leiden: Backhuys Publ., 1998. 447 p.
- Kristiansen J. Preliminary studies on the distribution of silica-scaled chrysophytes in Greenland // Verhandl. International Verein. of Limnology, 1994. V. 25. P. 2234–2236.
- Kristiansen J. Golden Algae – a biology of Chrysophytes. Liechtenstein: A. R. Gartner. Verlag, 2005. 167 p.
- Kristiansen J., Dowel L., Wegeberg S. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia // Nova Hedwigia, 1997. V. 65. P. 337–351.
- Lavau S., Saunders G.W., Wetherbee R. A phylogenetic analysis of the Synurophyceae using molecular data and scale case morphology // J. Phycology, 1997. V. 33. P. 135–151.
- Leadbeater B. S. C. Ultrastructure and assembly of the scale case in *Synura* (Synurophyceae Andersen) // British Phycological J., 1990. V. 25. P. 117–132.
- Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Österreich. Berlin: Stuttgart, 1996. T. 1. B. 101. 163 p.; 1997. T. 2. B. 102. 217 p.; 1999. T. 3. B. 104. 219 p.
- Logares R., Shalchian-Tabrizi K., Boltovskoy A., Rengefors K. Extensive dinoflagellate phylogenies indicate infrequent marine-freshwater transitions // Mol. Phylogenet. Evol., 2007. V. 45. P. 887–903.
- Lokhorst G.M., Starr W. Pyrenoid ultrastructure in *Ulothrix* (Chlorophyceae) // Acta Botanica Neerlandica, 1980. V. 29, No. 1. P. 1–15.
- MacKenzie C., Kling H. Scale-bearing Chrysophyceae (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae) from MacKenzie Delta area lakes, Northern Territories, Canada // Nordic J. of Botany, 1989. V. 9. P. 103–112.
- Nakada T., Nazaki H., Präscho T. Molecular phylogeny, ultrastructure, and taxonomic revision of *Chlorogonium* (Chlorophyta): emendation of *Chlorogonium* and description of *Gungnir* gen. nov. and *Rusalka* gen. nov. // J. Phycology, 2008a. V. 44. P. 751–760.
- Nakada T., Mizawa K., Nazaki H. Molecular systematics of Volvocales (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses // Mol. Phylogenet. Evol., 2008b. V. 48. P. 281–291.
- Nazaki H., Onishi K., Morita E. Differences in pyrenoid morphology are correlated with differences in the rbcL genes of members of the *Chloromonas* lineage (Volvocales, Chlorophyceae) // J. Mol. Evol., 2002. V. 55, No. 4. P. 414–430.
- Nazaki H., Nakada N., Watanabe S. Evolutionary origin of *Gloeomonas* (Volvocales, Chlorophyceae), based on ultrastructure of chloroplasts and molecular phylogeny // J. Phycology, 2010. V. 46. P. 195–201.
- Okolodkov Y. B., Dodge J. D. Redescription of the planktonic dinoflagellate *Peridiniella danica* (Paulsen) comb. nov. and its distribution in the N.E. Atlantic // Europ. J. Physiol., 1995. V. 30. P. 299–306.
- Parke M., Dixon P.S. Check-list of British marine algae. Third revision / Mar. biol. Ass. U.K., 1976. V. 56. P. 257–594.
- Pascher A. Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Volvocales. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1927. 306 p.
- Pascher A. Systematisch Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Zentralblatt., 1931. V. 48-II, № 2. P. 317–332.
- Phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the Chrysophyceae / R.A. Andersen, Van de Peer, D. Potter, J. Sexton et al. // Protist., 1999. V. 150. P. 71–84.
- Phylogenetic relationships between chlorophytes, Chrysophytes and Oomycetes / J. H. Gundersen, H. Elwood, A. Ingold, K. Kindle, M. L. Sogin // Proceedings of Natural Academy of Sciences USA, 1987. No. 84. P. 5823–5827.

- Posada D.* Model Test Server: a web-based tool for the statistical selection of models of nucleotide substitution online // *Nucl. Acids Res.*, 2006. V. 34. P. W700-W703.
- Pröschold T., Marin B., Schlosser U.G., Melkonian M.* Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. // *Protist.*, 2001. V. 152. P. 265–300.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*, 2003. V. 19. P. 1572–1574.
- Saunders G.W., Potter D., Andersen R.A.* Phylogenetic affinities of the Sarcinochrysidales and Chrysomeridales (Heterokonta) based on analyses of molecular and combined data // *J. Phycology*, 1997. V. 33. P. 310–318.
- Shields J.D.* The parasitic dinoflagellates of marine crustaceans. // *Annu. Rev. Fish Dis.*, 1994. V. 4. P. 241–271.
- Silva P.C.* Names of classes and families of living algae // *Regnum Vegetabile*, 1980. V. 103. P. 1–156.
- Siver P.A.* The Synurophyceae / Ed. by J.D. Wehr, R.G. Sheath. *Freshwater algae of North America*. N. Y.: Acad. Press, 2002. P. 523–558.
- Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V.* The Scaled Chrysophyte Flora of the Bolshezemelskaya Tundra (Russia) // *Nova Hedwigia*, 2005. P. 125–150.
- Siver P.A., Wolfe A.P.* Eocene scaled chrysophytes with pronounced modern affinities // *Intern. J. Plant Sciences*, 2005. V. 166, No. 3. P. 533–536.
- Skulberg O.M.* Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // *A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria* / Eds. A. Elvebakk, P. Prestrud. Norsk Polarinstitutt, Skrifer 198. 1996. P. 383–395.
- Sournia A.* Atlas du phytoplancton marin. V. 1. Introduction. Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. Paris, 1986. 219 p.
- South G.R., Whitick A.* Introduction to Phycology. L.: Oxford, 1987. 341 p.
- Steidinger K.A., Tangen K.* Dinoflagellates Identifying Marine Phytoplankton / Ed. C.R. Tomas. San Diego: Acad. Press., 1997. 858 p.
- Sterlyagova I.N., Stenina A.S.* Diatoms as indicators of two mountain streams state in Urals (Russia) // *Abs. of the 20th Intern. Diatom Symp. Dubrovnik, Croatia*, 2008. P. 222.
- Takano Y., Horiguchi T.* Surface ultrastructure and molecular phylogenetics of four unarmored heterotrophic dinoflagellates, including the type species of the genus *Gyrodinium* (Dinophyceae) // *Phycolog. Res.*, 2004. V. 52. P. 107–116.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S.* MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Mol. Biol. Evol.*, 2007. V. 24. P. 1596–1599.
- Taylor F.J.R., Hoppenrath M., Saldarriaga J.F.* Dinoflagellate diversity and distribution // *Biodivers Conserv.*, 2008. V. 17. P. 407–418.
- The new higher lever classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists / S. M. L. Adl, A. G. B. Simpson, M.A. Farmer et al. // *J. of Eukaryotic Microbiol.*, 2005. V. 52, No. 5. P. 399–451.
- Throndsen J.* The planktonic marine flagellates // *Identifying Marine Phytoplankton* / Ed. C.R. Tomas. USA: Acad. Press., 1997. P. 591–729.
- Wall D., Dale B.* Modern dinoflagellate cysts and evolution of the *Peridinales* // *Micropaleontol.*, 1968. V. 14, No. 3. P. 265–304.
- Webster N.S., Negri A.P., Munro M., Battershill C.N.* Diverse microbial communities inhabit Antarctic sponges // *Envir. Microbiol.*, 2004. V. 3. P. 288–300.
- Wilken L. R., Kristiansen J., Jørgensen T.* Silica-scaled chrysophytes from the peninsula of Nuussuaq / Nûgssuaq, West Greenland // *Nova Hedwigia*, 1995. V. 61. P. 355–366.
- Williams G.L., Lentin J.K., Fensome R.* The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates 1998 edition // *American Association of Stratigraphic Palynologists. Contribution Series*, 1998. V. 34. 817 p.
- Wujek D.E.* Recent and Emerging Trends in Chrysophycean Taxonomy // *Trends in Algal Taxonomy* New Delhi: APC Publications Pvt. Ltd., 1999. P. 243–252.

**ЗИГНЕМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ШАРАПОВСКОГО БОЛОТА
(МОСКОВСКАЯ ОБЛ.)**

О.В. Анисимова, А.Н. Дмитриева

Звенигородская биологическая станция им. С. Н. Сكاдовского МГУ, г. Москва
E-mail: ola@herba.msu.ru

Болота на территории Звенигородской биологической станции (ЗБС) представляют собой типичные водоемы средней провинции (Денисенков, 2000) и могут служить модельными объектами для исследований. Видовой состав водорослей болот ЗБС изучали с начала XX в. (Вемель, 1928; Дунэ, 1928; Коршиков, 1928; Гордеева, Левкина, 1984; Левкина и др., 1984; Анисимова, Кезля, 2001; Белякова, Виноградова, 2001; Гайкалова, Маркова, 2002; Анисимова, Виноградова, 2003; Егорова и др., 2003; Анисимова и др. 2004, 2005; Анисимова, Танченко, 2005; Григорьева и др., 2005; Павленко и др., 2005). К настоящему времени накоплен значительный объем данных, но детально водоросли из класса Conjugatorhysae до сих пор не исследовались, несмотря на то, что эта группа характерна для болот различного типа. В связи с этим цель нашей работы – обобщить собственные и литературные сведения о видовом составе зигнемовых водорослей одного из болот в окрестностях биостанции – Шараповского.

Шараповское болото переходного типа находится в 27-м квартале Звенигородского заказника и в 16-м квартале Шараповского лесничества. Болото имеет сильно вытянутую форму, занимает площадь около 3 га и расположено в понижении среди незаболоченного елово-соснового леса. Окраинная часть болота открытая, лишена древесной растительности, центральная часть облесена. Вся поверхность болота, кроме открытых зеркал, покрыта сфагнумом: *Sphagnum magellanicum* Brid., *Sph. centrale* C.Jens. in Arnell & C.Jens., *Sph. warnstorffii* Russ., *Sph. angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C. Jens. Его питание осуществляется грунтовыми водами и атмосферными осадками. Температура воды в безледный период (с апреля по октябрь) меняется в диапазоне от 6.0 до 25.0 °С, лед стабильно становится с конца октября. Значения pH колеблются от 4.6 до 7.1, общая минерализация составляет менее 0.1 г/л. На данный момент болото состоит из трех озер, разделенных сплавинами. Среднее озеро имеет соединение с большим под сплавиной. Малое озеро отделено от среднего плотной сплавиной, перешедшей местами в почву.

Первые сведения по альгофлоре Шараповского болота приведены в работе К.С. Егоровой с соавт (2003) и касаются только диатомовых водорослей ила.

Предварительные данные изучения конъюгат Шараповского болота доложены на нескольких конференциях (Анисимова, Дмитриева, 2006, 2009).

Материалом для нашей работы послужили пробы планктона, перифитона, бентоса и отжима мха, собранные с 1997 по 2008 г. в различных участках Шараповского болота в безледный период: пробы фитопланктона отбирали с поверхностных слоев воды (с глубины не более 0.5 м) в 5–10 м от берега планктонной сетью Апштейна с газом № 76; пробы перифитона – с водной растительности на глубине от 0 до 0.5 м, с погруженных частей растений делали смывы и соскобы; пробы бентоса – со дна водоема с помощью подручных средств. Фиксацию формалином и люголем проводили после микроскопирования по стандартной методике (Вассер и др., 1989).

Живой и фиксированный материал определяли с использованием микроскопов МББ-1, Ломо Биолам Р-15 и Amplival при увеличении от $\times 100$ до $\times 1500$ (МИ), сканирующих электронных микроскопов Camscan и Jeol JSM-6380LA. Частоту встречаемости отмечали по шкале С.М. Вислоуха (Жизнь пресных..., 1956).

Определение водорослей проводили по общепринятым методикам с использованием отечественных и зарубежных определителей водорослей (Косинская, 1952, 1960; Паламарь-Мордвинцева 1982; Lenzenweger 1996b, 1997a, 1997b). При составлении аннотированного списка водоросли расположены согласно схеме, принятой в AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2009).

В Шараповском болоте обнаружен 71 вид (74 – с разновидностями и формами) зигнемовых водорослей, относящихся к 23 родам из 5 семейств (см. таблицу). Лидирующее положение по числу видов занимает семейство Desmidiaceae, представленное 51 видом, на втором месте находится Closteriaceae с 13 видами, семейство Peniaceae включает 3 вида, Mesotaeniaceae – 2, а Zygnemataceae представлено 3 родами. На уровне родов наиболее разнообразны *Cosmarium* и *Closterium*, насчитывающие по 13 видов каждый, а 11 родов содержат по одному виду.

Из общего числа водорослей, найденных в Шараповском болоте, 21 вид встречается более чем в половине собранных образцов. На протяжении периода исследования доминировали 10 видов: *Actinotaenium perminutum*, *Mougeotia* sp., *Pachyphorium obsoletum*, *Euastrum ansatum*, *Pleurotaenium trabecula*, *Desmidium schwartzii*, *Staurastrum vestitum*, *Cosmarium connatum*, *C. lundellii* и *Hyalotheca mucosa*.

По отношению к типу местообитания организмы изучаемой альгофлоры распределены между тремя группами: планктонные, бентосные и планктонно-бентосные – 40 таксонов. Группа планктонных водорослей насчитывает 19 видовых и внутривидовых таксона – представители родов *Staurastrum* (7), *Closterium* (3), *Hyalotheca* и *Staurodesmus* (по 2), *Bambusina*, *Cosmarium*, *Cosmoastrum*, *Desmidium* (по одному виду). По литературным данным, эти виды приурочены к планктонному образу жизни, однако нами встречены в пробах обрастаний. Видимо, данные водоросли ассоциированы с водными высшими растениями, но не прикреплены к ним. К бентосным организмам относятся 12 видов из родов *Cosmarium* (4), *Micrasterias* и *Pennum* (по 2), по одному виду содержат *Cylindrocystis*, *Mougeotia*, *Spondylostium* и *Zygnema*. Группа планктонно-бентосных организмов представлена 9 таксонами – *Closterium* (3 вида), *Actinotaenium*, *Cosmoastrum*, *Euastrum*, *Nectrium*, *Xanthidium* и *Pleurotaenium* (по одному виду каждый).

Таксономическая таблица зиговых водорослей Шараловского болота

Таксон	Пределы частоты встречаемости
Charophyta	
Zygnematales C. van den Hoek, D.G. Mann & H.M. Jahns	
Zygnematales G.M. Smith	
Closteriaceae Bessey	
<i>Closterium acutum</i> Bréb. in Ralfs f. <i>tenax</i> Nordst.	4
<i>C. diana</i> Ehrenb.	1
<i>C. didymotocum</i> Ralfs	1-2
<i>C. gracile</i> Bréb. ex Ralfs	1
<i>C. libellula</i> Focke	1-2
<i>C. lunula</i> Nitzsch	1
<i>C. macilentum</i> Bréb.	1
<i>C. navicula</i> (Bréb.) Lutkem.	1-4
<i>C. parvulum</i> Näg.	1-3
<i>C. pronum</i> Bréb.	1
<i>C. setaceum</i> Ehrenb.	1
<i>C. striolatum</i> Ehrenb.	1
<i>C. tumidum</i> L.N.Johns.	1
<i>C. venus</i> Kütz.	1-3
Desmidiaceae	
<i>Actinotaenium perminutum</i> (G.S.West) Teil.	1-6
<i>A. rufescens</i> (Cl.) Teil.	2
<i>Bambusina borneri</i> (Ralfs) Cl.	1-4
<i>Cosmarium amoenum</i> Bréb.	1-3
<i>C. circulare</i> Reinsch	1
<i>C. connatum</i> Bréb.	1-5
<i>C. lundellii</i> Delp.	1-5
<i>C. portianum</i> W. Arch.	1-4
<i>C. pseudoprotuberans</i> Kirchn.	1-3
<i>C. punctulatum</i> Bréb.	1
<i>C. pyramidatum</i> Bréb.	1
<i>C. quadratum</i> Ralfs ex Ralfs	1
<i>C. regnellii</i> Wille var. <i>pseudoregnellii</i> (Mess.) W. Krieg. & Gerloff	1
<i>C. reniforme</i> (Ralfs) W. Arch.	1
<i>C. subprotumidum</i> Nordst.	1-2
<i>C. undulatum</i> Corda ex Ralfs	1
<i>C. venustum</i> (Bréb.) Rab.	1
<i>Cosmostrum orbiculare</i> (Ralfs) G. H. Tomaszewicz	1
<i>C. punctulatum</i> (Bréb.) Pal.-Mordv.	1
<i>C. teliferum</i> (Ralfs) Pal.-Mordv.	1
<i>Cylindrocapsa crassa</i> de Bary	1
<i>Desmidium grevillei</i> (Kütz. ex Ralfs) de Bary	1-2
<i>D. schwartzii</i> (C. Ag.) C. Ag. ex Ralfs	1-5

Таксон	Пределы частоты встречаемости
<i>Euastrum ansatum</i> Ralfs	1-6
<i>E. binale</i> (Turp.) Ehrenb.	1
<i>E. dubium</i> Näg.	1
<i>E. sublobatum</i> Bréb. ex Ralfs	1
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Smith) Bréb.	1
<i>H. mucosa</i> (Mert.) Ehrenb.	1-5
<i>Micrasterias decemdentata</i> (Näg.) Arch.	1
<i>M. pinnatifida</i> (Kütz.) Ralfs	1
<i>M. rotata</i> (Grew.) Ralfs	1
<i>M. truncata</i> (Corda) Bréb.	1
<i>Pachyphorium obsoletum</i> (Hantzsch) Pal.-Mordv.	1-6
<i>Pleurotaenium trabecula</i> (Ehrenb.) Näg.	1-5
<i>Spondylosium pulchellum</i> Arch.	1-2
<i>Staurastrum brachiatum</i> Ralfs	1
<i>S. furcatum</i> (Ehrenb.) Bréb.	1-3
<i>S. hexacerum</i> Ehrenb. ex Wittr.	1
<i>S. margaritaceum</i> Menegh.	1-2
<i>S. paradoxum</i> Meyen	1-2
<i>S. polymorphum</i> Ralfs	1
<i>S. vestitum</i> Ralfs	1-5
<i>Stauroidesmus connatus</i> (Lund.) Thom.	1
<i>S. convergens</i> (Ehrenb. ex Ralfs) S. Lillier.	1
<i>S. dejectus</i> (Bréb.) Teil.	1
<i>S. dickiei</i> (Ralfs) F. Lillier.	1
<i>S. extensus</i> (Borge) Teil.	1
<i>S. spencerianus</i> (Nord.) Teil.	2
<i>Teilingia granulata</i> (J. Roy & Biss.) Bourr.	2
<i>Xanthidium armatum</i> (Bréb.) Rabenh. ex Ralfs	1
<i>X. smithii</i> W. Archer var. <i>octocorne</i> (Ehrenb.) Pal.-Mordv.	1
Mesotaeniaceae	
<i>Netrium digitus</i> (Ehrenb. ex Ralfs) Itzigsohn et Rothe	1-4
<i>Spirotaenia condensata</i> Bréb.	1
Peniaceae	
<i>Penium cylindrus</i> (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs	1
<i>P. polymorphum</i> Perty	1
<i>P. spinospermum</i> Joshua	1
Zygnemataceae	
<i>Mougeotia</i> sp.	1-6
<i>Spirogyra</i> sp.	1-3
<i>Zygnema</i> sp.	1-2

Водоросли, обитающие в болотах, мало требовательны к аэрации. Во флоре зигнемовых водорослей Шараповского болота выявлено 17 таксонов с известной категорией реофильности. Преобладают виды, предпочитающие стоячую воду (реофобные), с пониженным содержанием кислорода (13 таксонов видового и внутривидового ранга).

По категориям галобности выявлено две группы таксонов-индикаторов – индифференты и галофобы (24 вида). Преобладают индифферентные к хлоридам водоросли – 14 видов из родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Cosmoastrum*, *Desmidium*, *Micrasterias*, *Netrium*, *Pleurotaenium*, *Staurastrum* и *Xanthidium*. Галофобы представлены 10 видами-индикаторами из родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Hyalotheca*, *Spondylosium*, *Staurastrum* и *Staurodesmus*. Отсутствие во флоре индикаторных видов галофилов связано с низким содержанием хлоридов в воде.

В Шараповском болоте найдено 20 видов-индикаторов pH воды. Среди них преобладают ацидофилы (16 видов) из родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Bambusina*, *Cosmoastrum*, *Euastrum*, *Netrium* и *Staurastrum*, что обусловлено низкими значениями pH воды в водоеме. Индифференты представлены видами *Cosmarium connatum*, *C. lundellii*, *C. venustum* и *Staurastrum paradoxum*.

Результаты проведенного экологического анализа показали, что флора зигнемовых водорослей этого болота является типичной для болот, так как представлена организмами, предпочитающими воды, обедненные кислородом, с низкими значениями pH и отсутствием хлоридов.

Анализ динамики видового состава показал, что из 74 видов с разновидностями и формами, выявленных с апреля по ноябрь (за 12 лет исследований), наибольшее количество отмечено в июне (58), а наименьшее – в ноябре (18) и апреле – 19 видов из 12 родов. По численности в этот период доминировали нитчатки (*Mougeotia* sp. и *Spirogyra* sp.) и динофлагелляты. Разнообразие зигнемовых, а также водорослей других групп было низким.

В майских пробах обнаружено 43 вида зигнемовых водорослей из 20 родов. Первое место по числу видов занимает род *Cosmarium* (10), также богаты видами *Closterium* (7) и *Staurastrum* (5). Несмотря на высокое разнообразие, доминировали *Pachyphorium obsoletum* и нитчатки из отдела Chlorophyta (*Oedogonium*, *Ulothrix*, *Microspora*). В июне встречено 58 видовых и внутривидовых таксонов из 21 рода. Лидируют роды *Cosmarium* и *Closterium* (13 и 10 видов соответственно). В доминирующий комплекс входят 6 видов конъюгат (*Actinotaenium perminutum*, *Bambusina borrieri*, *Desmidium schwartzii*, *Pachyphorium obsoletum*, *Pleurotaenium trabecula* и *Staurastrum vestitum*). В июльских пробах найдено 49 таксонов из 21 рода, преобладали, как и в июне, роды *Cosmarium* (12 видов), *Closterium* (9) и *Staurastrum* (5). В числе доминант из конъюгат отмечены *Actinotaenium perminutum*, *Mougeotia* sp. и *Pachyphorium obsoletum*. В августе видовой состав насчитывал 49 видовых и внутривидовых таксонов из 21 рода. Род *Cosmarium* был представлен 13 видами, *Closterium* и *Staurastrum* – по 6 видов каждый. Массовыми водорослями в августе были *Desmidium schwartzii*, *Mougeotia* sp. и *Cosmarium portyanum*.

В сентябре обнаружено 50 видов из 18 родов. На первом месте по разнообразию – род *Cosmarium* (12 видов), на втором – *Closterium* (8), на третьем – *Staurastrum* (7). Доминирующий комплекс в этот период богат видами из различных групп водорослей. *Actinotaenium perminutum*, *Cosmarium connatum*,

C. lundellii, *Mougeotia* sp., *Pachyphorium obsoletum*, *Pleurotaenium trabecula* и *Staurastrum vestitum*. В октябре видовое разнообразие зигнемовых водорослей насчитывало 48 таксонов. По числу видов лидируют роды *Cosmarium* и *Closterium* (по 12 и 8 видов соответственно), а по численности – *Actinotaenium perminutum*, *Mougeotia* sp. и *Pachyphorium obsoletum*. В ноябре наблюдалось первое установление льда на озерах, к концу месяца он сошел и стабильно установился только в декабре. Подледную флору конъюгат составляли 47 видов из 18 родов. Наибольшего разнообразия достигали роды *Cosmarium* (10 видов) и *Closterium* (9). Доминировали, как и прежде, *Actinotaenium perminutum*, *Closterium navicula*, *Euastrum ansatum* и *Mougeotia* sp., роль других видов незначительна. В ноябрьских (как и в апрельских) пробах найдено большое количество диатомей и цист золотистых водорослей.

Таким образом, в течение изучаемого периода в Шараповском болоте незначительно изменились видовое обилие и постоянство лидирующих по числу видов родов *Cosmarium* и *Closterium*. Если рассматривать сезонную динамику видового состава, то в период от схода льда до начала резкого нагрева воды число видов увеличивается скачкообразно – с 19 до 43 видов, а с мая по сентябрь в пределах 10 таксонов, в основном за счет единично встречающихся видов. К моменту установления льда видовой состав водорослей уменьшается незначительно, но общая частота встречаемости снижается.

SUMMARY

CONJUGATOPHYCEAE FROM THE SHARAPOVSKOE BOG (MOSCOW REGION)

O.V. Anissimova, A.N. Dmitrieva

The species composition of zygnematalean algae (class Conjugatophyceae) from the Sharapovskoe bog of Zvenigorod Biological Station was studied. The checklist of zygnemataleans is represented involving 74 species relating to 23 genera of 5 families of the Zygnematales order. *Cosmarium* (14) and *Staurastrum* (14 species) were present with the maximal species richness. The ecological analysis of the Sharapovskoe bog algal flora has shown a preference of benthic habitats with depleted oxygen, low pH and absence of chlorides. Investigation on the dynamics of the species showed that there was a little change in specific diversity. The leading genera were stable.

СПЕЦИФИКА АЛЬГОФЛОРЫ РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ БАШКИРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

Г.Р. Бакиева

Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, г. Уфа
E-mail: bakieva-gr@mail.ru

Башкирский государственный природный заповедник (БГПЗ) организован в 1930 г. и расположен в южной лиственно-светлохвойной средне- и низкогорной провинции горнолесной зоны Южного Урала. В растительном покрове БГПЗ

Таксономическое разнообразие почвенных водорослей лесов БГПЗ

Отдел	Число таксонов / %				
	классов	порядков	семейств	родов	видовых и внутривидовых таксонов
Chlorophyta	2/30	6/32	11/35	13/36	35/37
Bacillariophyta	1/14	5/26	8/26	9/25	33/35
Cyanoprokaryota	1/14	3/16	7/23	9/25	22/23
Xanthophyta	1/14	3/16	3/10	3/8	3/3
Streptophyta	1/14	1/5	1/3	1/3	1/1
Eustigmatophyta	1/14	1/5	1/3	1/3	1/1
Всего	7/100	19/100	31/100	36/100	95/100

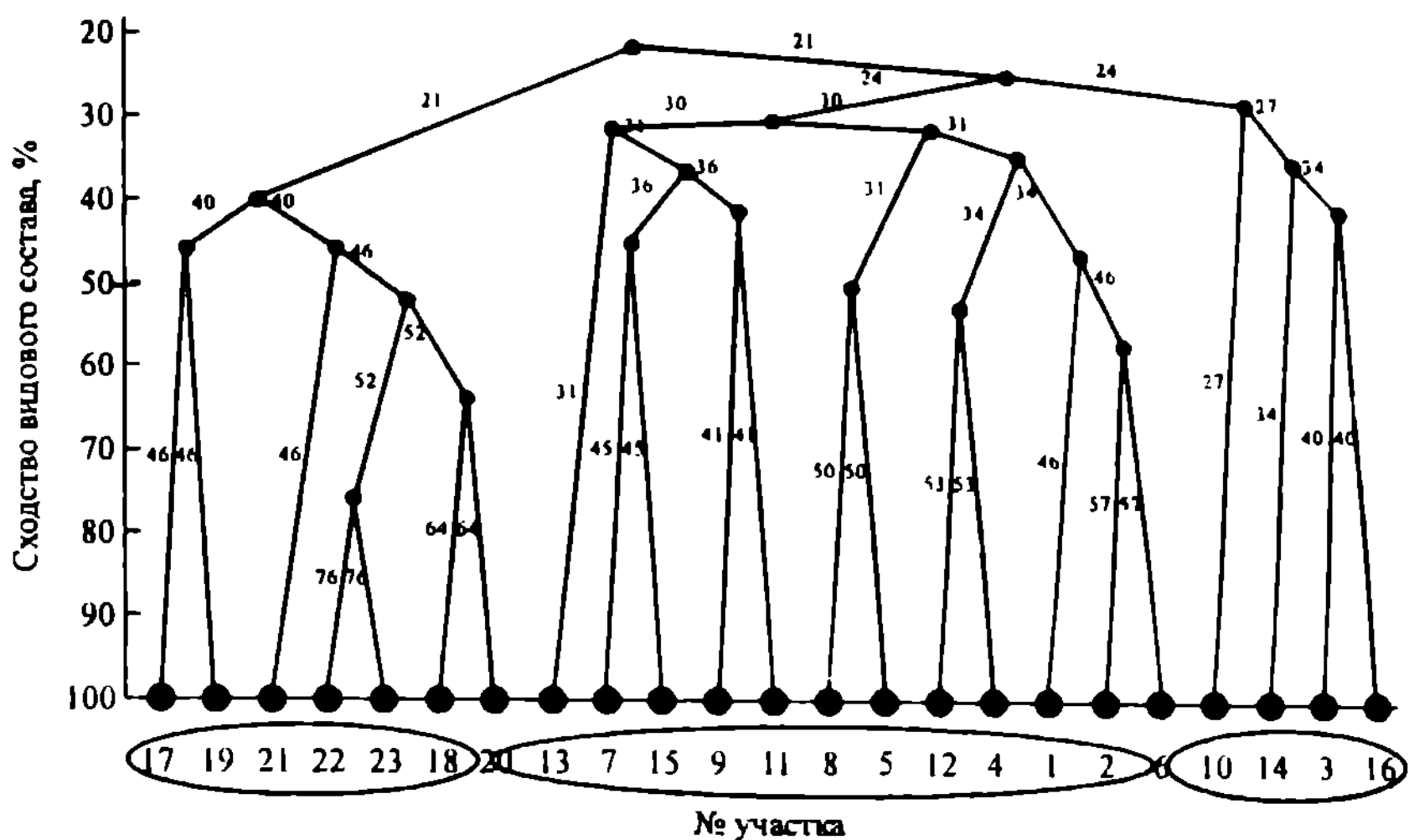
преобладают леса, уникальные по экологическому разнообразию сообществ и их насыщенности редкими и исчезающими видами (Мартыненко и др., 2003). Для эффективного проведения экологического мониторинга за состоянием этих лесных сообществ необходимо изучение флоры почвенных водорослей, которые являются неотъемлемым компонентом экосистем и хорошо отражают изменения условий среды.

Отбор проб и их культивирование выполнены по общепринятым в почвенной альгологии методам. Глубина отбора проб составила 0–15 см. Для выявления видового разнообразия использовали метод чашечных культур со стеклами обрастания, а также культуральные методы с применением жидких и агаризованных сред Болда и Бристоль. Обилие видов оценивали по 15-балльной шкале Р.Р. Кабирова и И.И. Шиловой (1990). Просмотр вели на 5 трансектах, в каждой трансекте оценивали степень развития видов: 1 балл – обнаружено 1–3 особи, 2 балла – 4–10 особей, 3 балла – более 10 особей. На одном стекле обрастания максимальное обилие равно 15 баллам, а минимальное – 1. Для обнаружения сходства видового состава альгогруппировок различных участков лесных экосистем использовали коэффициент Сьёренсена–Чекановского, рассчитанный с помощью программного модуля «GRAPHS» (Новаковский, 2004).

Почвенно-альгологические сборы были проведены на пробных площадках в разные периоды вегетационного сезона – с июня по октябрь в 2007–2008 гг. Исследовали различные участки лесных экосистем БГПЗ, расположенные на невысоких горных частях массива Южный Крака: на склонах невысоких хребтов и на более пологих отрогах, которые постепенно переходят в речные террасы.

Всего на исследованных участках лесных экосистем обнаружено 95 видов и внутривидовых таксонов водорослей из пяти отделов. Основную долю списка, как отмечали ранее и другие авторы для лесных фитоценозов (Алексахина, Штина, 1984), составили зеленые водоросли Chlorophyta (включая Streptophyta) – 36 видов и внутривидовых таксонов. На втором месте оказались диатомовые водоросли Bacillariophyta – 33 вида и внутривидовых таксона, а на третьем представители Cyanoprokaryota – 22 вида и внутривидовых таксона. Отделы Eustigmatophyta и Xanthophyta представлены одним-тремя таксонами рангом ниже рода (см. таблицу).

Анализ флористического сходства водорослевых сообществ (альгосинузий или альгогруппировок) с помощью коэффициента Сьёренсена–Чекановского и



Дендрограмма сходства видового состава по коэффициенту Сьеренсена-Чекалювского водорослей исследованных участков

построенная на его базе дендрограмма показали, что в целом для альгогруппировок большинства исследованных участков характерно относительно невысокое сходство видового состава. Величина коэффициента варьировала от 21 до 76%. По рассчитанным коэффициентам обособляются три группы кластеров, которые включают альгогруппировки со сходным видовым составом (см. рисунок).

Первый кластер содержит группировки почвенных водорослей участков лесных экосистем, расположенных на склонах невысоких отрогов, с преобладанием светлых лесов и небольшой примесью березы (№ 17–23). Здесь преобладают грубоскелетные каменистые почвы. Основу разнообразия альгогруппировок составили представители отдела Chlorophyta (23 вида и внутривидовых таксона). Ведущая роль принадлежит порядку Chlorellales. Наибольшее количество видов выявлено в семействах Chlamydomonadaceae и Chlorococcaceae.

Второй кластер объединяет группировки почвенных водорослей участков светлых лесов с примесью березы, расположенных в широкой долине р. Узян (№ 3, 10, 14, 16). Почвы более развитые, лучше увлажнены. По сравнению с альгогруппировкой первого кластера повышается доля представителей Bacillariophyta (23 вида и внутривидовых таксона), и они занимают доминирующее положение. Ведущим семейством является Naviculaceae.

Третий кластер включает альгогруппировки, развивающиеся на участках светлых лесов с примесью березы, также расположенных в долине р. Узян (№ 1, 2, 4–9, 11–13, 15, 17). Почвы характеризуются тяжелым механическим составом с преобладанием ила и пылеватых частиц, хорошо увлажнены. Наибольший вклад в видовое разнообразие альгофлоры этих участков вно-

сили представители Bacillariophyta (35 видов и внутривидовых таксонов), на втором месте оказались отделы Cyanoprokaryota и Chlorophyta. Ведущий порядок – Naviculales (21 вид и внутривидовых таксона).

Таким образом, изучение почвенных водорослей различных территорий БГПЗ, которые практически не затронуты хозяйственной деятельностью, позволило выявить их фоновое состояние, включая видовой состав и пространственное распределение. Эти данные являются основой для проведения экологического мониторинга.

SUMMARY

SPECIFIC CHARACTERS OF ALGAL FLORA IN DIFFERENT FOREST ECOSYSTEMS PLOTS OF THE BASHKIR STATE NATURAL RESERVE (SOUTH URAL)

G.R. Bakieva

Systematic composition of soil algae includes 95 species and infraspecific taxa of cyanobacteria and algae from 5 divisions: Chlorophyta (with Streptophyta) – 36 taxa, Bacillariophyta – 33, Cyanoprokaryota – 22, Xanthophyta – 3, Eustigmatophyta – 1. Algal communities of all investigated places have a low or middle level of similarity of species structure (from 21% up to 76%). There are 3 groups of cluster which have a similar species structure.

ДЕСМИДИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ВОДОЕМОВ КОМПЛЕКСНОГО ЗАКАЗНИКА «ХРЕБТОВЫЙ» (ПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

Р. Бришкайте¹, Е.Н. Патова²

¹Вильнюсский университет, г. Вильнюс, Литва

E-mail: rima.briskaitė@gf.vu.lt

²Институт биологий Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Десмидиевые являются важным компонентом перифитона и бентоса озерных экосистем. Чаще всего они встречаются на макрофитах, разрастающихся в прибрежной зоне, на водных мхах, особенно на представителях рода *Sphagnum* sp. Разнообразны и многочисленны десмидиевые водоросли в заболоченных северных водоемах, что связано со способностью этой группы обитать в холодных водах с низкой минерализацией и кислой реакцией среды (Лукницкая, 1998).

Заказник «Хребтовой» был образован в 1989 г. в целях сохранения эталона типичных и редких ландшафтов гор Полярного Урала. Он расположен на территории МОГО «Воркута» в 35 км к юго-востоку от пос. Советский, на юго-восточном склоне хребта Енганэлэ. Площадь резервата – 4 тыс. га. В заказнике сохраняются редкие растения и животные, а также различные типы горно-тундровых растительных сообществ: лиственничные редколесья, леса из березы извилистой, интразональные ивовые леса, крупнобугристые болота, горные лишайниковые тундры, каменистые тундры, кустарничково-мохово-лишайниковые тундры и голыцы. Охране также подлежат две реки – Нияю и Нанги-

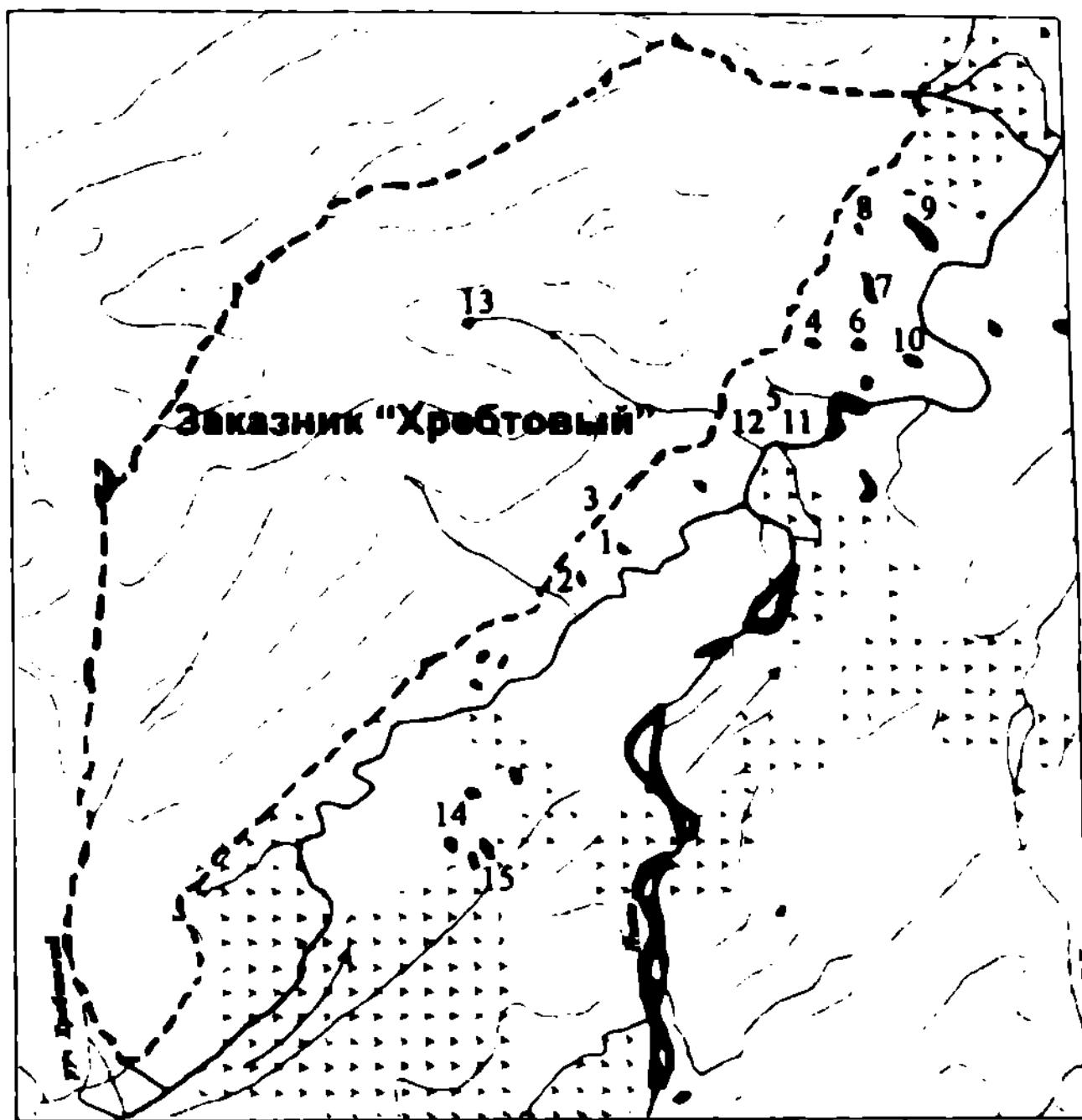


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных озер в заказнике «Хребтовый»

Тоольктальбе, четыре крупных горных ручья, около десяти мелких ручьев, более 30 термокарстовых озер и два каровых озера (рис. 1)

В заказнике «Хребтовый» альгологические сборы были проведены в июле 2008 г. в 14 термокарстовых и одном каровом озерах. Термокарстовые озера расположены в равнинной части заказника в понижениях рельефа и в пойме рек, площадь зеркала обычно не превышает 1 км², горное озеро расположено на высоте 485 м над ур. м. и имеет относительно большую глубину. Собрано 28 проб бентоса (эпилиты, эпифиты на *Carex* sp., *Equisetum limosum* L., *Fontinalis* sp., *Sphagnum* sp., зеленых мхах) и метафитона (табл. 1). Пробы были зафиксированы 4%-ным раствором формальдегида. При идентификации десмидиевых был использован ряд определителей (West W., West G.S., 1904, 1905, 1908, 1912, 1923; Krieger, 1933, 1935, 1937; Hirano, 1956, 1959a, б, Krieger, Gerloff, 1962, 1969; Růžička, 1977, 1981; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Dillard, 1990, 1991a, б, 1993; Lenzenweger, 1996a).

В изученных озерах активная реакция водной среды была от слабокислой до нейтральной (pH 5.7–7), в озере № 6 – кислой с pH 4.5

В обследованных водосемах обнаружено 88 видов и внутривидовых таксонов. Из них 73 определены до вида, 7 – до варьитета, 8 – до рода. Впервые для Полярного Урала было найдено 22 вида (Биоразнообразие..., 2007). Такое боль-

Характеристика исследованных озер заказника «Хребтовый»

№ озера	Географические координаты	T, °C	pH	Электропроводность, мкС/см	Местонахождение (субстрат)
1	N 67°19'15" E 65°03'28"	16.6	6.5	25	Бентос (<i>Equisetum limosum</i> , <i>Carex</i> sp.)
2	N 67°19'14" E 65°03'23"	16	6.2	60	Бентос (зеленые мхи, <i>Carex</i> sp.), метафитон
3	N 67°19'13" E 65°03'04"	17.3	6.8	25	Бентос (<i>Sparganium</i> sp.)
4	N 67°19'43" E 65°04'48"	20.3	7	73	Бентос (<i>Carex</i> sp., <i>Fontinalis</i> sp.)
5	8	20	6.6	12	Бентос (<i>Carex</i> sp.)
6	N 67°20'00" E 65°05'27"	6.3	4.5	23	Бентос (<i>Sphagnum</i> sp., зеленые мхи)
7	N 67°20'13.0" E 65°05'49"	16.5	5.8	5	Бентос (зеленые мхи), метафитон
8	N 67°20'29" E 65°05'57"	16.8	5.8	10	Бентос (<i>Carex</i> sp., камни)
9	N 67°20'25" E 65°06'33"	17.7	6.5	11	Бентос (<i>Carex</i> sp.)
10	N 67°19'44" E 65°05'36"	19.5	6.4	14	Бентос (<i>Carex</i> sp., зеленые мхи)
11	N 67°19'36" E 65°04'40"	19.1	5.7	8	Бентос (<i>Carex</i> sp., зеленые мхи)
12	N 67°19'36" E 65°04'36"	18.4	6.4	2	Бентос (<i>Carex</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp.)
13	N 67°20'12" E 65°01'12"	8.8	7	4	Бентос (<i>Sphagnum</i> sp.)
14	N 67°19'20" E 65°03'38"	13.4	6.4	15	Бентос (<i>Sphagnum</i> sp.)
15	N 67°19'22" E 65°03'58"	12.4	6.6	4	Бентос (зеленые мхи)

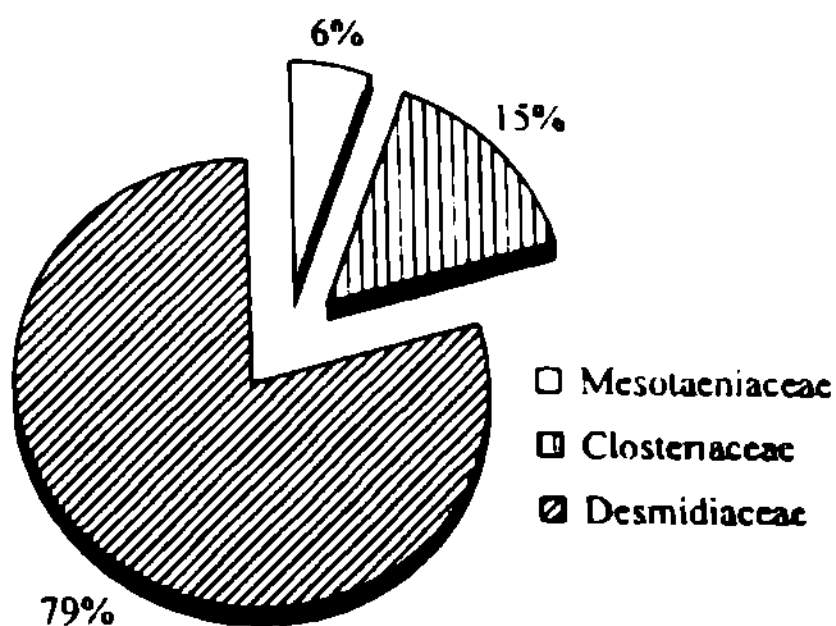
шое число впервые обнаруженных видов объясняется малой изученностью альгофлоры этого региона Урала. Виды *Cosmarium contractum* Kirchner, *C. isthmium* W. et G. S. West, *Micrasterias sol* Ehrenberg ex Kützing – редкие для данного региона (Лукницкая, 1999).

Все найденные виды относятся к двум порядкам – Zygnematales и Desmidiaceae. По числу видов преобладают представители семейства Desmidiaceae – 79% от выявленного разнообразия (63 таксона). Многие исследователи считают (Гецен, 1985; Лукницкая, 1998; Комулайнен, 2004), что преобладание этого семейства указывает на голарктические черты альгофлоры. Представители семейств Closteriaceae и Mesotaeniaceae формируют 15% (12 видов) и 6% (5) соответственно (рис. 2).

Флора десмидиевых заказника «Хребтовый» по числу видов сходна с флорами прилегающих тундровых и горных территорий (Гецен, 1985; Биоразнооб-

Рис. 2. Соотношение семейств десмидиевых водорослей в исследованных озерах

разие..., 2007). Здесь преобладают виды родов *Cosmarium* – 19 (22% от всех видов), *Closterium* – 13 (15%), *Euastrum* и *Staurastrum* – по 12. Ведущие роды формируют 14% от всех найденных десмидиевых. Другие роды – *Netrium*, *Bambusina*, *Micrasterias*, *Pleurotaenium*, *Spondylosium*, *Xanthidium* – составляли от 3 до 5%. Такие роды, как *Cylindrocystis*, *Spirotaenia*, *Actinotaenium*, *Arthrodesmus*, *Desmidium*, *Hyalotheca* и *Teilingia*, формировали только по 1% от всех найденных видов (табл. 2).



Во флоре десмидиевых заказника 18% от всех найденных видов относятся к космополитным. Только *Spondylosium planum* (Wolle) W. et G.S. West – представитель группы аркто-альпийских видов.

По частоте встречаемости в исследованных озерах заказника десмидиевые водоросли были разделены на три группы: очень редко (I) – найдены в одном озере; часто (II) – в 2–7 озерах; очень часто (III) – в 11 озерах (рис. 3).

Отмечено 52 вида I группы (59 % от всех найденных), среди них есть очень редкие виды. Впервые для региона найдены *Actinotaenium rufescens* (Cleve) Teiling, *Arthrodesmus octocornis* (Ehrenberg ex Ralfs) W. et G. S. West, *Closterium turgidum* Ehrenberg, *Cosmarium circulare* Reinsch, *C. galeritum* Nordstedt, *C. pseudopyramidatum* Lundellii, *Euastrum subalpinum* Messikommer, *Micrasterias furcata* Ralfs, *M. papillefera* var. *glabra* Nordstedt, *Pleurotaenium trabecula* var.

Таблица 2

Соотношение родов десмидиевых водорослей в водоемах заказника

Таксон	Число видов	%	Таксон	Число видов	%
Chlorophyta			<i>Cosmarium</i>	19	22
Zygnematales			<i>Desmidium</i>	1	1
Mesotaeniaceae			<i>Euastrum</i>	12	14
<i>Cylindrocystis</i>	1	1	<i>Hyalotheca</i>	1	1
<i>Netrium</i>	3	4	<i>Micrasterias</i>	4	5
<i>Spirotaenia</i>	1	1	<i>Pleurotaenium</i>	5	5
Desmidiales			<i>Spondylosium</i>	2	3
Closteriaceae			<i>Staurastrum</i>	12	14
<i>Closterium</i>	13	15	<i>Staurodesmus</i>	5	6
Desmidiaceae			<i>Teilingia</i>	1	1
<i>Actinotaenium</i>	2	1	<i>Xanthidium</i>	3	3
<i>Arthrodesmus</i>	1	1			
<i>Bambusina</i>	2	3	Всего	88	100



Рис. 3. Распределение десмидиевых водорослей по частоте встречаемости в озерах

crassum Wittrock, *P. trabecula* var. *maximum* (Reinsch) Roll, *Spondylosium ellipticum* W. et G.S. West, *Staurostrum anatinum* Cooke et Wille, *S. longispinum* var. *bidendatum* (Wittrock) Cushman, *S.*

mandeldtii Delponte, *S. proboscideum* (Brébisson) Archer, *Staurodesmus subpygmaeus* (West) Croasdale, *Teilingia quadrispinata* (Scott et Grönblad) Bourelly. Впервые для Полярного Урала обнаружены *Cosmarium constrictum* Delponte, *C. isthmum* W. et G.S. West, *Microsterias sol* Ehrenberg ex Kützing.

Ко второй группе отнесено 30 видов (38% от всех найденных): *Bambusina borrieri* (Ralfs) Cleve, *Euastrum binale* (Greville) Ralfs, *E. bidendatum* Nägeli, *E. elegans* (Brébisson) Kützing, *E. pulchellum* Brébisson, *Netrium digitus* (Nägeli) Itzigsohn et Rothe и др. В исследованных озерах отмечена высокая частота встречаемости редкого на Полярном Урале вида *Cosmarium constrictum* Kirchner.

Из третьей группы обнаружен только *Cosmarium botrytis* Meneghini, который найден во всех озерах.

При рассмотрении субстратной приуроченности десмидиевых установлено, что максимальное число водорослей встречается на стеблях *Equisetum limosum* L. и корнях *Carex* sp. – по 49 видов, на зеленых мхах – 41, на *Sparganium* sp. и *Sphagnum* spp – соответственно 30 и 24 вида. Меньше всего обнаружено эпилитов – 6 видов. Во всех исследованных местообитаниях больше всего было найдено представителей семейства Desmidiaceae. Наиболее часты представители родов *Cosmarium*, *Euastrum*, *Staurodesmus*. Из семейств Closteriaceae и Mesotaneaceae чаще всего встречались виды родов *Closterium* и *Netrium*. Наиболее разнообразны водоросли в метафитоне *Equisetum limosum* и *Carex* sp. – 9 и 8 родов соответственно.

Таким образом, проведенные исследования показали высокое разнообразие десмидиевых водорослей, видовой состав которых является типичным для северных регионов. Исследования имели рекогносцировочный характер, поэтому необходимо продолжить изучение десмидиевых водорослей на Полярном Урале, и в частности в водоемах заказника «Хребтовый».

Благодарим доцента Вильнюсского университета Ю. Костявичене за обсуждение и помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 07-04-00443-а).

SUMMARY

DESMIDS IN WATER BODIES OF THE KHBRETOVYI NATURE RESERVE (POLAR URAL)

R. Brūskaitė, E. Patova

Desmids of the Khrbtovyi nature reserve (Polar Ural) were investigated in July 2008. 88 desmids species and varieties were identified in 14 thermokarst lakes and one mountain lake. 73 taxa were identified to species, 7 to variety. Eight taxa were identified to genus. Representatives of found desmids belong to

the Zygnematales and Desmidiaceae orders and the Mesotaeniaceae, Closteriaceae, and Desmidiaceae families. The highest species diversity was found in Desmidiaceae with 88 species of 18 genera. *Cosmarium* had the maximal species richness. Rare species were found in one place and they represented 59% of total species number. 22 species being new to polar region and the Khrebtovyi reserve were collected.

К ИЗУЧЕНИЮ ФИТОПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА СРЕДНЕЙ ЛЕНЫ

В.А. Габышев, А.П. Иванова, О.И. Габышева

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск
E-mail: v.a.gabyшев@ibpc.ysn.ru

К изучению водорослей планктона р. Лены, а также ее крупных и средних притоков приступали неоднократно (Габышев, 1999, 2008а, б; Ремигайло, Габышев, 2001). Однако малые притоки р. Лены ранее не исследовались. Нами впервые предпринято изучение планктонных водорослей и химико-физических параметров их среды обитания в правых притоках Средней Лены – реках Тамма, Суола и Мыла. Это небольшие реки, длина которых не превышает 250 км, а площадь водосбора – не более 5500 км² (Ресурсы..., 1967). Начало ледостава наступает в первых числах октября, начало весеннего ледохода – в начале мая, продолжительность периода с ледовыми явлениями – около 220 дней. Для отдельных участков описываемых рек отмечается полное промерзание русла в зимний период и пересыхание – в летнюю межень. Территория района исследований расположена в зоне сплошного распространения вечномёрзлых грунтов, климат резко континентальный.

Цель настоящей работы – изучение особенностей таксономической структуры и количественного развития планктонных водорослей малых рек бассейна Средней Лены.

Материал собран на реках Тамма, Суола, Мыла в мае и июле 2008 г. Работы проведены маршрутным способом по 14 пунктам, в том числе: на 120-километровом участке р. Суолы – в 9 пунктах, на 34-километровом участке р. Таммы – в 2 пунктах, на 23-километровом участке р. Мылы – в 3 пунктах. Всего собрано и обработано 55 планктонных альгологических проб и 27 проб воды для гидрохимического анализа. При сборе, обработке и анализе материала использованы общепринятые в альгологии и гидрохимии методики (Вассер и др., 1989; Методические рекомендации..., 1981; Руководство..., 1977). В работе опирались на нормативы ПДК рыбохозяйственного назначения (Перечень ПДК и ОБУВ..., 1995).

В планктоне исследованных рек выявлено 197 видов водорослей (206 таксонов рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из 7 отделов, 11 классов, 23 порядков, 58 семейств и 99 родов (табл. 1).

Наиболее богат по числу видов отдел зеленых водорослей (44.9% от общего числа видов), за которым следуют диатомовые (28.4%) и синезеленые (12.1%). Разнообразно представлены желтозеленые (5.6%) и эвгленовые (4.1%). Беден видовой состав золотистых и динофитовых – суммарная доля 5.0%. Основу свод-

Систематический состав фитопланктона рек Тамма, Суола и Мыла

Отдел	Число							%
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей	новых видов для флоры Якутии	
Cyanophyta	2	3	10	14	24	25	5	12.1
Euglenophyta	1	1	1	4	8	9	—	4.1
Dinophyta	1	2	2	3	5	5	2	2.5
Chrysophyta	1	2	4	4	5	5	3	2.5
Bacillariophyta	2	4	13	22	56	59	7	28.4
Xanthophyta	2	2	5	8	11	11	—	5.6
Chlorophyta	2	9	23	44	88	92	14	44.9
Всего	11	23	58	99	197	206	31	100

ного списка на 85.4% составляют зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли, что характерно для водоемов Центральной Якутии (Васильева, 1989).

На уровне классов выделяются Chlorophyceae (36.5% видового состава), Pennatophyceae (24.3%), Nitzschogoniophyceae и Conjugatophyceae (по 8.1%), на уровне порядков — Chlorococcales (28.9%) и Raphales (20.8%). Самые высокие позиции в спектре семейств принадлежат Naviculaceae (11.6% видового состава), Scenedesmaceae (8.6%), Nostocaceae и Selenastraceae (по 5.1%), Desmidiaceae (4.6%). К ведущим родам относятся *Navicula* и *Scenedesmus* (по 6.6% видового состава), *Cosmarium* (3.0%), *Nitzschia*, *Tetraedron* и *Monoraphidium* (по 2.5%). Одно- и двувидовых семейств — 29, т. е. половина, а одно- и двувидовые роды составляют 78.9% списка родов — на их долю приходится 51.8% видового состава. Преобладание маловидовых семейств и родов отличает северные флоры (Гецен, 1985). Пропорции флоры 1:1.7:3.4:3.6. Родовая насыщенность 2.0. Вариабельность вида 1.0. Новым для флоры Якутии является 31 таксон водорослей.

В фитопланктоне исследованных рек преобладают истинно планктонные виды (51.5% видового состава) с участием донных форм (18.0%), что характерно для проточных водоемов с небольшими глубинами. Воды рек Тамма, Суола и Мыла среднеминерализованные, что обуславливает доминирование олигогалобов (49.5%), а реакция среды слабощелочная (табл. 2), поэтому значительна доля индифферентов (18.9%) и алкалифилов (12.6%). В географическом аспекте облик флоры водорослей планктона определяет бореальный комплекс видов, что характерно для ненарушенных водоемов севера Евразии. В связи с особенностями природных условий данных водоемов наибольший интерес представляют аркто-альпийские организмы. К ним относятся распространенные в планктоне диатомеи *Fragilaria virescens* Ralfs и *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib.

Исследованные реки принадлежат к водоемам олиго-β-мезосапробного типа и по системе Сладечека классифицируются как слабозагрязненные. Колебания индекса сапробности в большинстве пунктов наблюдений происходят в пределах 1.68—1.99, причем отмечено закономерное сезонное изменение уровня сапробности: индекс сапробности в весенний период выше (в среднем за сезон

Сезонная динамика (в числителе – весна, в знаменателе – лето) химических компонентов в водах рек Тамма, Суола и Мыла

Химические компоненты	Река			ПДК _{рек}
	Тамма	Суола	Мыла	
pH	7.60/7.74	7.63/8.12	7.77/7.86	6.50–8.50
Минерализация, мг/л	169.00/323.56	246.12/478.65	299.20/435.18	1000.00
N-NH ₄ ⁺ , мг/л	1.53/1.32	1.09/1.45	1.15/1.18	0.39
N-NO ₃ ⁻ , мг/л	0.02/0.02	0.01/0.04	0.01/0.01	0.02
P-PO ₄ ³⁻ , мг/л	0.05/0.05	0.15/0.33	0.32/0.22	0.20
P-PO ₄ ³⁻ общ., мг/л	0.38/0.14	0.43/0.70	0.64/0.52	0.20
Fe _{общ} , мг/л	0.71/1.01	0.67/0.35	0.86/0.59	0.10
ЛООВ (по БПК ₅), мг/л	3.45/3.18	4.19/4.70	2.74/2.66	Менее 2.0
ТООВ (по ХПК), мг/л	107.50/100.00	104.70/113.00	105.50/99.00	15.00

1.87), чем летом (1.78). Подобная тенденция зафиксирована нами и при изучении фитопланктона Средней Лены (Габышев, 1999). Это объясняется тем, что в весенний период, во время паводка, в реки со стоком с прибрежных территорий попадают аккумулярованные в зимний период загрязняющие вещества, что вызывает увеличение числа высокосапробных видов фитопланктона. Летом, во время межени, в реках происходят естественные процессы (в том числе и с участием водорослей планктона) очищения воды, и развитие получают виды водорослей с меньшим сапробным индексом.

Сезонная периодичность развития фитопланктона в исследованных водоемах характеризуется повышением количественных и качественных показателей от весны к летнему периоду максимальных температур водной среды и лимитируется относительно коротким периодом открытой воды. Численность клеток и биомасса водорослей в среднем за июль составляют соответственно 1122.2 тыс. кл/л и 0.0736 мг/л, в мае – 11.9 тыс. кл/л и 0.0219 мг/л. Уровень количественного развития фитопланктона соответствует имеющимся данным по водоемам Центральной Якутии (Васильева, 1989; Габышев, 1999).

Весной на исследованных реках наблюдения были проведены 28–29 мая. В этот период реки имеют высокий уровень и скорость течения воды, а температура воды колеблется по разным пунктам от 14.0 до 17.0 °C. Численность фитопланктона весной невысокая (от 0.96 до 39.44 тыс. кл/л), биомасса также невелика (от 0.0030 до 0.0408 мг/л), что обусловлено неблагоприятными условиями для его развития. В весеннем фитопланктоне преобладают диатомовые водоросли, доля которых в общей биомассе варьирует по разным участкам от 16.6 до 91.5%. Зеленые водоросли стоят на втором месте в сложении биомассы фитопланктона – от 0.8 до 66.2%. Доля биомассы синезеленых водорослей колеблется по различным пробам в пределах от «не обнаружено» до 12.2%. Доминирование в биомассе весеннего планктона диатомовых водорослей с уча-

тием зеленых и синезеленых характерно для рек северных регионов, и в частности Якутии (Гецен, 1985; Васильева, 1989). В мае активно вегетируют также представители эвгленовых водорослей – их доля в биомассе достигает 16.6%. Динофитовые составляют до 9.9% биомассы весеннего планктона (с одиночным пиком в р. Суола выше с. Хоробут – 29.2%). Золотистые и желтозеленые водоросли имеют в этот период очень низкие показатели развития – их доля в общей биомассе планктонных водорослей не превышает соответственно 1.7% и 1.1%.

Весной в исследованных реках эвгленовые водоросли играли заметную роль в формировании биомассы фитопланктона (после диатомовых, зеленых и синезеленых), что не характерно для проточных водоемов Центральной Якутии (Васильева, 1989). Представители эвгленовых интенсивно развиваются в водоемах замедленного стока с умеренной минерализацией и повышенным содержанием органических веществ и биогенных элементов (Вассер и др., 1989). Отмеченный нами факт незначительного количественного развития в данных реках золотистых водорослей также не характерен для северных рек, поскольку эти водоросли преимущественно обитатели холодных чистых вод. В водах рек Тамма, Суола и Мыла нами отмечены высокие концентрации биогенных и органических веществ – ПДК по некоторым из них многократно превышены (см. табл. 2). В районе, где они протекают, развито сельское хозяйство, и причины повышенного содержания аммонийной и нитритной форм азота, а также фосфорных соединений носят антропогенный характер и вызваны стоком с прилегающих территорий. Превышение ПДК по железу, легко- и трудноокисляемым органическим веществам – природного характера. Таким образом, фитопланктон данных водоемов находится под влиянием преимущественно природных факторов со слабо выраженным антропогенным воздействием.

Индекс биоразнообразия фитопланктона (Hb) варьирует по различным пунктам наблюдений: в р. Суола – от 1.93 до 3.64, в р. Мыла – от 2.10 до 3.20, в р. Тамма – от 1.60 до 2.20, и в среднем составляет 2.83, что для речного планктона считается высоким показателем.

В составе доминирующих по биомассе видов водорослей в весенний период отмечены широко распространенные в планктоне представители диатомовых и зеленых: *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Dictyococcus mucosus* Korsch., *Cosmarium didymoprotupsum* W. et G. S. West, *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr.

В летнюю межень наблюдения были проведены 16–17 июля. В это время уровень воды и скорость течения в реках минимальные за безледный период; вода хорошо прогревается – температура колеблется по разным пунктам от 23.5 °C до 27.0 °C. В июле фитопланктон рек Тамма, Суола и Мыла находится на пике своего развития. Его численность в этот период достигает максимума (от 14.88 до 1122.22 тыс. кл/л), биомасса также высока (от 0.0029 до 0.1616 мг/л). Летом планктон характеризуется преобладанием зеленых водорослей, доля которых в общей биомассе варьирует на разных участках от 5.6 до 90.3%. На втором месте находятся водоросли из отдела синезеленых – до 64.1%. Высокую роль в планктоне сохраняют диатомовые – до 21.4% биомассы, а в предустьевом участке р. Суолы наблюдались два пика – до 69.9% и до 93.3% на разных пунктах. Относительные величины биомассы эвгленовых водорослей не превышали 16% от суммарной биомассы, а в р. Мыла летом они составляют от 28.1 до 36.8% биомассы. Желтозеленые и динофитовые водоросли в летний период имеют

низкие показатели развития – их доля в общей биомассе не превышает 6.7% и 2.9% соответственно. Золотистые летом в исследованных водоемах встречаются крайне редко, и их роль в формировании биомассы фитопланктона незначительна – до 0.2%.

Доминирование в планктоне зеленых, диатомовых и синезеленых водорослей в летний период характерно для небольших, хорошо прогреваемых, медленно текущих рек. Однако следует отметить повышенную роль в биомассе планктона данных рек представителей из отдела эвгленовых и слабое развитие золотистых. Концентрации большинства выявленных нами биогенных и органических веществ в летнюю межень в данных реках также сохраняются на высоком уровне (см. табл. 2).

В летний период индекс биоразнообразия фитопланктона (Нб) варьирует по различным пунктам наблюдений: в р. Суола – от 2.63 до 3.88, в р. Мыла – от 2.70 до 2.90, в р. Тамма – от 2.00 до 2.40, и в среднем составляет 3.08 – это высокий показатель для речного планктона.

Выделены четыре доминирующих вида летнего планктона: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr., *Pandorina morum* (Mill.) Bory, *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. Это широко распространенные планктонные виды, причем представители зеленых и синезеленых водорослей. Диатомей среди доминантов нет. Синезеленая водоросль *Aphanizomenon flos-aquae* способна вызывать явление «цветения» воды, однако оно ни в одном из пунктов наблюдений не зафиксировано.

Фитопланктон исследованных рек богат в видовом отношении (197 видов из 7 отделов), и по составу и количественным показателям развития сохраняет черты ненарушенных северных водоемов. Об оригинальности полученного материала свидетельствует наличие в планктоне 31 нового для региональной флоры вида водорослей. Уровень количественного развития фитопланктона соответствует имеющимся данным для водоемов Центральной Якутии и лимитируется относительно коротким безледным периодом и слабым прогревом воды. Сезонная периодичность развития фитопланктона характеризуется повышением количественных и качественных показателей от весны к лету и, по предварительным данным, согласно классификации Богорова, является моноциклической.

Основу биомассы фитопланктона исследованных рек формируют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. Весной доминируют диатомовые, летом на первое место выходят зеленые с участием синезеленых, что характерно для небольших, хорошо прогреваемых, медленно текущих рек. Отмеченное нами повышенное содержание органики и биогенных элементов в воде – причина активной вегетации водорослей из отдела эвгленовых и слабого развития золотистых. Среди структурообразующих видов фитопланктона широко распространены планктонные виды из отделов зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей.

Фитопланктон данных водоемов находится под влиянием преимущественно природных факторов со слабо выраженным антропогенным воздействием. Индекс биоразнообразия фитопланктона высокий, следовательно, планктонные альгоценозы не испытывают сильного пресса внешних ингибирующих факторов природного или антропогенного характера. Сезонное варьирование индекса сапробности свидетельствует, с одной стороны, о поступлении органичес-

ких веществ со стоком, с другой – о наличии самоочистительной способности экосистемы исследованных рек, в том числе и за счет функциональной роли водорослей планктона.

SUMMARY

ON THE PHYTOPLANKTON STUDY IN SMALL RIVERS OF THE MIDDLE LENA RIVER BASIN

V.A. Gabyshev, A.P. Ivanova, O.I. Gabysheva

Taxonomic and ecologo-floristic analyses of phytoplankton have been made for small tributaries of the middle part of the Lena River for the first time. Quantitative indices of a seasonal change in algal cell numbers and biomass have been determined. A set of dominants in summer and spring phytoplankton of the river examined was marked out. The basis of phytoplankton biomass is formed by diatoms, green and blue-green algae. High content of organics and biogenic elements caused an increase in level of euglenoids vegetation and poor development of chrysophyta algae. It was found that phytoplankton of these water bodies is mainly under the influence of natural environment factors with a poor expressed anthropogenic effect.

ВОДОРОСЛИ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

И.Н. Егорова, Е.А. Судакова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск
E-mail: egorova@sifibr.irk.ru

Работа является первой попыткой обобщения имеющихся сведений по наземной альгофлоре Байкальской Сибири. В ботанико-географической литературе территория Иркутской области, Республики Бурятия и Забайкальского края (бывшая Читинская область) рассматривается как Байкальская Сибирь (Пешкова, 1985). Это горная страна с резко пересеченным рельефом. Регион располагается на стыке активного взаимодействия северо-западных и юго-восточных воздушных масс, что приводит к формированию континентального климата с варьированием от умеренного до ультраконтинентального. Особенности рельефа и климата обуславливают сложную мозаику растительности с господством лесного типа. Территория богата минеральными и термальными водами.

Специальные планомерные альгологические исследования в наземных экосистемах Байкальской Сибири были начаты Е.А. Судаковой в 70-е годы прошлого века. На протяжении более чем 30 лет она изучала водоросли на территории Иркутской области и Республики Бурятия в лесных, тундровых, луговых, степных, болотных почвах и почвах антропогенно нарушенных ландшафтов. В работе В.М. Андреевой и Н.В. Сдобниковой (1975) приводятся сведения о составе почвенных водорослей лесных, степных и луговых растительных сообществ Приольхонья (Иркутская обл., Прибайкалье). Водоросли почв и подстилки на обращенном к оз. Байкал макросклоне хр. Хамар-Дабан и у его

подножия в лесных, луговых, остепненных луговых и гольцовых сообществах (Байкальский заповедник, Республика Бурятия) исследовали Г.Н. Перминова, И.С. Гутишвили, Е.В. Китаев (1989). Изучением альгофлоры почв, формирующихся в зоне разгрузки термальных вод Иркутской обл. и Бурятии, занимается Е.Н. Максимова (Максимова, 2004; Лопатовская, Максимова, 2006). Водоросли каменистых субстратов на территории Иркутской области и Бурятии изучались Т.А. Сафоновой (2001, 2008; Сафонова и др., 2000). И.Н. Егоровой с 2001 г. ведутся исследования водорослей в наземных экосистемах Байкальской Сибири, наибольшее внимание уделяется водорослям растительных субстратов (древесных и мохообразных).

В результате анализа имеющихся сведений на данном этапе составлен список водорослей, включающий 705 видовых и внутривидовых таксонов (638 видовых) из шести отделов. Учитывая достаточно длительный период исследований, список водорослей составлен в соответствии с системой, опубликованной в работе И.И. Васильевой-Кралиной (1999), за исключением Eustigmatophyta, которые рассматриваются в качестве самостоятельного отдела согласно работе Н. Ettl, G. Gärtner (1995).

Анализ полученных данных проведен на внутривидовом уровне. Разнообразием представителей отличаются отделы Cyanophyta/Суаноргокагуота – 267 и Chlorophyta – 251 видовых и внутривидовых таксонов, что составляет 37.7% и 35.6% соответственно от общего состава альгофлоры. Довольно значительно число видов и разновидностей водорослей из отдела Bacillariophyta – 111, или 15.8% от всех водорослей. Наибольшее число этих организмов отмечалось в почвах, формирующихся вблизи водоемов: луговых, болотных и термальных источников, а также на орошаемых землях. Отдел Xanthophyta занимает четвертую позицию – 68 видов, разновидностей и форм, или 9.7%. Отделы Eustigmatophyta и Euglenophyta представлены каждый 4 видами – их доленое участие в альгофлоре составляет по 0.6%.

Анализ таксономической структуры альгофлоры показывает, что выявлены представители 28 порядков. Из них более высоким видовым разнообразием обладают следующие: Oscillatoriales – 134 вида и разновидности, Chlorococcales – 117, Raphales – 99, Nostocales – 78, Mischococcales – 47, Ulotrichales – 44, Chroococcales – 43, Chlamydomonadales – 43 вида, Chlorosarcinales – 26 разновидностей и форм водорослей. Перечисленные порядки объединяют 631 вид и разновидность, что составляет 89.0% от общего состава альгофлоры.

Из 184 найденных родов водорослей к ведущим принадлежат 49, что составляет 26.6 % от всего числа: *Oscillatoria* – 43, *Chlamydomonas* – 40, *Phormidium* – 37, *Nostoc* – 20, *Pinnularia* – 19, *Anabaena*, *Navicula* – по 17, *Gloeocapsa* – 16, *Lyngbya* – 14, *Schizothrix*, *Plectonema*, *Characiopsis* – по 12, *Calothrix*, *Nitzschia*, *Tetracystis* – по 10, *Cylindrospermum*, *Scytoecia*, *Tolypothrix*, *Stigonema*, *Cymbella*, *Tribonema*, *Chlorococcum*, *Chlorella* – по 8, *Microcystis*, *Eunotia*, *Scenedesmus*, *Klebsormidium*, *Stichococcus*, *Trentepohlia* – по 7, *Stauronema*, *Pleurochloris*, *Monodus*, *Xanthonema*, *Cosmarium* – по 6, *Synechocystis*, *Microcoleus*, *Achnanthes*, *Epithemia*, *Hantzschia*, *Ankistrodesmus* – по 5, *Pseudoanabaena*, *Gomphonema*, *Bumilleriopsis*, *Bracteacoccus*, *Tetraedron*, *Scotiellopsis*, *Chlorosarcinopsis*, *Leptozira*, *Closterium* – по четыре видовых и внутривидовых таксона. Ведущие роды объединяют 493 вида и разновидности, или 70.0% общего состава альгофлоры.

По приуроченности водорослей к определенным условиям обитания в наземных условиях нами рассматриваются водоросли почв и водоросли каменистых и растительных субстратов.

В почве, на ее поверхности и в подстилке выявлено 565 видов водорослей, разновидностей и форм из 6 отделов. Наиболее разнообразны Cyanophyta – 214 видовых и внутривидовых таксонов или 37.9% от общего состава почвенной альгофлоры. На втором месте Chlorophyta – 177 видов и разновидностей или 31.3%. Практически все Bacillariophyta обнаружены в почвах – 107 видов и разновидностей или 18.9%. Также в почвах найдено большинство представителей Xanthophyta – 62 (11.0%). Единичны Euglenophyta – 4 (0.7%) и Eustigmatophyta – 1 вид (0.2%).

Из 25 выявленных в почвенной альгофлоре порядков к ведущим принадлежат 8 (средний уровень видового разнообразия – 23). Основные порядки остаются те же, что и в целом в альгофлоре, однако ранжируются несколько иначе: Oscillatoriales – 124 вида, разновидности и формы, Raphales – 96, Chlorococcales – 79, Nostocales – 56, Mischococcales – 44, Chlamydomonadales – 42, Chroococcales – 25, Ulotrichales – 24. Они объединяют 490 представителей, или 86.7% от состава почвенной альгофлоры.

В почве выявлены водоросли из 150 родов. В числе лидирующих по разнообразию (средний уровень видового разнообразия – 3.8) отмечены следующие: *Oscillatoria* – 43, *Chlamydomonas* – 40, *Phormidium* – 33, *Pinnularia* – 18, *Anabaena*, *Navicula* – по 17, *Lyngbya*, *Nostoc* – по 14, *Schizothrix* – 12, *Characiopsis* – 11, *Plectonema* – 10, *Nitzschia* – 9, *Cymbella* – 8, *Gloeocapsa*, *Cylindrospermum*, *Eunotia*, *Tribonema*, *Chlorococcum*, *Chlorella* – по 7, *Monodus*, *Scenedesmus*, *Stichococcus* – по 6, *Synechocystis*, *Microcystis*, *Microcoleus*, *Scytonema*, *Calothrix*, *Achnanthes*, *Stauroneis*, *Epithemia*, *Hantzschia*, *Pleurochloris*, *Tetracystis*, *Klebsormidium*, *Cosmarium* – по 5, *Pseudanabaena*, *Tolypothrix*, *Gomphonema*, *Bumilleriopsis*, *Xanthonema*, *Tetraëdron*, *Ankistrodesmus*, *Closterium* – по 4 видовых и внутривидовых таксона. Как видно из приведенного списка, первые три места занимают те же роды, что и в общем составе альгофлоры. При этом все представители первых двух порядков найдены в почве, а из водорослей рода *Phormidium* – четыре обнаружены на других наземных субстратах. В целом ведущие роды объединяют 403 вида и разновидности, или 71.3% от состава почвенной альгофлоры.

Сопоставление полученных результатов по систематическим группам в различных почвах Байкальской Сибири (табл. 1) и имеющих сведения для разных почв бывшего СССР (табл. 2, цит. по: Алексахина, Штина, 1984) показывает, что региональные особенности распределения водорослей в целом соответствуют таковым и на межрегиональном уровне.

Альгофлора различных наземных субстратов (каменистых, растительных) в рассматриваемом регионе представлена 293 таксонами видового и внутривидового ранга. Найдены водоросли из пяти отделов. Доминируют Cyanophyta – 129 видовых и внутривидовых таксонов, 44.0% от общего состава альгофлоры наземных субстратов, и Chlorophyta – 128 видов и разновидностей (43.7%). Вторую позицию занимают Xanthophyta – 17 (5.8%). Влаголюбивые Bacillariophyta немногочисленны – 15 видов и разновидностей (5.1%), а Eustigmatophyta единичны – 4 вида (1.4%).

Найдены представители из 17 порядков. В числе ведущих, с уровнем видового разнообразия выше 17.2, отмечены только пять. При этом ранговое распо-

Таблица 1

Распределение водорослей по систематическим группам в почвах различных наземных экосистем Байкальской Сибири

Наземная экосистема	Число водорослей	Число видов, разновидностей и форм водорослей в отделах					
		Cyanophyta	Chlorophyta	Bacillariophyta	Xanthophyta	Eugleniophyta	Euglenophyta
Высокогорья	75	27	36	5	6	—	1
Леса	256	97	108	13	36	1	1
Луга	272	103	100	27	40	1	1
Болота	82	14	28	25	12	1	2
Степи	131	66	43	12	9	1	—
Термальные источники	239	113	62	49	14	1	—
Всего		214	178	107	62	1	4

Таблица 2

Распределение водорослей по систематическим группам в разных почвах России и прилегающих территорий (за исключением видов, встреченных один раз)

Почва и фитоценоз	Общее число видов	Синезеленые	Зеленые	Желтозеленые	Дiatомовые	Другие отделы
Все почвы	866	297	295	125	140	9
Тундровые	136	43	60	25	8	—
Болотные	485	131	186	82	83	3
Лесные	383	96	157	94	36	—
Пустынные	410	208	111	23	67	1

ложение порядков для альгофлоры наземных субстратов по числу представителей отличается от такового почвенной альгофлоры: Chlorococcales – 62 видовых и внутривидовых таксонов, Nostocales – 42, Oscillatoriales – 38, Ulotrichales – 33, Chroococcales – 32. В рассматриваемой альгофлоре из числа ведущих выпали порядки, объединяющие, как правило, требовательные к влажности и освещенности водоросли – Raphales, Mischoococcales и Chlamydomonadales. Для сравнения: в альгофлоре каменистых и древесных субстратов они представлены 11, 11 и 8 видами соответственно. Ведущие порядки объединяют 207 видовых и внутривидовых таксонов, что составляет 70.6%.

Из 112 родов водорослей, выявленных в альгофлоре каменистых и растительных субстратов, 30 представлены более чем двумя видами (средний уровень видового разнообразия – 2.6). Роды, уровень видового и внутривидового разнообразия которых выше среднего, ранжируются следующим образом. *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Nostoc* – по 15 видовых и внутривидовых таксонов, *Plectonema*, *Calothrix*, *Chlamydomonas* – по 8, *Stigonema*, *Tetracystis*, *Chlorella*, *Trentepohlia* – по 7, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Chlorococcum*, *Stichococcus* – по 6, *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Klebsormidium* – по 5, *Anabaena*, *Leptozira* – по 4, *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Schizothrix*, *Hantzschia*, *Xanthonema*, *Neosporangiococcum*, *Dictyochloropsis*, *Myrmecia*, *Bracteacoccus*, *Coccomyxa*, *Scotiellopsis* – по 3. Позиции и состав ведущих родов в альгофлоре наземных

субстратов отличаются от такового почвенной альгофлоры. Преобладают роды, представители которых способны выносить резкие перепады увлажненности, температуры, освещенности, поступления минеральных веществ. В составе ведущих родов насчитывается 177 представителей альгофлоры, или 60.4% от состава водорослей, обнаруженных на наземных субстратах.

Сравнение видового состава альгофлоры почв и различных наземных субстратов выявило, что 51.2% видов водорослей, найденных на камнях и высших растениях, были обнаружены и в почвах.

SUMMARY

ALGAE IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS OF BAIKAL SIBERIA

I.N. Egorova, E.A. Sudakova

The algal flora in terrestrial ecosystems of Baikal Siberia includes 705 species, subspecies and forms. The main characteristics of the algal flora in diverse habitats are discussed.

СТЕПЕНЬ ИЗУЧЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА ВОДОРΟΣЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМОВ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

Т.В. Еремкина¹, М.И. Ярушина²

¹Уральский научно-исследовательский институт метрологии, г. Екатеринбург
E-mail: tve@unim.ru

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: nvl@ipac.uran.ru

В водоемах, подвергающихся антропогенному воздействию, изучение биологического разнообразия водорослей является одной из важнейших составляющих исследований механизмов трансформации водных экосистем в процессе антропогенного эвтрофирования.

Исследование конкретной флоры водорослей, как правило, начинается с оценки видового состава. При этом в качестве критерия системности для альгофлористических исследований предлагается использование распределения числа видов по числу родов – зависимости Виллиса (Барина и др., 2006). В настоящей работе обобщены результаты анализа качества и степени изученности видового состава водорослей 16 водоемов Среднего и Южного Урала, проведенного по оригинальным, архивным и литературным (Ярушина и др., 2004) данным. Основой послужили материалы исследований 12 крупнейших озер Увильдинской зоны (Андреева, Мусатов, 1979), трех водохранилищ, расположенных в Свердловской (Исетское, Рефтинское) и Челябинской (Аргазинское) областях, а также озера макрофитного типа, в котором проводились мелиоративные работы.

Озера Иткуль и Синара – самые крупные водоемы Синарской группы, расположены в северной части Увильдинской зоны, в области предгорий восточ-

ного склона Южного Урала на границе Свердловской и Челябинской областей. Озера горного типа с крутыми скальными берегами, глубокие (> 15.0 м), дно скальное. В конце XIX в. зарегулированы протоками в единую систему. Вода в озерах чистая, пресная, прозрачная. По химическому составу относится к гидрокарбонатному классу, катионный состав смешанный кальциево-магниевый. Испытывают незначительный уровень антропогенной нагрузки по сравнению с большинством других водоемов исследуемой группы.

Оз. Силач и Иртяш являются продолжением цепочки озер, составляющих Увильдинскую зону, и относятся к Каслинско-Кыштымской группе. По морфометрическим характеристикам – самые крупные водоемы этой группы, имеющие рыбохозяйственное, культурно-бытовое и хозяйственно-питьевое значение. Уровень техногенной нагрузки чрезвычайно высокий. Озера зарегулированы более 100 лет назад в единую систему, центром которой является оз. Иртяш. Вода пресная, с низкой прозрачностью, достигающей в периоды «цветения» 0.2 м по диску Секки, с повышенным содержанием биогенов, хлоридов и сульфатов по сравнению с 50-ми годами XX в.

Оз. Тургойк, Б. Миассово, М. Миассово, Ильменское, Б. Кисегач, М. Кисегач, Б. Таткуль, Кундровинское относятся к Ильменской группе, замыкающей Увильдинскую озерную зону. Озера тянутся вдоль Ильменского хребта, откуда и получили свое название, и являются характерным элементом местного ландшафта. Все озера пресные. Проточность и сточность очень слабые. Морфометрические, гидрохимические характеристики и трофический статус водоемов разнообразны. Озера Тургойк и Б. Кисегач – типичные горные, крупнейшие в Челябинской области, широко используются в рекреационных целях. До сих пор одни из самых чистых озер Среднего и Южного Урала. Остальные водоемы более мелкие как по размерам, так и по глубине, преимущественно мезотрофные, некоторые с чертами эвтрофии. Кроме озер Тургойк и Кундровинское, все озера этой группы расположены на территории Ильменского заповедника.

Аргазинское водохранилище образовано в 1815 г., работает в каскаде с расположенным ниже Шершневским водохранилищем – единственным источником питьевого и хозяйственно-бытового водоснабжения г. Челябинска. Длительное время водохранилище выполняет роль барьерного водоема, проходя через который загрязненные воды, поступающие в верховье, очищаются от тяжелых металлов, взвешенных веществ, биогенных элементов и других загрязняющих компонентов. Вода пресная, среднеминерализованная (менее 500 мг/дм^3), умеренно жесткая, по водородному показателю нормальная. За многолетний период отмечено постепенное увеличение минерализации (рис. 1). Изменилось соотношение основных ионов. Природный состав воды гидрокарбонатного класса кальциевой группы (Балабанова, 1966) сменился к настоящему времени на устойчиво сульфатного класса кальциевой и магниевой группы III типа, формирующийся в результате засоления природных вод промышленными сточными водами.

Оз. Багаряк расположено в Сысертском районе Свердловской области среди гористой местности и относится к бассейну р. Багаряк (левобережный приток р. Синары, Обь-Иртышский бассейн). Зарастаемость озера значительная и в настоящее время достигает 85–90%. Водоем периодически заморный. В отдельные годы наблюдаются как зимние заморы тотального и локального характера, так и летние, в период интенсивного «цветения» воды. В 2006 г. на озере

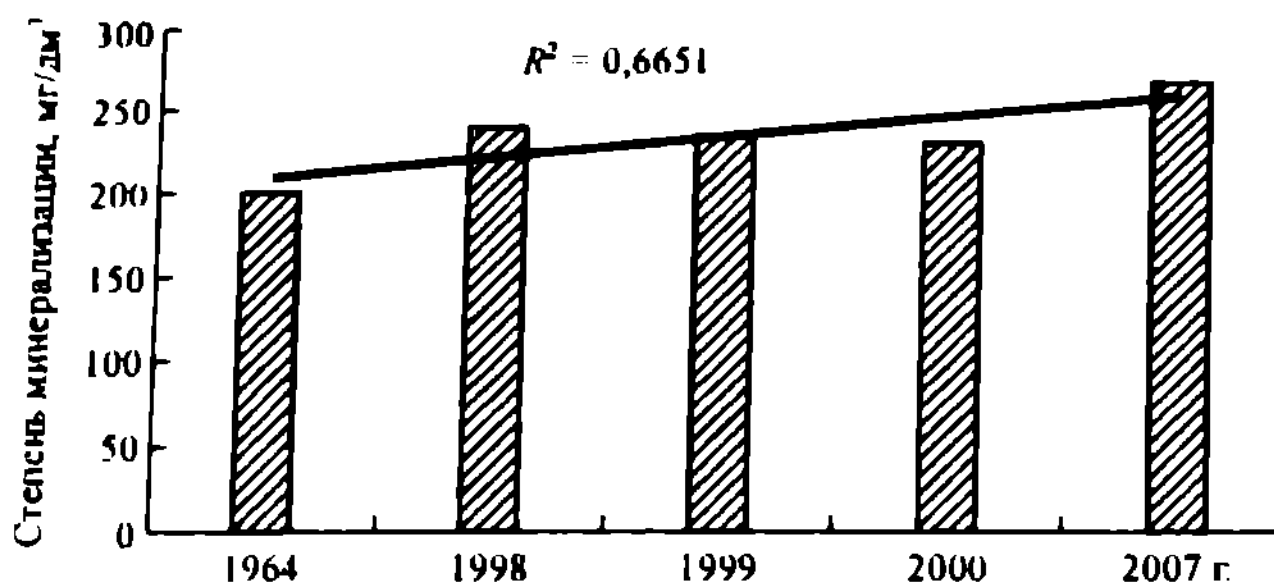


Рис. 1 Многолетняя динамика минерализации воды Аргазинского водохранилища

проводились мелиоративные работы в целях повышения его рыбопродуктивности. В настоящее время водоем интенсивно используется для любительского рыболовства.

Исетское водохранилище построено в 1725 г. По происхождению это тектоническое озеро. Один из источников хозяйственно-питьевого водоснабжения г. Екатеринбурга. На берегу расположена ГРЭС, откуда в водоем поступают теплые воды. В результате сброса подогретых вод большая часть акватории не замерзает зимой, сохраняя температуру от +4 °С до +6 °С, продолжительность подледного периода значительно сокращена по сравнению с природными климатическими условиями. Вода в водохранилище пресная, ксеногалобная (<100 мг/дм³), очень мягкая, по водородному показателю нормальная. За многолетний период выявлено постепенное увеличение жесткости воды и ее минерализации, имеющих разный характер (рис. 2). Изменение химизма водоема по сравнению с его естественным состоянием обусловлено влиянием искусственных притоков и характером развития внутриводоемных процессов в условиях повышенных температур.

Рефтинское водохранилище создано в 1969 г. на р. Рефт, левобережном притоке р. Пышмы (Свердловская область) как источник технического водо-

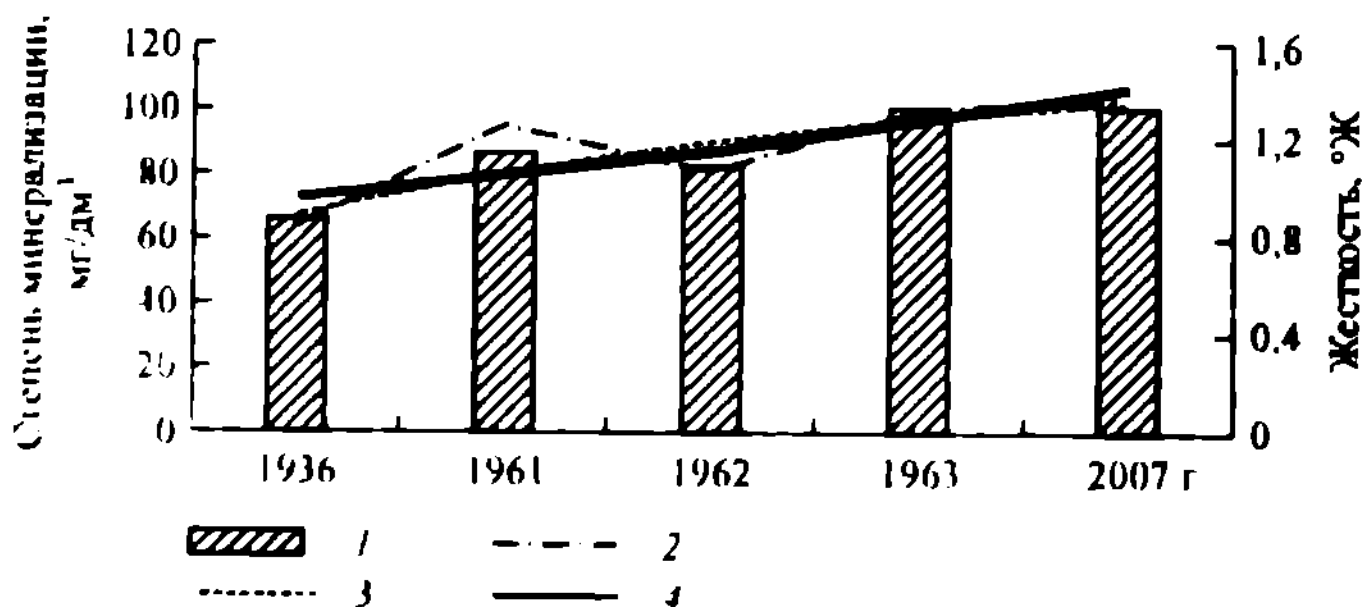


Рис. 2 Многолетняя динамика минерализации и жесткости воды в Исетском водохранилище.
1 - минерализация и ее линейный рост ($R^2 = 0,824$), 2, 4 - жесткость и ее экспоненциальный рост ($R^2 = 0,6367$)

Таксономическая структура альгофлор исследуемых водоемов

Отдел	Количество таксонов (видов и разновидностей)															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Cyanophyta	47	69	84	22	21	47	14	40	34	29	41	17	26	24	22	25
Euglenophyta	12	33	34	8	14	2	15	17	7	2	7	1	6	24	11	20
Dinophyta	8	9	8	9	2	1	2	12	9	7	7	1	9	7	11	5
Cryptophyta	3	6	10				3	1	1				4	3		4
Chrysophyta	15	26	28	7	2		6	13	5	5	9	3	3	9	3	5
Bacillariophyta	90	126	111	144	61	25	54	103	47	43	122	38	39	39	22	41
Xanthophyta	5	13	8	2	2	3		5			6	1	2	2	3	1
Chlorophyta	96	165	236	73	85	22	39	72	33	32	92	28	55	60	76	127
Raphidophyta													1			
Rhodophyta							1									
Charophyta				1							1	1				
Всего	276	447	519	266	187	100	134	263	136	118	285	90	145	168	148	228

Примечание: 1 – оз. Иткуль, 2 – оз. Синара, 3 – оз. Силач, 4 – оз. Тургой, 5 – Аргазинское водохранилище, 6 – оз. Кундровинское, 7 – оз. Иртыш, 8 – оз. Б. Миассово, 9 – оз. М. Миассово, 10 – оз. Ильменское, 11 – оз. Б. Кисегач (Ильменская группа), 12 – оз. М. Кисегач (Ильменская группа), 13 – оз. Б. Таткуль, 14 – оз. Багарак, 15 – Исетское водохранилище, 16 – Рефтинское водохранилище

снабжения и водоем-охладитель для Рефтинской ГРЭС. В настоящее время, как и большинство водохранилищ, оно имеет комплексное значение и используется для рыбохозяйственных, промышленных, коммунально-бытовых, рекреационных целей и как источник питьевого водоснабжения. Вода пресная, среднеминерализованная, мягкая, по водородному показателю нормальная. Анионный состав смешанный. Из катионов преобладают кальций и магний. По соотношению ионов вода гидрокарбонатного класса преимущественно кальциево-магниевого группы. Современный гидрохимический режим водохранилища по сравнению с 80-ми годами XX в. не претерпел существенных изменений.

Видовой состав фитопланктона исследуемых водоемов изучался разными авторами с различной периодичностью как по сезонам, так и в многолетнем аспекте. На основе унифицированных с учетом современных представлений о систематике и таксономии списков видов (см. таблицу) была составлена единая база данных и построены зависимости Виллиса для альгофлор водоемов. Анализ показал, что зависимость Виллиса в общем виде в той или иной мере соблюдается для всех составленных списков. Однако распределение числа видов по числу родов по водоемам имеет различные формы гиперболической зависимости. Так, в альгофлорах озер Синара, Силач, Б. Кисегач, Б. Миассово и Иткуль (рис. 3) наблюдается плавная зависимость Виллиса (тип 1), что позволяет считать выявленные флоры системой и рассматривать их с позиций системного анализа. По своей форме полученные кривые сопоставимы с таковыми достаточно хорошо изученных альгофлор водоемов других регионов России (Баранова и др., 2006). Данные по видовому составу водорослей для этих озер обобщены за период около 100 лет, включая результаты палеогеографических исследований донных отложений.

Другую группу водоемов по степени изученности альгофлор составляют озера Тургой, Ильменское, М. Кисегач, Кундровинское, М. Миассово

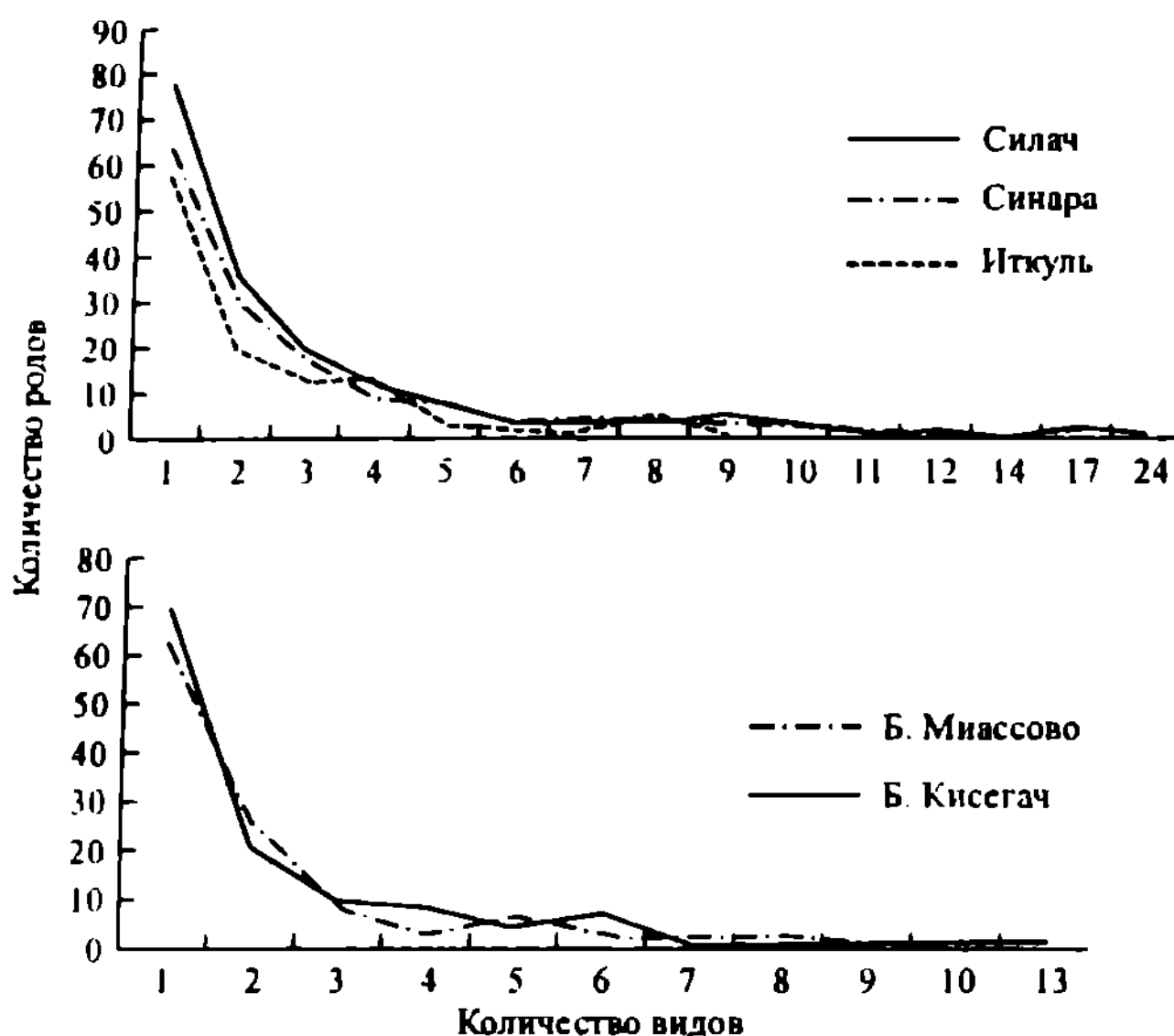


Рис. 3. Зависимость Виллиса типа I

и Аргазинское водохранилище (рис. 4). Зависимость Виллиса для них представляет собой прогнутые кривые, напоминающие гиперболу, но не имеющие плавного падения (тип 2).

Основная причина неравномерности кривых – спорадичность сборов преимущественно в течение летнего сезона.

Следует отметить, что в этих водоемах отдельные отделы водорослей недостаточно изучены. Так, в Аргазинском водохранилище требуют дополнительного изучения диатомовые, золотистые, криптофитовые, динофитовые и желтозеленые. Их разнообразие в близлежащих водоемах, сходных с водохранилищем по происхождению и трофическому статусу (озера Тургояк и Б. Кисегач), гораздо выше. В то же время разнообразие зеленых водорослей в оз. Тургояк существенно ниже, чем в оз. Б. Кисегач, хотя по гидрохимическим и гидробиологическим характеристикам, включая разнообразие диатомовых, эвгленовых, золотистых водорослей, эти водоемы достаточно похожи. Озера Малое и Большое Миассово, являясь фактически единым целым и отличаясь лишь по морфометрическим характеристикам, значительно различаются по разнообразию видового состава диатомовых, зеленых, эвгленовых, желтозеленых водорослей и альгофлоры в целом.

Остальные водоемы – Рефтинское водохранилище, озера Иртяш, Большой Таткуль, Багарях и Исетское водохранилище – объединены в последнюю группу, кривые распределения которых (тип 3) существенно отличаются от гиперболы (рис. 5). Характер кривых свидетельствует о недостаточности альгологической выборки для системного анализа видового богатства. И дей-

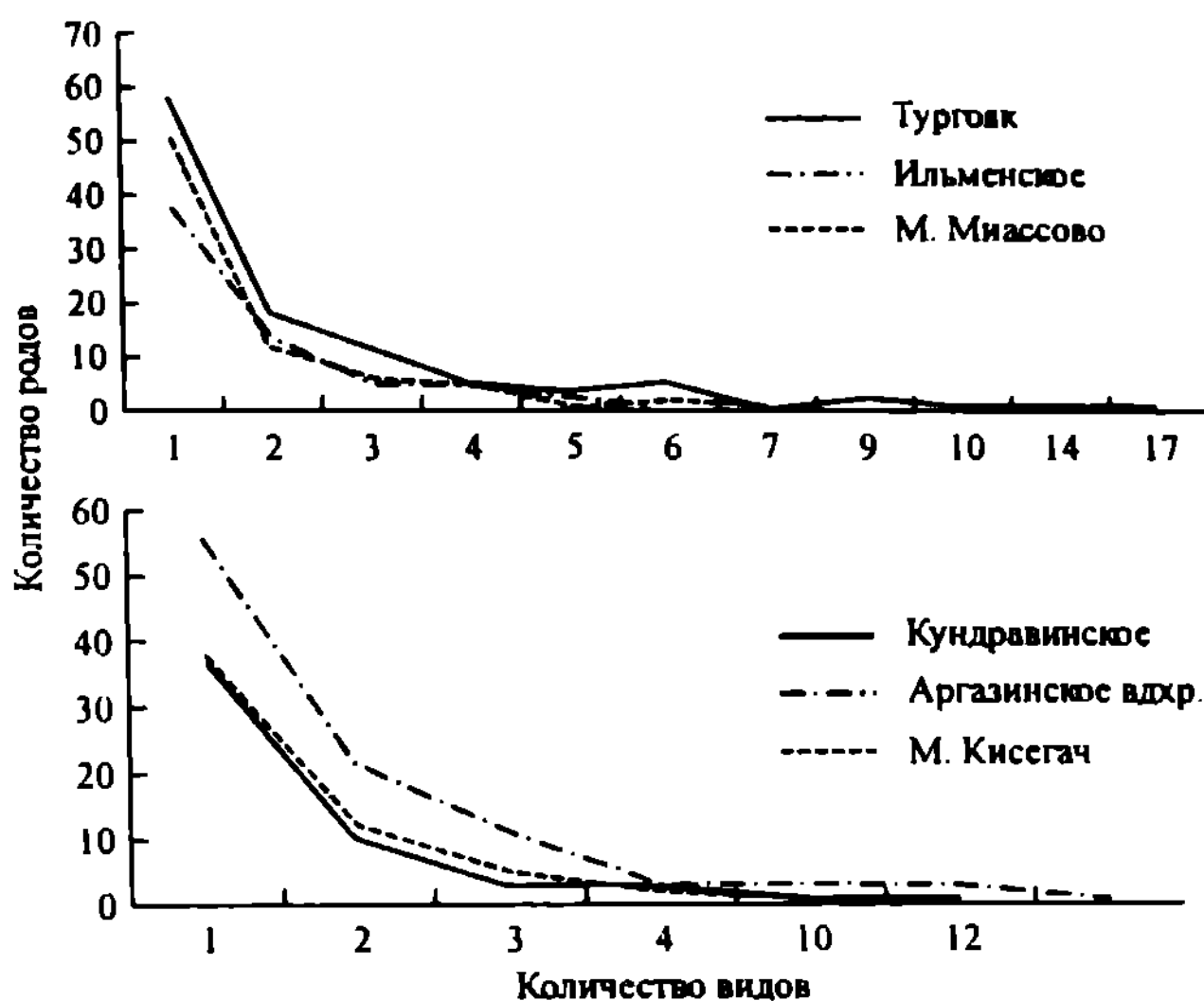


Рис. 4. Зависимость Виллиса типа 2

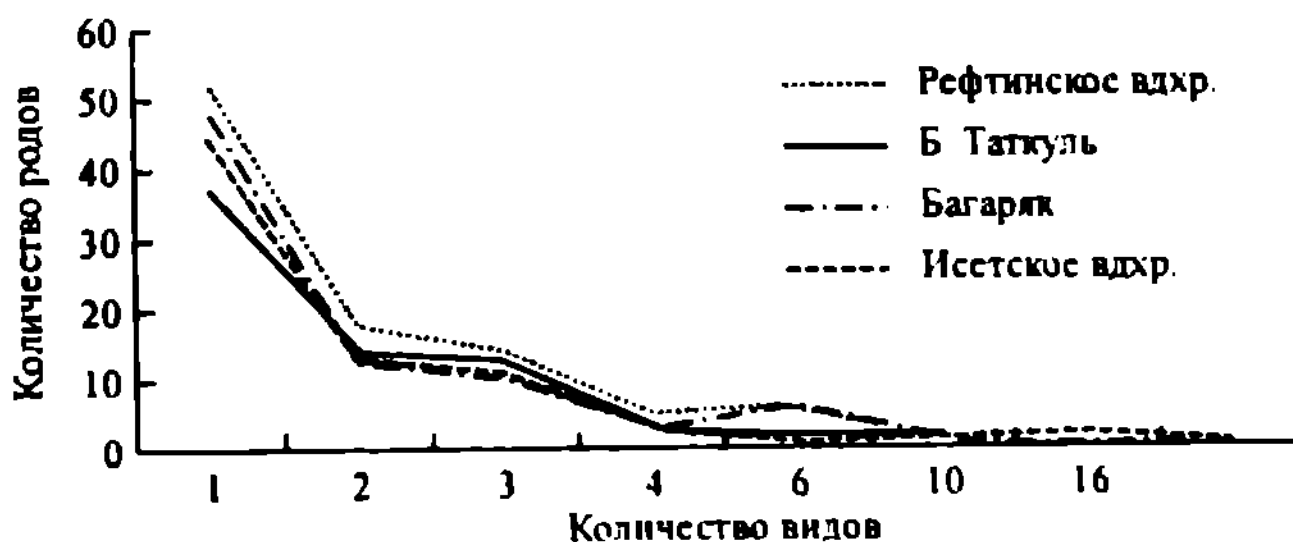


Рис. 5. Зависимость Виллиса типа 3

ствительно, для составления списка видов водорослей в озерах Иртяш и Большой Таткуль использовались литературные и архивные данные, которые носят отрывочный характер. По Исетскому водохранилищу анализировались списки, полученные за два вегетационных периода (1993 и 2007 гг.). Для оз. Багаряк использовались данные зимних, летних и осенних сборов за 2005 и 2006 гг., для Рефтинского водохранилища систематизировали списки водорослей по результатам гидробиологических исследований 1976–1977, 1985, 2005–2006 гг.

Следовательно, зависимость Виллиса имеет плавный характер для водоемов с общим количеством видов, разновидностей и форм в диапазоне от 263 до 543, для второй группы водоемов эти величины составляют 90–266 таксо-

нов, в то время как в третьей группе их количество достигает 134–228, т. е., характер кривой не определяется общим количеством выявленных таксонов.

Таким образом, анализ видового состава альгофлоры с использованием зависимости Виллиса позволяет объективно оценить качество, однородность и полноту его изученности в исследуемых водоемах. Кроме того, используя эти данные, можно определить наименее изученные объекты и оценить возможность применения списков видового состава не только для флористического анализа, но и для прикладных целей, например при экологическом мониторинге и рыбохозяйственных исследованиях.

SUMMARY

THE KNOWLEDGE ON ALGAE COMPOSITION IN SOME WATER BODIES OF MIDDLE AND SOUTH URALS

T.V. Eremkina, M.I. Yarushina

The species diversity of phytoplankton in water bodies of Middle and South Urals was investigated (13 lakes and 3 reservoirs). A unique database for all researched water objects was made. The Willis dependances were built. It was observed that using Willis dependances to analyze algal flora biodiversity allows to objectively judge about quality and volume of conducted research in listed water bodies.

ИЗУЧЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЯКУТИИ

Е.В. Пшенникова

Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Амосова,
медицинский институт, г. Якутск
E-mail: el_viss@mail.ru

Первое упоминание о почвенных водорослях Якутии принадлежит Т.А. Работнову (1934), описавшему наземную водоросль *Nostoc commune* в напочвенном покрове солонцеватых почв Якутии. Далее сведения о почвенных водорослях появились лишь в работе Е.В. Дорогостайской (1959), в которой она приводит результаты обработки материалов из окрестностей пос. Тикси. Ею обнаружено 58 видов почвенных водорослей из трех отделов: Cyanophyta, Chlorophyta, Xanthophyta. Особое внимание было уделено пятнистым тундрам. Автор отмечает, что альгофлору данного местообитания в целом нельзя назвать оригинальной, так как наибольшего распространения и обилия здесь достигают обычные почвенные водоросли стран умеренного климата (*Botrydiopsis arhiza* Borzi, *Chlorococcum humicola* (Näg) Rabenh., *Chlorella vulgaris* Beyer и др.), а нитчатые формы синезеленых и зеленых водорослей почти полностью отсутствуют (встречен только *Phormidium boryanum* (Bory ex goim.) Anagn. et Kom.). Сравнивается также альгофлора окрестностей пос. Тикси с альгогруппировками Чукотки и о-ва Б. Ляховский (Новосибирские острова).

Почвенные водоросли степей Северо-Восточной Якутии в 70-е годы XX в. изучала Ж.Ф. Пивоварова (Пивоварова, 1976, 1986, 1988; Пивоварова и др., 1975;

Пивоварова, Берман, 1977; Берман и др., 1978). В указанных работах описана флора микроводорослей почв горных островных степей и степных участков в долинах рек Лены, Яны, Индигирки. Всего в степях Якутии обнаружено 242 вида водорослей, объединенных в 79 родов. Более половины флоры (54%) составляют синезеленые. Обследованы ризосферные группировки водорослей ряда видов растений.

С 1980-х годов стали планомерно изучать почвенные водоросли аласов Якутии (Дубовик, 1988; Пшенникова, 1992, 1994, 1995, 2003, 2005; Водоросли, 2005). Аласы представляют интересный объект для исследований, так как они являются термокарстовыми, геохимически замкнутыми котловинными формами рельефа со специфичными условиями почвообразования и формирования растительности. По мере высыхания озера, в связи с различными условиями увлажнения и засоления выделяются несколько концентрических поясов, занятых болотной, луговой и степной растительностью. Почвенно-растительные пояса аласов образуют катену, в которой последовательно сменяются почвы, растительность и соответствующие им альгосинузии. Изменения характера альгосинузий в экологическом ряду определяются взаимообусловленным влиянием растительности и почвы.

Во многих работах описаны экологические ряды группировок водорослей в ряду почв и растительности (Штина, Большев, 1960; Бут, 1959 цит. по: Агаханянц, 1962; Антипина, 1978; Леонова, 1978, 1982; Маркова, 1979; Гаель и др., 1980; Шушуева, 1985; Пивоварова, 1986; Костиков, 1989; Komaogom, 1985). Неоднократно подчеркивалась роль водорослей в первичном заселении почвообразующих субстратов и восстановлении нарушенных площадей (Голлербах, Штина, 1969; Metting, 1981; Starks et al., 1981; и др.). Эти сведения использованы нами для экологического анализа почвенных водорослей аласов.

На примере двух террас – Бестяхской и Тюнгулюнской – можно видеть одинаковую тенденцию смены альгосинузий в экологическом ряду (лес – озеро):

1. Увеличение видового разнообразия водорослей сверху вниз – к озеру, особенно резко выраженное на аласах Бестяхской террасы.

2. Смена доминирующих видов и групп водорослей по профилю от леса к озеру, а также по численности клеток и их биомассе. Следствием таких различий является сравнительно низкий коэффициент флористического сходства между альгосинузиями разных поясов аласа. Наименьшую степень сходства имеют альгосинузии леса.

3. Изменение экологической структуры альгосинузий в сторону увеличения роли гидрофильных видов

Почвенная альгофлора в целом для аласов Лено-Амгинского междуречья представлена 178 видами из 84 родов, 44 семейств, 20 порядков и 7 отделов. По общему числу видов, соотношению числа видов разных отделов, доминированию синезеленых водорослей и большому разнообразию зеленых данная альгофлора почти не отличается от альгофлор других зон и фитоценозов (Штина, Голлербах, 1976).

Таким образом, почвенная альгофлора аласов достаточно богата, что объясняется, с одной стороны, выносливостью многих видов водорослей и их способностью переживать условия засухи, засоления и промерзания почвы, с другой – разнообразием изученных почв и населяющих их фитоценозов. Новыми

для почв Якутии являются 68 видов, а *Rhizothallus islandicus* Dangeard (Bouttelly, 1966) – представитель Chlorophyta – обнаружен впервые в почвах Якутии и России. На уровне отдела доминируют Cyanophyta, Chlorophyta, Xanthophyta и Bacillariophyta.

На долю десяти ведущих семейств приходится 52.4% видов от всей почвенной альгофлоры при доминировании Oscillatoriaceae, Anabaenaceae, Chlamydomonadaceae и др., а родов – 36.2%, представленных *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Chlamydomonas* и др.

Почвенная альгофлора аласов террас различалась. Коэффициент сходства для аласов Бестяхской и Тюнгюлюнской террас оказался невысоким и составил: для лиственничного леса – 17%, ксерофильного пояса (склон) – 19%, ксерофильного остепненного луга – 10.8%, мезофильного луга – 22.8%, гидрофильного луга – 30% и повышался от вершины к озеру. Коэффициенты специфичности для аласов Бестяхской (72.2%) и Тюнгюлюнской (49.2%) террас были довольно высокие. Бедность альгофлоры второй террасы объясняется засоленностью исследуемых аласов, отрицательно влияющей на разнообразие водорослевой растительности. Отмечена более высокая степень аридности альгофлоры Тюнгюлюнской террасы.

К основным факторам, определяющим состав и количество почвенных водорослей, относятся свойства почвы (структура, водные и химические свойства, pH, наличие питательных веществ, засоленность) и растительного покрова (сомкнутость растений, наличие и состав опада, свойства лесной подстилки). Сезонность температуры и влажности почвы, а также растительного покрова определяют сезонные колебания численности и состава водорослей.

На обеих террасах из всех альгосинузий выделяется лес, где видное место занимает Ch-форма (убиквисты), что связано с недостаточной влажностью почвы аласа, тогда как по литературным данным в лесах первое место занимает X-форма (формула лесных альгосинузий – XCPChH), а P-форма не входит в состав ведущих.

Во всех альгосинузиях ксерофильного пояса первое место занимает P-форма – нитчатые синезеленые водоросли, устойчивые к инсоляции и засолению. В Бестяхской террасе этот пояс богат также Ch-формой, а в Тюнгюлюнской более существенно преобладание P-формы.

На мезофильном лугу на первое место выходят влаголюбивые водоросли C-формы (включая Cf-синезеленые азотфиксирующие виды), но следующее место держит P-форма, что объясняется влиянием солончаковатости почвы. Аналогично влияние засоления при избыточной влажности обусловило доминирование P-Ch-формы на гидрофильном лугу.

В большинстве случаев H-форма – зеленые и желтозеленые нитчатки – представлена небольшим числом видов. Это подтверждает ранее известные данные (Дорогостайская, 1959; Гецен, 1985).

Сравнение состава водорослей в различных почвенно-растительных поясах аласов позволяет высказать предположение, что влияние почвы проявилось меньше, чем влияние растительности, хотя, естественно, и растительность зависит от почвы: все травяные фитоценозы были ближе друг другу по альгосинузиям, чем к лесу, несмотря на существенные различия почв под лугами, о чем говорилось и в работах других авторов (Алексахина, 1972; Костиков, 1989).

Характерная особенность почв аласов – довольно низкая среднелетняя численность (от 42.4 до 123.0 тыс. кл/г) и биомасса (от 0.03 до 0.18 мг/г) водорослей для ксерофильного пояса (остепненных лугов) и высокая – соответственно от 535.6 до 538.9 тыс. кл/г и 3.34 мг/г – для ксерофильного пояса. Во всех почвах резко выражена сезонная динамика состава и численности водорослей.

В отличие от некоторых озер, где уже в июне было много водорослей, в почвах в этот период присутствовали только единичные виды в небольшом количестве при низкой численности. Наибольшее разнообразие наблюдается в июле-августе, в эти же месяцы отмечается пик численности и биомассы. На некоторых точках в сентябре было еще довольно много водорослей, хотя неизбежно наблюдалось снижение числа видов. Таким образом, сезонная динамика почвенных водорослей выражена одним пиком развития.

В конце 1990-х годов исследовались почвенные водоросли тундровых почв естественных и нарушенных фитоценозов низовья р. Яны (Пшенникова, 1995). Почвенные водоросли тундровой зоны Якутии изучены недостаточно. В единственной работе Е.В. Дорогостайской (1959) приводится систематический список почвенных водорослей пятнистых тундр из окрестностей пос. Тикси – 58 видов, принадлежащих отделам Chlorophyta, Cyanophyta, Xanthophyta. В июле 1995 г. нами впервые исследовались нарушенные и естественные фитоценозы, находящиеся в зоне притундровых редколесий (окрестности пос. Кулар и Казачье) и южной субарктической тундры (окрестности пос. Энтузиастов).

Естественные фитоценозы редколесий окрестностей представлены кустарничково-лишайниково-моховым листовенничным редколесьем. Здесь обнаружено 39 видов почвенных водорослей из четырех отделов: Cyanophyta – 15, Chlorophyta – 13, Xanthophyta – 8, Bacillariophyta – 3. Флористические особенности почвенных водорослей обнаруживаются при сопоставлении роли разных отделов. Прежде всего бросается в глаза преобладание синезеленых (*Gloeotheca caldarii* (P. Richt.) Hollerb., *Phormidium ambiguum* Gom., *Oscillatoria granulata* Gardner, *Noctoc punctiforme* (Kütz.) Elenk., *N. paludosum* Kütz., *Stigonema ocellatum* Dillw. Thur. sensu lat. Elenk., *S. minutum* (Ag.) Hass. emend. Elenk., *Synechocystis salina* Wisl.), образующих ностоко-стигонемовый комплекс, и зеленых (*Chlamydomonas angulosa* Dill., *C. speciosa* Korsch., *C. nivalis* Wille, *C. atactogama* Korsch., *Chlorosarcinopsis minor* (Gerneck.) Herndon, *Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Protococcus viridis* Ag., *Macrochloris dissecta* Korsch., *Bracteacoccus minor* Chod. Petrova) водорослей. Желтозеленые представлены преимущественно одноклеточными: *Heterogloea endochloris* Pasch., *Pleurochloris polychloris* Pasch., *Bumilleriopsis petersiana* var. *minor* Pasch., *Botrydiopsis arhiza*, *Heterococcus caespitosus* Visch., *Sphaerosorus coclostroides* Pasch. Из диатомовых были обычны *Pinnularia borealis* Ehr., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Navicula mutica* Kütz. В основном в почвах присутствовали мафобильные виды (63%), спектр жизненных форм характеризуется преобладанием С-формы (экологическая формула – $C_1, Ch, X, P, H, B, hydr_1$), образующих тонкие слизистые пленки или хлопья на поверхности почвы.

Нарушенные человеческой деятельностью фитоценозы представлены растительными сообществами, формирующимися на отвалах с различными сроками давности и в заброшенных отстойниках. Для растительности отвала 10-летней давности характерны разнотравно-пионерно-моховая растительность с не-

развитым дерновым горизонтом и техногенная легкосуглинистая почва. Здесь обнаружено семь видов водорослей из отделов Chlorophyta, Cyanophyta, Xanthophyta. В основном они относятся к Ch-жизненной форме, которые начинают заселение почвы, а также к P-форме (синезеленые нитчатки), устойчивых к засушливым условиям и тяготеющих к голым участкам почвы. Отвал 15-летней давности представлен разнотравно-арктогностисовой антропогенной группировкой. Поверхность отвала более или менее ровная, имеются борозды антропогенного происхождения. Здесь обнаружено всего семь видов из отделов Chlorophyta и Cyanophyta. Из зеленых встречены *Chlamydomonas atactogama*, *C. speciosa*, *Bracteacoccus minor* (C- и Ch-жизненные формы). Синезеленые представлены преимущественно P-формой (*Phormidium ambiguum*, *Oscillatoria brevis* и др.). Из антропогенных ландшафтов обследован отстойник 25-летней давности, представляющий собой депрессию, окруженную щебнистыми и арктогностисово-полевщевыми отвалами. В почвах обнаружено 15 видов водорослей из отделов Cyanophyta (6), Chlorophyta (4), Bacillariophyta (3) и Xanthophyta (2). Экологическая структура альгогруппировок характеризуется преобладанием Ch- и C-жизненных форм, включающих одноклеточные зеленые, синезеленые и желтозеленые нитчатки, а также диатомовые водоросли.

В естественной южной субарктической тундре преобладает ерничково-лишайниковая растительность. Здесь выявлено 10 видов водорослей, большинство которых относится к зеленым (5), представленных убиквистами (*Chlorococcum humicola*, *Chlorella vulgaris*, *Chloroplanea terricola* Hollerb., *Chlamydomonas elliptica* Korsch., *C. speciosa* Korsch.), синезеленым (*Nostoc punctiforme*, *Anabaena* sp.) и желтозеленым (*Botrydiopsis arhiza*, *Monodus subterranea* Boye-Pet.) водорослям.

Антропогенно-нарушенная тундра представлена отстойниками 2–3-летней давности. Здесь обнаружено 22 вида водорослей. В основном это зеленые (*Dictyococcus*, *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Chlorosarconopsis*, *Chlamydomonas*, *Bracteacoccus*, *Chloroplanea*) и синезеленые нитчатки (*Phormidium*, *Oscillatoria*). Из желтозеленых обычны *Botryochloris cumulata* Pasch., *Pleurochloris magna* Boye-Pet. и *Chloropedia plana* Pasch. Диатомовые были представлены родом *Navicula*. Отмечено преобладание Ch-жизненной формы ($Ch_2P_1B_1X_2C_1H_1$). На 10-летних отвалах, местами заросших полярной тундрой, обнаружено 11 видов водорослей, большинство из которых относятся к одноклеточным формам Chlorophyta (8), гораздо меньше было Bacillariophyta (2) и Xanthophyta (1). Как и на других участках, преобладали водоросли-убиквисты ($Ch_2B_2H_2C_1X_1$). В пробах почв отвалов 20 лет и более, занятых арктогностисово-бескильничевыми лугами, обнаружено 34 вида. По видовому разнообразию преобладали желтозеленые (*Botrydiopsis*, *Pleurochloris*, *Chloropedia*, *Heterothrix*, *Heterococcus*) и зеленые (*Bracteacoccus*, *Chlorella*, *Dictyococcus*, *Chloroplanea*, *Chlamydomonas*). Синезеленые в основном представлены нитчатками (*Oscillatoria*, *Phormidium*) и *Nostoc commune* Vauch. et sensu Elenk. Из диатомовых присутствовали *Navicula mutica*, *N. dicephala* (Ehr.) W. Sm. и *Hantzschia amphioxys*. Экологическая формула $Ch_2X_1P_1H_1B_1C_1N_{hydr}$ отражает преобладание одноклеточных зеленых, желтозеленых водорослей и синезеленых нитчаток.

В целом в почвах субарктической тундры было выявлено 84 вида водорослей из четырех отделов, которые распределились следующим образом: Cyanophyta – 32, Chlorophyta – 25, Xanthophyta – 18, Bacillariophyta – 9 видов.

Преобладали представители родов *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Chlamydimonas*. Среди желтозеленых встречены преимущественно одноклеточные формы. Из диатомовых в тундровых почвах распространены *Pinnularia borealis* и *Hantzschia amphioxys*. Обнаружено 19 видов водорослей, новых для альгофлоры Якутии. В целом почвенная альгофлора тундр не отличается оригинальностью, в ней преобладают виды, широко распространенные и в других районах Евразии.

Сравнивая группировки водорослей по месту обитания, следует отметить, что в почвах доминируют представители зеленых и синезеленых, а в водоемах на первое место выходят диатомовые водоросли, что вполне закономерно для северных водоемов и почв (Дорогостайская, 1959; Штина, 1984; Гецен, 1985; Васильева, 1989; и др.)

С 2001 г. нами проводятся исследования почвенных водорослей таежной зоны Центральной и Южной Якутии на коренном берегу р. Лены в лиственничном лесу на дерново-палевых почвах в районе национального парка «Ленские столбы», береговых участков р. Лены и ее мелких притоков и ручьев. Всего было обнаружено 49 видов (60 видов и разновидностей) водорослей из четырех отделов: Bacillariophyta – 28 видов (39 видов и разновидностей), Cyanophyta – 10, Chlorophyta – 8, Xanthophyta – 3 вида.

Альгосинузии лесных почв были сравнительно однообразны. Преобладали зеленые водоросли из родов *Chlorococcum*, *Sphaerocystis*, *Nautococcopsis*, *Tetraspora*, им сопутствовали синезеленые (*Oscillatoria*, *Phormidium*) и желтозеленые (*Botrydiopsis*, *Chloropedia*). Численность водорослей в лиственничных лесах на поверхности и в составе опада составила 74–1876 тыс. кл/г. На береговых участках преобладали диатомовые.

Хотя для лесов не характерно преобладание по разнообразию диатомовых водорослей, наши данные подтвердили исследования альгофлоры горных лесов Сибири (Артамонова, 2000), где, как и в нашем случае, при значительном видовом разнообразии доминировали по численности диатомеи (около 50% биомассы), зеленые и желтозеленые водоросли. Отмечено также довольно значительное видовое богатство синезеленых, биомасса которых не превышала 1 г/м². В луговых ассоциациях, благодаря устойчивой влажности почв и преобладанию дернового процесса, формируются более сложные альгосинузии. Из синезеленых интенсивно развиваются *Oscillatoria amphibia*, *Phormidium ambiguum*, *Nostoc commune*, из диатомей – *Navicula mutica*, *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys*. Встречены и представители водной флоры в результате влияния реки.

Кроме того, мы проводили альгологические исследования в брусничном лиственничном лесу на мерзлотных палевых осолоделых почвах Центральной Якутии. Протаивание мерзлоты под таким лесом варьирует от 1.0 до 1.6 м, среднемесячная температура поверхности почвы колебалась от 7.0 до 15 °С, а влажность почвы изменялась в течение лета, и иссушение почвенного профиля способствовало поднятию и формированию карбонатного горизонта. Суммарный запас влаги за сезон составил 110–130 мм, а влажность – 19.0–24.1%.

Для почв изученных лесных фитоценозов характерна относительная бедность альгофлоры. Из обнаруженных 35 видов водорослей по количеству видов, а также численности клеток и биомассе доминировали зеленые (20) и желтозеленые (7), относящиеся к Ch- и C-жизненным формам. Наиболее характерными видами были *Pleurochloris magna*, *Botrydiopsis arhiza*, *Vischeria stellata*.

Chloropedia plana, *Chlamydomonas atactogama*, *C. elliptica*, *C. speciosa*, *Chlorococcum dissectum*, *C. hypnosporum*, *Macrochoris dissecta*, *Chlorhormidium flaccidum* и др. Средневегетационная численность и биомасса водорослей составили соответственно 48.5 тыс. кл/г и 1.1 мг/г. Анализ экологических групп и жизненных форм показал, что эдафофильные водоросли составляют 80%, гидрофильные и амфибиальные – 20%. Экологическая структура эдафофильных водорослей выражалась формулой $Ch_2C_6X_6H_4P_2B_1hydr_7$. Таким образом, в брусничном лиственничном лесу сформировалась альгосинузия, характерная для лесных фитоценозов.

В других районах Центральной Якутии, менее отдаленных от речной системы, в тундрной зоне, представленной лиственничным лесом на мерзлотных слабоболоделых почвах с содержанием гумуса 21.1%, был обнаружен 51 вид почвенных водорослей, среднелетняя численность которых составила 37.1 тыс. кл/г, биомасса – 0.29 мг/г. Альгологический фон в равной степени составляли зеленые и синезеленые водоросли, принадлежащие к P-, C-, Ch- жизненным формам. На протяжении лета в пробах присутствовали *Oscillatoria brevis*, *Phormidium autumnale*, *P. ambiguum*, *P. corium*, *Pinnularia borealis*, а также виды рода *Chlamydomonas*. Виды *Gloeocapsa turgida*, *Nostoc linckia*, *Anabaena oscillarioides*, *Chlorella terricola*, *Stichococcus bacillaris*, *Coccomyxa solorinae*, *Gongrosira terricola* являются специфичными. В сравнении с альгосинузиями более отдаленных от речной системы районов альгосинузии содержали больше синезеленых, в том числе азотфиксирующих видов, но среднегодовая биомасса водорослей была ниже. Коэффициент флористического сходства – 17%. Однако экологические спектры их сходны, доминирует Ch-форма ($Ch_{12}X_4Cf_5C_7B_2H_2M_1N_1hydr_3$).

SUMMARY

STUDY ON SOIL ALGAE OF YAKUTIA

E. V. Pshennikova

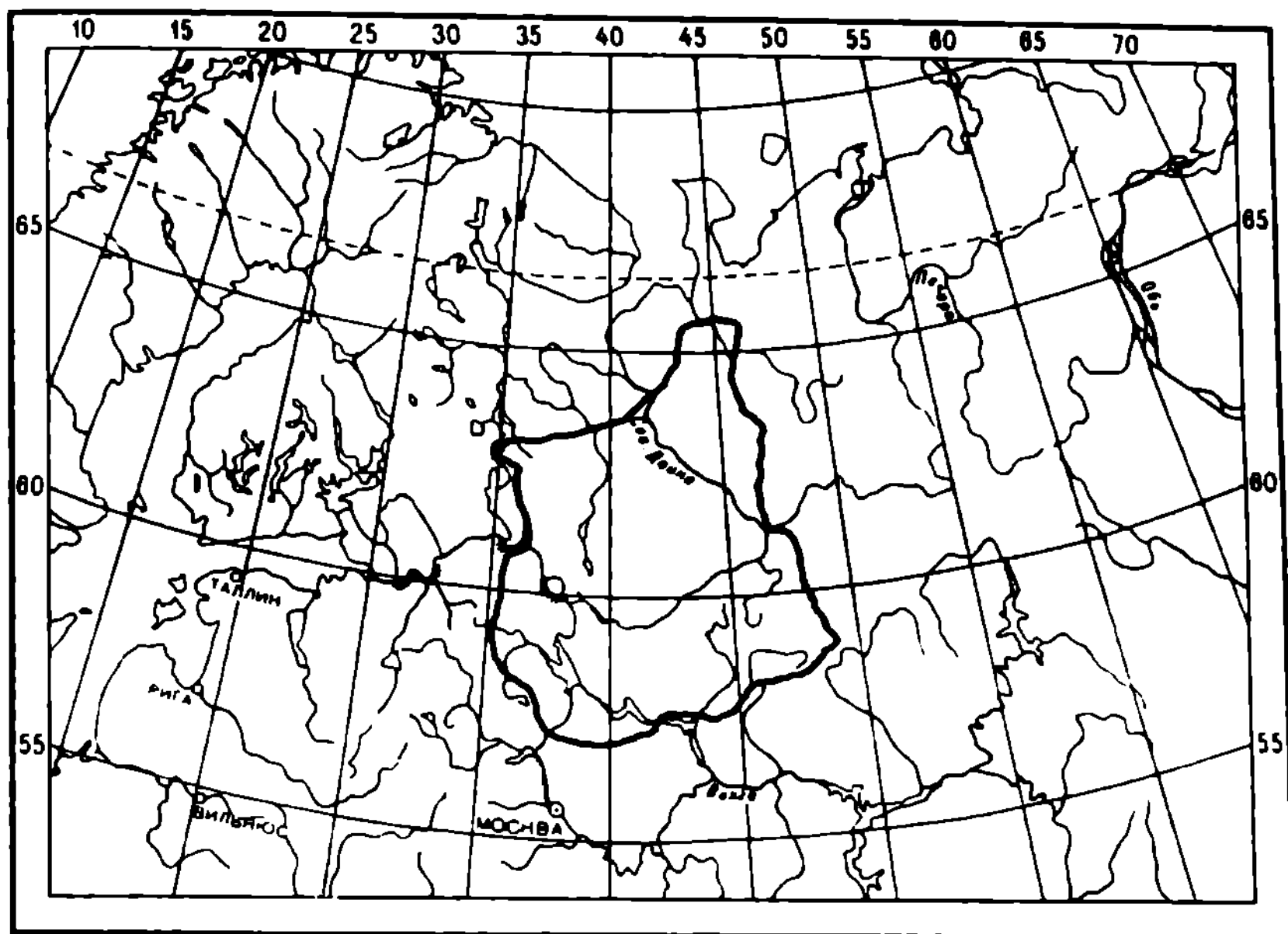
The article describes research on soil algae of Yakutia. There is some information about algal flora in tundra zone, steppe, alas, and the taiga zone of Yakutia. A study of soil algae continues.

МАКРОСКОПИЧЕСКИЕ ВОДОРΟΣЛИ В РЕКАХ НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Е. В. Чемерис, А. А. Бобров

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок
E-mail: lechem@ibiw.yaroslavl.ru

Более 10 лет проводится изучение растительного покрова ручьев, малых и средних рек на севере Европейской России. Территория исследования охватывает бассейны Северной Двины (Архангельская, Вологодская, Кировская обл.),



150 0 150 300 450 км

Район исследования

Кулая и Мезени (Архангельская обл.), Онежского озера (Карелия, Вологодская обл.), Верхней Волги (Вологодская, Тверская, Ярославская, Костромская, Ивановская обл.), Вятки (Кировская обл.) и находится приблизительно между $57^{\circ}00'$ и $66^{\circ}00'$ с.ш., $35^{\circ}00'$ и $48^{\circ}00'$ в.д. (см. рисунок). Изучено более 300 водотоков, из которых более 200 малых рек, примерно по 50 ручьев и средних рек. Исследование выполнялось по оригинальной методике (Бобров, Чемерис, 2006). Макроскопические водоросли в реках региона ранее специально не изучались.

В настоящий момент разнообразие водорослей невелико и насчитывает примерно 34 вида (не учтены представители класса *Zygnematorphyceae*) (табл. 1). Самые обычные и часто встречаемые макроскопические водоросли во всех типах водотоков на севере Европейской России – зеленые нитчатые (*Chlorophyta* – 8 видов), а также желтозеленые сифоновые (*Xanthophyta* – 6 видов). Они отмечены практически во всех реках региона и распространены в водотоках разных ландшафтов, в водах с широким диапазоном гидрохимических показателей от низко- до высокоминерализованных (150–700 мг/л), от мягких до умеренно жестких (2–5 мг-экв/л), от почти нейтральных до слабо щелочных (pH 6.5–8). Несколько отличается только отношение видов к скорости течения. Так, *Cladophora glomerata*, *C. fracta*, *Vaucheria dichotoma*, *V. terrestris* и другие характерны для участков рек со слабым до умеренного течением (0.1–0.5 м/с). В экотопах с более быстрыми скоростями (0.5–1 м/с) встречаются *Cladophora*

Таблица 1

Видовой состав макроскопических водорослей, частота встречаемости и распределение по типам водотоков на севере Европейской России

Вид	Встречаемость	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Chlorophyta				
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Bory	Единично	.	+	.
<i>Ulothrix zonata</i> (Weber et D. Mohr) Kütz.	Редко	.	+	+
<i>Stigeoclonium tenue</i> (C. Agardh) Kütz.	—	.	+	+
<i>Draparnaldia mutabilis</i> (Roth) Cedergr.	—	.	+	.
<i>Cladophora aegagropila</i> (L.) Rabenh.	—	.	+	+
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz.	Часто	+	+	+
<i>C. fracta</i> (O F. Müll. ex Vahl) Kütz.	Единично	.	+	.
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i> (C. Agardh) Kütz.	Редко	.	+	+
Xanthophyta				
<i>Botrydium granulatum</i> (L.) Grev.	Единично	.	+	+
<i>Vaucheria aversa</i> Hassall	—	.	+	.
<i>V. dichotoma</i> (L.) Martius	Редко	.	+	.
<i>V. geminata</i> (Vauch.) DC.	Единично	.	+	.
<i>V. sessilis</i> (Vauch.) DC.	Умеренно	.	+	+
<i>V. terrestris</i> (Vauch.) Lyngb.	Единично	.	+	.
Rhodophyta				
<i>Audouinella chalybaea</i> (Roth) Bory	Единично	.	+	.
<i>A. hermannii</i> (Roth) Duby	Редко	.	+	+
<i>Batrachospermum anatinum</i> Sirod.	Единично	.	+	.
<i>B. atrum</i> (Huds.) Harv.	—	.	+	+
<i>B. confusum</i> (Bory) Hassall	—	+	.	.
<i>B. gelatinosum</i> (L.) DC.	Редко	+	+	+
<i>B. keratophytum</i> Bory	Единично	.	+	.
<i>B. turfatum</i> Bory	—	.	+	.
<i>Sirodonia suecica</i> Kylin	—	+	+	.
<i>Lemanea borealis</i> G. F. Atk.	—	.	+	.
<i>L. fluviatilis</i> (L.) C. Agardh	Редко	.	+	+
<i>L. rigida</i> (Sirod.) De Toni	—	.	+	+
Charophyta				
<i>Nuella flexilis</i> (L.) C. Agardh	Единично	.	+	.
<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Miq.	—	+	+	.
<i>Chara aspera</i> Willd.	Редко	.	+	+
<i>C. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	Единично	.	.	+
<i>C. delicatula</i> C. Agardh	—	.	.	+
<i>C. globularis</i> Thuill.	Редко	+	+	+
<i>C. intermedia</i> A. Braun	Единично	.	.	+
<i>C. vulgaris</i> L.	Редко	+	+	+
Итого		7	30	18

Примечание. Знаки в данной таблице: + - 1 - 2 экземпляра, редко - менее чем 25% исследованных водотоков; умеренно - до 50%, часто - более 50%.

Таблица 2

Сообщества макроскопических водорослей, частота встречаемости и распределение по типам водотоков на севере Европейской России

Синтаксон	Встречаемость	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Класс <i>Cladophoretea glomeratae</i>				
acc. <i>Cladophoretum glomeratae</i> Sauer 1937	Часто	+	+	+
acc. <i>Cladophoretum fractae</i> Sauer 1937	Единично	.	+	
acc. <i>Nitello-Vaucherietum dichotomae</i> (S. Pass. 1904) Krausch 1964	—"		+	+
acc. <i>Vaucherio-Cladophoretum</i> W.-Oldecop ex A.A. Bobrov et al. 2005	Умеренно		+	+
сообщ. <i>Cladophora aegagropila</i>	Единично	.	+	+
сообщ. <i>Draparnaldia mutabilis</i>	—"		+	
Класс <i>Lemnaceae</i>				
acc. <i>Lemnacetum fluvialilis</i> W.-Oldecop 1974	Редко		+	+
acc. <i>Batrachospermetum gelatinosi</i> A.A. Bobrov et Chemeris 2006	—"	+	+	+
acc. <i>Batrachospermetum vagi</i> Donat 1926	Единично		+	
Класс <i>Charetea fragilis</i>				
acc. <i>Charetum vulgaris</i> Corill. 1957	Редко	+	+	
Итого		3	10	6

glomerata (поточная форма), *C. aegagropila*, *Draparnaldia mutabilis*, *Stigeoclonium tenue*, *Vaucheria sessilis*, *V. geminata*, *Ulotrix zonata* и др. Большинство названных видов обитают не только в реках региона, но и в других водных объектах (Голлербах, Сдобникова, 1980). Наиболее обычны *Cladophora glomerata* и *Vaucheria sessilis*.

Виды водорослей с нитчатым и сифональным талломом способны образовывать как прикрепленные формы, так и свободно плавающие, в виде скоплений (матов) в толще или на поверхности воды. Хорошо известно о положительном влиянии умеренных скоростей течения на рост и развитие макроводорослей перифитона (Комулайнен, 2004). Иногда нитчатки способны занимать все сечение русла и погребать под своими массами другие виды водных растений и животных, лишая их доступа к свету, кислороду, тем самым негативно влияя на состояние речной биоты. В малых и средних реках региона, протекающих в освоенной человеком местности, «цветение» нитчаток приурочено к середине – концу лета, когда температура воды максимальна и активно идут микробиологические процессы. Многие виды с нитчатым строением таллома положительно реагируют на присутствие биогенов и способны связывать содержащийся в воде азот и фосфор, что очень важно для процесса самоочищения рек.

Зеленые и желтозеленые макроводоросли могут формировать примитивные маловидовые сообщества (табл. 2). Ценозы *Cladophora glomerata* (acc. *Cladophoretum glomeratae*), *C. fracta* (acc. *Cladophoretum fractae*), *Vaucheria dichotoma* (acc. *Nitello-Vaucherietum dichotomae*) характеризуют участки рек с замедленным водообменом, небольшими глубинами, часто с незначительным

антропогенным воздействием, соответствующие β – α -мезосапробной зоне (Бобров и др., 2005). Доминирование этих сообществ в водотоках нередко связано с умеренным притоком органического вещества, повышением щелочности воды ($\text{pH} > 7.5$) и осветлением русел в результате хозяйственной деятельности человека. Сообщества асс. *Vaucherio-Cladophoretum* с преобладанием прикрепленных поточных форм *Cladophora glomerata* и *Vaucheria sessilis* характерны для более благополучных участков рек (β -мезосапробная зона), произрастают при больших скоростях течения в чистых и прохладных водах (Бобров и др., 2005). Перечисленные фитоценозы в норме имеют сезонный характер развития: асс. *Nitello-Vaucherietum dichotomae* и *Vaucherio-Cladophoretum* – начало лета, асс. *Cladophoretum glomeratae* и *Cladophoretum fractae* – конец лета – начало осени. Широко распространены по всей территории исследования лишь ценозы асс. *Cladophoretum glomeratae* и *Vaucherio-Cladophoretum*. Синтаксономический статус редких сообществ *Cladophora aegagropila* и *Draparnaldia mutabilis* пока не понятен.

Продукционные способности нитчатых и сифоновых водорослей в периоды их массового развития очень высоки: так, сырая фитомасса *C. glomerata* в реках региона колеблется от 1 до 8 кг/м², воздушно-сухая – от 50 до 400 г/м². С.Ф. Комулайн (2004) отмечает, что в восточной Фенноскандии биомасса фитоперифитона в реках формируется в первую очередь видами с нитчатой структурой таллома. Подобная закономерность, видимо, характерна и для рек нашего региона.

Пресноводные красные водоросли, или багрянки (*Rhodophyta*), в реках на территории исследования встречаются нечасто (см. табл. 1). Эта группа немногочисленна и отличается специфическими требованиями к условиям обитания (Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 2007; Чемерис, Бобров, 2009). Всего нами выявлено 12 видов, отмеченных в 50 водотоках. Реки или их участки, в которых распространены красные водоросли, характеризуются чистыми, прохладными водами, богатым родниковым питанием, сильным течением, небольшой глубиной, плотными грунтами (валуны, галька), наличием выходов коренных пород в руслах (чаще в виде известняков и доломитов). Багрянки наиболее распространены в водотоках с низко- и среднеминерализованными (20–350 мг/л), мягкими до умеренно жесткими (0.4–5.5 мг-экв/л), кислыми до слабощелочными (pH 5.5–8.5) водами. Представители родов *Lemanea* и *Audouinella* – ярко выраженные рео- и фотофилы. Их местообитания – это быстрые перепады и пороги с сильным и очень сильным течением (выше 1–1.5 м/с). Здесь отмечены *Lemanea borealis*, *L. fluviatilis* и *L. rigida*, как эпифит на леманеях и водных мхах произрастает *Audouinella hermannii*, на известняках при более умеренном течении (до 1 м/с) – *A. chalybaea*. Они встречаются на открытых и хорошо освещенных участках речных русел, чаще в светлых, прозрачных, от нейтральных до слабощелочных (pH 7–8.5) водах. Виды *Batrachospermum* и *Sirodotia* занимают мелководья с глубинами до 0.5 м (реже глубина больше), со слабым и умеренным течением (до 0.5 м/с). Однако *B. gelatinosum* и *S. suecica* способны расти и на быстрых перепадах (скорость течения до 0.7 м/с). Представители этих родов обычно произрастают в условиях недостатка света. Для светлых, почти нейтральных и слабощелочных (pH 6.5–8) вод характерны *B. anatinum*, *B. atrum*, *B. confusum* и *B. gelatinosum*. Виды *B. keratophytum*, *B. turfosum* и *Sirodotia suecica* были отмечены в темноцветных, слабокислых (pH 5.5–6.5) водах рек, вытека-

ющих из болотных массивов. Виды багрянок в целом редко встречаются в регионе, некоторые известны по единичным местонахождениям. Самый распространенный вид – *Batrachospermum gelatinosum* – спорадически встречается по всему региону в холодноводных ручьях и реках, часто в местах выхода грунтовых вод.

При особых условиях багрянки способны выступать в качестве ценозообразователей (см. табл. 2), но их сообщества редки и очень просто устроены. Фитоценозы с доминированием видов *Lemanea* (асс. *Lemaneetum fluviatilis*) обитают на незначительных глубинах (до 0.5 м), на гранитных валунах, известняковых глыбах, при средних и высоких скоростях течения (0.3–1.5 м/с). Встречаются на порогах, перекатах, водопадах. По своей сути это горные сообщества, тяготеющие к быстрым, холодноводным, чистым рекам. Пик их развития приходится на конец весны – начало лета, что совпадает, например, со сроками в Карелии (Комулайнен, 2004). Отмечены в 15 реках северо-западной части региона. Ценозы *Batrachospermum gelatinosum* (асс. *Batrachospermetum gelatinosi*) занимают небольшие глубины, разнообразные субстраты (валуны, крупный песок, известняк, затопленная древесина), предпочитают более спокойное течение (0.1–0.5 м/с). Обычны на участках русел, затененных прибрежной растительностью, нависающими берегами, мостами. Наибольшего развития достигают ближе к осени. Данные сообщества были найдены в 10 реках (Архангельская, Вологодская и Костромская обл.). В одной реке (р. Колошма, Вологодская обл.) с темной (до 400 град. цветности) и кислой (рН 5.5) водой, вытекающей из болотного массива, отмечены своеобразные сообщества асс. *Batrachospermetum vagi* с доминированием *B. turfosum* и/или *B. keratophyllum*. Первые две ассоциации характеризуют β-мезосапробные условия, последняя – олигосапробные. Наибольшее видовое и ценотическое разнообразие сосредоточено в водотоках северо-западной части региона (Карелия, Вепсовская и Андомская возвышенности в Вологодской обл.).

Продукционные возможности багрянок, по-видимому, достаточно велики. Так, по нашим данным, сырая биомасса *Lemanea fluviatilis* составляет от 4.5 до 6.5 кг/м², а воздушно-сухая может достигать 500–780 г/м².

Интересна группа харовых водорослей (*Charophyta*), для которой обитание в реках в целом не характерно (Голлербах, Красавина, 1983), что подтверждает и наш материал – в реках исследованной территории харовые редки (см. табл. 1). Они были найдены только в 37 реках. Представлены в светлых, средне- и высокоминерализованных водах (250–900 мг/л) с почти нейтральной или слабощелочной средой (рН 6.5–8.5). В реках с темной, слабокислой водой они отсутствуют. Всего выявлено 8 видов, наиболее обычный из них – *Chara globularis*. Местообитания харовых водорослей в водотоках – это экотопы со слабым течением или стоячей водой, обычно с илистыми или песчаными грунтами. В районах с близким залеганием карбонатных пород (Архангельская обл., северо-запад и северо-восток Вологодской обл.), в реках с более минерализованными водами роль хар в растительном покрове несколько возрастает. Здесь выявлено максимальное разнообразие видов. В таких реках они способны формировать придонный ярус в сообществах рдестов, элодеи и гелофитов (камыш, хвощ и др.). Развитию харовых водорослей также может способствовать хозяйственная деятельность человека (умеренное нарушение русла, загрязнение органикой, вырубка долинных лесов и т. д.).

Из сообществ харовых нами отмечались только ценозы *Chara vulgaris* (асс. *Charetum vulgaris*) (см. табл. 2), которые изредка развиваются в мелководных затонах с илистыми грунтами во второй половине лета и индицируют α-мезосапробные условия. В целом хары – факультативный компонент речных экосистем севера Европейской России, о чем свидетельствует их небольшое видовое разнообразие, преобладание видов с «широкой» экологической амплитудой и крайне редкое формирование собственных сообществ.

Макроскопические водоросли в ручьях и реках на севере Европейской России – важная и значимая часть растительного покрова, они проявляют себя в условиях, при которых невозможно или затруднено развитие водных мохообразных и сосудистых растений. Смещение вегетационной активности водорослей по отношению к высшим макрофитам на более ранний или более поздний срок (весну, начало лета, осень), непродолжительный по времени цикл развития и освоение специфичных местообитаний и субстратов позволяют им использовать незанятые в реках экологические ниши. Ценозы макроскопических водорослей часто выступают в роли пионерных, подготавливающих среду для заселения другими организмами, и являются поставщиками органического вещества в крайних условиях. Все это приводит к обогащению биоты, усложнению взаимосвязей внутри биоценозов и в конечном счете – к увеличению продуктивности и устойчивости экосистем водотоков. При продвижении на север, северо-запад региона, в ландшафты с выходами коренных пород, где в руслах рек представлены плотные каменистые и карбонатные субстраты, а воды отличаются чистотой и низкой температурой, разнообразие видов и сообществ макроводорослей и их участие в растительном покрове водотоков несколько возрастают. Многие виды этой группы редки и нуждаются в охране, некоторые – хорошие индикаторы очень чистых и чистых вод. Их присутствие в реках, а тем более наличие их сообществ, свидетельствуют о благополучном состоянии речных экосистем.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

SUMMARY

MACROSCOPIC ALGAE IN RIVERS IN THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA

E. V. Chemeris, A. A. Bobrov

Diversity of macroscopic algae in rivers in the North of European Russia (within Northern Dvina, Kuloi, Mezen, Onega Lake, Upper Volga and Vyatka basins) includes about 34 species: Chlorophyta (8), Xanthophyta (6), Rhodophyta (12), Charophyta (8). By the Braun-Blaquet system, the phytocoenoses belong to 8 associations and 2 communities. Their ecology, distribution, production capabilities, meaning in watercourses of the region are discussed. The important role of this group of macrophytic vegetation in river ecosystem function is shown. Rare species and communities are revealed.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О.Е. Микрозональность и ее проявления на Памире // Изв. Отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1962. Вып. 4 (11). С. 13–26.
- Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в ризосфере преобладающих растений лесных биогеоценозов // Экология, 1972. № 1. С. 45.
- Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
- Андреева М.А., Мусатов В.А. Влияние процессов новейшей тектоники на размещение, морфологию озерных котловин и водный режим озер Южного Зауралья // Гидрометеорологический режим Южного Урала. Челябинск, 1979. Вып. 10. С. 68–81.
- Андреева В.М., Сдобникова Н.В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // Нов. системат. низших растений. СПб., 1975. Т. 12. С. 81–88.
- Анисимова О.В., Виноградова Е.Н. Флора эвгленовых водорослей водоемов Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского (Московская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 2003. Т. 108, вып. 5. С. 48–53.
- Анисимова О.В., Дмитриева А.Н. Зигнемовые водоросли водоемов Звенигородской биологической станции им. С.Н.Скадовского // Грибы и водоросли в биоценозах-2006: Мат-лы Междунар. конф., посвящ. 75-летию Биол. фак. МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 2006. С. 17–18.
- Анисимова О.В., Дмитриева А.Н. Материалы к флоре водорослей Шараловского болота (Московская обл.) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Мат-лы II Всерос. конф. Сыктывкар, 2009. С. 163–165.
- Анисимова О.В., Кезля Е.М. Обзор исследований водных объектов Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России: Мат-лы конф., посвященной 90-летию Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского. М., 2001. С. 8–9.
- Анисимова О.В., Танченко Е.М. К флоре Chrysophyceae Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского, 2005. Вып. 4. С. 136–142.
- Анисимова О.В., Танченко Е.М., Романова О.Л. Атлас водорослей водоемов Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского: Учеб. пособ. М.: Изд-во МГУ, 2004. 132 с.
- Анисимова О.В., Танченко Е.М., Романова О.Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) // Тр. Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского, 2005. Вып. 4. С. 142–153.
- Антипина Г.С. Водоросли в торфяной почве // Исследования по лесному болотоведению Петрозаводск, 1978. С. 35–49.
- Артамонова В.С. Микробиологические особенности антропогенно преобразованных почв юго-востока Западной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2000. 35 с.
- Балабанова Э.М. Аргазинское водохранилище и его гидрохимические районы // Тр. Уральского отд. СибНИИРХ. Свердловск, 1966. Т. 7. С. 3–15.
- Баринова С.С., Медведева О.В., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
- Белякова Г.А., Виноградова Е.Н. Эвгленовые водоросли водоемов и водотоков Звенигородской биологической станции // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Мат-лы конф., посвященной 90-летию Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского. М., 2001. С. 13.
- Берман Д.И., Пивоварова Ж.Ф., Гельман В.Б. О неравномерности распределения почвенных водорослей под *Artemisia santolinifolia* Turcz. в степях северо-восточной Якутии // Ботан. журн., 1978. Т. 63, № 8. С. 1196–1198.
- Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Отв. ред. М.В. Гецен. Сыктывкар, 2007. 252 с.
- Бобров А.А., Киприянова Т.М., Чемерис Е.В. Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей (Cladophorales) некоторых регионов России. Растительность России, 2005. № 7. С. 50–58.
- Бобров А.А., Чемерис Е.В. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Мат-лы VI Всерос. shk.-конф. по водным макрофитам «Гидробиотика-2005». Рыбинск: ИБВВ РАН, 2006. С. 181–203.
- Васильева И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО АН СССР, 1989. 48 с.

- Васильева-Кралина И.И. Альгология: Учеб. пособ. Якутск: Изд-во Якут. ун-та, 1999. Ч. 1. 101 с.
- Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. Водоросли: Справочник. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Вемаль Е.М. К фауне жгутиковых Лушинского болота // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928. С. 399–403.
- Винаградова К.Л. Красные водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1980. Вып. 13. С. 153–231.
- Водоросли / И.И. Васильева-Кралина, П.А. Ремигайло, В.А. Габышев и др. // Разнообразие растительного мира Якутии / Под ред. В.И. Захарова, Л.В. Кузнецова, Е.И. Иванова и др. Новосибирск, 2005. С. 150–272.
- Водоросли: Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Габышев В.А. Водоросли планктона реки Лены в зоне влияния г. Якутска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999.
- Габышев В.А. Водоросли планктона водоемов бассейна р. Молодо (Россия, Якутия) // Гидро-биол. журн., 2008а. Т.44, № 3. С. 12–18.
- Габышев В.А. Фитопланктон некоторых притоков Средней Лены // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат-лы XII съезда Рус. ботан. о-ва. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2008б. Ч. 2. С. 21–23.
- Гасель А.Г., Штина Э.А., Петрова Н.И. О Минусинских борах и распределении в них почвенных водорослей // Биол. науки, 1980. № 3. С. 86–95.
- Гайкалова Д.А., Маркова М.А. Исследование альгофлоры Костиного пруда // Флора и фауна западного Подмосковья. М., 2002. Вып. 1. С. 19–23.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1985. 165 с.
- Галлербах М.М., Красавина Л.К. Харовые водоросли – Charophyta // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Л.: Наука, 1983. 190 с.
- Галлербах М.М., Сдобникова Н.В. Зеленые водоросли: Сифонокладовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1980. Вып. 13. С. 7–89.
- Галлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- Гордеева М.М., Левкина Л.М. Влияние минеральных удобрений на альгофлору верхового болота // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, 1984. № 4. С. 9–14.
- Григорьева В.Н., Малащенко Д.В., Заузакова А.Д., Брагин Е.Г. Исследование планктона реки Москвы в районе Звенигородской биостанции // Флора и фауна западного Подмосковья. М., 2005. Вып. 3. С. 6–12.
- Денисенков В.П. Основы болотоведения: Учеб. пособ. СПб.: Изд-во С-Петерб. ун-та, 2000. 224 с.
- Дорогостайская Е.В. К вопросу о почвенной альгофлоре пятнистых тундр Крайнего Севера // Ботан. журн., 1959. Т. 44, № 3. С. 312–321.
- Дубовик И.Е. О некоторых закономерностях распределения почвенной альгофлоры в аласах Центральной Якутии // Биол. науки, 1988. № 2. С. 52–55.
- Дунс Э. Некоторые данные по биологии планктона торфяного карьера «Сима» в связи с физико-химическими условиями среды // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928. С. 366–379.
- Жизнь пресных вод СССР / Под ред. Е.Н. Павловского, В.И. Жадина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4, ч. 1. 470 с.
- Зенова Г.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. М.: Изд-во МГУ, 1990. 80 с.
- Егорова К.С., Посвятенко А.В., Синюшин А.А., Харлампиева Д.Д. Водоросли ила Шараловского болота // Флора и фауна западного Подмосковья. Вып. 2. М., 2003. С. 5–13.
- Кабиров Р.Р., Шилова И.И. Почвенные водоросли свалок и полигонов твердых бытовых отходов в условиях крупного промышленного города // Экология, 1990. № 5. С. 10–18.
- Камулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финляндии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 181 с.
- Коршиков А.А. Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Лушинском болоте // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928. С. 404–421.
- Косинская Е.К. Мезотеневые и гниютонивные водоросли. Конъюгаты или сцеплянки (1) // Флора споровых растений СССР. Т. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 163 с.

Косинская Е.К. Десмидиевые водоросли. Конъюгаты или сцепляшки (2) // Флора споровых растений СССР. Т. 5, вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 706 с.

Костиков И.Ю. Почвенные водоросли Правобережной лесостепи УССР. Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1989.

Левкина Л.М., Сизова Т.П., Успенская Г.Д. Альгофлора верхового болота Волковское Московской области // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, 1984. № 3. С. 39–42.

Леонова В.В. Альгофлора почв засоленного ряда // Науч. тр. Омск. с.-х. ин-та, 1978. Т. 171. С. 14–19.

Леонова В.В. Об образовании соды в процессе жизнедеятельности почвенных водорослей // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1982. № 15, вып. 3. С. 75–80.

Лопатовская О.Г., Максимова Е.Н. Почвы минеральных источников Байкальской Сибири и их альгологическая характеристика. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 2006. 92 с.

Лукницкая А.Ф. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (Chlorophyta: Mesotaeniales, Desmidiaceae) континентальных вод Крайнего Севера России (Обзор исследований) // Ботан. журн., 1998. Т. 83, № 12. С. 66–70.

Лукницкая А.Ф. Мезотениевые и десмидиевые водоросли северо-восточной части Большеземельской тундры (район г. Воркута) // Нов. системат. низших раст. СПб., 1999. Т. 33. С. 27–29.

Максимова Е.Н. Видовое разнообразие и экология почвенных водорослей минеральных источников Байкальской Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2004.

Маркова Г.И. Об экологических различиях формирования горно-лесных бурых и коричневых почв Центрального Таджикистана // Почвоведение, 1979. № 9. С. 32–41.

Маркова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн., 1970. Т. 55, № 10. С. 1448–1494.

Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Л.: Наука, 1981. 32 с.

Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 31 с. (Автоматизация науч. исследований / Коми НЦ УрО РАН. Вып. 27).

Павленко О.А., Серкебаева Ю.М., Семашко М.А., Юсупова Ю.Р. Диятомовые водоросли Нижнелуцинского болота // Флора и фауна западного Подмосковья. М., 2005. Вып. 3. С. 34–42.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11, ч. 2. Зеленые водоросли. Класс конъюгаты. Порядок десмидиевые (2). Л.: Наука, 1982. 620 с.

Перечень ПДК и ОБУВ вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов. М.: Роскомрыболовство, 1995. 141 с.

Перминова Г.Н., Гутинский И.С., Китаев Е.В. Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М., 1989. С. 17–26.

Пешкова Г.А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1985. 145 с.

Пивоварова Ж.Ф. Пространственно-временная структура водорослевых сингузий степных фитоценозов // Структура и динамика растительного покрова: Мат-лы конф. МОИП. М., 1976. С. 78–79.

Пивоварова Ж.Ф. Водорослевые группировки каштановых почв Колымских степей // Ботан. журн., 1986. Т. 71, № 7. С. 888–891.

Пивоварова Ж.Ф. Особенности флористического состава и фитоценотической организации водорослевых группировок горных степей Северо-Восточной Азии // Ботан. журн., 1988. Т. 71, № 4. С. 521–527.

Пивоварова Ж.Ф., Берман Д.И., Волковинцев В.М. О флоре микроводорослей степей Якутии // Ботанические исследования в Якутии. Якутск, 1975. С. 109–121.

Пивоварова Ж.Ф., Берман Д.И. О концентрации диатомовых водорослей в ризосфере полыней // Ботан. журн., 1977. Т. 62, № 4. С. 588–591.

Пшенинкова Е.В. Почвенные водоросли аласа Аллах Лено-Амгинского междуречья // Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск, 1992. С. 12–22.

Пшенинкова Е.В. Водоросли аласов Лено-Амгинского междуречья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994.

Пшенинкова Е.В. Почвенные водоросли аласов Лено-Амгинского междуречья (Якутск, Россия) // Альгология, 1995. Т. 5, № 3. С. 269–276.

- Пшенишкова Е.В. Изучение почвенных водорослей Якутии // Проблемы ботанических и лесоводственных исследований в Республике Саха (Якутия) и Финляндии. Мат-лы Междунар. науч. Саха-Финлянд. конф., посвящ. 100-летию экспедиции А.К. Каландера по реке Лене. Якутск, 2003. С. 41–44.
- Пшенишкова Е.В. Водоросли аласов Бестяхской и Тунгусской террас // Аласные экосистемы: Структура, функционирование, динамика / Д.Д. Саввинов, С.И. Миронова, Н.П. Босиков и др. Новосибирск: Наука, 2005. С. 88–101.
- Работнов Т.А. *Nostoc commune* L. в напочвенном покрове солонцеватых почв Якутии // Сов. ботаника, 1934. № 2. С. 107–108.
- Ремизаило П.А., Габышев В.А. Таксономическая структура и видовое разнообразие фитопланктона верховьев реки Алдан // Сиб. экол. журн., 2001. Т. 8, № 4. С. 385–387.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Основные гидрологические характеристики. Л.: Гидрометеониздат, 1967. Т. 17 (Лено-Индигоирский р-н). 164 с.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / Под ред. А.Д. Семенова. Л.: Гидрометеониздат, 1977. 540 с.
- Сафонова Т.А. Водоросли аэрофитона Прибайкалья (Россия) // Сиб. экол. журн., 2001. Т. 8, № 4. С. 405–512.
- Сафонова Т.А., Егорова И.Н. Аэрофильные водоросли // Споровые растения Прибайкальского национального парка. Новосибирск, 2008. С. 27–47.
- Сафонова Т.А., Махрий Т.В., Казановский С.Г. Водоросли, мхи и лишайники карбонатных экотопов степей Приольхонья // Микология и криптогамная ботаника в России: Традиции и современность. СПб., 2000. С. 366–368.
- Сытник К.М., Вассер С.П. Современные представления о биологическом разнообразии // Альгология, 1992. Т. 2, № 2. С. 3–17.
- Чемерис Е.В., Бабров А.А. Находки видов Rhodophyta в реках Верхнего Поволжья и прилегающих территорий // Ботан. журн., 2009. Т. 94, № 10. С. 1568–1583.
- Штина Э.А. Методы изучения почвенных водорослей // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза. М., 1984. С. 58–74.
- Штина Э.А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Ботан. журн., 1990. Т. 75, № 4. С. 441–453.
- Штина Э.А., Болышев Н.Н. Водоросли солонцов // Ботан. журн., 1960. Т. 45, № 11. С. 1619–1629.
- Штина Э.А., Болышев Н.Н. Сообщества водорослей в почвах сухих и пустынных степей // Ботан. журн., 1963. Т. 48, № 5. С. 671–680.
- Штина Э.А., Галлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.
- Шушугева М.Г. Почвенные водоросли в биогеоценозах степной зоны Северного Казахстана // Ботан. журн., 1985. Т. 70, № 1. С. 23–32.
- Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водосмов Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 308 с.
- Alexander V., Stanley D.W., Daley P.J., Mc Roy C.R. Primary producers // Limnology of tundra ponds: Barrow, Alaska. Straudsburg, 1980. P. 179–223.
- Bourrelly P. Les algues d'eau douce. Paris, 1966. T. I. Les Algues vertes 501 p.
- Coesel P. Desmids of the Lowlands. Amsterdam, 2007. 343 p.
- Dillard G.E. Freshwater algae of the Southeastern United States. Berlin, 1990. V. 3. P. 6–147.
- Dillard G.E. Freshwater algae of the Southeastern United States. Berlin, 1991a. V. 4. P. 10–187.
- Dillard G.E. Freshwater algae of the Southeastern United States. Berlin, 1991b. V. 5. P. 10–138.
- Dillard G.E. Freshwater algae of the Southeastern United States. Berlin, 1993. V. 6. P. 18–147.
- Eloranta P., Kwardrants J. Freshwater red algae, Rhodophyta. Identification guide to European taxa, particularly to those found in Finland // Norrlinia, 2007. V. 15. P. 1–103.
- Ettl H., Gartner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, Jena; N. Y.: G. Fischer Verlag, 1995. 700 p.
- Hirano M. Flora desmidiun Japonicarum // Contributions from the biological laboratory Kyoto University, 1956. V. 2. P. 57–106.
- Hirano M. Flora Desmidiun Japonicarum // Contributions from the biological laboratory Kyoto University, 1959a. V. 3. P. 226–301.
- Hirano M. Flora desmidiun Japonicarum // Contributions from the biological laboratory Kyoto University, 1959b. V. 6. P. 302–386.
- Holmgren S.K. Phytoplankton production in a lake north of the Arctic Circle // Fil. Lic. Thesis. Uppsala Univ., 1968. 145 p.

Guiry, M.D., Guiry, G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2009. <http://www.algaebase.org>.

Komaromy Zs.P. The role of algal synusia of grasslands in successional processes in Hungary // *Ann.hist-natur. Mus. nat. hung.*, 1985. V. 77. P. 97–102.

Krieger W. *Die Desmidiaceen* Leipzig, 1933. Bd 1. S. 1–223; 1935. Bd 2. S. 226–373; 1937. Bd 3. S. 377–536.

Krieger W., Gerloff J. *Die gattung Cosmarium* // Verlag von J. Cramer., 1962. V. 1. P. 1–111.

Krieger W., Gerloff J. *Die gattung Cosmarium* // Verlag von J. Cramer., 1969. V. 3/4. P. 241–409.

Lenzenweger R. *Desmidiaceenflora von Österreich*. Stuttgart, 1996a. V. 1. P. 15–120.

Lenzenweger R. *Desmidiaceenflora von Österreich*. Teil 1. Keys, distribution in Austria, synonymy, original citation, little natural history note, descriptions, nice visual chart to genera // *Bibliotheca Phycologica*, 1996b. Bd 101. 162 s.

Lenzenweger R. *Desmidiaceenflora von Österreich*. Teil 2. Taxonomic treatment and plates // *Bibliotheca Phycologica*, 1997a. Bd 102. 216 s.

Lenzenweger R. *Desmidiaceenflora von Österreich*. Teil 3. Continuation of parts 1 and 2 covering *Cosmarium*, *Cosmoecium*, and *Staurastrum* // *Bibliotheca Phycologica*, 1997b. Bd 104. 218 s.

Metting B. The systematics and ecology of soil algae // *Bot. Rev.*, 1981. V. 47, No. 2. P. 195–312.

Ružička J. *Desmidiaceen Mitteleuropas*. V. 2. Stuttgart, 1977. P. 59–291.

Ružička J. *Desmidiaceen Mitteleuropas*. V. 1–2. Stuttgart, 1981. 736 p.

Starks T.L., Shubert L., Trainor F.R. Ecology of soil algae: a review // *Phycologia*, 1981. V. 20, No. 1. P. 65–80.

West W., West G.S. *A monograph of British Desmidiaceae*. London: Ray Society. 1904. V. 1. 224 p.; 1905. V. 2. 206 p.; 1908. V. 3. 274 p.; 1912. V. 4. 194 p.; 1923. V. 5 (completed by Carter). 300 p.

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ВОДНЫХ
ЭКОСИСТЕМАХ И ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ**

С.Ф. Комулайнен

Институт биологии Карельского ИЦ РАН, г. Петрозаводск
E-mail: komsf@mail.ru

Впервые системный подход начал развиваться в биологии, и классификация, включающая «систематику», «таксономию», «типологию» и др., стала обычным продуктом научной деятельности (Бокий, 1989; Классификация в современной..., 1989; Любищев, 1979). Классификация водных организмов до сих пор остается одной из наиболее сложных теоретических проблем, несмотря на то, что гидробиология сформировалась в научную дисциплину более 100 лет назад.

Значение классификации отнюдь не сводится к тому, чтобы помочь внести определенную систему в научное описание или облегчить составление библиографических указателей в конкретной области знаний. В результате группировки объектов или явлений в соответствии с их общими признаками создается классификационная система, помогающая систематизировать данные, определять место, присущее изучаемым объектам, выявлять основные закономерности в формировании их структуры и функционировании, планировать задачи исследований.

Наша цель состояла в обобщении проблем, возникающих при создании классификации водных организмов в целом и при экологической классификации водорослей, в частности. Кроме того, здесь же представлен краткий обзор истории формирования терминологии применительно к группировкам водных организмов, так как *«точное определение понятий – необходимая предпосылка для описания изучаемого процесса или явления и создания базы для сравнения»* (Barthelmes, 1957), а следовательно, и для создания научной классификации.

Проблемы классификации

Классификация объектов исследований первоначально была сформулирована как методологическая проблема отдельных наук, при этом отмечалось, что *«нет другой такой проблемы, которая породила бы столь большое число дискуссий и такую большую противоречивую литературу»* (Александрова, 1969)

Особенно остро проблемы классификации стоят в науках, где господствуют традиции эмпирической работы и, как правило, еще не сформировался *«теоретический конструктор»* (Розова, 1986). Возникают такие проблемы и в науках, имеющих сильные эмпирические традиции, при использовании образцов, создаваемых развитыми теоретическими дисциплинами (Классификация в современной..., 1989).

Прежде всего проблемы возникают из-за запутанных формулировок целей и задач, что вносит субъективизм, делает невозможным использование современных статистических методов и т. д. Задачи классификации должны быть названы четко (прогнозирование, коммуникация), и многоцелевые классификации обычно неудачны (Кожара, 1989). Приступая к классификации некоего множества, необходимо ограничить число объектов, которое мы собираемся классифицировать, проанализировать, входит ли данный объект в это множество, дать ему точное определение.

Успех в создании научной, долго работающей классификации зависит от умелого сочетания индуктивного и дедуктивного подходов. Благодаря первому конкретные альгоценоты последовательно объединяются, что обеспечивает полноту учета их разнообразия. При дедуктивном подходе сначала устанавливаются классификационные категории высшего ранга (например бентос), в рамках которых далее вычленяются подразделения все более низких уровней (фитобентос и зообентос).

При разработке любой классификационной системы главным вопросом является выбор критериев классификации – свойств, которыми обладают все объекты, положенные в основу класса (Розова, 1986; Кожара, 1989). Выбор критериев лимитируется наличием наиболее распространенных характеристик и доступностью получения массового материала.

Методы математической статистики, кластерного, факторного, дисперсионного анализа и т.п. позволяют успешно решать ряд классификационных задач. Однако реальные ситуации, в которых ученые строят классификации, не подпадают под канонические формы, поэтому математические методы к ним неприменимы. Альтернативой использования формальных математических методов служит так называемый *«экспертный метод»* (Митрофанова, 1989), при котором разбиение объектов на классы производится специалистами соответствующей области на основании профессионального опыта и интуиции.

Создание устойчивой классификации требует также выполнения некоторых правил:

1. Соразмерность деления: объем делимого понятия должен быть равен сумме объемов членов деления. Нарушение этого правила ведет к ошибкам двух видов: а) неполное деление, когда перечисляются не все виды данного родового понятия (например, в выражении *«водоросли делятся на планктонные и донные»* нет указания на *прикрепленные*); б) деление с лишними членами (например, при делении *«водорослей на планктон, бентос, перифитон и эпипитон»* лишний член – *«эпипитон»*, поскольку сумма понятий *«планктон»*, *«бентос»* и *«перифитон»* включает все «экологические группировки»)

2. Деление должно проводиться только по одному критерию. При нарушении этого правила, произойдет переименование объемов понятий, которые появились в результате деления. Неправильно деление водорослей на «морские,

пресноводные, реофилы и лимнофилы», поскольку оно проведено по разным критериям.

3. Деление должно быть непрерывным, т. е. нельзя делать скачки в делении. Будет допущена ошибка, если мы скажем: *«экологические группировки делятся на планктон, бентос, эпифитон, эпилитон»*. Правильно сначала выделить *«планктон, бентос и перифитон»*, а затем уже *«перифитон»* разделить на *«эпифитон и эпилитон»*.

Проблема, которая длительное время обсуждается учеными, состоит в выяснении вопроса о правомочности дифференцирования классификаций на естественные и искусственные. При всем многообразии предлагаемых критериев *«естественности»* (Узвелль, 1869; Мейен, 1978; Любишев, 1979; Чаплин, 1979) к *«реально»* естественным относят только те классификации, *«которые выражают закон природы и играют фундаментальную роль»* (Розова, 1986; Забродин, 1989). В идеале при их создании используется один признак (критерий), замена которого другим всегда *«событие»* (Забродин, 1981).

Искусственные классификации, более многочисленные, чем естественные, создаются с конкретной целью, иногда просто для создания поисковой системы. Например, Карл Линней считал свою знаменитую систему искусственной и лишь удобным рабочим инструментом. Искусственные классификации используют много равнозначных признаков, что позволяет применять для разбиения на классы статистические методы. В таких классификациях объекты можно менять местами, причем для создания поисковой системы порядок объектов может быть произвольным. Например, можно сначала разделить гидробионты на автотрофы и гетеротрофы, а затем на планктонные, донные и прикрепленные, либо использовать обратную последовательность при разбиении на классы. При искусственной классификации объектов важно соблюдать правило, при котором каждое деление дает приблизительно равное количество объектов. В естественных классификациях один объект может противопоставляться всем остальным.

Классификация водорослей

Приспосабливаясь к разнообразным внешним условиям, водоросли обеспечили себе повсеместное распространение. Они встречаются в морях, океанах, пресноводных водоемах, в снегу и горячих источниках, почве, на коре деревьев и скалах. Водоросли обладают множеством качественных признаков, что позволяет строить разные таксономические, биохимические, экологические, *«пользовательские»* и другие классификации.

Развитие науки приводит к появлению новых критериев выделения классов. Таксономическая классификация водорослей приводится по признакам, которые выявляются с помощью электронной микроскопии и молекулярно-генетического анализа. Результаты гидробиологических и альгологических исследований, как правило, представляются в форме таблиц, включающих список видов с указанием их обилия. Однако организация биологического мониторинга и сравнительный анализ водоемов требуют упорядочения полученной информации и предварительной формализации полученных данных. Корректным показателем является анализ соотношения эколого-географических групп организмов.

Степень эколого-географической изученности водорослей различной таксономической принадлежности еще весьма неравномерна, что затрудняет классификацию водорослей. Малочисленны и противоречивы сведения по хлорококковым и десмидиевым водорослям. Из анализа практически выпадают систематически обширные порядки *Stigonematales*, *Nostocales*, *Zygnematales*.

Потребность в выделении группировок организмов объясняется необходимостью создания научной программы экологического мониторинга. «Хотя экологическими индикаторами служат и отдельные виды, однако лучшими индикаторами условий местообитания являются группы, живущих совместно, со-конкурентов» (Braun-Blanquet, 1964. С. 20). Причем наиболее продолжительную дискуссию породило выделение «экологических», а, возможно, правильное сказать «биотопических» группировок гидробионтов.

Расширение и углубление гидробиологических исследований, накопление обширного материала в конце XIX – начале XX в привело ученых к важному этапу – созданию классификации гидросферы и дифференциации гидробионтов с топическими, структурными, функциональными и морфологическими особенностями. История формирования соответствующей терминологии достаточно детально описана (Roll, 1939; Cooke, 1956; Sladečková, 1962; Wetzel, Westlake, 1969; Брайко, 1973; Резниченко и др., 1972; Резниченко, 1976; Лебедева, 1978; Wetzel, 1979; Протасов, 1982, 1994; Комулайнен, 2004).

В гидробиологии возникло несколько схем экологической классификации группировок водной микрофлоры. Согласно первой, исторически сложившейся, выделяются две группы: фитопланктон и фитобентос. Несколько позже Нейман (Naumann, 1919) выделил *нейстон*, который делят на «*эпинейстон*» и «*гипонейстон*». Первый существует над пленкой воды, второй – под пленкой. Специфическая группа организмов, ведущих прикрепленный образ жизни и обладающих механизмом, позволяющим им удерживаться на поверхности субстрата, ясно обнаруживается во всех типах водоемов, однако до 1885 г. все они включались гидробиологами в группу «бентос».

В некоторых случаях тенденция выделения только двух экологических группировок (планктона и бентоса) сохранилась до настоящего времени, и термины «*фитобентос*», «*микрфитобентос*», «*algal benthos*» или «*benthic algal communities*» используются для обозначения всех альгоценозов дна независимо от характера субстрата и способности организмов прикрепляться, укореняться или проникать внутрь субстрата (Stevenson, 1996).

По второй схеме среди бентоса выделяют специфическую группу организмов, обитающих на твердом субстрате (Hutchinson, 1967). Выделение планктона и бентоса, а затем нейстона и перифитона стало одним из первых шагов гидробиологии как особой отрасли знаний о развитии жизни в водоемах (Алеев, 1990).

В 1985 г. Варминг (Warming, 1885, цит. по: Roll, 1939) ввел для водных прикрепленных макроскопических и микроскопических растений термин «*overiden*». В дальнейшем дискуссия о терминологии сообществ прикрепленных организмов, о смысле понятия становится наиболее острой и распадается на решение вопросов о взаимоотношении и взаимовлиянии организмов и субстрата, о роли природы субстрата и его локализации в водной среде.

В 1905 г. Селиго (Seligo, 1905, цит. по: Дуплаков, 1933) предложил выделить группу организмов под термином «*Aufwuchs* – *нараст*» в составе бентоса

Этим термином он обозначил комплекс микроскопических растений и простейших организмов, обитающих на растениях, камнях и древесине на мелководье, даже если они не прикреплены к субстрату. Е. Хентшель (Hentschel, 1916) предложил для данного комплекса организмов термин «*Bewuchs*» (обрастание или оброст), при этом несколько расширив смысл понятия, включив в сообщество макроскопические водоросли. Он отметил способность обрастания характеризовать качество воды более корректно, чем бентос. Виллер (Willer, 1923, цит. по: Дуплаков, 1933) выделил среди прикрепленных организмов две группы в зависимости от типа субстрата: живой (*Aufwuchs*) и мертвый (*Bewuchs*).

А.Л. Бенинг (1924) ввел термин «перифитон», понимая под ним сообщества организмов на субстратах антропогенного характера. Для сообществ на естественных субстратах он предлагает использовать термин «*Bewuchs*». Греческая основа термина стала предпосылкой его интернациональности. Бенинг (1924, с. 201) понимал под «перифитоном» сообщества организмов на субстратах антропогенного характера: «*к перифитону я отношу формы, которые живут на так или иначе введенных в реку человеком различного вида предметы. При этом они делятся на неподвижные (сваи, бакены и т. д.), пассивно (плоты и др.) и самостоятельно движущиеся (лодки, пароходы), считая бентосом население природного дна водоема*».

Г.С. Карзинкин (1925), а позже С.Н. Дуплаков (1933) отождествили понятия «перифитон» и «*Bewuchs*». С.Н. Дуплаков (1933, с. 15) предложил такое определение: «*Под перифитоном я понимаю все сообщества, обитающие на твердом субстрате за пределами специфического придонного слоя воды. Сюда войдут сообщества на предметах, внесенных в воду человеком, сообщества на макрофитах, сообщества на крупных камнях и корягах мелководья*».

В дальнейшем дискуссия о терминологии применительно к сообществам прикрепленных организмов, о смысле понятия становится наиболее острой. В настоящее время гидробиологи используют более 30 терминов для обозначения прикрепленных сообществ. Пестрота терминологии определяется не только принципиальными различиями в подходе или по результатам изучения различных объектов и явлений в первую очередь она обусловлена традициями (Протасов, 1982). Не исключено, что появятся новые термины, уточняющие положение отдельной группы прикрепленных организмов в единой «перифитали» (Протасов, 1994, с. 11). Справедливо замечание Стивенсона (Stevenson, 1996, с. 8): «*Мое определение термина не предполагает быть окончательным, потому что постоянное (неизменное) определение препятствует творчеству. Новое определение потребуется, когда появится новая информация и разовьются новые идеи об организации системы, ее частей и характере объединяющих последних*».

В американской литературе термин «*periphyton*» впервые появился в середине 1930-х годов для обозначения бактерий, собранных с погруженных стеклянных пластинок (Johnson, Miller, 1935). Определение перифитона, позднее данное Янгом (Young, 1945, с. 1), идентично определению С.Н. Дуплакова: «*Под перифитоном разумеются сообщества организмов, растущие на свободной поверхности погруженных в воду объектов и покрывающих их тонкой пленкой. Это тот скользкий коричневый или зеленый слой, который обнаруживается*

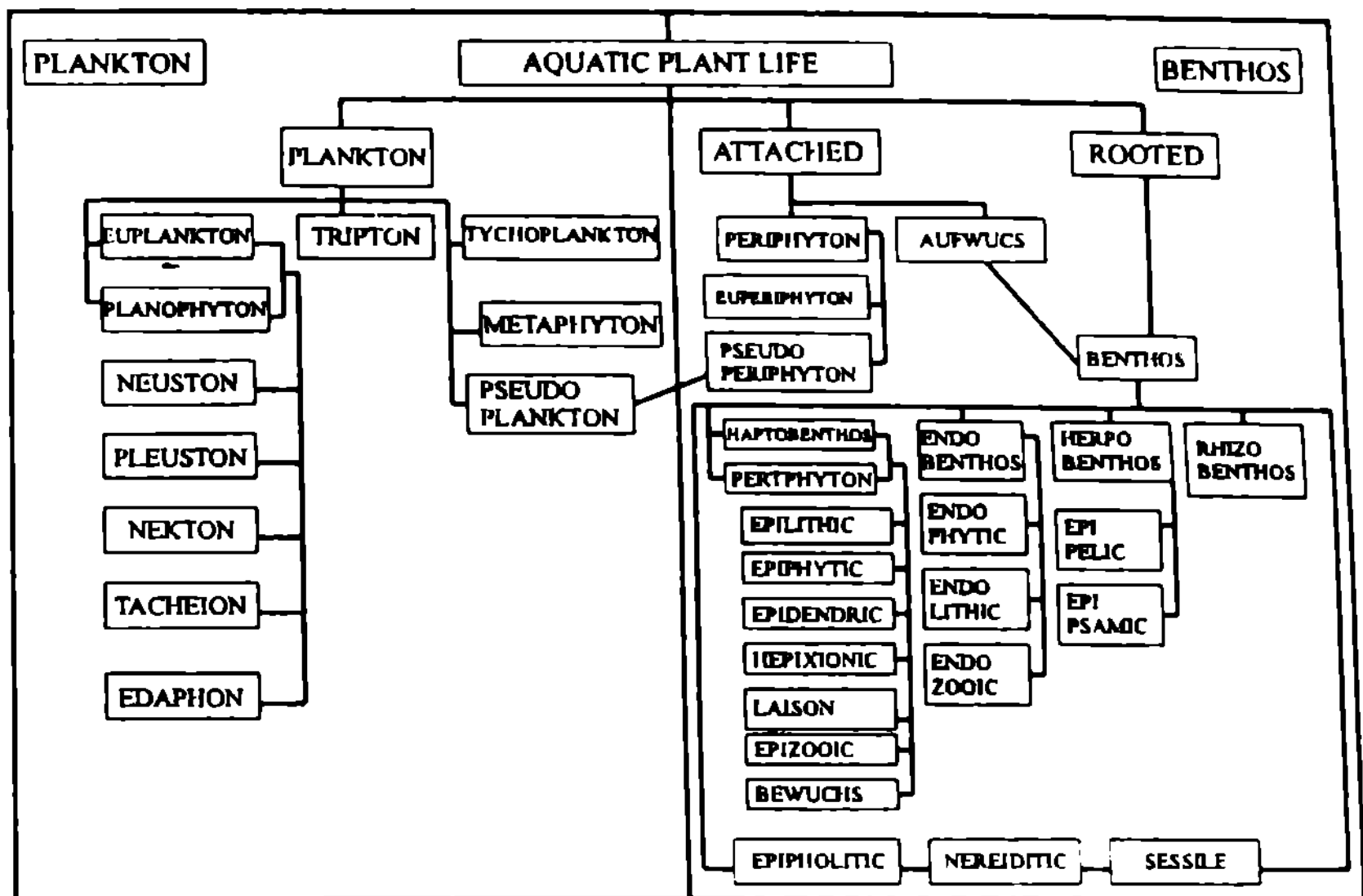


Схема обычно используемых терминов (Wetzel, 1979, p. 8)

на поверхности водных растений, древесине, камнях или некоторых других объектов, погруженных в воду».

Сходное определение дается в работах Ветцеля и Воленвейдера (Wetzel, 1979; Vollenweider, 1969): «Перифитон включает все растительные организмы, исключая укореняющиеся макрофиты, растущие на погруженном субстрате. Погруженный материал включает все субстраты». В дальнейшем Ветцель (Wetzel, 1983) несколько изменил определение, заметно расширив объем понятия «перифитон»: «перифитон – комплексное сообщество микробиоты (грибы, бактерии, животные, неорганический и органический детрит), которое прикреплено к субстрату. Субстрат может быть неорганическим или органическим, живым или мертвым». Следует особо отметить, что автор включает в перифитон не только все многообразие организмов, но и органическое вещество, накапливающееся на поверхности субстрата. Это, однако, становится общей тенденцией, что видно из приводимой в его работе схемы (см. рисунок) применяемых терминов (Wetzel, 1979, с. 8). В состав планктона в ней также включены мертвые организмы (*Tripton*), что в принципе аналогично включению органики в структуру перифитона, так как она играет заметную роль в трофических цепях пресноводных экосистем, особенно в таяющей зоне.

Таким образом, к настоящему времени сложились следующие представления о перифитоне:

- Под перифитоном понимается комплекс, формирующийся на поверхности твердого субстрата, независимо от происхождения последнего (естествен-

ный, искусственный, экспериментальный), в условиях более подвижных, чем дно водоема, и включающий авто- и гетеротрофные организмы, а также органическое вещество различного происхождения и разной степени переработки. Таксономическая специфичность перифитона определяется доминированием прикрепленных форм организмов.

- К слагающим перифитон сообществам применимы термины «*фито-, зоо-, бактериоперифитон*» и т. д., а для его характеристики в зависимости от используемого субстрата уместно говорить об «*епилитоне, эпифитоне, эпидендроне, эпизооне*».

- Термины «*лерифитон*» и «*обрастание*», «*фитоперифитон*» и «*альгоценозы обрастаний*» следует считать равнозначными.

- Экологическая неоднородность перифитона, постоянное присутствие в его составе планктонных и донных форм обусловили использование таких понятий, как «*евперифитонные и псевдоперифитонные*» формы.

Прогресс науки, накопление натурных данных, разработка теории классификации, новых методов наблюдений и обработки требуют пересмотра существующих классификаций, их совершенствования и, возможно, выделения новых классов объектов на основе новых критериев. Границы между науками и уровнями исследования сглаживаются, эмпирия и теория выступают слитно (Забродин, 1989). В результате границы между искусственными и естественными классификациями, которые одинаково нужны практике, постепенно стираются. Многие из классификаций в какой-то мере искусственные, а в какой-то естественные, но обе обладают предсказательной силой. Некоторые искусственные классификации по мере развития смогут стать естественными. Первыми кандидатами в этом отношении будут биологические классификации (Субетто, 1989).

Водоросли, как объекты экологических исследований, чрезвычайно многообразны. Это многообразие находит отражение в множественности классификаций, каждая из которых основана на специфических критериях (морфометрия, ацидофильность, галобность, сапробность, географическое и биотопическое распространение, продукционные способности и др.). Однако следует понимать, что и объединенная классификация водорослей – это также пример частной классификации, которая не сможет полностью отразить закономерности формирования, структуры, функционирования и эволюции водоемов как целостной системы. Классификация водорослей и их группировок генетически связана с классификациями других водных организмов. Разработка классификации водорослей не только не исключает создания общенаучной, универсальной или генетической классификации, но даже предполагает ее необходимость как базиса для более прочного обоснования классификационных схем природных вод.

По мере накопления новых данных исследователи постоянно будут возвращаться к проблеме классификации водорослей, так как отсутствие общепринятой классификации, пестрота терминологии создают сложности в восприятии описываемых явлений и значительно затрудняют взаимопонимание между исследователями

THE ECOLOGICAL GROUPS OF ALGAE IN WATER ECOSYSTEMS AND PROBLEMS OF CLASSIFICATIONS

S.F. Komulainen

The role of classification in modern science is shown. Problems that arise when developing hydrobiological classifications in general and an environmental classification of algae in particular are generalized. The background of the terminology, applied to groups of aquatic organisms, is briefly reviewed.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КЛАССИФИКАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Л.Г. Корнева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок
E-mail: korneva@ibiw.yaroslavl.ru

Фитопланктон – это совокупность различных таксономических групп микроскопических водорослей, обитающих в толще воды, которые различаются по морфологическим характеристикам, жизненным формам, физиологическим потребностям в разнообразных физико-химических условиях водной среды, способам питания, т. е. жизненными стратегиями.

Жизненные формы. Различают эупланктонные виды (истинно-планктонные или голопланктонные), существующие в толще воды на протяжении всей жизни, и тихопланктонные (или меропланктонные, факультативно-планктонные) (Denys, 1991), которые проводят в планктоне лишь часть своего развития. Планктонные водоросли, как и большинство гидробионтов, – гетеротопны (Николаев, 1968), т. е. различные фазы их жизненного цикла проходят в разных местообитаниях. Например, синезеленые водоросли из рода *Microcystis* перезимовывают в поверхностном слое иловых отложений в виде ослизненных колоний, живые клетки которых утилизируют органические и минеральные вещества ила. При благоприятных световых условиях они всплывают в толщу воды и в период открытой воды пребывают в планктоне, переходя на основной автотрофный тип питания (Черноусова и др., 1968). В донных отложениях в значительном количестве присутствуют цисты золотистых, акинеты синезеленых водорослей. При оценке преимущественного местообитания вида водорослей в водоеме в ходе его жизненного цикла исследователи чаще всего ориентируются (по литературным источникам) на местонахождение популяции, где она может вносить наибольший вклад в функционирование экосистемы, придавая ему статус планктонный, бентосный, литоральный и т. п.

Стратегии метаболизма. Основная функция, которую выполняют водоросли в водоемах, – синтез первичного органического вещества при фотосинтезе, осуществляемый за счет фотолиза воды, усвоения углерода из углекислого газа и восстановление его до органических соединений и сопровождающийся высвобождением молекулярного кислорода. Однако многие синезеленые

водоросли способны к прямой фотоассимиляции органических соединений, некоторые из них – к фотоокислению соединений серы без выделения кислорода, а отдельные – к фиксации молекулярного азота.

Синезеленые – единственная группа водорослей, обладающая перечисленными признаками, свойственными также отдельным группам бактерий, что позволяет говорить об их физиологической близости. Но в отличие от бактерий эта древнейшая группа прокариотических организмов приобрела способность к освобождению молекулярного кислорода из воды (фотолитическому расщеплению воды), которое осуществляется за счет появления второй фотохимической реакции, тогда как бактерии обладают только одной фотохимической реакцией, отвечающей за восстановление (Федоров, 2004). Это предопределяет промежуточное положение синезеленых в филогенетическом древе живых организмов между бактериями и растениями, поэтому в современной таксономии их называют и водорослями, и цианобактериями.

Многие водоросли способны переключаться на гетеротрофный тип питания (ассимиляцию различных органических соединений) или использовать оба способа питания (миксотрофный тип). Выделяют фотогетеротрофные водоросли, которые сочетают использование света – как источник энергии, и органические соединения – как источник углерода (Горбунов, 2005). По-видимому, к данной группе можно отнести некоторые виды «осцилляториевых» синезеленых, в частности *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. et Komárek. Увеличение обитания этого вида в лимнопланктоне связывают с высокой степенью антропогенного эвтрофирования и повышением содержания органического азота (Трифорова, 1990), а также с увеличением поступления сточных вод (Skulberg, 1980). Многие другие представители рода *Oscillatoria* эффективно развиваются в условиях высокого содержания органических веществ, в сточных водах и способны к гетеротрофному питанию (Кузьменко, 1981). По этой причине они адаптированы к обитанию в гипolimниальных слоях водоемов в условиях светового лимитирования (Hindak, Trifonova, 1989; Корнева, 1993).

Гетеротрофный тип питания может осуществляться через осмотрофию (как у *Planktothrix agardhii*) и фаготрофию. К фототрофным миксотрофам относят все группы фитофлагеллат (Olrik, 1998). В олиготрофных световодных озерах при снижении способности фитопланктона поглощать взвешенные ортофосфаты они могут переходить на фаготрофное питание бактериями, которые при низкой численности в таких водоемах обладают более высоким содержанием фосфора и являются дополнительным его источником. В олиготрофных гумозных озерах, где бактерии активно используют растворимый аллохтонный углерод, наблюдается конкуренция между бактериями и водорослями за неорганические биогенные вещества. Мобильность фитофлагеллат позволяет им оставаться в фотической зоне для нахождения пищи. Питание бактериями, использующими аллохтонные вещества, – гетеротрофный путь увеличения продуктивности и эффективности экосистемы.

Миксотрофию рассматривают как адаптивную стратегию к низкой солнечной активности или низкому содержанию биогенных веществ (Pålsson, Graneli, 2004). В эвтрофных водоемах миксотрофы развиваются в условиях лимита света подо льдом (Wiedner, Nixdorf, 1998) или после пика развития других групп водорослей (Sommer et al., 1986). В последнем случае наблюдается низкая биомасса у хищников и достаточно высокая у бактерий за счет значительного при-

сутствия растворенных органических веществ, поступающих из разлагающихся водорослей. Соотношение фотоавтотрофной и гетеротрофной составляющей в динамике фитопланктона можно использовать как критерий неблагоприятной экологической ситуации в водоеме, обусловленной повышенным содержанием растворенных органических веществ (Фотосинтетическая..., 1997). Многолетнее (на протяжении 30 лет) снижение удельной активности фитопланктона Рыбинского водохранилища (Корнева, 1996) свидетельствует об увеличении гетеротрофии, что подкрепляют и его структурные преобразования, а именно увеличение обилия фототрофных миксотрофов – криптонад и золотистых водорослей (Корнева, 1999). Различные стратегии метаболизма способствуют разнообразию способов поступления вещества и энергии в клетки водорослей (Ильяш, 2002).

Для исследования функционирования водных экосистем особое внимание уделяется изучению *размерной структуры* планктонных сообществ. Классификация фитопланктона по размерным фракциям зависит от выбора авторами способа разделения фракционирования (Михеева, 1988). Наиболее часто используется следующая размерная классификация: макропланктон – >200 мкм в диаметре, микропланктон – 20–200 мкм, наннопланктон – 2–20 мкм, пикопланктон – 0.2–2 мкм (Siebuth et al., 1978). Интенсивные исследования фототрофного пикопланктона, начатые с 1970-х годов, показали, что его численность увеличивается в зависимости от концентрации общего фосфора – от ультраолиготрофных водоемов к эвтрофным (Stockner, 1991). Установлено, что обилие пикофитопланктона в оз. Байкал нарастает в периоды снижения биомассы основных компонентов планктона, т. е. в «неурожайные» годы (Бондаренко, 1997), создавая первичную продукцию, сопоставимую с ее величинами в высокопродуктивные годы, что выравнивает ее межгодовые флюктуации в озере. В Рыбинском водохранилище доля пикофитопланктона в суммарной первичной продукции может составлять до 61% (Романенко, 2006).

При увеличении уровня трофии озер и водохранилищ наблюдается изменение баланса крупно- и мелкоклеточных видов в сторону увеличения участия последних (Михеева, 1992; Корнева, 1994, 1999; и др.).

В разнообразных методах и подходах биоиндикации для оценки состояния водных экосистем используются отношения отдельных видов водорослей к различным факторам среды. Они базируются на *экологических классификациях водорослей*. По отношению к солености воды известна шкала Van der Werff, Huls (1976), в которой выделены 14 категорий морских и пресноводных диатомовых водорослей. При разделении видов по классам *галотолерантности* часто используют шкалу R. Kolbe (1927) с дополнениями А. И. Прошкиной-Лавренко (1953). Шкала Р. Кольбе была трансформирована в систему Ф. Хустедта (Hustedt, 1953, 1957). Р. Симонсен (Simonsen, 1962), уточняя систему Кольбе – Хустедта, разработал новую шкалу галотолерантности видов, в которой были выделены олиго-, мезо- и полигалобии. Основой индикации по *показателю рН* стала классификация Ф. Хустедта (Hustedt, 1939), которая предусматривает строгое соответствие между распределением экологических категорий водорослей и рН воды. Одним из ключевых показателей степени закисления вод является структура комплексов диатомовых водорослей. Список индикаторных таксонов диатомей Ф. Хустедта по-прежнему продолжает совершенствоваться (Foged, 1960; Порк, 1970; Van Dam, 1988; Round, 1990; и др.). Для оценки степени кислотности вод по

диатовым водорослям применяют различные индексы, при расчете которых учитывают соотношение участия их отдельных экологических групп (Nygaard, 1956; Meriläinen, 1967; Renberg, Hellberg, 1982). Наиболее широко используется индекс α (Nygaard, 1956). Прогностические уравнения для оценки pH могут быть получены путем множественного регрессионного анализа измеренных в воде pH и вычисленных по процентному соотношению различных групп индикаторных таксонов (Charles, 1985; Davis, Anderson, 1985; Корнева, 1997). В основе адаптации отдельных видов к солености (содержанию NaCl) и pH лежит механизм внутриклеточной осморегуляции, который у водорослей пока еще слабо изучен.

В шкале организмов-индикаторов органического загрязнения (*сапробности*), впервые разработанной Р. Кольквитцем и М. Марссоном (Kolkwitz, Marsson, 1908), водорослям отводится отдельное место. Эта шкала неоднократно подвергалась ревизии и совершенствовалась. В основе современных наиболее распространенных методов оценки сапробности вод по индикаторным видам водорослей лежит система, предложенная В. Сладечек (Sládeček, 1973). В дополнение к ней используют списки индикаторов, предложенные Р. Веглом (Wegl, 1983). Для оценки органического загрязнения рек разработан диатовый индекс DAIPo, основанный на относительном обилии сапрофилов и эврисапробов (Saprophilous..., 1986). Разработаны классификации диатовых водорослей по типам потребления *органического азота*, в которой заложены принципы автотрофии и гетеротрофии (Cholnoky, 1968; Van Dam, 1975), степени требовательности к *кислородному насыщению* (Cholnoky, 1968; Hustedt, 1957; Van Dam, 1975), а также качественные шкалы, в которых отражено преимущественное обитание отдельных видов в водах того или иного *трофического типа* (Rawson, 1956; Van Dam et al., 1994; и др.). На основании анализа фитопланктона некоторых эстонских озер выработана методика определения индикаторной значимости различных планктонных водорослей (107 видов) по отношению к уровню трофии и представлен алгоритм расчета индекса трофии водоемов (Ott, 1988).

Для реализации Европейской рамочной директивы в целях сохранения и восстановления водных экосистем предложено классифицировать качество вод (их экологический статус) по биологическим индикаторам, в том числе и по видам фитопланктона. С учетом трофических предпочтений отдельных видов в Норвегии, Австрии и Словении используют индекс BI (Brettum Index), в Германии – PTSI (Phytoplankton Taxa Lake Index), в Швеции и Италии – TPI (Phytoplankton Taxa Index) (Marchetto et al., 2009).

Эколого-ценотические системы. В экологии и эволюционной биологии для описания способов выживания популяций и их роли в сообществе в условиях совместного использования ресурсов получили широкое распространение два типа репродуктивных стратегий, связанные с энергетическими затратами на поддержание продолжительности жизни и процессы размножения: r- и K-стратегии. Первая осуществляется мелкогазмерными популяциями, адаптированными к нестабильным условиям и слабой конкуренции, с высокой скоростью размножения. K-стратегия противоположна r-стратегии – это способ выживания в стабильных условиях. Представители этой стратегии достигают больших размеров, характеризуются низкой скоростью размножения, приспособлены к острой конкуренции. Первоначально разработанная Макартуром и Виль-

соном (MacArthur, Wilson, 1967) система стратегий нашла свое применение и в планктологии (Margalef, 1978; Kilham, Kilham, 1980; Sommer, 1981). Согласно схеме Р. Маргалефа, с увеличением концентрации питательных веществ и гидрофизических флуктуаций увеличивается г-стратегия. Последовательная смена г- и К-стратегий прослежена при описании стадий сукцессии озерного фитопланктона (Sommer, 1981). Уменьшение среднecenотических объемов клеток планктонных водорослей в крупных равнинных водохранилищах при увеличении трофии вод свидетельствует об увеличении г-стратегии, а в олиготрофных кислых озерах, где доминируют крупноклеточные виды и межвидовая конкуренция за незначительные (малодоступные) питательные ресурсы обостряется, преобладает К-стратегия (Корнева, 1994, 2001).

Позднее К. Рейнольдс (Reynolds, 1984) ввел новую категорию (w) в стратегии адаптаций фитопланктона, свойственную видам, приспособленным к вертикальному перемешиванию толщи воды в период осенней циркуляции. Исходя из того, что к тем или иным условиям среды функционально хорошо адаптирована группа видов, сходных по толерантности к определенному (ым) фактору (ам), чем и объясняется их общее местообитание, К. Рейнольдс с соавт. (Towards a functional..., 2002) предложили функциональную классификацию, состоящую из 31 группы фитопланктона. В ее основе лежит идея создания системы экологических категорий фитопланктона, предложенная Г.Е. Хатчинсоном (Hutchinson, 1967), и ценосистемы планктонных водорослей по аналогии с синтаксонами, выделяемыми для классификации растительности в фитоценологии.

По способам выживания видов в различных условиях среды, как совокупности абиотических и биотических факторов, и их конкурентных отношений Л.Г. Раменский (1938) для наземных сообществ высших растений предложил три основных ценотипа: виоленты, пациенты и экспреленты. Оценка сезонной динамики фитопланктона Белого моря (Ильяш и др., 1999) показала, что разные популяции планктонных водорослей могут принимать черты всех трех типов. Например, пиководоросли и миксотрофы характеризуются адаптивной стратегией экспрелентов и постоянно присутствуют в фитопланктоне.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 07-04-00370).

SUMMARY

ECOLOGICAL CLASSIFICATIONS OF PLANKTONIC ALGAE

L.G. Korneva

The brief review of various ecological classifications of a phytoplankton is presented by lifeforms, strategies of metabolism, size structure, autecological characteristics and ecologo-cenotic systems

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ В ВОДОЕМАХ

Л. Е. Сигарева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, Ярославская обл. пос. Борок
E-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru

Необходимость изучения растительных пигментов в водоемах обусловлена огромной значимостью информации, которую можно получить из пигментных характеристик не только о составе, состоянии, обилии и продуктивности водорослей, но и экологическом состоянии водных экосистем (Лопатин и др., 2000; Сигарева и др., 2000; Сухоруков, 2004; Сигарева, 2008). Технические возможности для изучения растительных пигментов постоянно возрастают, становится доступным как стандартное, так и уникальное оборудование, обеспечивающее получение массового материала. Однако сохраняются трудности в интерпретации результатов, которые нельзя преодолеть без знаний особенностей применяемых методов. В работе кратко описаны самые общие ориентировочные представления об этих методах.

Методы оценки растительных пигментов являются предметом специальных междисциплинарных исследований, нацеленных на поиск новых подходов и совершенствование классических. Прямых способов оценки пигментов не существует из-за их низкой концентрации в биомассе, поэтому устанавливаются зависимости между концентрацией пигментов и их физическими и (или) химическими свойствами, которые можно измерить. В алгоритмах преобразований инструментальных сигналов в количественные характеристики растительных пигментов учитываются параметры других оптически активных компонентов среды – неорганической взвеси и растворенного органического вещества.

Методы определения растительных пигментов можно сгруппировать по разным признакам: степени контакта измеряемого образца с прибором – дистанционные и контактные; наличию процедуры приготовления экстракта – экстрактные и безэкстрактные; типу использованных свойств пигментов – спектрофотометрические, люминесцентные (флуоресцентные), хроматографические (рис. 1).

Основные этапы определения растительных пигментов включают подготовительные процедуры, измерение показателей на соответствующей аппаратуре, расчеты и градуировку (см. таблицу). Одна группа методов (экстрактные, особенно хроматографические) выделяется трудностями подготовки природного материала для измерения концентраций, другая (безэкстрактные дистанционные) – характеризуется сложностями расчетов, поскольку необходимо учитывать множественные помехи.

Для определения растительных пигментов могут быть использованы такие свойства, как способность к поглощению и испусканию квантов света, растворимость в полярных и неполярных растворителях, адсорбция на твердых адсорбентах, устойчивость к условиям внешней среды (Бриттон, 1986). При выполнении лабораторных анализов рекомендуется предотвращать разрушение пигментов за счет яркого освещения, нагревания, контакта с кислой средой, длительного хранения при наличии кислорода (Гавриленко и др., 1975; Lorenzen, Jeffrey, 1980).



Рис. 1. Схема систематизации основных методов определения растительных пигментов

В определении растительных пигментов ключевую роль играет спектрофотометрический метод как базовый и калибровочный (Lorenzen, Jeffrey, 1980; Сигарева, 1993а). Теоретические основы спектрофотометрии (Гавриленко и др., 1975) – это законы физической оптики Бугера – Ламберта – Бера. Закон Бугера – Ламберта устанавливает связь поглощенного веществом света с толщиной поглощающего слоя, а закон Бера – между поглощением света и концентрацией вещества в растворе. Измеряемый спектрофотометром показатель – оптическая плотность – логарифм отношения интенсивности луча света, входящего в раствор пигментов, к интенсивности света, выходящего из раствора. Иногда измеряют пропускание – отношение интенсивности излучения, прошедшего через раствор вещества, к интенсивности падающего света. Концентрация пигмента прямо пропорциональна оптической плотности и обратно пропорциональна удельному поглощению и длине оптического пути (кюветы).

Для оценки состава растительных пигментов широко используется спектр поглощения – физическая характеристика, кривая зависимости поглощения света пигментов от длины волны. Спектр поглощения раствора чистого вещества – уникален (Гавриленко и др., 1975; Бриттон, 1986). Форма общего спектра поглощения зависит от состава и соотношения компонентов в измеряемом объекте и их оптических свойств (Kirk, 1983). Экстракты из составных частей взвеси имеют характерные спектры поглощения (рис 2). Перекрывание спектров поглощения различных пигментов в смешанном экстракте, а также неспецифическое поглощение создают проблемы. Качественный анализ проводят по положению максимума поглощения, количественный – по его интенсивности. В частности, хлорофилл *a* определяют в длинноволновой области видимого спектра (663–665 нм), а сумму каротиноидов – в коротковолновой (480 нм). При этом, если возможно, помехи учитывают за счет неспецифического поглощения.

Основные этапы методов определения растительных пигментов

Наименование процедуры	Контактные экстрактивные	Контактные безэкстрактивные	Дистанционные
Отбор проб	+	+ (-)	(-)
Концентрирование водорослей	+	+ (-)	(-)
Хранение проб	+	+ (-)	(-)
Получение экстракта	+	(-)	(-)
Очистка экстракта	+ (-)	(-)	(-)
Разделение пигментов	+ (-)	(-)	(-)
Измерение	+	+	+
Идентификация	+ (-)	(-)	(-)
Расчеты концентрации	+	+	+
Интерпретация результатов	+	+	+
Градуировка прибора	+	+	+

Примечание (+) и (-) означают наличие и отсутствие процедуры

В расчетах используют удельные коэффициенты экстинкции чистого вещества – величины оптической плотности для раствора объемом 1 л с концентрацией пигмента 1 г при длине кюветы (светового пути) 1 см. Иногда приводят значения коэффициентов для 1% раствора. Получение величин удельных коэффициентов – трудоемкая процедура, требующая выделения вещества в чистом виде. Удельные коэффициенты, установленные разными авторами, не совпадают из-за особенностей экстракции, применяемых реактивов и аппаратуры. Диапазоны коэффициентов для отдельных пигментов достаточно велики: для хлорофилла *a* – от 82.04 до 104.5, для каротиноидов – от 75.0 (осциллоксантин) до 259.2 (β -каротин); наиболее высокие значения характерны для многих каротиноидов (β -каротин – 250, 259.2, лютеин – 254, 255, виолаксантин – 250, диадиноксантин – 200), несколько ниже они для фукоксантина – от 100 до 162 л/(г·см) (Гавриленко и др., 1975; Корнюшенко, 1993; Mantoura, Llewellyn, 1983; Rosock et al., 2004). Если состав каротиноидов не известен, рекомендуется использовать для расчетов удельный коэффициент 250, для диатомовых – 100 л/(г·см) или смоделированную величину (Сигарева, 1993б).

Уравнения для расчета основного фотосинтезирующего пигмента – хлорофилла *a* – в общем экстракте из природного материала основаны на измерении оптической плотности на одной, двух или трех длинах волн, что позволяет корректировать концентрацию за счет поглощения дополнительными хлорофиллами (*b* и *c*) (Гавриленко и др., 1975; Rosock et al., 2004).

Для обеспечения сравнимости результатов была проведена стандартизация спектрофотометрического определения основных пигментов фитопланктона в морской воде, включающая единую процедуру приготовления экстракта (Lorenzen, Jeffrey, 1980). Для расчета концентрации хлорофиллов *a*, *b* и *c* рекомендованы уравнения Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975, цит. по: Сигарева, 1993а). Каротиноиды в суммарной вытяжке 90%-ным ацетоном рассчитывают по Парсонсу и Стрикленду (Parsons, Strickland, 1963, цит. по: Сигарева, 1993а). Учет продуктов разрушения хлорофилла *a* выполняют по Ло-

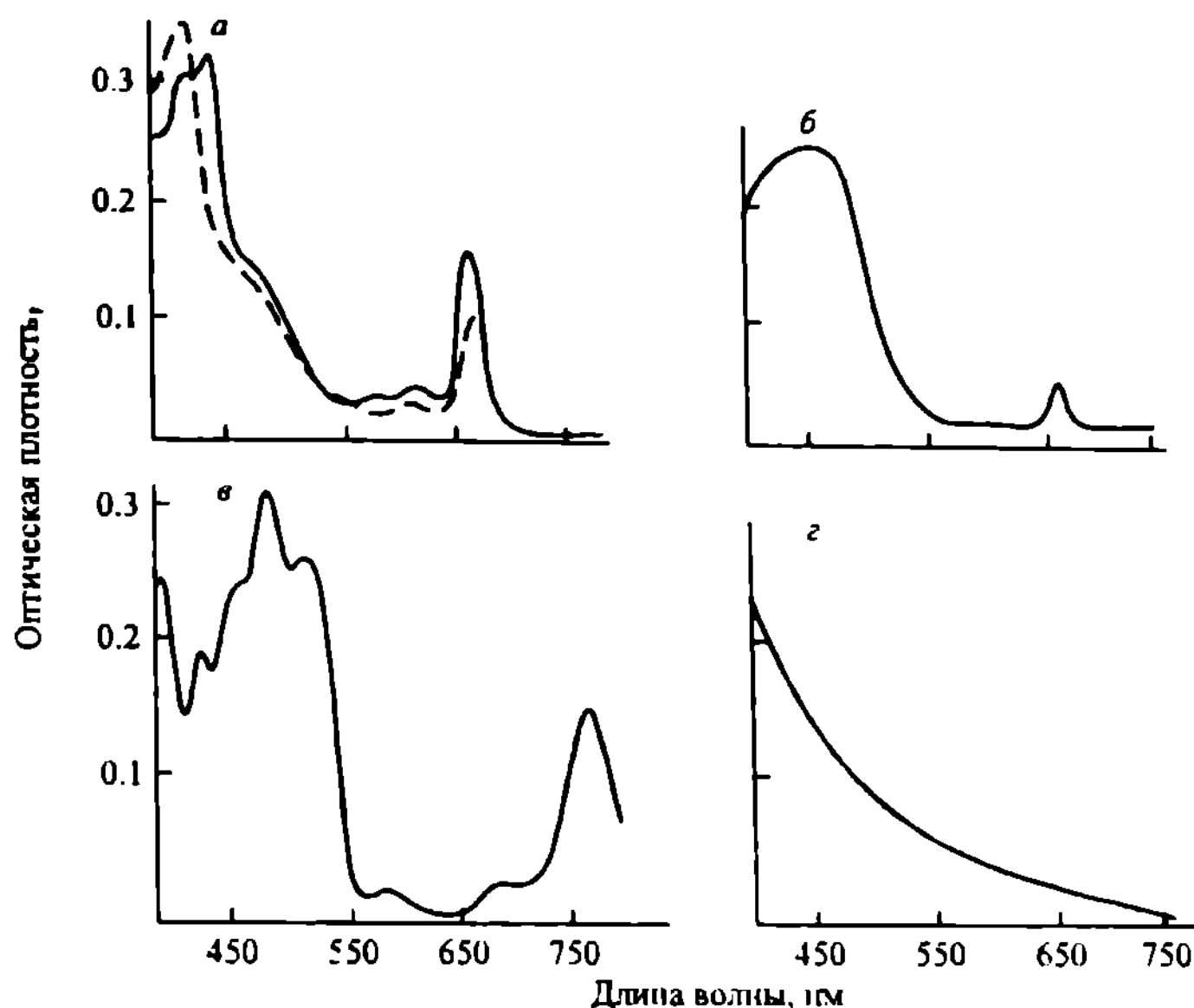


Рис. 2. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов фитопланктона (а), изолированного с помощью фототаксиса зоопланктона (б), фотобактерий (в) и вещества фильтра (г)

ренцену (Lorenzen, 1967, цит. по: Сигарева, 1993а), поскольку области максимального поглощения хлорофилла *a* и феофитина *a* совпадают, а их удельные коэффициенты различаются в 1.7 раза.

Единственный способ выявить состав и концентрацию пигментов – хроматография (Корнюшенко, 1993). Основоположник хроматографического метода – М.С. Цвет. Он впервые в 1904 г. обнаружил, что при пропускании экстракта растительных пигментов через слой бесцветного сорбента исходные вещества располагаются в виде отдельных окрашенных зон. Хроматографическое разделение пигментов обеспечивается действием сил Ван-дер-Ваальса, электростатических и сил заряда. В настоящее время для изучения растительных пигментов применяются многие виды хроматографии (бумажная, тонкослойная, жидкостная).

Широкое распространение за рубежом получила ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография (Mantoura, Llewellyn, 1983; Korthals, Steenbergen, 1985; Pickney et al., 1994; Росовск et al., 2004). Пигменты адсорбируются на веществе колонки под действием молекулярных сил. В верхней части колонки задерживаются прочно связываемые сорбентом компоненты, в нижней – менее прочно связываемые. При промывании колонки чистым растворителем вещества вымываются из верхних слоев и адсорбируются в нижних. Компонент с большим адсорбционным сродством к сорбенту вытесняет другие вещества. Разделенные в колонке хроматографа вещества вместе с элюентом попадают в установленное на выходе детектирующее устройство через различные проме-

жутки времени. Для анализа качественного состава пигментов определяют время от момента ввода пробы до выхода каждого компонента из колонки при данной температуре и использованном типе элюента. Для количественной оценки измеряют высоту или площади пиков на хроматограммах, представляющих собой последовательно расположенные пики при длине волны (часто 440 нм), на которой поглощают свет многие пигменты – хлорофиллы и каротиноиды. Подача элюента под давлением позволяет сократить время анализа до 20 мин. Оптимальные условия для определения каких-либо пигментов создаются подбором растворителей и состава элюента, а также комплектацией и параметров работы насосов, колонок, дозаторов и детекторов. Чувствительность – высокая (10–20 пг), точность – около 1.5%.

Флуоресцентные (люминесцентные) методы основаны на способности растительных пигментов к флуоресценции (Методические рекомендации..., 1989; Гаевский и др., 1993; Лопатин и др., 2000; Карнаухов, 2001). Флуоресцирующие пигменты – хлорофиллы, фикобилины (фикоцианин, фикоэритрин). Флуоресценция – физическое явление, один из путей дезактивации возбужденного состояния электрона, энергия, испускаемая в виде электромагнитного излучения при переходе молекулы из синглетного состояния в основное. Спектр флуоресценции не зависит от длины волны возбуждающего света и всегда смещен в более длинноволновую область по отношению к красному пику поглощения. Эффективность передачи энергии зависит от природы пигментов, структурной организации фотосинтетического аппарата и условий среды (температуры, pH, наличия примесей).

Полихроматическая модификация флуоресцентного метода предложена на базе серийного флуориметра «Квант-5» и системы для флуоресцентной диагностики фитопланктона (СФДФ) (Методические рекомендации..., 1989; Гаевский и др., 1993). В основе метода лежат представления о том, что таксономические различия в структуре фотосинтетического аппарата выражены сильнее, чем фенотипические внутри отдельной группы водорослей.

Градуировка метода, устанавливающая коэффициенты связи концентраций пигментов с интенсивностью люминесценции (удельный выход флуоресценции), осуществляется на альгологически чистых культурах водорослей трех отделов (зеленых, синезеленых и диатомовых) с учетом видового состава фитопланктона конкретного водоема (Гаевский и др., 1993; Методические рекомендации..., 1989). Дифференцированная оценка концентрации хлорофилла *a* проводится на основе измерений люминесценции проб воды на длине волны 685 нм при возбуждении на специфических длинах волн: 410 нм – хлорофилл *a/b* белковый комплекс зеленых водорослей, 515 – фукоксантин, – хлорофилл *a/c* белковый комплекс диатомовых, 540 – фикобилиновый комплекс синезеленых водорослей. Продолжительность измерений и расчетов (по специально разработанным алгоритмам) для одной пробы – 5 мин, чувствительность – 0.05 мг/м³, диапазон – до 400 мг/м³.

Клеточный мониторинг состояния окружающей среды тоже основан на способности пигментов к поглощению света и люминесценции (Карнаухов, 2001). Его особенность – изучение спектров собственной люминесценции или спектров поглощения одиночных хлоропластов и клеток водорослей. С помощью микроспектрофлуориметра регистрируют спектры люминесценции небольших по размерам участков клеток – диаметром от 220 до 0.7 мкм. С помощью двух-

канального двухволнового микрофлюориметра «ДМФ-1» измеряется отношение интенсивностей люминесценции в спектральных интервалах 660–700 (680) и 520–540 (530) нм, которые отражают работу систем автотрофного и гетеротрофного энергообеспечения клеток. Схема прибора: люминесцентный микроскоп типа «Люам-ИЗ» и зондовая насадка типа «ФМЭЛ-2», цифровой вольтметр, персональный компьютер. Можно получить также фотографию исследуемого участка препарата.

Дифференциальная спектроскопия предназначена для регистрации различий между спектрами поглощения света водой с водорослями и без них (Лопатин и др., 2000). Аппаратура: дифференциальный спектрофотометр (ДСФГ) на базе двухлучевых спектрофотометров. Чувствительность – 0.1 мкг/л при прозрачности > 20 м, 0.5 мкг/л – при 5–20 м и 1.0 мкг/л – при 5 м. Относительные ошибки – 10–20%.

В дистанционных аэрокосмических методах используются пассивное (естественное) зондирование воды солнечным светом (Кондратьев, Поздняков, 1988; Сухоруков, 2004) и теоретические основы оптических свойств водной среды и ее связи с фотосинтетическими пигментами (Kirk, 1983). Цель дистанционных методов – интерпретация космической многозональной видеoinформации на основе анализа данных о спектральном составе восходящего от воды излучения. Регистрация оптических показателей водного объекта проводится в видимом диапазоне электромагнитного спектра. Дешифрирование спектров диффузного рассеянного излучения основано на установлении зависимости между яркостью восходящего от воды света и концентрациями оптически активных ингредиентов. При моделировании спектров коэффициентов яркости водных объектов учитывают оптические характеристики неорганической взвеси, растворенных органических веществ и планктона (фито-, зоо-, бактерио-). Градуировка для определения хлорофилла проводится на тестовых участках и заключается в получении данных о концентрациях этого пигмента другими методами синхронно с космической съемкой. К преимуществам дистанционных методов относятся оперативность и (или) непрерывность сбора информации на больших территориях, отсутствие помех за счет взаимодействия зонда с объектом, к недостаткам – низкая точность определения концентраций (20–30%), ошибка оценки концентраций 3 мг/м³ в диапазоне 3–100 мг/м³, при их повышении до 400 мг/м³ – 13 мг/м³.

Дистанционное определение хлорофилла с помощью лазера относится к методам активного зондирования (Поздняков, 1993; Доленко, Фадеев, 2005; О возможностях диагностики..., 2005). Сущность метода – регистрация и амплитудно-спектральный анализ сигнала отклика водной среды на облучение монохроматическим лазерным пучком, исходящим от источника, находящегося над водоемом. Сравнение посылаемого и принимаемого лидаром излучения позволяет определить многие параметры среды, включая концентрацию хлорофилла. Лазерное зондирование может выполняться с неподвижных и движущихся средств наблюдения, включая корабли, самолеты и спутники. Преимущество этого метода – точная монохроматичность, перспективен, недостаток – высокая цена.

Градуировка дистанционных методов чаще всего проводится наиболее доступным спектрофотометрическим методом по стандартам, культурам с известным набором пигментов, доминирующим видам водорослей во время «цвете-

ния» воды. Критерием адекватности результатов является сходство данных, получаемых различными методами.

Описанные выше методы применяются в основном для изучения содержания растительных пигментов в фитопланктоне. Подходы для определения пигментов в перифитоне, микрофитобентосе и донных отложениях, естественно, ограничены экстрактивными методами (Pickney et al., 1994; Сигарева и др., 2000), хотя есть и другие предложения, например с помощью фотографирования (Sagavia et al., 1999).

Таким образом, современные методы определения растительных пигментов основаны на их физико-химических свойствах. Несмотря на постоянное усовершенствование, все методы оценки содержания пигментов в водоемах остаются косвенными, поэтому необходимо представлять цепочку связей между концентрацией пигмента и свойствами, на которых основаны инструментальные измерения. Модернизация методов направлена в основном на автоматизацию определений и уточнение количественных критериев. Наибольшая по объему и лучшая по качеству информация о растительных пигментах может быть получена хроматографированием. В настоящее время хроматография, в частности ВЭЖХ, могла бы применяться для массовых анализов пигментов, но этот метод остается недоступным для российских гидробиологов, помимо высокой стоимости оборудования, из-за недооценки экологического значения сведений о растительных пигментах. Поэтому известная триада К.А. Тимирязева об облигатной связи таких понятий как «Солнце, Жизнь и Хлорофилл», ждет дальнейшей расшифровки.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-00384).

SUMMARY

MODERN METHODS OF STUDIES OF PLANT PIGMENTS IN WATER BODIES

L. Ye. Sigareva

Plant pigments remain the most accessible indicators of algocenose primary production and ecosystem structure and functioning. The theoretical bases of spectrophotometric, fluorometric, chromatographic methods used for the determination and quantification of plant pigments are summarized. The traditional spectrophotometric technique is the most popular method estimating chlorophyll in natural waters and bottom sediments.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНО-ВОДОРОСЛЕВЫХ ЦЕНОЗОВ НЕКОТОРЫХ ПЕЩЕР РОССИИ

Ш.Р. Абдуллин

Башкирский государственный университет, г. Уфа
E-mail: abdullinshrbsu@mail.ru

Пещеры – это специфические экосистемы с уникальной биотой, в состав которой входят цианобактерии и водоросли (Coute, Chauveau, 1994). Региональные исследования видового состава данных организмов приобретают все большую актуальность, так как восполняют пробел в инвентаризации общего видового разнообразия флоры. Целью данной работы был сравнительный флористический анализ цианобактериально-водорослевых ценозов пещер Ледяная (Красноярский край), Аскинская (Республика Башкортостан) и Кунгурская Ледяная (Пермский край).

Пещера Ледяная расположена в 6 км от пос. Водники (г. Красноярск) на землях Березовского района Красноярского края. Протяженность полости – 720 м, глубина – 32 м, площадь – 960 м², объем – 2800 м³. Пещера имеет два входа в форме воронок. Тип полости – карстовый, горизонтальный, ходы расположены на трех горизонтах. Во входном гроте находится не тающий даже в летнее время ледник площадью 360 м². Температура воздуха в пещере +3 °С, относительная влажность около 96%. Экологическое состояние пещеры Ледяной неудовлетворительное в связи с массовой посещаемостью (Цыкин и др., 1974). Эта пещера по карстовому районированию относится к Саяно-Енисейской карстовой провинции (Дублянский, Дублянская, 2008).

Аскинская пещера – одна из карстовых пещер Южного Урала мешкообразного типа с наибольшим по площади ледником и самыми значительными ледяными сталагмитами. Полость расположена в Архангельском районе Республики Башкортостан, в 2 км вверх по течению р. Малый Аскын от д. Солонцы, на восточном склоне хребта Улу-Тау. Вход в пещеру находится на левом склоне долины, на высоте примерно 70 м над уровнем речки. Полость представляет собой зал длиной 104 м, шириной 40–60 м и высотой 10–12 м. Общая длина ходов – 230 м, площадь – 5200 м², объем – 51 100 м³, глубина – 24 м, амплитуда – 34 м (Реестр..., 2006). Аскинская пещера по карстовому районированию относится к Западно-Уральской карстовой провинции (Дублянский, Дублянская, 2008).

Кунгурская Ледяная пещера, знаменитая своими ледяными образованиями, расположена на правом берегу р. Сылвы, на северо-восточной окраине г. Кунгура (Пермская обл.). Полость залегает в гипсах, ангидритах, доломитах и известняках; ее протяженность – 5,7 км. В пещере насчитывается 70 озер. Температура воздуха изменяется от –3,7 °С до +5,0 °С. В полости присутствует туристический маршрут с искусственным освещением. Входной и выходной тоннели пещеры оборудованы шлюзами, естественные условия движения воздуха в пещере нарушены (Дублянский, Кадебская, 2003). По карстовому районированию эта пещера относится к Волго-Уральской карстовой провинции (Дублянский, Дублянская, 2008). Видовой состав цианобактерий и водорослей изучали стандартными методами (Кузяхметов, Дубовик, 2001). В результате анализа

Таблица 1

**Систематическая структура цианобактерий и водорослей, выявленных в пещерах
Аскинская, Ледяная и Кунгурская Ледяная**

Таксон	Пещера		
	Аскинская	Ледяная	Кунгурская Ледяная
Общее число видов и внутривидовых таксонов			
Число порядков	11	10	10
Число семейств	15	17	16
Число родов	20	22	22
Число видов и разновидностей	24	29	25
Среднее количество видов в одной пробе	4.7	5.5	2.5
Общие пропорции флор			
Род / семейство	1.33	1.29	1.38
Вид и разновидность / семейство	1.60	1.71	1.56
Вид и разновидность / род	1.20	1.32	1.14
Cyanoprokaryota			
Число порядков	2	2	3
Число семейств	4	5	6
Число родов	4	6	9
Число видов и разновидностей	8	8	11
Пропорции флор Cyanoprokaryota			
Род / семейство	1.00	1.20	1.50
Вид и разновидность / семейство	2.00	1.60	1.83
Вид и разновидность / род	2.00	1.33	1.22
Bacillariophyta			
Число порядков	5	3	4
Число семейств	6	5	5
Число родов	6	7	6
Число видов и разновидностей	6	11	7
Пропорции флор Bacillariophyta			
Род / семейство	1.00	1.40	1.20
Вид и разновидность / семейство	1.00	2.2	1.40
Вид и разновидность / род	1.00	1.57	1.17
Chlorophyta			
Число порядков	4	5	3
Число семейств	5	7	5
Число родов	10	9	7
Число видов и разновидностей	10	10	7
Пропорции флор Chlorophyta			
Род / семейство	2.00	1.29	1.40
Вид и разновидность / семейство	2.00	1.43	1.40
Вид и разновидность / род	1.00	1.11	1.00

Доминирующие таксоны, наиболее часто встречающиеся виды и спектр жизненных форм цианобактерий и водорослей в пещерах Аскинская, Ледяная и Кунгурская Ледяная

Таксон	Пещера		
	Аскинская	Ледяная	Кунгурская Ледяная
Отдел	Chlorophyta	Bacillariophyta	Cyanoprokaryota
Порядок	Oscillatoriales, Chlorococcales	Naviculales, Oscillatoriales, Chlorococcales	Oscillatoriales, Nostocales, Chlorococcales
Семейство	Phormidiaceae, Chlorellaceae	Diadesmidaceae, Pseudanabaenaceae, Naviculaceae	Pseudanabaenaceae, Nostocaceae
Род	<i>Phormidium</i> , <i>Leptolyngbya</i> , <i>Nostoc</i>	<i>Leptolyngbya</i> , <i>Navicula</i>	<i>Leptolyngbya</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Navicula</i>
Виды	<i>Leptolyngbya gracillima</i> , <i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i>	<i>Mychonastes</i> <i>homosphaera</i> , <i>Muriella</i> <i>terrestris</i> Boye-Pet., <i>Leptolyngbya gracillima</i> , <i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> , <i>Chlorococcum</i> <i>minutum</i> Starr	<i>Muriella magna</i> Fritsch et John, <i>Leptolyngbya</i> <i>gracillima</i> , <i>Mychonastes</i> <i>homosphaera</i> , <i>Calothrix</i> <i>elenkinii</i> , <i>Leptolyngbya</i> <i>boryanum</i> , <i>Amphora</i> <i>montana</i> Krasske, <i>Nostoc</i> <i>punctiforme</i> f. <i>populorum</i>
Наиболее часто встречающие- ся виды	<i>Leptolyngbya gracillima</i> , <i>Nostoc paludosum</i> (Kütz.) Elenk.	<i>Mychonastes</i> <i>homosphaera</i> , <i>Leptolyngbya gracillima</i> , <i>Chlorococcum minutum</i>	<i>Muriella magna</i> , <i>Leptolyngbya gracillima</i> , <i>Leptolyngbya boryanum</i> , <i>Amphora montana</i> , <i>Mychonastes</i> <i>homosphaera</i>
Спектр жизненных форм	P ₃ Ch ₃ hydr. ₄ amph. ₂ CF ₂ B ₂ PF ₁ C ₁ H ₁ X ₁	hydr. ₆ B ₆ Ch ₃ P ₄ CF ₂ amph. ₂ PF ₁ C ₁ H ₁ X ₁	Ch ₃ P ₄ hydr. ₄ B ₄ CF ₂ C ₂ PF ₁ M ₁ H ₁

систематической структуры флор было выявлено, что максимальная насыщенность семейств и родов видами и разновидностями характерна для Ледяной пещеры, семейств родами – для Кунгурской Ледяной (табл. 1). Среднее количество видов в одной пробе также было больше в Ледяной пещере. Наибольшая насыщенность семейств и родов Cyanoprokaryota видами и разновидностями отмечена для Аскинской пещеры, семейств родами – для Кунгурской Ледяной. Из Bacillariophyta наибольшая насыщенность семейств и родов видами и разновидностями, а также семейств родами выявлена для Ледяной пещеры. Для Chlorophyta наибольшая насыщенность семейств видами и разновидностями, а также родами отмечена для Аскинской пещеры, родов видами и разновидностями – для Ледяной.

Представители доминирующих отделов в указанных полостях заметно различались, а доминирующие семейства, виды, роды, порядки, жизненные формы и наиболее часто встречающиеся виды имели среднее сходство (табл. 2). В результате сравнительного флористического анализа по качественному коэффициенту Съеренсена–Чекановского было выявлено, что сходство видового состава изменяется от 41.5% (Аскинская – Ледяная) до 53.1% (Аскинская – Кунгурская). Во всех пещерах встречались следующие виды *Leptolyngbya gracillima* (Zopf.) Anagn. et Kom., *L. boryanum* (Gom.) Anagn. et Kom., *Calothrix elenkinii* Kossinsk., *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (Gentl.) Hollerb., *Diadesmis contenta*

(Grun. ex Van Heur.) Mann, *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punč. и *Klebsormidium nitens* (Menegh. in Kütz.) Lokhorst.

Таким образом, установлено, что в пещерах Аскинская, Ледяная и Кунгурская Ледяная систематическая структура флор и доминирующие отделы различаются, тогда как доминирующие семейства, виды, роды, порядки, жизненные формы, наиболее часто встречающиеся виды, а также видовой состав цианобактериально-водорослевых ценозов имели среднее сходство. Следовательно, на их распределение географическое положение пещер оказывает среднее влияние.

SUMMARY

COMPARATIVE ANALYSIS OF CYANOBACTERIAL-ALGAL COENOSSES FROM SOME RUSSIAN CAVES

Sh. R. Abdullin

Comparative floristic analysis of cyanobacterial-algal cenoses (CAC) from Ice (Krasnoyarsk region), Askinskaya (Bashkortostan Republic) and Kungur Ice (Perm region) caves was carried out. It was found, that flora systematic structure and dominant divisions were different in these caverns. Dominant families, species, genera, orders, life forms, prevailing frequent species of cyanobacteria and algae and CAC species composition have got average resemblance in investigated caves. Thus, the geographic location of these caverns exerts average influence on CAC distribution.

АНАЛИЗ ТОКСИЧНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА ГИПЕРТРОФНОГО ОЗЕРА НЕРО

О.В. Бабаназарова¹, Р. Кармайер², С.И. Сиделев¹, А.А. Зубишина¹,
С.В. Шишелева¹, Е.Г. Сахарова¹, Р.А. Рахмангулов¹, Е.М. Александрина¹

¹Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, г. Ярославль

²Институт лимнологии, г. Монзее, Австрия

E-mail: baba@bio.uniyar.ac.ru

Развитие синезеленых водорослей в водоемах при эвтрофировании, как правило, сопровождается появлением различных типов токсинов: гепатотоксинов, нейротоксинов, дерматотоксинов. Гепатотоксины продуцируются представителями родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Planktothrix* и *Nostoc*. В Европе систематические исследования качественного и количественного состава наиболее распространенного гепатотоксина – микроцистина – проводится более 10 лет. В 1997 г. Всемирная организация по здравоохранению установила в качестве предельно допустимой нормы содержания микроцистина LR в питьевых водах 1 мкг/л (World Health Organization, 1998).

Цель настоящего исследования – оценить токсичность фитопланктона при изменении его структуры в гипертрофном оз. Неро за последнее десятилетие современными методами жидкостной хроматографии и масс-спектрометрии.

Озеро Неро – самое большое по площади в Ярославской области (58 км²), расположено в Верхнем Поволжье между 57°06' – 57°12' с.ш. и 39°21' – 39°30' в.д. Озеро мелководное: средняя глубина – 1.6 м, максимальная – 4.7 м. В начале XXI в. по большинству параметров (общий фосфор, содержание хлорофилла *a* в сестоне и донных отложениях, биомасса фитопланктона, интенсивность фотосинтеза, показатели структуры зоопланктона) трофический статус озера оценивался как переходный между эвтрофным и гипертрофным состоянием (Состояние экосистемы..., 2008).

Пробы воды отбирали из поверхностного слоя водной толщи в северной части оз. Неро, прилегающей к г. Ростову Великому, на постоянных станциях (№ 3, 4, 5, 7, 8) (Ляшенко, 1991; Бабаназарова, 2003). Анализировали усредненные результаты за июнь – сентябрь 1999–2004, 2005–2007 гг., в период наибольшего развития планктотрихетового комплекса в озере. Минеральные растворенные формы азота и фосфора, общий фосфор, качественный и количественный состав фитопланктона, содержание хлорофилла анализировали общепринятыми методами.

В 2008 г. впервые проводилось определение содержания микроцистинов в сестоне: на станции № 5 ежемесячно, с июня по сентябрь – со станций № 3, 4, 7, 8. Содержание микроцистинов в сестоне анализировали методами высокоэффективной жидкостной хроматографии в лаборатории доктора Райнера Кармайера в Институте лимнологии Австрийской академии наук (г. Моизее) согласно лицензированным методикам и стандартам ISO 20179:2005 с использованием фотодиодного детектора (HPLC-DAD) (Kutmaier et al., 2003). Пробы сестона концентрировались на стекловолокнистые фильтры GF/A непосредственно после отбора проб воды. Фильтры сушили при температуре 50 °C и затем хранили замороженными в холодильнике при –18 °C. Для анализа сетной пробы было профильтровано около 20 л воды из оз. Неро (станция № 3) и сконцентрировано до 250 мл при помощи планктонной сети из капронового сита № 77. Экстракцию микроцистинов проводили в 75%-ном метаноле (Characterization..., 1999), а их анализ – методом высокочувствительной жидкостной хроматографии (HPLC) с использованием фотодиодного детектора (HPLC-DAD) (Kutmaier et al., 2003). Для идентификации микроцистинов использовали спектры в диапазоне длин волн 200–300 нм и времени удержания (Lawton et al., 1994). Стандарты микроцистинов были получены из центра Cyanobiotec GmbH (Берлин, Германия). Дополнительно отбирали и анализировали чистую HPLC фракцию методом позитивной масс-спектрометрии (MALDI-TOF MS) (Kutmaier et al., 2004).

Для обнаружения различий между средними значениями двух выборок применялся ранговый U-критерий Манна-Уитни, для выявления линейных зависимостей между некоторыми параметрами – корреляционный анализ с использованием коэффициента корреляции Пирсона.

Характер изменений абиотических показателей в разные периоды свидетельствует о значительных сдвигах в функционировании экосистемы, произошедших в 2005–2007 гг. по сравнению с 1999–2004 гг. (рис. 1). Зафиксировано статистически значимое снижение содержания аммонийного азота и повышение – нитратного азота, минерального растворенного и общего фосфора. Значимо уменьшились средняя прозрачность воды и глубина эвфотной зоны в последний период, но увеличилась общая численность водорослей.

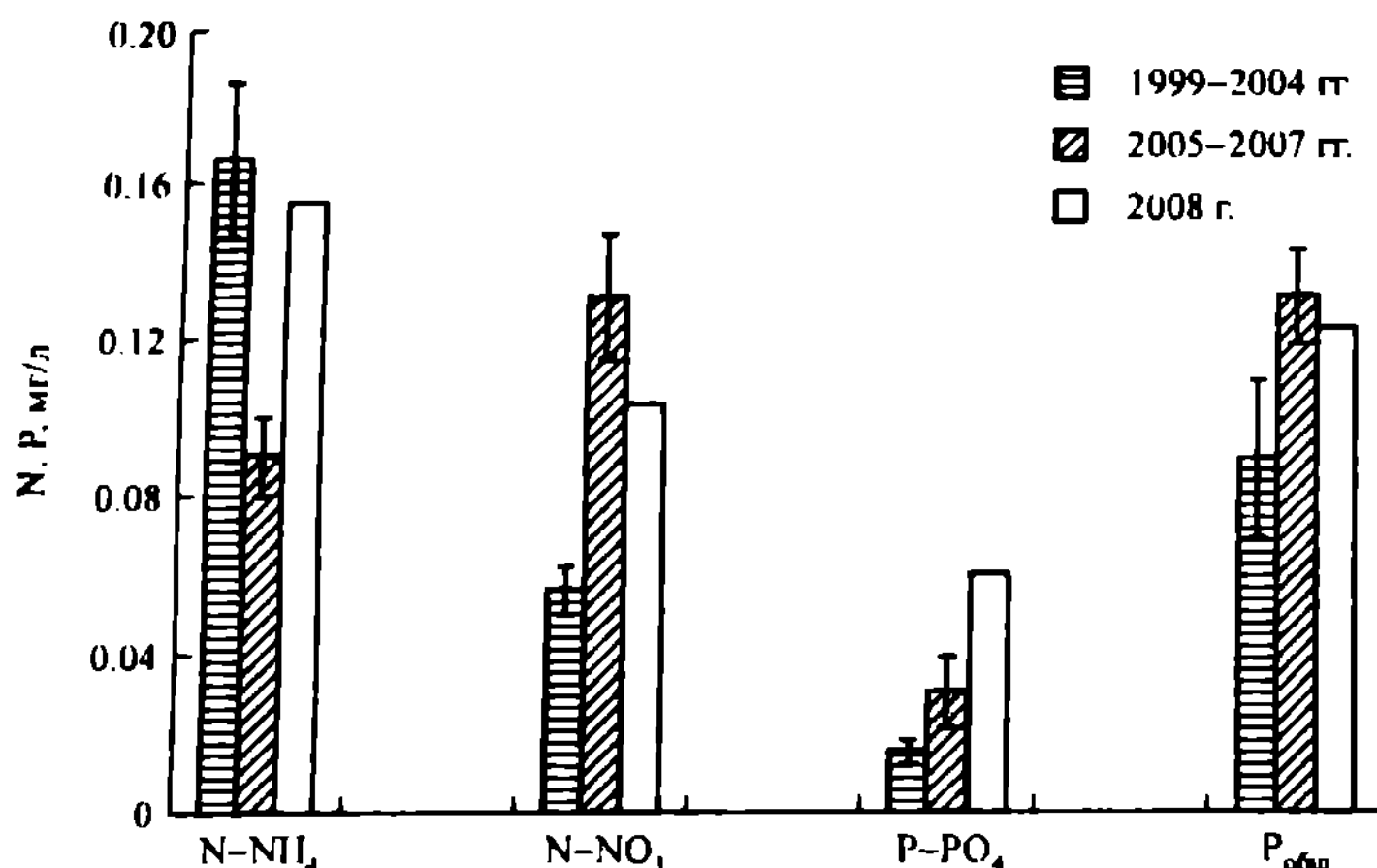


Рис. 1. Среднее (июнь – октябрь) содержание биогенных элементов в разные годы

В 2008 г. концентрации аммонийного азота были близки к периоду 1999–2004 гг., содержание минерального фосфора еще более возросло относительно 2005–2007 гг., остальные показатели укладываются в диапазон значений, характерных для 2005–2007 гг. (см. рис. 1). Период 2005–2007 гг. можно выделить как переломный в функционировании лимнической системы по целому ряду абиотических параметров.

Статистически значимо и сопряженно с абиотическими параметрами изменились и показатели развития фитопланктона озера (рис. 2). Спад в содержании хлорофилла *a* в 1999–2004 гг. (Сигарева, 2008; Сиделев, Бабаназарова, 2008) сменился новым подъемом. В последние 3–4 года достоверно возросли как численность, так и биомасса фитопланктона. Значимое увеличение вклада синезеленых водорослей произошло в основном за счет повышения биомассы группы видов типа *S₁* (согласно “Towards a functional...”, 2002) с 35% до 62%. Возрастание биомассы фитопланктона в летний период 2005–2007 гг. было обусловлено резким изменением структуры фитопланктона по «катастрофическому» типу, которое привело к полному доминированию планктотрихетового комплекса синезеленых водорослей.

Характерные черты такого «катастрофического» перехода отмечались в осцилляториевых (планктотрихетовых) 55 мелководных (глубиной до 3 м) датских озерах (On the dominance..., 1997), где анализировали взаимосвязи между биогенными элементами, условиями освещенности и доминированием *Oscillatoriaceae*. При этом значимых связей между развитием последних и соотношением $N_{\text{NH}_4}/P_{\text{общ}}$ не выявлено, но в то же время получены отрицательные корреляции между обилием нитчатых синезеленых с условиями освещенности. Озера, в которых осциллятории доминировали, были менее прозрачными при одном и том же уровне общего фосфора, чем озера, где эти водоросли были редки. Особенно четко такая зависимость проявлялась при концентрации $P_{\text{общ}} < 0.3$ мг/л. Это свидетельствует не только о теневыносливости дан-

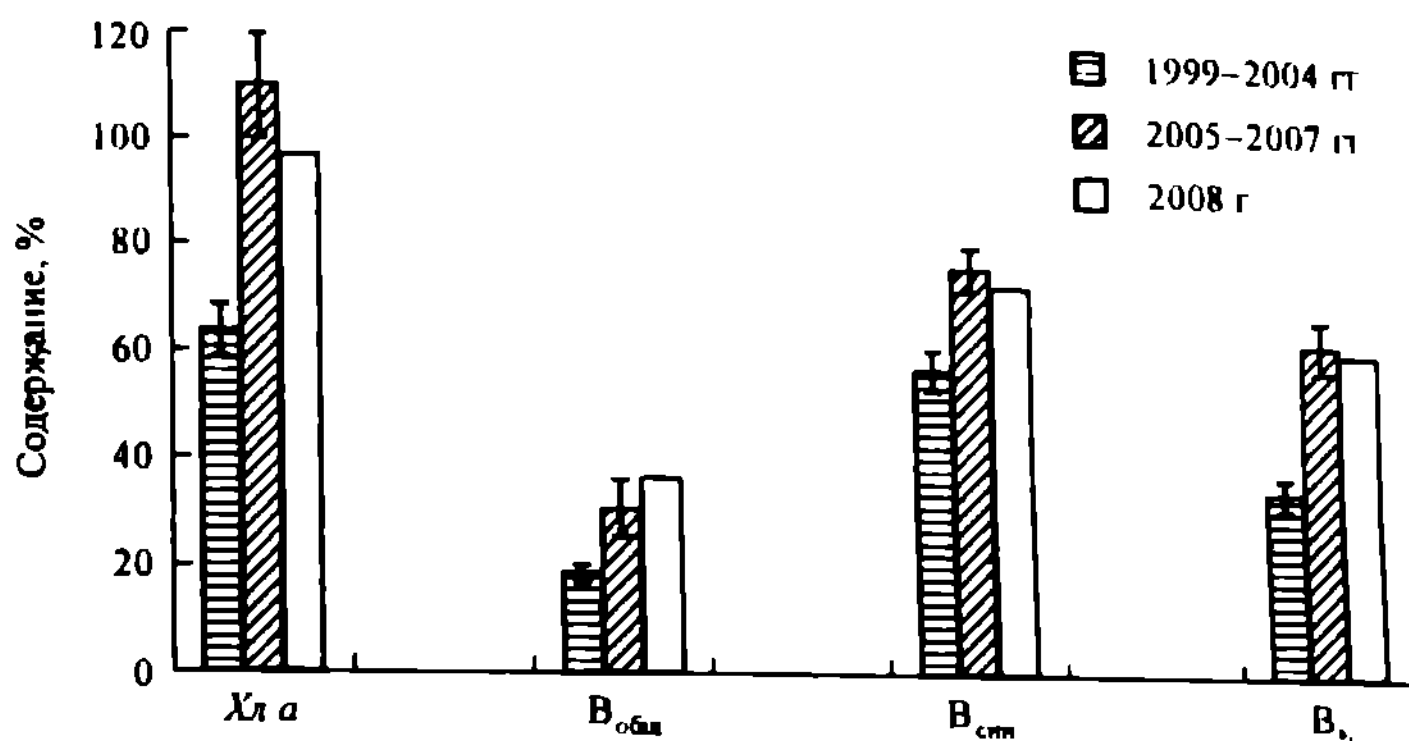


Рис. 2. Средние (июнь – октябрь) содержания хлорофилла *a* (Хл *a*), общей биомассы фитопланктона (В_{общ}), относительной биомассы синезеленых водорослей (В_{сип}) и планктотрихетового типа (В_т) в разные годы

ной группы водорослей, но и о поддержании ими низкой освещенности в водоемах.

В оз. Неро нами также было обнаружено значимое снижение освещенности при развитии планктотрихетового комплекса (Babanazarova, Lyashenko, 2007). Таким образом возникает самоподдерживающаяся система: развитие тонких нитчатых синезеленых водорослей планктотрихетового типа, адаптированных к низкой освещенности и ее резким изменениям, создает эффект самозатенения, что лимитирует по этому параметру развитие других видов водорослей.

Биомасса фитопланктона в летний период 2008 г. характеризовалась высокими средними значениями (36.5 мг/л), с постепенным нарастанием от июня к августу и резким подъемом в сентябре. В составе сообщества преобладали *Cyanophyta* (32–86% от общей биомассы фитопланктона), основную часть которых составляли водоросли планктотрихетового комплекса (29.1–64.4% от общей биомассы): (*Limnothrix redekei* (Van Goor.) Meffert. (22.2–30.2%), *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. (3.7–19.2%), *Planktothrix agardhii* Gom (2–17.3%) и *Lyngbya limnetica* Lemm. (0.4–1.3%)). На уровне субдоминанта развивалась азотфиксирующая синезеленая водоросль *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk. (4–13.5%). Роль видов из рода *Lyngbya* была незначительна. В целом летняя динамика фитопланктона в 2008 г. соответствовала характеру сезонной сукцессии последних лет наблюдений с преобладанием планктотрихетового фитопланктона. Предположение о начале перехода сукцессии фитопланктона открытой части оз. Неро к устойчивому преобладанию синезеленых водорослей планктотрихетового типа (Babanazarova, Lyashenko, 2007) подтверждается данными многолетних наблюдений, включая 2008 г.

Содержание микроцистинов в июне – сентябре 2008 г. оказалось незначительным – от 0.55 до 1.92 мкг/л. Наибольшее их количество (12.91 мкг/л) отмечено в сетной пробе с биомассой фитопланктона 1.39 г/л. При анализе данной пробы спектр абсорбции максимально совпадал на длине волны 240 нм при времени задержания 14.59 и 19.57 мин, что соответствует микроцистину RR и

микроцистину LR. Анализ выделенных пиков HPLC фракций по времени задержания 14.3 и 19.7 мин методом MALDI-TOF MS показал наличие фракций MC-RR [M + H 1038] и MC-LR [M + H 995] соответственно, подтвердив результаты высокоэффективной жидкостной хроматографии.

Изначально мы связывали проявление генотоксического эффекта воды оз. Неро (Прохорова и др., 2008) с увеличением в 2005 г. развития *Planktothrix agardhii*, потенциальная токсичность которого по продукции микроцистина известна (Kuttayyer et al., 2004). В 2008 г. биомасса этого вида с июня по сентябрь варьировала от 0.84 до 6.5 мг/л, достигая в сетной пробе 27.7 мг/л. Продукция микроцистинов характерна также для представителей рода *Microcystis*, из которых они и были изначально выделены. Их биомасса в озере, изменяясь в ходе сезонной динамики от 0.14 до 3.45 мг/л, была невелика. В сентябре биомасса по станциям варьировала от 0.71 до 1.56 мг/л, составив в сетной пробе 16.9 мг/л.

Анализ зависимости между концентрациями токсинов и биомассой водорослей разного таксономического уровня показал, что с общей биомассой водорослей, биомассой синезеленых и *Planktothrix agardhii* корреляции были незначимы. Статистически значимая связь ($r = 0.84$, $p < 0.05$, $n = 9$) была получена между суммарными концентрациями микроцистинов и биомассой видов рода *Microcystis*. Соответственно можно выдвинуть предположение о токсичности в оз. Неро видов этого рода. Ранее отмечалось (Babanazanova, Lyashenko, 2007) значительное уменьшение вклада его представителей в суммарную биомассу фитопланктона озера. За последние 5 лет произошло дальнейшее снижение их доли в летнем фитопланктоне – с 7–15.3% (1999–2004 гг.) до 2.4–4.6% (2005–2008 гг.) по максимальным годовым значениям. Тем не менее при наличии сгонно-нагонных явлений возможно увеличение концентрации водорослей рода *Microcystis* в опасных количествах в оз. Неро, соединенном с гидрографической сетью рек, являющихся источниками питьевого водоснабжения для поселков и городов Ярославской области.

Учитывая широкое распространение этих водорослей в реках, озерах и водохранилищах, используемых в рекреационных целях и как источников питьевого водоснабжения, необходимо шире изучать продукцию микроцистинов и наличие генотипов, отвечающих за их продуцирование в гидробиологических исследованиях и внедрять методы исследований в практику служб водоснабжения РФ.

Таким образом, выявлены существенные изменения экосистемы оз. Неро по ряду абиотических и альгологических показателей, произошедшие с 2005 г. Отмечено возрастание концентраций азота и фосфора, ухудшение подводного светового режима. Произошло резкое изменение в структуре планктонного альгоценоза – двукратное увеличение вклада синезеленых водорослей в общую биомассу фитопланктона, причем переход произошел скачкообразно – по «катастрофическому» типу.

Впервые для оз. Неро определены концентрации в sestоне природных токсинов синезеленых водорослей – микроцистинов LR и RR. Статистически значимая корреляция была получена между суммарными концентрациями микроцистинов и биомассой видов рода *Microcystis*, что свидетельствует о возможной токсичности представителей именно этого рода в оз. Неро.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-01771-а)

ANALYSIS OF PHYTOPLANKTON TOXICITY IN THE HYPERTROPHIC NERO LAKE

O. Babanazarova, R. Kurmayer, S. Sidelev, A. Zubishina, S. Shisheleva, E. Sakharova,
R. Rakhmangulov, E. Aleksandrina

Important changes of the Nero Lake's ecosystems have been taken by abiotic and algological parameters since 2005. Increasing of nitrogen and phosphorus concentration, getting worse the light penetration conditions of water and increasing of phytoplankton abundance were noted. The structure of phytoplankton was changed dramatically by the "catastrophic" way. The contribution of planktotrichetum (*Limnothrix redekei*, *Pseudoanabaena limnetica*, and *Planktothrix agardhii*) biomass to total of phytoplankton biomass increased since 35% (1999–2004) to 62% (2005–2009). Firstly in Russia results of microcystins concentration were obtained according to the license methods and standards of ISO 20179:2005. The microcystin content of the samples was relatively low in seasonal dynamic, 0.55–1.92 mg/l MC (RR + LR). Correlations of microcystin content to total biomasses of algae, blue green algae, or *Planktothrix agardhii* were negligible. A significant correlation ($r = 0.84$, $p < 0.05$) was obtained in the case of the *Microcystis* genus. Possibility of this genus toxicity in the Nero Lake was analyzed.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ФИТОПЛАНКТОНА ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Т.Б. Голоколёнова

Волгоградское отделение ФГНУ «Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства», г. Волгоград
E-mail: Lysak-alga@yandex.ru

Настоящая работа посвящена изучению фитопланктона – первичного продукционного звена кормовой базы высокоэвтрофного Цимлянского водохранилища. Наиболее полно фитопланктон водохранилища изучен в летний период (Калинина, 1987; Лысак, 2000). После почти 20-летнего перерыва стало возможным осуществить общий мониторинг структурно-функциональных характеристик фитопланктона в сезонном аспекте.

Материалом для данной работы послужили сезонные сборы (весна, лето, осень), выполненные в 2006–2008 гг. на 30 станциях, охватывающих все плесы и биотопы водохранилища (рис. 1), характеристика которого приведена ранее (Лысак, 2002; Генкал, Голоколёнова, 2008). Изучали видовой состав, динамику биомассы фитопланктона (БФ), содержание хлорофилла *a* ($Chl\ a$) Интенсивность фотосинтеза (A_{max}) и деструкции ОВ (R) определяли скляночным методом в его кислородной модификации. Интегральную (под $1\ m^2$) первичную продукцию (ΣA) рассчитывали перемножением величины A_{max} и прозрачности воды, интегральную деструкцию (ΣR) – умножением R на среднюю глубину. Пробы обрабатывали по общепринятым в гидробиологии методикам (Лаврентьева, Бульон, 1981; Бульон, 1983; Кузьмин, 1975; SCOR-UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980). При анализе данных для оценки флористического сходства использовали индекс Сьёренсена–Чекановского (K_{sc}) (Песенко, 1982). Доминирующими считали виды, биомасса которых составляла $\geq 10\%$ общей биомассы в пробе.

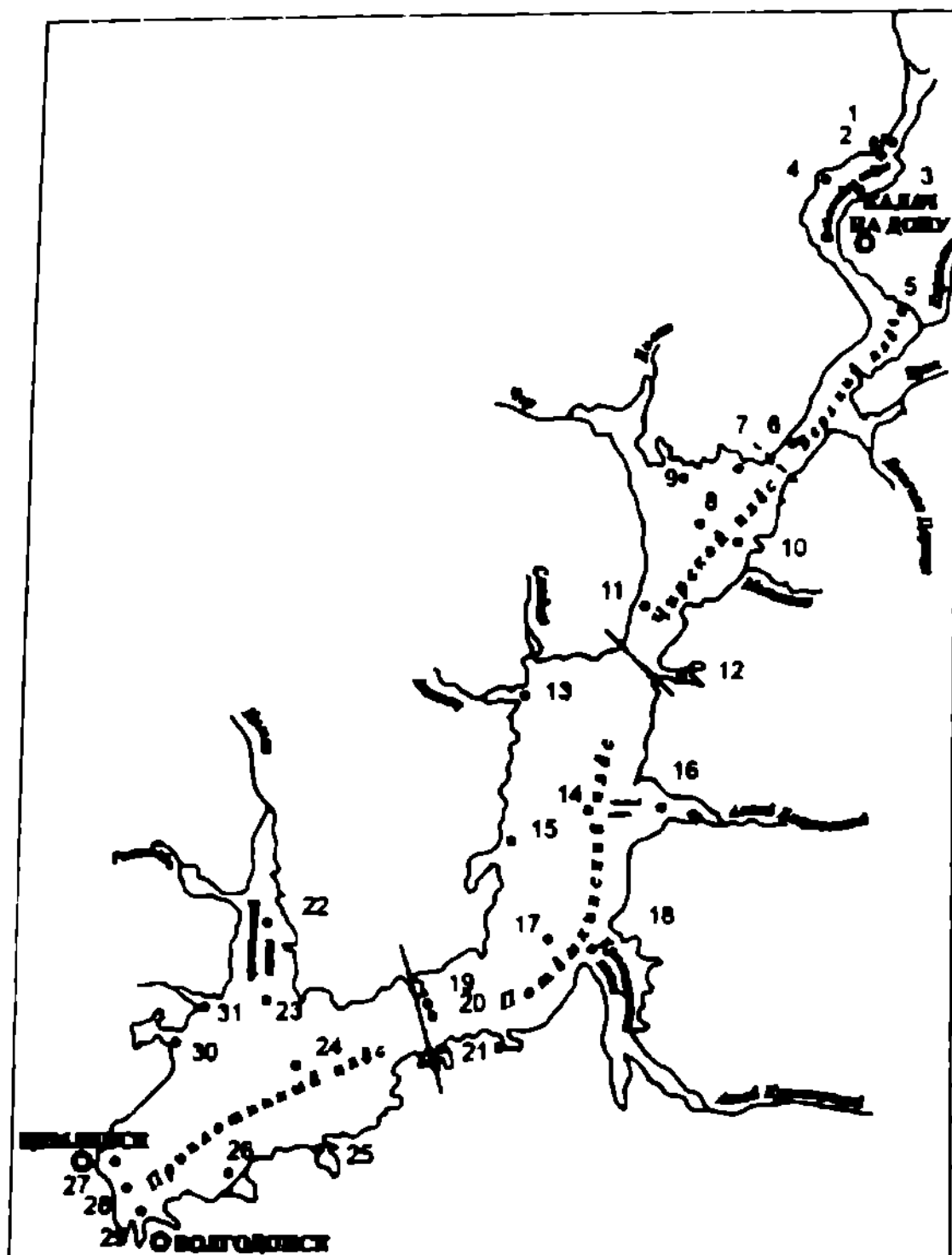


Рис. 1. Карта-схема Цимлянского водохранилища с границами плесов и станциями наблюдения

Гидрометеорологические условия в период исследования были сходны и характерны для климатических условий региона – это были годы со средней водностью при наибольшей сумме эффективных температур в 2007 г.

За период 2006–2008 гг. выявлено 489 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к девяти отделам. Высокая флористическая насыщенность объясняется сложной морфометрией водохранилища, где выделяются озерные и речные плесы, и соответственно большим разнообразием биотопов. В составе флоры преобладали *Chloro-*

phyta (32.7%), *Bacillariophyta* (29.2%) и *Cyanophyta* (15.5%). Суммарное число таксонов водорослей рангом ниже рода в отдельные годы довольно сходно: 2006 г. – 245, 2007 г. – 315, 2008 г. – 261 при их максимальном богатстве в 2007 г. Коэффициенты флористического сходства по сезонам и годам ($K_{сч} = 0.66–0.71$) оказались очень высоки. В весенне-осенний период альгофлора планктона была сформирована диатомовыми и зелеными, в летний период подобная структура отмечалась только в речном Верхнем плесе, а в озеровидной части водоема она представлена синезелеными и зелеными, или зелеными и синезелеными водорослями.

Сравнение полученных данных с материалами 1980-х годов показало увеличение в 1.5 раза видового разнообразия водорослей ($K_{сч} = 0.46$), за счет мелкоклеточных форм отделов *Chrysophyta*, *Bacillariophyta* (в основном из класса *Centrophyceae*), *Cryptophyta* и увеличения числа представителей рода *Oscillatoria* из отдела *Cyanophyta*, что может свидетельствовать об ухудшении экологического состояния водоема. Из общего списка 314 – виды-индикаторы сапробности, основная часть которых представлена мезосапробами (79%) и малочисленной группой олигосапробов (18%). В последние годы увеличилось количество индикаторов зоны высокого органического загрязнения (7 таксонов).

В апреле средняя БФ (за два года) составляла 5.4 ± 0.43 мг/л. Ее основу на всей акватории водохранилища формировали центрические диатомовые водоросли (90% от общей биомассы): *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. invisitatus* Hohn et Hellegrman и комплекс мелких центрических диатомей: *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et. Moller, *S. triporus* Genkal et Kuzmin, *S. makarovaе* Genkal, *Cyclotella meduanae* Germain, *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round. В позднелетний период (май 2006 г.) уровень развития фитопланктона был несколько выше – 7.9 ± 0.68 мг/л, однако уменьшалась доля диатомовых (50%), а увеличивалась доля синезеленых (18%). Из диатомовых доминировали те же виды, а из синезеленых – *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom., которая особенно характерна для Приплотинного плеса.

В летне-осенний период преобладающей группой в фитопланктоне Цимлянского водохранилища были синезеленые водоросли, определяющие его биомассу и вызывающие ежегодное сильное «цветение» воды. В среднем для трех лет БФ летом достигала 13 ± 1.04 мг/л (максимальная 124 мг/л при нагоне в заливах), 72–95% которой составляла биомасса синезеленых: *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Gréb., *A. spiroides* Kleb., *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. В периоды резкой смены погодных условий и подавления развития синезеленых активным ветровым перемешиванием отмечено спорадическое доминирование диатомей *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim.

Осенью, в октябре, после снижения температуры воды БФ уменьшалась до 5.9 ± 3.2 мг/л. Однако в озеровидной части водохранилища при сохранении штилевой ясной погоды условия еще благоприятствуют бурной вегетации синезеленых. Их биомасса в нагонных пятнах достигала 122 мг/л. В этот период преобладали доминанты весенне-летнего комплекса видов, однако их разделение по акватории водоема было неравномерным: в верхней части водохранилища доминировали диатомей (*S. hantzschii*), криптофитовые (*Chroomonas acuta*) и синезеленые (*M. aeruginosa*), а в озеровидной – синезеленые (*Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*) и диатомовые (*Aulacoseira granulata*).

По продольному профилю водохранилища наибольшая средневегетационная БФ зафиксирована в Потемкинском плесе – 12.6 мг/л (рис. 2) с преобладанием синезеленых и диатомовых водорослей – 47 и 37% соответственно. Вторым плесом по уровню БФ был Приплотинный – 11.4 мг/л, где доминировали синезеленые (до 79%). Уровень развития фитопланктона в водах Чирского плеса ежегодно был меньше в 2–3 раза (4.6 мг/л), чем в лежащих ниже плесах и в 1.5 раза – Верхнего (6.1 мг/л).

В среднем за 2006–2008 гг. численность водорослей составила 76 742 тыс кл/л, а биомасса – 9.8 мг/л, что несколько выше, чем в 1980-е годы – 8.5 мг/л (Калинина, 1987).

В течение 2006–2008 гг содержание $Хл\ a$ в водохранилище изменялось в широком диапазоне – от 0.7–9.0 до максимальных 85–324 мкг/л, но наиболее часто – до 10 мкг/л. Рассматривая динамику пигментов в толще воды, необходимо отметить довольно тесную связь их содержания с температурными условиями в водоеме, так как максимальные значения и наибольший диапазон величин отмечались в период массового «цветения» синезеленых. Концентрации $Хл\ a$ отражали тренд БФ с высоким уровнем корреляции ($r = 0.45–0.82$)

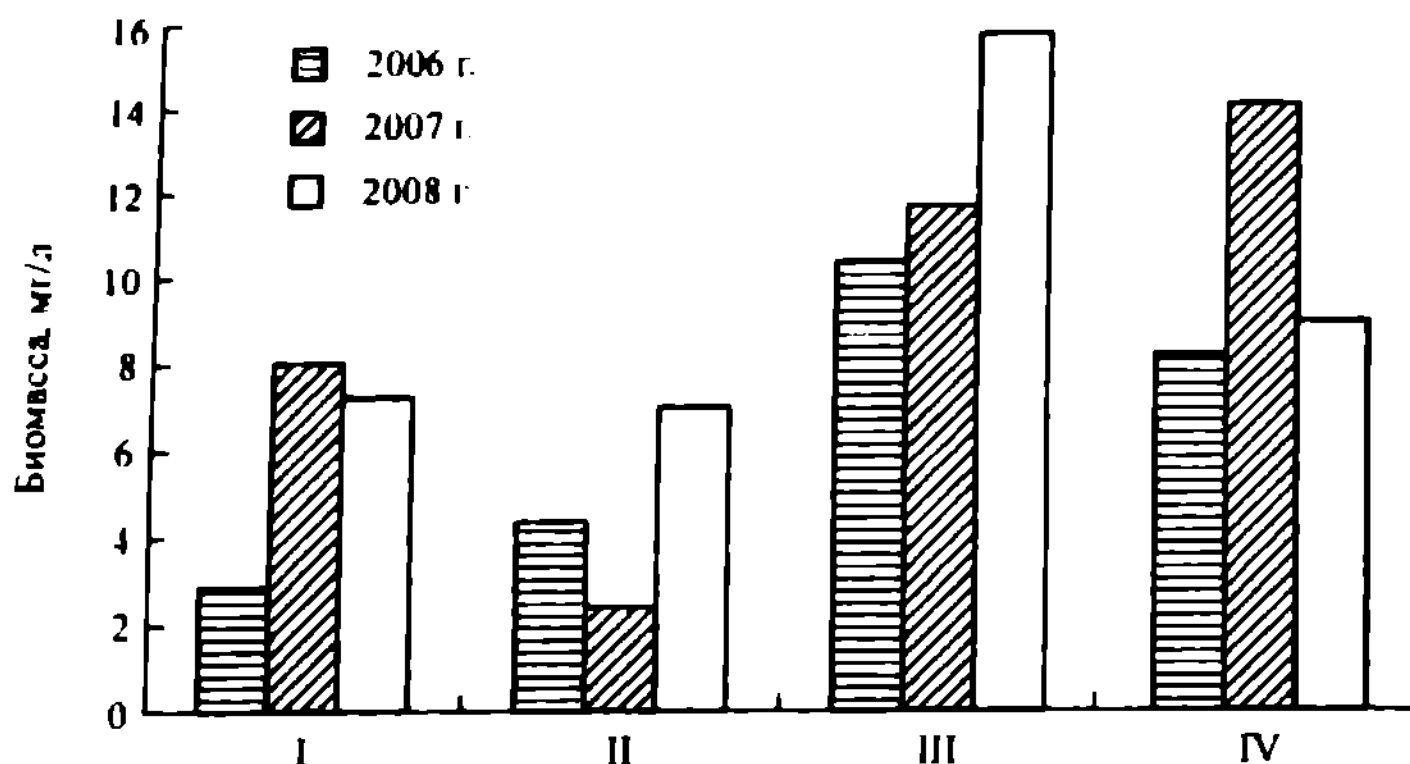


Рис. 2 Динамика средневегетационных БФ (2006–2008 гг.) по продольному профилю Цимлян-ского водохранилища.

I–IV – плесы I – Верхний, II – Чирский, III – Потемкинский, IV – Приплотинный

В весенний период содержание $Хл\ a$ колебалось в широких пределах (рис. 3а). Максимальные значения (около 40 мкг/л) были характерны для Верхнего и Потемкинского плесов. Наиболее часто отмечались концентрации 10 мкг/л, что предполагает преобладание мезотрофных вод над эвтрофными в этот период. Концентрации $Хл\ a$ в придонных слоях почти в 2 раза превышали показатели поверхностного 3-метрового горизонта.

В середине летнего сезона в водохранилище отмечены самые высокие концентрации $Хл\ a$ – 100–300 мкг/л (рис. 3б). В данный период наблюдался и наибольший диапазон варьирования их величин с минимальными значениями в двух верхних плесах. Максимальные значения $Хл\ a$ регистрировались в озеровидной части водохранилища, где вегетирует основная масса фитопланктона, с доминированием синезеленых водорослей.

Летом распределение водорослей по вертикали, по-видимому, довольно однородное, так как различия между концентрациями $Хл\ a$ в верхнем 3-метровом слое и во всем столбе воды незначительны. Однако в Приплотинном плесе в придонных слоях глубоководных участков значения несколько ниже.

Осенью наиболее часто отмечались концентрации $Хл\ a$ до 30 мкг/л (рис. 3в). Доля величин, характерных для мезотрофных вод, повышалась, однако сохранялся их широкий диапазон. В этот период речной участок приобретал черты эвтрофных вод, где регистрировалось очень высокое содержание $Хл\ a$ (>80 мкг/л) за счет «цветения» центрических диатомовых водорослей. В этот период наблюдалась наибольшая прямая стратификация показателя в толще воды – различия в концентрациях в поверхностном слое воды были почти в 3 раза выше, чем в интегрированных пробах.

В среднем для вегетационного периода концентрация $Хл\ a$ в водохранилище составила 28,3 мкг/л с максимумом летом – 43,7 мкг/л, что сопоставимо с данными 1986 г. – 25,9 и 77,9 мкг/л соответственно (Калинина, 1987).

Фотосинтез фитопланктона в максимуме вертикального профиля A_{max} изменялся от 0,25–1,52 до 3,2–11,4 мг O_2 /(л·сут) (см. таблицу). Сезонный ход и рас-

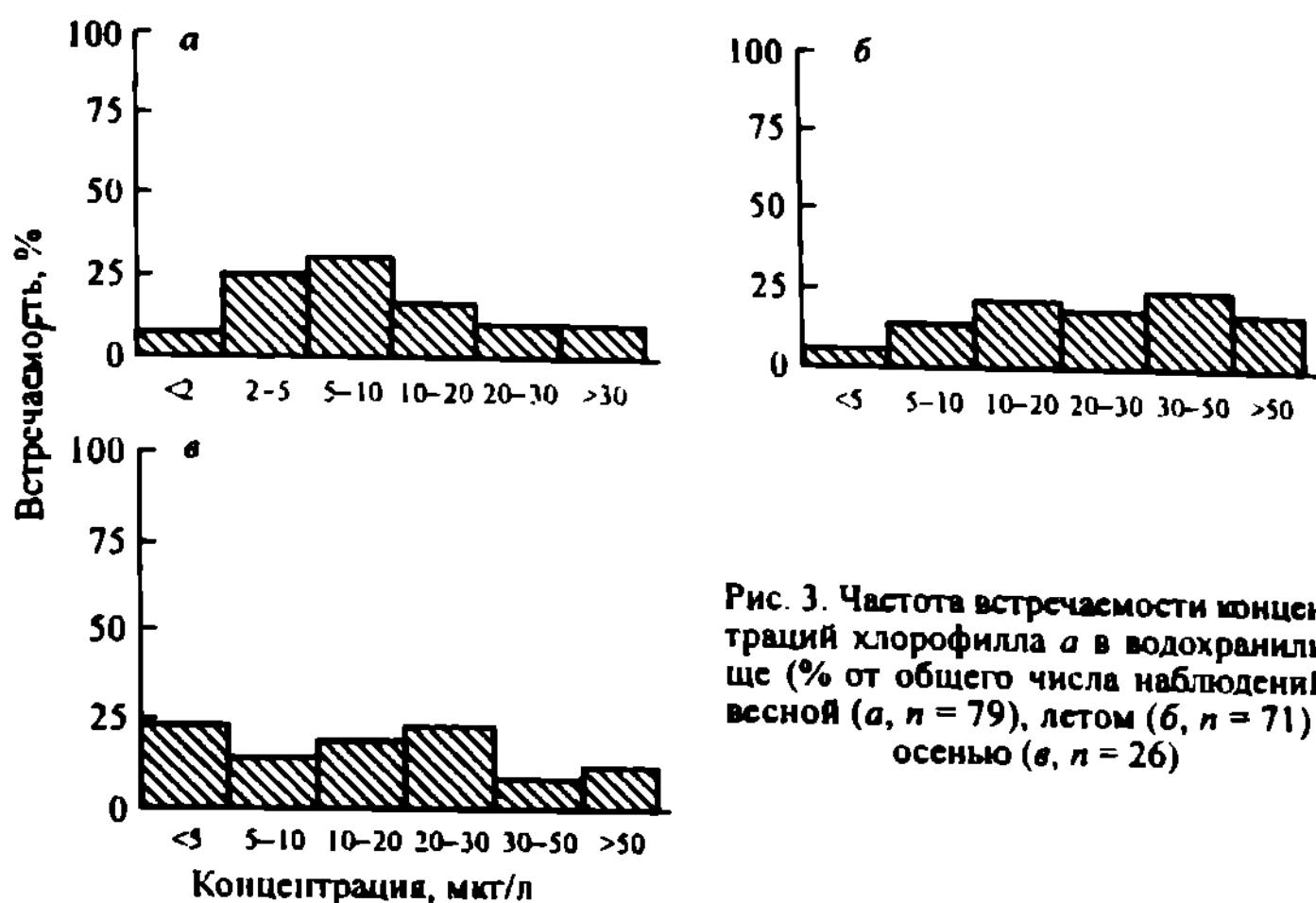


Рис. 3. Частота встречаемости концентраций хлорофилла *a* в водохранилище (% от общего числа наблюдений) весной (а, $n = 79$), летом (б, $n = 71$) и осенью (в, $n = 26$)

пределение по плесам A_{\max} соответствовали показателям обилия фитопланктона, о чем свидетельствует тесная корреляционная зависимость между A_{\max} и $Хл\ a$ ($r = 0.64-0.89$). Удельная фотосинтетическая активность водорослей очень высокая (см. таблицу).

Показатель ΣA в период исследования колебался от 0.92–4.5 до 6.64–26.4 г $O_2/(м^2 \cdot сут)$. Повышенные значения ΣA , как БФ и содержания $Хл\ a$, были характерны для Потемкинского плеса, минимальные величины отмечались в водах Чирского плеса, принимающего основную массу аллохтонного ОВ.

Значения A_{\max} существенно превышали величины R , которые изменялись в небольшом диапазоне: 0.05–3.12 мг $O_2/(л \cdot сут)$ – для отдельных станций и 0.47–2.11 мг $O_2/(л \cdot сут)$ – для сезонов. Однако интегральные показатели первичной продукции были ниже интегральной деструкции ΣR , которая была >35 г $O_2/(м^2 \cdot сут)$. Баланс органического вещества ($\Sigma A/\Sigma R$) при этом менялся в течение сезона и был неодинаков на различных участках водоема: автотрофная фаза ($\Sigma A/\Sigma R > 1$) совпадала с весенним и летним максимумами развития фитопланктона, гетеротрофная ($\Sigma A/\Sigma R < 1$) отмечалась чаще осенью. В целом для водохранилища баланс ОВ отрицательный, что типично для водоема, принимающего приток аллохтонного ОВ.

В Чирском и Приплотинном плесах, которые аккумулируют наибольший объем аллохтонных поступлений, деструкционные процессы в большинстве случаев преобладали над продукционными и в среднем за сезон примерно на половину обеспечивались за счет фотосинтеза фитопланктона. В Верхнем и Потемкинском плесах в основном преобладали продукционные процессы, что соответствует высокоэвтрофному состоянию этих участков, подверженных наибольшей антропогенной нагрузке. По расчетным данным, в среднем за сезон в исследуемые годы во всем объеме водохранилища валовой продукции фитопланктона образовалось примерно 12.0 млн т сырого вещества, что сопоставимо с данными предыдущих лет.

Сезонная динамика суточных величин первичной продукции и деструкции ОВ

Показатель	Весна	Лето	Осень	Среднесезонная
A_{max} , мг O_2 /л	1.32	5.51	1.42	3.85
САЧ, мг O_2 /мг Chl	176	288	129	223
R , мг O_2 /л	0.79	1.90	0.54	1.30
ΣA , т O_2 /м ²	3.70	12.2	4.93	8.96
ΣR , т O_2 /м ²	5.25	17.1	5.35	11.33

Таким образом, исследования фитопланктона Цимлянского водохранилища в 2006–2008 гг. позволили выявить его высокую флористическую насыщенность. Отмечены ранее неизвестные для водоема виды, представленные мелко-клеточными формами – индикаторами органического загрязнения. Преобладающей группой фитопланктона водохранилища были синезеленые водоросли, определяющие его суммарную биомассу в летне-осенний период и вызывающие ежегодное сильное «цветение» воды. Повышенными значениями БФ, содержанием $Chl\ a$ и ΣA выделялся Потемкинский плес, минимальными величинами отличались воды Чирского плеса, принимающего основную массу аллохтонного ОВ. На основании величин БФ, $Chl\ a$ и ΣA водохранилище сохраняет категорию высокоэвтрофного водоема.

SUMMARY

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF PHYTOPLANKTON IN THE TSIMLYANSKII RESERVOIR

T.B. Golokolenova

Present work is dedicated to study phytoplankton – the main source of primary production in the Tsimlyanskii Reservoir in 2006–2008. We carried out monitoring of structural and functional characteristics of phytoplankton in the seasonal aspect. Phytoplankton biomass, chlorophyll content and integrated primary production are presented. Annual production of phytoplankton was about 12 million tones in the total volume of the reservoir. Therefore we conclude that the Tsimlyanskii Reservoir maintains its high eutrophic status.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В НЕБОЛЬШИХ КАРСТОВЫХ ОЗЕРАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

Е.С. Гусев

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., пос. Борок
E-mail: cvsergus@yahoo.com

Озера карстового происхождения имеют определенные морфометрические характеристики, прежде всего большие глубины и воронкообразную форму котловины. Вследствие этого наблюдается устойчивая стратификация водных масс,

часто отмечаемая в водоемах данного типа, что способствует неравномерному распределению гидробионтов в толще воды из-за различий в плотности воды, содержании кислорода, биогенных элементов и других показателей (Gliwicz, 1979; Nitrogen limitation..., 2003). Водоросли активно приспосабливаются к этим условиям, концентрируясь на различных горизонтах для более эффективного использования ресурсов, что важно учитывать при изучении функционирования фитопланктона (Reynolds, 2006). Цель настоящей работы – изучить особенности вертикального распределения планктонных водорослей в разнотипных озерах карстового происхождения.

Исследования проводили в 2003–2004 гг. ежемесячно с мая по октябрь в семи карстовых озерах, расположенных в Вязниковском районе Владимирской области: Кшара, Санхар, Юхор, Большое Поридово, Светленькое, Большие и Малые Гаравы. Озера относятся к категории малых, мягководных, слабоминерализованных (за исключением оз. Юхор), димиктических водоемов. В течение периода открытой воды в озерах наблюдалась температурная и кислородная стратификация. Озера Кшара, Санхар, Юхор принадлежат к категории нейтрально-щелочных водоемов, остальные – слабозакисленные. Согласно величинам интенсивности фотосинтеза и содержанию хлорофилла *a*, озера Юхор и Поридово относятся к эвтрофному типу, а остальные водоемы – мезотрофные. Более подробные характеристики озер и карта-схема опубликованы (Гусев, 2008). Материал обрабатывали в соответствии со стандартными методиками: фитопланктон концентрировали на мембранные фильтры, количество клеток подсчитывали в камере Нажотта, биомассу определяли счетно-объемным методом.

В вертикальном распределении биомассы и структуры сообществ планктонных водорослей в исследованных озерах наблюдалась значительная неоднородность в течение всего вегетационного периода. В оз. Кшара весной и осенью максимумы биомассы фитопланктона отмечались в поверхностном слое, причем значительное развитие водорослей прослеживалось до границы с металимнионом: в мае – до глубины 2 м, в сентябре – до 6 м (рис. 1а). Структура сообществ не претерпевала существенных изменений от поверхности до дна. Весной 2004 г. доминировали *Cryptomonas curvata* Ehr., *Mallomonas* sp. и *Glenodinium* sp., а осенью – *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing, *Oscillatoria agardhii* Gom. и *Rhizosolenia longiseta* Zachar. Осенью 2003 г. преобладали *Cryptomonas curvata*, *Ceratium hirundinella* (O.F.Müller) Schrank, *Trachelomonas volvocina* Ehr., *Mallomonas caudata* (Ivanov) Willi & Krieger и *Anabaena scheremetievi* Elenk. В летнее время наиболее интенсивное развитие водорослей обычно наблюдалось либо над металимнионом, либо в верхней части слоя температурного скачка (3–5 м). При этом в июне формировались монодоминантные сообщества с преобладанием *Cyclotella radiosa* (Grün.) Lemm. в 2003 г. и *Cryptomonas curvata* – в 2004 г. В последующие летние месяцы этих лет основную долю биомассы в эпилимнионе составляли синезеленые из рода *Anabaena*. *A. spiroides* Kleb., *A. hassali* (Kütz.) Wittg. или диатомовые *Cyclotella radiosa*, *Asterionella formosa* Hass. и *Fragilaria crotonensis* Kitt., а в слое скачка температуры преобладали *Oscillatoria agardhii*, *Ceratium hirundinella*, *Mallomonas caudata*, *Cryptomonas curvata* и *Trachelomonas volvocina*.

В оз. Санхар (рис. 1б) водоросли концентрировались либо непосредственно над металимнионом и в его верхней части (4–6 м), либо в средней части эпилимниона (2–3 м). Только в мае 2004 г. зафиксировано их скопление в поверх-

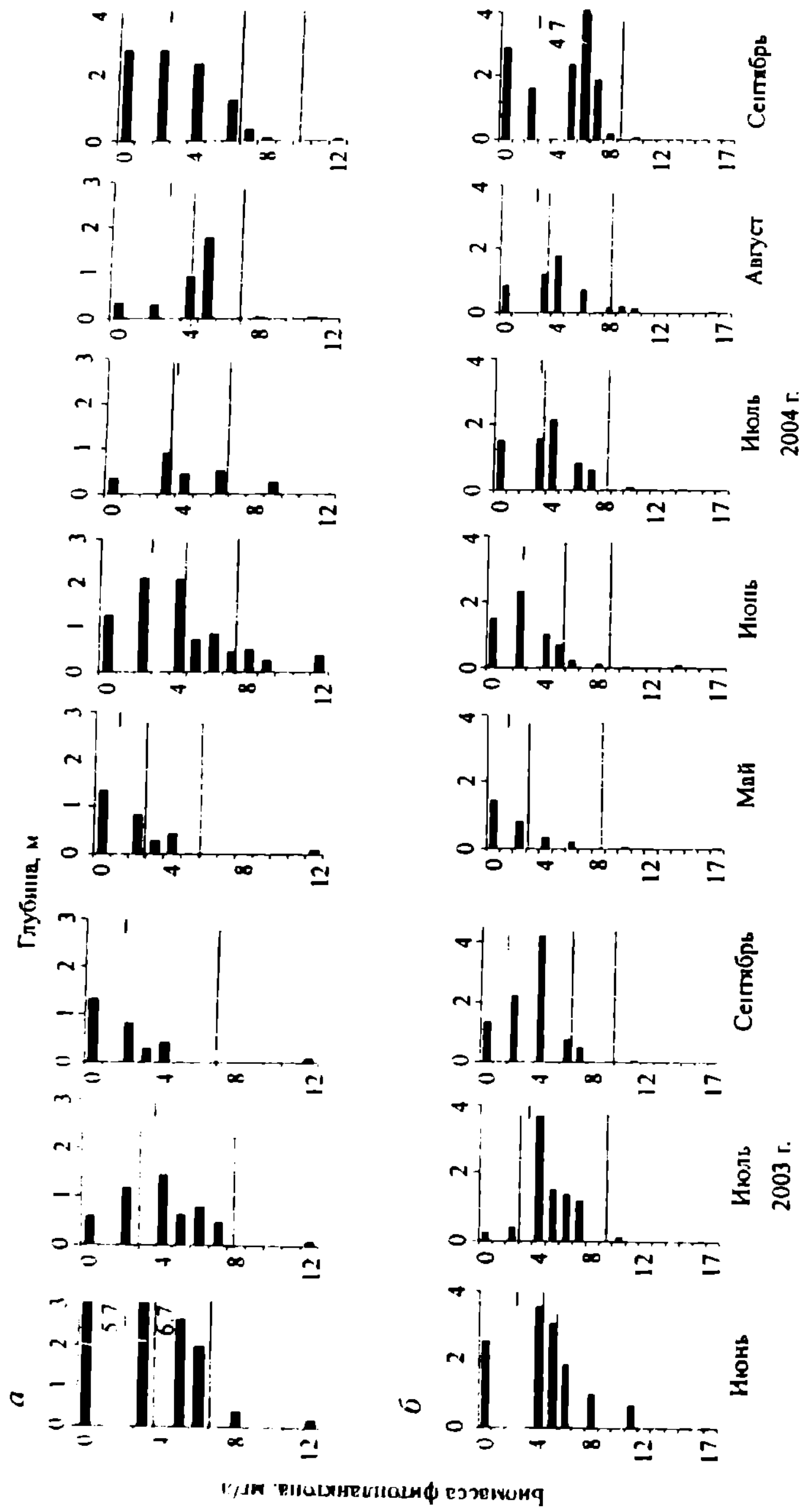


Рис. 1. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в озерах Кшара (а) и Санхар (б) в 2003–2004 гг. (—) – границы металимниона; (---) – прозрачность по диску Секки

ностном слое. Как и в оз. Кшара, весной преобладали криптофитовые (*Cryptomonas curvata*), динофитовые (*Peridinium willei* Huitf.-Kaas) и золотистые (*Mallomonas* spp.) водоросли. В мета- и гипolimнионе среди доминантов также отмечались синезеленые (*Oscillatoria agardhii*) и диатомовые (*Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim.). Июнь 2003 г. характеризовался монодоминантным сообществом *Cyclotella radiosa* во всей толще воды. В том же месяце в 2004 г. преобладали преимущественно золотистые (*Dinobryon divergens* Imhof и *Chromulina* sp.) в сопровождении *Cryptomonas curvata* и *Peridinium willei*. В мета- и гипolimнионе, где биомасса была очень незначительной, преобладали *Oscillatoria agardhii*, *Trachelomonas volvocina* и *Cyclotella radiosa*. В июле в эти годы наибольший вклад в биомассу фитопланктона вносили в основном *Cyclotella radiosa* и *Cryptomonas curvata*. Только в 2003 г., помимо этих таксонов, было отмечено интенсивное развитие *Gonyostomum semen* и *Ceratium hirundinella* в верхней части слоя температурного скачка. В августе 2004 г. в структуре сообществ наблюдались четкие различия по вертикали: в верхнем 4-метровом слое массовыми видами были *Cyclotella radiosa*, *Ceratium hirundinella*, *Anabaena lemmermannii* P. Richt. и *A. scheremetievi*, а в нижележащих слоях доминировали *Oscillatoria agardhii*, *Trachelomonas volvocina* и *C. hirundinella*. В сентябре отличительной чертой фитопланктона было преобладание *Gonyostomum semen*, который в 2003 г. концентрировался на глубине 4 м, а в 2004 г. – в поверхностном слое и на глубине 6 м.

В оз. Юхор максимальные значения биомассы фитопланктона обычно фиксировались в поверхностном слое воды (рис. 2,а). Однако в июле 2003 г. пик водорослей был зарегистрирован на глубине 2 м, а в мае и сентябре 2004 г. – на глубинах 3 м и 1 м соответственно. Поверхностные максимумы были обусловлены в основном развитием синезеленых водорослей, прежде всего из рода *Anabaena*: *A. lemmermannii*, *A. hassalii* (Kütz.) Witr., *A. sphaerica* Born. et Flah. f. *conoidea* Elenk. и *A. flos-aquae* (Lingb.) Breb. В ряде случаев вместе с этими таксонами в доминирующий комплекс входили *Dactylosphaerium jurisii* Hind. (июнь – июль 2004 г.), *Glenodinium* sp. (июль 2004 г.) и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (август 2004 г.). В июле 2003 г., когда наибольшие значения биомассы фитопланктона наблюдались в пограничном слое между эпи- и металимнионом, доминировал *Ceratium hirundinella* в сопровождении *Cryptomonas curvata* и *Monoraphidium minutum*. В мае и сентябре 2004 г. структуру сообществ определяли зеленые и криптофитовые водоросли с небольшим участием синезеленых. Весной преобладали *Dactylosphaerium jurisii*, *Cryptomonas curvata* и *Chroomonas acuta* Uterm., а осенью – *Monoraphidium minutum* (Näg.) Kom.-Legn., *Cryptomonas obovata* Skuja и *Microcystis aeruginosa*. В гипolimнионе озера практически во все сроки наблюдений наибольшей долей в суммарной биомассе характеризовалась *Oscillatoria lauterbornii* Schmidle.

В мелководном оз. Поридово (максимальная глубина 4.5 м) только в июне 2004 г. фитопланктон распределялся равномерно в толще воды, в остальные сроки водоросли концентрировались в поверхностном слое воды, и с возрастанием глубины их количество резко уменьшалось. Весной преобладали *Cryptomonas curvata* и в меньшей степени *Peridinium imbonatum* Stein, а в летние месяцы доминировал *Gonyostomum semen*.

В оз. Светленькое вертикальное распределение фитопланктона было более сложным (рис. 2,б). В июне 2003 г. его максимальная биомасса были за-

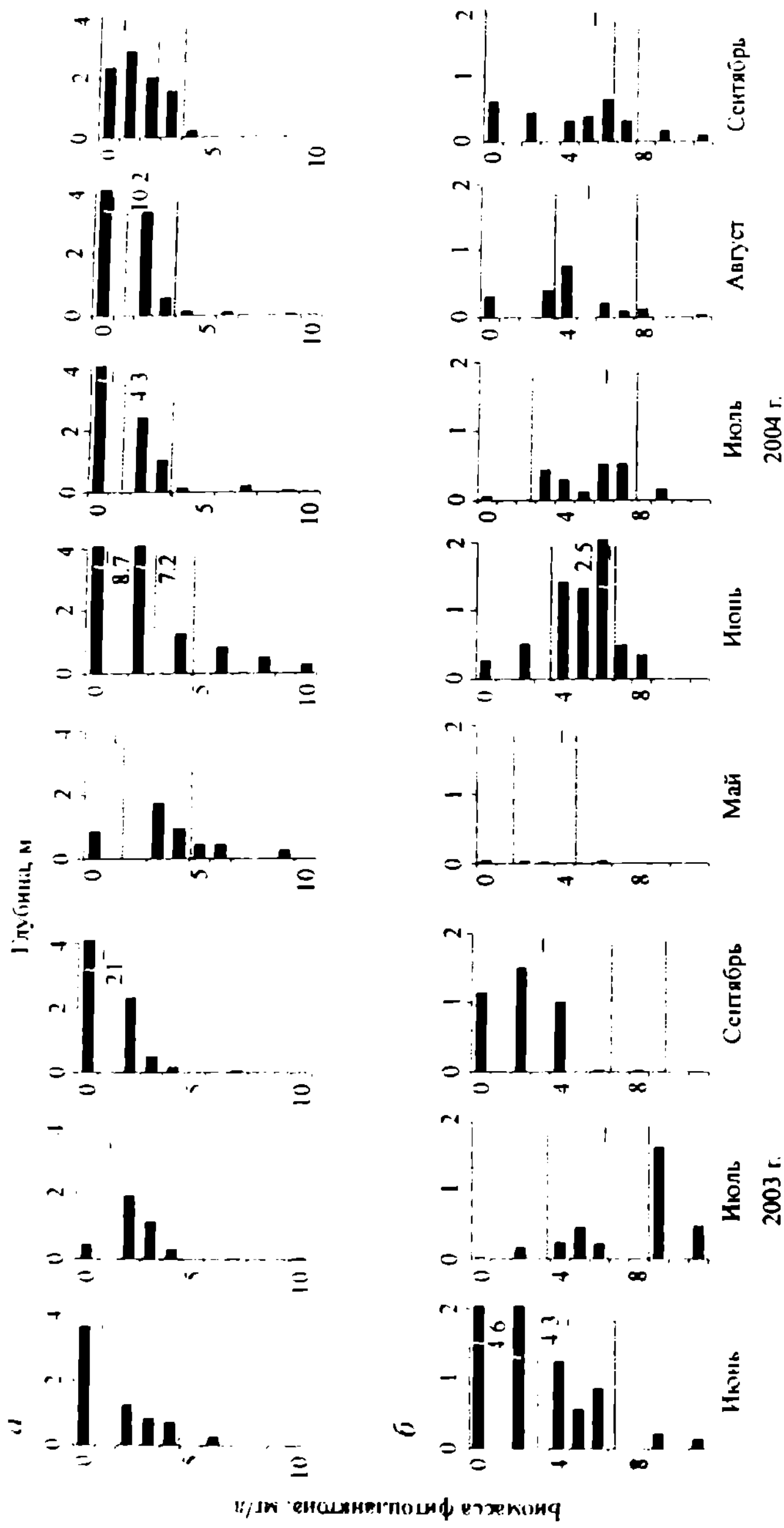


Рис. 2. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в озерах Юхор (а) и Светленькое (б) в 2003–2004 гг. Остальные обозначения см. на рис. 1

фиксирована в эпилимнионе, в слое 0–2 м, которая определялась преимущественным развитием *Dinobryon pediforme* (Lemm.) Steinecke. В лежащих ниже слоях в доминирующем комплексе отмечались *Mallomonas caudata* и *Gonyostomum semen* и *Peridinium willei*. В июле того же года наблюдалось два пика в вертикальном распределении биомассы: меньший – в металимнионе, сформированный за счет *Gonyostomum semen* и *Peridinium willei*, и максимум – в гипolimнионе, на глубине 9 м, при доминировании *Mallomonas caudata*. В сентябре 2003 г., как и в июне, фитопланктон концентрировался в эпилимнионе, в слое воды 0–4 м с максимумом на глубине 2 м. Структуру сообществ определяли *Dinobryon pediforme* и *Cryptomonas curvata*.

В мае 2004 г. биомасса фитопланктона была невысокой и слабо изменялась по глубинам. В июне основная часть водорослей была сосредоточена в металимнионе и наблюдались четкие изменения в структуре сообществ с глубиной. В эпилимнионе преобладали *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. На глубине 4 м зафиксировано значительное возрастание биомассы, вызванное еще более интенсивной вегетацией *Gonyostomum semen* вместе с *Peridinium willei*. На глубине 6 м доминировал *Dinobryon bavaricum*. Значительное снижение количественного развития водорослей и увеличение доли криптофитовых, динофитовых и рафидофитовых наблюдалось с глубины 7 м. В июле того же года водоросли также концентрировались в металимнионе, и выделялись два пика биомассы: первый, на глубине 3 м, был вызван вегетацией *Gonyostomum semen*, второй, в слое воды 6–7 м, – развитием *Dinobryon bavaricum*. В августе и сентябре структура сообществ была более однородной и отличалась преобладанием *Gonyostomum semen*, *Cryptomonas curvata*, *Eutetramorus foltii* (Hind.) Kom. во всей толще воды с максимумом развития в верхней части металимниона и присутствием в доминирующих комплексах гипolimниона *Cryptomonas obovata*, *Dinobryon bavaricum* и *Peridinium willei*.

В оз. Б. Гаравы в 2003 г. наибольшие значения биомассы фитопланктона зафиксированы на границе эпи- и металимниона, как и в июле 2004 г. (рис. 3,а). В июне и августе 2004 г. максимумы развития водорослей находились в поверхностном слое, в мае – на глубине 1 м, а в сентябре фитопланктон распределялся равномерно в пределах эпилимниона. В летние и осенние месяцы структуру сообществ определяли в основном *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. В ряде случаев к ним в качестве доминантов присоединялись *Peridinium willei*, *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Dinobryon bavaricum* и *Chromulina* sp. В мае 2004 г. наблюдалось монодоминантное сообщество за счет активной вегетации *Peridinium imbonatum*.

В оз. М. Гаравы весной и осенью фитопланктон концентрировался в верхних горизонтах эпилимниона, в летние месяцы он был сосредоточен над металимнионом или в верхней его части (рис. 3,б). В 2003 г. во все сроки наблюдений преобладали *Peridinium willei*, *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. В целом такой же состав структурообразующих видов наблюдался и в 2004 г., за исключением июня, когда основную часть биомассы в эпилимнионе создавали *Dinobryon bavaricum* и *D. pediforme*, в металимнионе доминировал *D. bavaricum*, а в гипolimнионе – *Mallomonas caudata*.

Таким образом, в эвтрофных озерах водоросли обычно формировали максимум в поверхностном слое воды, а в мезотрофных – в зоне металимниона или в нижней части эпилимниона. В структуре сообществ, особенно в слабоза-

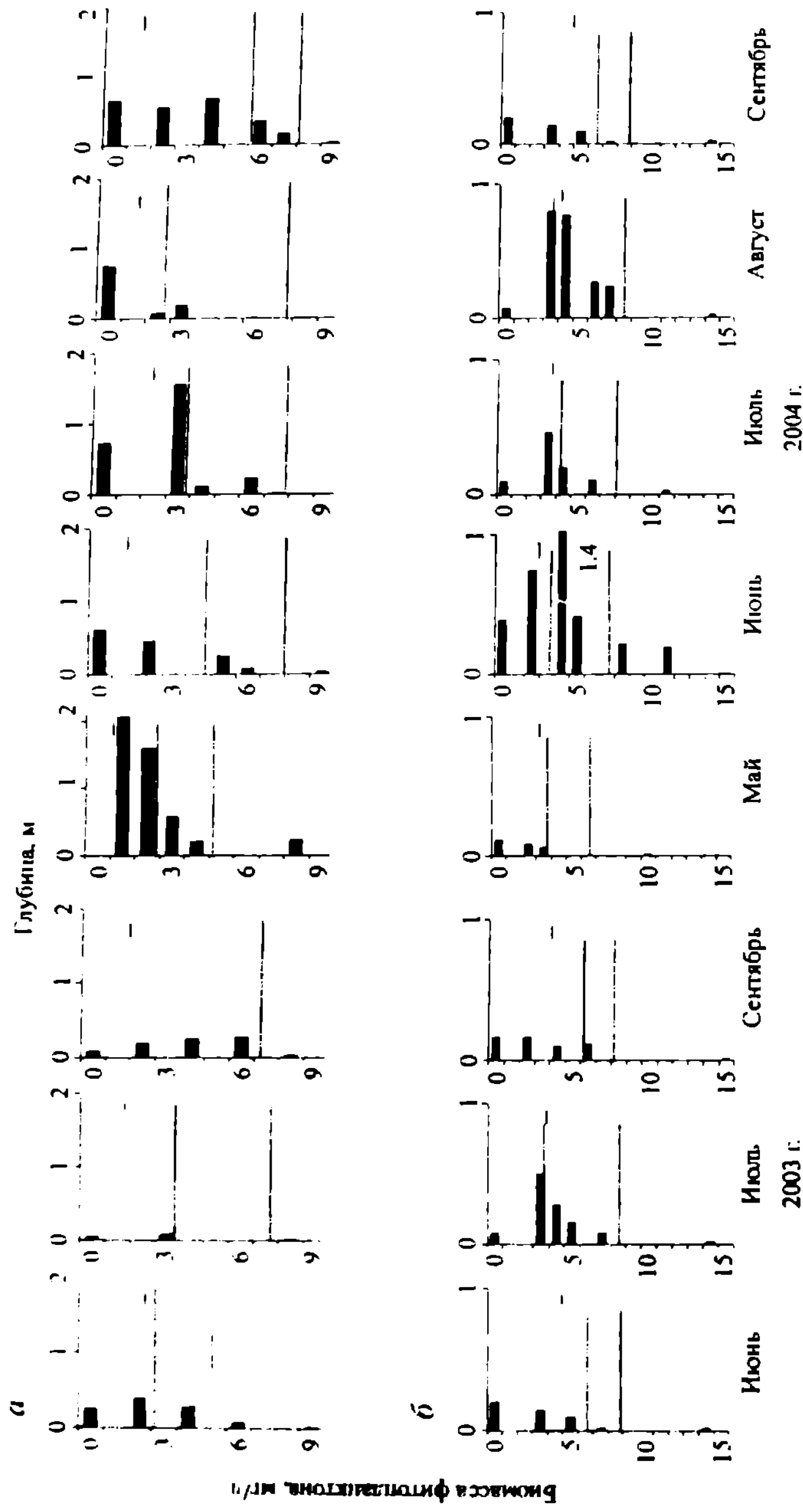


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в озерах Большие Гаравы (а) и Малые Гаравы (б) в 2003–2004 гг. Остальные обозначения см. на рис. 1

кисленных озерах, важное место занимали способные к активному перемещению фитофлагеллаты: криптофитовые, рафитофитовые, динофитовые и золотистые водоросли.

SUMMARY

VERTICAL DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN SMALL KARST LAKES OF CENTRAL RUSSIA

E.S. Gusev

Phytoplankton vertical distribution was studied in seven soft waters, weakly mineralized karst lakes in central Russia (Vladimir oblast). The lakes Kshchara, Sankhar, Yukhor, Bol'shoye Poridovo, Svetlen'koye, Bol'shie and Malye Garavy have been investigated. Planktonic algae were distributed unevenly in the water column. In eutrophic lakes maximums were observed in the upper layer. In mesotrophic lakes algae were concentrated in the metalimnion or in the lower part of epilimnion. Phytoflagellates were the most important component in the algae communities.

ТОКСИЧНОСТЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ ШЕРШНЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ. ПРОДУКЦИЯ МИКРОЦИСТИНА

*Н.И. Духовная¹, Е.В. Гаврилова¹, А.Ю. Савочкина², Е.А. Мезенцева²,
Е.А. Пряхин¹*

¹ФГУН «Уральский научно-практический центр радиационной медицины»
ФМБА РФ, г. Челябинск
E-mail: vita_pulhga@mail.ru

²ГОУ ВПО «Челябинская государственная медицинская академия», г. Челябинск

Шершневское водохранилище является единственным источником хозяйственно-питьевого водоснабжения г. Челябинска, его городов-спутников и активно используется в рекреационных целях. Ежегодно в водоеме регистрируется массовое развитие цианобактерий, в том числе видов, синтезирующих токсины, представляющие опасность для здоровья человека. Предсказание развития токсического «цветения» водоемов – источников питьевого водоснабжения – один из важных этапов на пути разработки системы мероприятий, направленных на защиту здоровья населения.

В настоящей работе приведены результаты изучения токсических свойств цианобактерий Шершневского водохранилища Челябинской области с использованием мышей линии СВА, влияния различных экологических факторов на их токсичность, а также данные о массовой концентрации микроцистина в воде водоема.

В приплотинной области Шершневского водохранилища в течение вегетационных сезонов 2004–2007 гг. еженедельно проводилось определение количества, видового состава, токсических свойств цианобактерий и содержания микроцистина в воде. Для оценки численности и видового состава цианобактерий

отбирали поверхностные пробы воды и концентрировали их на мембранных фильтрах с размером пор 0.45 мкм (МФАС-ОС-2, Владипор). Анализ проб фитопланктона проводили стандартными гидробиологическими методами с использованием соответствующих определителей (Голлербах и др., 1953; Дедуценко-Щеголева, 1962; Кондратьева, 1975; Косинская, 1960; Матвиенко, 1954; Мошкова, 1987; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Попова, 1955; Царенко, 1990; Коршиков, 1953). Кроме того, одновременно отбирали пробы воды для гидрохимического анализа (анализ был проведен химической лабораторией Сосновских очистных водопроводных сооружений).

Для оценки токсических свойств получали концентрированную суспензию цианобактерий путем фильтрации большого объема воды через двухслойную сеть из полиакриламидного сита № 160. После концентрации цианобактерии замораживали и высушивали до воздушного состояния. Мышам внутрибрюшинно вводили взвесь препарата из цианобактерий. В каждом опыте испытывали 7 доз цианобактерий в диапазоне 25–650 мг/кг (сухой вес). Экспериментальные группы состояли из 5 животных. Длительность наблюдения за животными в остром опыте составляла не менее 14 дней после введения. Всего в экспериментах было использовано более 1500 животных.

Среднюю летальную дозу, ошибку и 95%-ный доверительный интервал вычисляли с помощью метода пробит-анализа по Личфилду. Влияние различных факторов (температуры воды, количества солнечных дней и осадков, солнечной активности (количество пятен на Солнце, выраженное в числах Вольфа), средней скорости ветра, содержания биогенных веществ (P, N, N/P), средней проточности, численности и биомассы цианобактерий, качественного состава проб цианобактерий) оценивали с помощью регрессионного, однофакторного дисперсионного и многофакторного дисперсионного анализов признаков сопряженности в главной линейной модели.

Содержание микроцистина в воде определяли методом иммуносорбентного анализа с использованием стандартного набора (Microcystin plate kit, Beacon). Пробы воды Шершневского водохранилища (0.25–2.5 дм³) фильтровали через стекляннo-волокнуистый фильтр (GF/C), фильтры замораживали в целях разрушения клеток цианобактерий, затем проводили экстракцию метанолом. Каждый фильтр заливали 75%-ным метанолом, разведенным в воде, через один час экстракт сливали. Процедуру экстракции повторяли трижды. Экстракционный раствор выпаривали под вытяжкой при 45 °С, полученный экстракт растворяли в дистиллированной воде (Toxic cyanobacteria..., 1999). В каждой пробе воды определяли видовой состав и численность фитопланктона по общепринятым методикам (Методические рекомендации..., 1984).

Выявлено, что средняя летальная доза ЛД₅₀ цианобактерий Шершневского водохранилища (сухой вес) варьирует в широких пределах – от 48.4 до 572 мг/кг (среднее значение составило 126 мг/кг, доверительный интервал 103–154 мг/кг). Из 43 проанализированных проб цианобактерий в соответствии с классификацией ВОЗ к высокотоксичным (ЛД₅₀ < 100 мг/кг) можно было отнести 49%, к умеренно токсичным (ЛД₅₀ от 100 до 500 мг/кг) – 49% и к низкотоксичным – 2% (Toxic cyanobacteria..., 1999).

При проведении регрессионного анализа не установлено влияние следующих факторов на токсичность цианобактерий: температуры воды (во время отбора), температуры воздуха (среднемесячной), среднего количества солнечных

Таблица 1

Характеристики модели, полученной при оценке влияния различных факторов на токсичность цианобактерий Шершневского водохранилища

Фактор	Коэффициент b	Статистика Вальда	Значимость
Солнечная активность	-0.9 ± 0.5	3.9	0.048
Проточность	$1.7 \cdot 10^2 \pm 0.7 \cdot 10^2$	5.6	0.018
Количество солнечных дней	-12 ± 6	3.8	0.050

Примечание. Критерий отношения правдоподобия $\chi^2 = 9.9$, $p = 0.019$

дней, средней солнечной активности по числам Вольфа и средней скорости ветра за неделю, предшествующую отбору пробы; среднемесячного количества осадков; содержания биогенных веществ (P, N, N/P); проточности, численности и биомассы цианобактерий в воде в день отбора; качественного состава концентрированных проб цианобактерий. Не наблюдалось и закономерных сезонных изменений токсичности цианобактерий. Резкие спады токсичности наблюдались только в случае деградации клеток цианобактерий.

При проведении многофакторного дисперсионного анализа признаков сопряженности в главной линейной модели была получена эмпирическая модель и определены факторы (табл. 1), сочетание которых оказывает достоверное влияние на токсичность цианобактерий Шершневского водохранилища.

Наиболее сильное влияние на токсичность в рамках данной модели оказывает среднемесечная проточность водохранилища (статистика Вальда 5.6). При этом повышение проточности оказывает отрицательное влияние на токсичность цианобактерий, что легко объяснимо, так как цианобактерии предпочитают условия с низким водообменом. Примерно одинаковыми по силе влияния на токсичность оказались факторы солнечной активности и количества солнечных дней (средние за неделю до отбора пробы цианобактерий показатели) – статистика Вальда составила 3.9 и 3.8 соответственно. Оба эти фактора оказывают положительное влияние на токсичность, что согласуется и с литературными данными, согласно которым на пиках солнечной активности происходят всплески токсичности цианобактерий и наблюдаются случаи отравления людей и животных (Логинова, 1995).

Согласно рекомендациям ВОЗ, в питьевой воде ПДК микроцистина составляет 1 мкг/л (Toxic cyanobacteria..., 1999). Концентрация микроцистина в воде Шершневского водохранилища за исследованный период колебалась в пределах 0.007–8.2 мкг/л (табл. 2). При оценке влияния факторов на токсичность цианобактерий (регрессионный анализ) было выявлено, что в пробах, взятых из районов образования нагонных явлений, токсичность цианобактерий снижена. Однако даже с учетом некоторого снижения токсичности цианобактерий при образовании нагонных явлений создается опасность для здоровья населения из-за огромной концентрации клеток цианобактерий в воде, а также выделения цианотоксинов непосредственно в воду. Именно в таких случаях в пробах и были отмечены наиболее высокие концентрации микроцистина.

Содержание микроцистина в воде летом 2006–2007 гг. распределялось неравномерно. В июне – августе 2006 г. среди представителей фитопланктона доминировали цианобактерии родов *Anabaena* и *Aphanizomenon*, при этом кон-

Содержание микроцистина в воде Шершневского водохранилища летом 2006–2007 гг.

Дата	Микроцистин, мкг/л	Дата	Микроцистин, мкг/л	Дата	Микроцистин, мкг/л
22.06.2006	0.009	05.09.2006	0.395	09.08.2007	0.998
28.06.2006	0.007	28.09.2006	2.320	16.08.2007	0.037
05.07.2006	0.052	05.10.2006	1.164	22.08.2007	1.324
12.07.2006	0.057	21.06.2007	5.350*	30.08.2007	4.540
18.07.2006	0.142	28.06.2007	4.200*	06.09.2007	5.490
26.07.2006	0.120	28.06.2007	0.060	13.09.2007	8.220
02.08.2006	0.214	12.07.2007	0.077	27.09.2007	4.418
09.08.2006	1.100	19.07.2007	0.211	04.10.2007	0.648
16.08.2006	0.212	26.07.2007	0.225		

*Проба воды из стома (места концентрации большого количества цианобактерий, возникающего в результате неблагоприятных метеорологических условий)

центрация микроцистина в воде не превышала 1 мкг/л. Осенью 2006 г. (конец сентября – начало октября) на фоне развития *Oscillatoria agardhii* Gom. она превысила этот пороговый уровень. Максимальная концентрация микроцистина была зарегистрирована 28.09.2006 г. и составила 2.3 мкг/л. Имеются литературные данные (Toxic cyanobacteria..., 1999) о том, что *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. не синтезирует микроцистин, однако цианобактерии рода *Anabaena*, а также достигающая массового развития *Oscillatoria agardhii* обладают способностью к его продукции.

При рассмотрении динамики содержания микроцистина в воде в 2007 г. выявлены похожие тенденции. В июне 2007 г. на фоне доминирования *Anabaena flos-aquae* (L.) Ralfs. концентрация микроцистина в целом не превышала 1 мкг/л за исключением случаев возникновения нагонных явлений цианобактерий рода *Anabaena* 21 и 28 июня 2007 г., когда локальные концентрации микроцистина достигали 4–5 мкг/л. Следует отметить, что концентрация клеток цианобактерий на городском пляже г. Челябинска в эти дни достигала 7.5–8 млрд кл/л. При этом 1% от общей численности составлял *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend Elenk. С учетом большой концентрации клеток в воде 21.06.2007 г. это составило примерно 52 млн кл/л. Таким образом, микроцистин, присутствовавший в данной пробе в концентрации 5.3 мкг/л, может быть отнесен на счет *Microcystis aeruginosa*, который является высокоэффективным продуцентом данного токсина.

В июле 2007 г. на фоне доминирования цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* концентрация микроцистина в воде ни разу не превысила порог 1 мкг/л. В августе начинается постепенное увеличение содержания микроцистина, которое достигало своего пика в середине сентября. Первый случай достижения концентрации микроцистина в 1 мкг/л зарегистрирован 09.08.2007 г. Эта дата совпадает с появлением среди доминантов *Oscillatoria agardhii*, которая составила 48% от общей численности цианобактерий. Сентябрь 2007 г. характеризовался стойким превышением уровня микроцистина более 1 мкг/л на фоне массового развития *Oscillatoria agardhii*.

Методом регрессионного анализа была проведена оценка зависимости содержания микроцистина в воде от концентрации клеток цианобактерий разных родов. Выявлено наличие сильной связи между этими показателями ($R^2 = 0.88$, $F = 39.9$; $p < 0.001$).

Уравнение регрессии статистической модели имело следующий вид:

$$M_{\text{сн}} = 0.1 + 0.1 \times N_{\text{Мсн}} + 0.047 \times N_{\text{Осн}},$$

где $M_{\text{сн}}$ – концентрация микроцистина в воде, мкг/л; $N_{\text{Мсн}}$ – концентрация клеток цианобактерий рода *Microcystis* в воде, млн кл/л; $N_{\text{Осн}}$ – концентрация клеток *Oscillatoria agardhii* в воде, млн кл/л. Как показал анализ, концентрации клеток цианобактерий родов *Aphanizomenon* и *Anabaena* достоверно не влияли на содержание микроцистина ($p = 0.65$ и $p = 0.71$ соответственно). Однако при сравнении токсичности проб с доминированием разных видов цианобактерий было выявлено, что цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria agardhii*, *Anabaena flos-aquae*, а также цианобактерии рода *Microcystis* из Шершневого водохранилища сопоставимы между собой по токсичности. Можно полагать, что цианобактерии родов *Anabaena* и *Aphanizomenon* не синтезируют микроцистин, а их токсичность определяется наличием в клетках других токсинов.

С помощью полученной модели математически были рассчитаны пороговые концентрации клеток, при которых будет достигнуто пороговое содержание микроцистина в воде (1 мкг/л) отдельно для цианобактерий рода *Microcystis* и *Oscillatoria agardhii* (9 млн кл/л и 19 млн кл/л соответственно). В некоторых пробах отмечалась высокая степень доминирования *Oscillatoria agardhii* (до 80–92%). Для этих проб также была рассчитана минимальная пороговая концентрация цианобактерий, при которой содержание микроцистина в воде достигнет 1 мкг/л – она составила 6 млн кл/л.

Безусловно, содержание микроцистина в клетках варьирует в зависимости от физиологического состояния и фазы роста цианобактерий, различных факторов внешней среды. Минимальная концентрация микроцистинсинтезирующих цианобактерий Шершневого водохранилища, при которой содержание микроцистина в воде превышает 1 мкг/л, составила 6 млн кл/л. В соответствии с рекомендациями ВОЗ по защите здоровья населения концентрация цианобактерий в водоемах-источниках питьевого водоснабжения, при которой массовая концентрация микроцистина в воде может достигать предельно допустимого уровня, обозначена как «первый аварийный уровень» (Toxic cyanobacteria... 1999).

SUMMARY

TOXICITY OF CYANOBACTERIA IN THE SHERSHNEVSKY RESERVOIR. INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS. MICROCYSTIN PRODUCTION

N.I. Dukhovnaya, E.V. Gavrilova, A.Yu. Savechkina, E.A. Mezentseva, E.A. Pryakhin

Toxic properties of the Shershnevsky Reservoir cyanobacteria and influence of ecological factors on their toxicity and mass concentration of microcystin in water were investigated. 43 cyanobacteria samples were tested; 49% of samples were proved to be highly toxic, 49% – moderate toxic, 2% – low toxic according to WHO. It was found that the establishment of solar weather concurrent with high solar activity and low reservoir lowage were optimum conditions for cyanotoxins production. The *Oscillatoria agardhii* and the *Microcystis* genus were described as effective microcystin producers. It has been defined that microcystin concentration in 1 mg/l (maximum permissible level recommended by WHO) can be achieved when level of microcystin produced cyanobacteria in water makes 10^6 cells/l.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ МИКРОФИТОБЕНТОСА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТА ОСВЕЩЕННОСТИ

А.А. Зубишина, О.В. Бабаназарова

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, г. Ярославль
E-mail: alla@bio.uni Yar.ac.ru

Исследования продуцентов в водных экосистемах, и в частности в озерах, в основном сосредоточены на фитопланктоне. Из-за методических трудностей бентосные альгоценозы многих водоемов не изучены. Между тем микрофитобентос играет важную роль в водных экосистемах. Бентосные микроводоросли являются первичными продуцентами и важным ресурсом в бентосных пищевых цепях. Стабилизируя подвижные седименты водоемов и обогащая их кислородом, они препятствуют вторичному эвтрофированию водоема биогенами, поступающими из донных отложений.

Озеро Плещеево – типичный димиктический, довольно глубокий, со значительной площадью литорали и сублиторали водоем (рис. 1). Пробы микрофитобентоса в оз. Плещеево отбирали в 2001 г. стратометром С-1 по трем трансектам в течение периода открытой воды. Станции наблюдений были выбраны на входе устья р. Трубеж, около типичного побережья на юго-западе (ст. «Симак») и на выходе из озера р. Вексы. Пробу смешивали из трех образцов поверхностного грунта. Глубины отбора проб рассчитывали в зависимости от величины прозрачности (0.2Z, 0.5Z, 1Z, 2Z, 3Z, где Z – прозрачность) – они охватывали всю фотическую зону. Во время исследований величины прозрачности изменялись незначительно (в пределах 4 м), таким образом были охвачены зоны литорали и сублиторали до изобаты 12 м. Подготовку и обработку проб микрофитобентоса проводили по специальной методике (Eaton, Moss, 1966).

Цель работы – проследить изменение структуры сообщества микрофитобентоса вдоль градиента освещенности в мезотрофном оз. Плещеево.

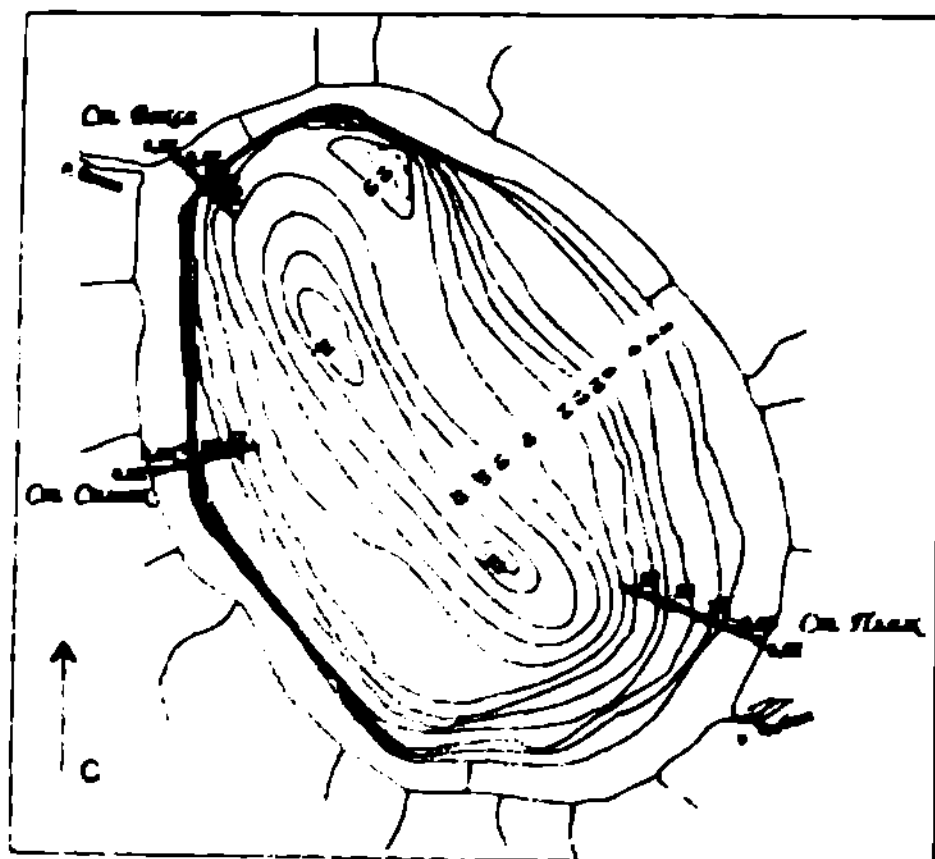


Рис. 1. Карта-схема оз. Плещеево с расположением станций отбора проб

S озера, км ²	51.5
S литорали, км ²	10.9
S сублиторали, км ²	19.6
H _{глуб} , м	11.0
H _{глуб} , м	24.3
Прозрачность (Z), м	3–6
S водосбора, км ²	408.0
Время водообмена, лет	5.65

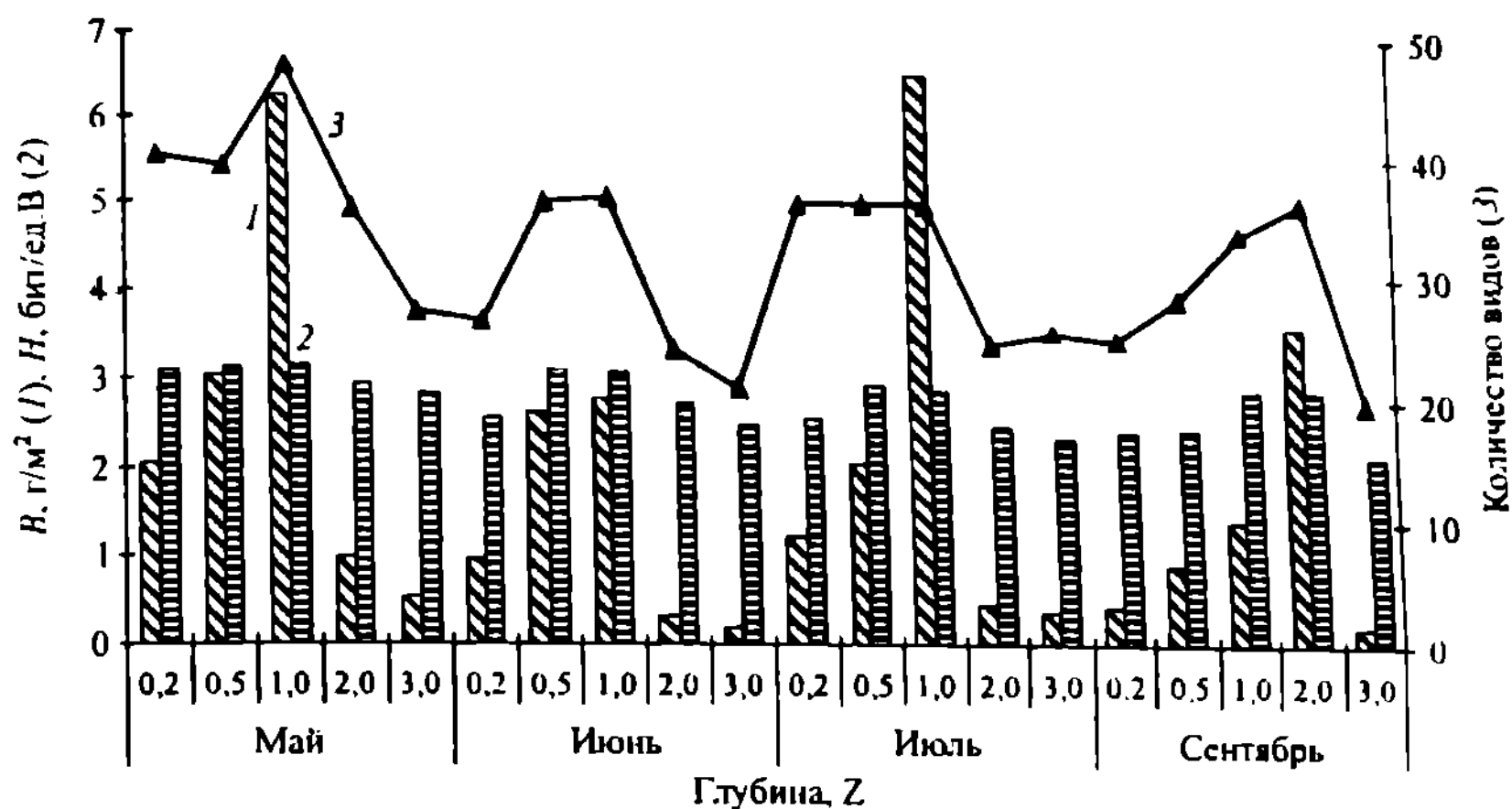


Рис. 2. Распределение показателей обилия и разнообразия микрофитобентоса по глубинам в оз. Плещеево

Результаты исследований показали, что распределение количественных характеристик микрофитобентоса по градиенту глубины носило характер не прямой зависимости. Наибольшим таксономическим богатством и обилием отличались глубины, равные $1Z$, иногда 0.5 или $2Z$. Здесь же наблюдались и самые высокие показатели индекса Шеннона (рис. 2).

В немногочисленных публикациях о распределении количественных и продукционных характеристик микрофитобентоса вдоль градиентов глубины относительно прозрачности (Loeb et al., 1983; Håkanson, Boulion, 2004) показано заглубление пиков обилия или продукции микрофитобентоса. Такая же тенденция отмечается и в других работах по микрофитобентосу (Киевское..., 1972, Басова, 1976; Девяткин, 1978), эпипелону (Round, 1961; 1981), эпилитону (Stevenson, Stoermer, 1981; Kahlert et al., 2002) и в целом для бентосных водорослей (Hill, 1996; Composition ..., 2002).

Структурные изменения в составе микрофитобентоса оз. Плещеево вдоль трансект были выявлены на уровне отделов и видов. Зеленые нитчатые водоросли (в основном из рода *Cladophora*) занимали только эулиторальную, прибрежную зону озера. Диатомовые водоросли были встречены на всех глубинах при увеличении показателей обилия на глубинах $0.5 - 1Z$, а в некоторых случаях пик биомассы наблюдался на глубине $2Z$.

Статистический анализ данных показал, что с глубиной на всех станциях происходило достоверное ($p < 0.05$) увеличение в сообществе относительной численности синезеленых и уменьшение – диатомовых (см. таблицу).

Увеличение вклада синезеленых водорослей с глубиной на всех станциях за сезон отражает коэффициент регрессии $r^2 = 0.486$ ($p = 0.002$), аппроксимированный степенным уравнением (рис. 3).

Серия кривых относительной скорости фотосинтеза фитопланктона при различной освещенности, полученная на Волжской акватории, и в частности на

Коэффициенты корреляции Спирмена между вкладом отделов водорослей в численность и глубиной

Отдел	Станция		
	Павж	«Симая»	р Векса
Cyanophyta	0.6448	0.5135	0.4608
Bacillariophyta	-0.6766	-0.5247	-0.4907

оз Плещеево, показала их зависимость от состава доминирующих групп водорослей. Для фитопланктона с преобладанием зеленых кривая была смещена в сторону большей облученности, а для диатомовых и, особенно, синезеленых – в сторону ее пониженных значений (Пырина, 1995). Для бентосных сообществ известно (Hill, 1996; Pillsbury, Lowe, 1999; Bourassa, Cattaneo, 2000; Donahue et al., 2003), что в условиях высокой инсоляции (в верхней литорали, у уреза воды) часто обитают нитчатые зеленые водоросли (роды *Cladophora*, *Ulothrix*, *Zygnema*), так как имеют специальные протекторные вещества (микоспоринподобные аминокислоты) для защиты от высокой инсоляции и поражающего действия UV-B радиации (Dodds, Gudder, 1992; Donahue et al., 2003). Это подтверждает изменение таксономического состава бентосных водорослей при изменении светового режима в водоеме. Так, при инвазии активных моллюсков-фильтраторов (например род *Dreissena*) и соответственном увеличении доступности света происходит рост количества бентосных нитчатых водорослей (Lowe, Pillsbury, 1995; Vaughn, Hakenkamp, 2001).

У диатомовых водорослей селективность к уровню освещенности часто проявляется на уровне видов (Hoagland, Peterson, 1990). Некоторые виды адаптированы к высокому уровню освещенности, многие диатомовые обильнее развиваются в местах с пониженной освещенностью и UV-B радиацией, и могут проявлять симптомы фотоингибирования (Blanchard et al., 2004). Кроме того, бентосные диатомеи толерантны к временному отсутствию света (Moss, 1977; Stevenson et al., 1991; Hill, 1996; Peterson, 1996; Tuji, 2000; Donahue et al., 2003).

Увеличение численности синезеленых водорослей с глубиной отмечали и другие исследователи (Дуплаков, 1933; Девяткин, 1978; Bourassa, Cattaneo, 2000; Vinocur, Pizzaro, 2000; Зубишина, Бабаназарова, 2004). Это определяется наличием у данной группы водорослей хроматической адаптации (дополнительного пигмента фикоэритрина) (Falkowski, LaRoche, 1991), а также возможностью переходить на гетеротрофное питание (Tuchman, 1996).

Одним из ответов на уменьшение световой интенсивности с глубиной может быть изменение линейных параметров клеток. Анализ показал, что у различных видов микрофитобентоса оз. Плещеево с глубиной увеличиваются осевые линейные характеристики (длина, ширина), объем и площадь поверхности клетки и уменьшается отношение площади поверхности клеток к объему на 1–2 Z (рис. 4).

Таким образом, с глубиной увеличение объема происходило за счет удлинения организмов, что хорошо видно из рис. 4, и определялось, вероятно, биологией микрофитобентосных организмов. В условиях лимитирования светом, по-видимому, более адаптивными признаками являются уплощение и увеличение плоскости поверхности клетки, за счет чего возрастает площадь фотосинтетической поверхности. Резкое уменьшение клеточного объема видов на глубине 3 Z

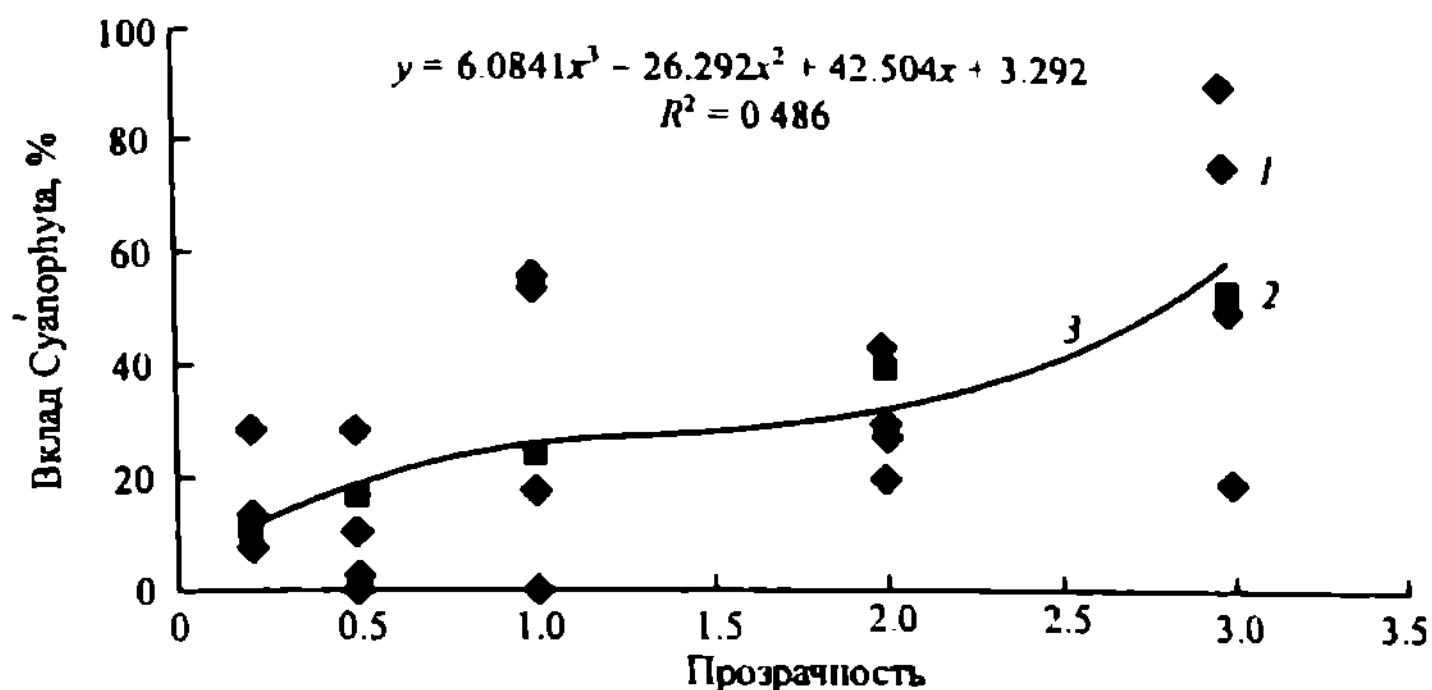


Рис. 3. График подбора с полиномиальным сглаживанием для регрессионной зависимости вклада Cyanophyta в численность микрофитобентоса оз. Плещеево.
 1 – точки отбора проб, 2, 3 – предсказанное и полиномиальное сглаживание соответственно

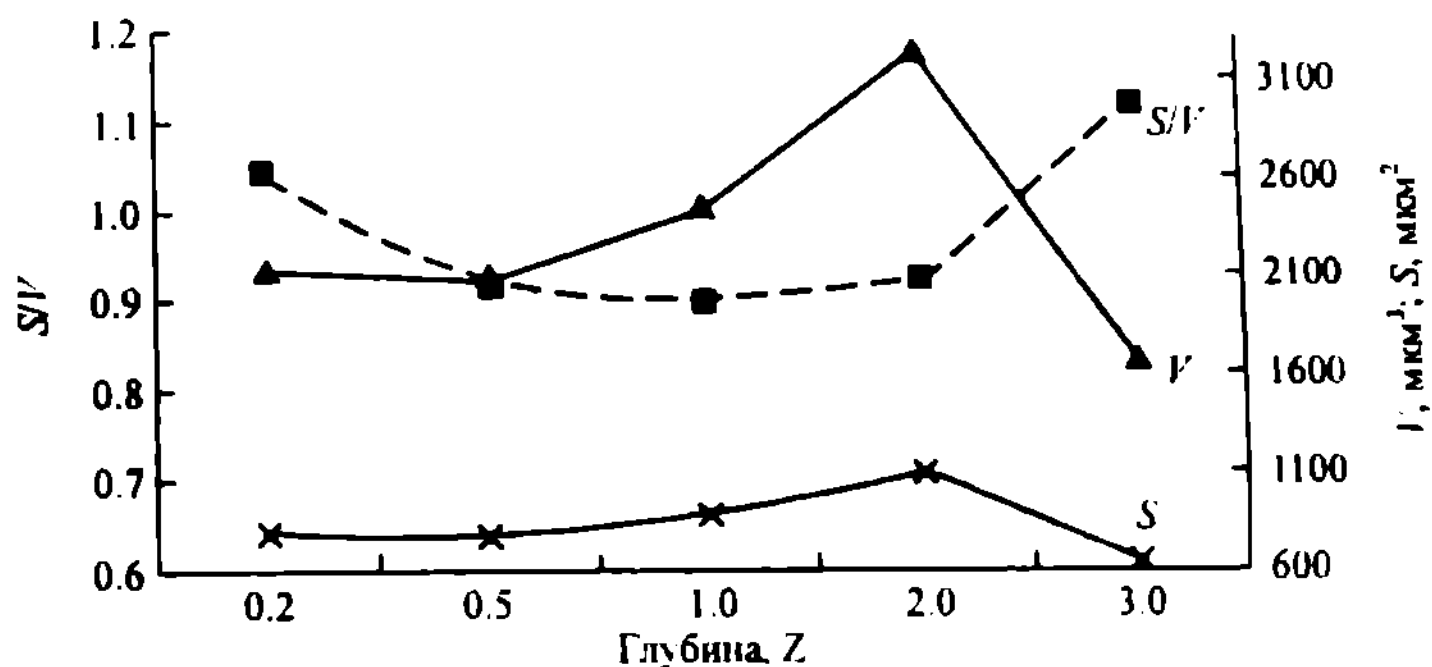


Рис. 4. Изменение объема (V), площади поверхности (S) и их отношения (S/V) у клеток микрофитобентоса в зависимости от глубины оз. Плещеево

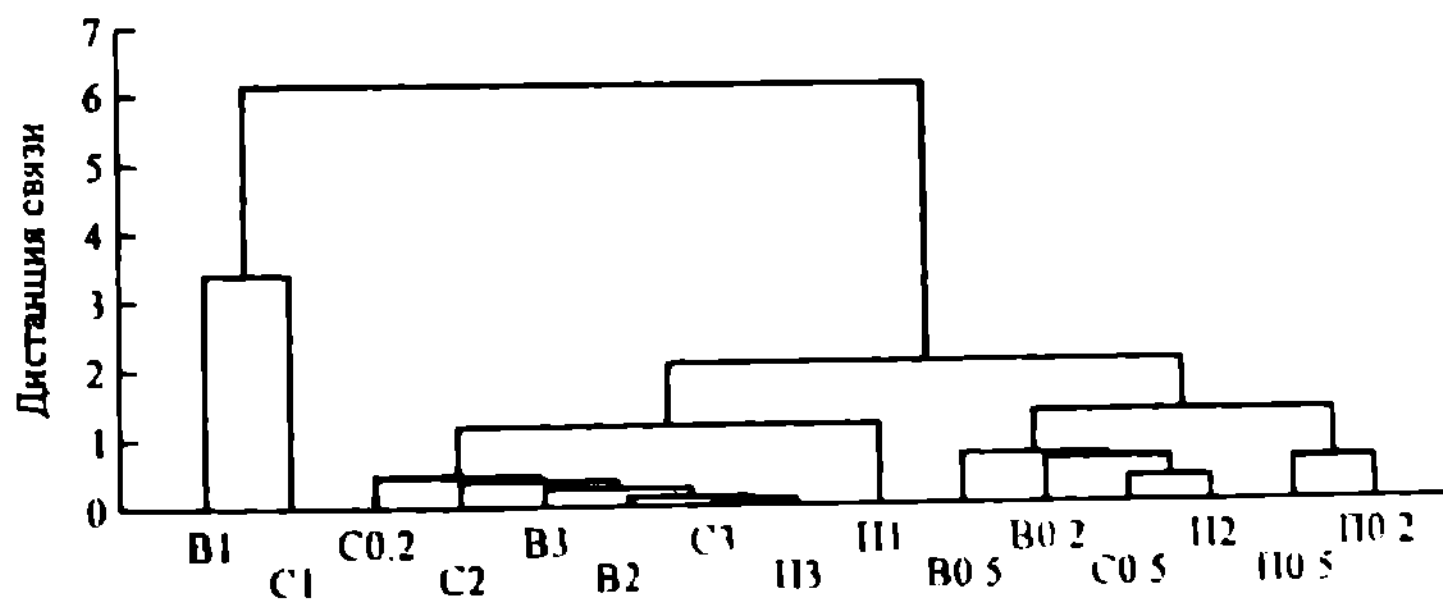


Рис. 5. Распределение точек отбора по биомассам видов доминантов в оз. Плещеево (май)

C0.2 – C3 – станции «Самак» и глубины отбора пробы, B0.2 – B3 – станции Река, II0.2 – II3 – станции Целик

вызвано слабым развитием в этих условиях типичного микрофитобентоса и влиянием фитопланктона.

Анализ структуры сообщества микрофитобентоса на видовом уровне затруднен из-за значительной гетерогенности видового состава сообщества как в пространстве, так и во времени. Тем не менее на основании кластерного анализа видов доминантов по точкам отбора проб были выделены следующие особенности. Точки отбора кластеризовались в большей степени по глубинам, чем по станциям, для всех дат наблюдений (рис. 5). Это свидетельствует о большей однородности распределения обилия видов – доминантов на одной глубине разных станций. По-видимому, сходство условий освещенности на одной глубине имеет большее значение, чем различия других экологических факторов. Так, в мае – июле всегда хорошо вычленялись глубины максимального обилия 0.5Z и 1Z, что совпадает в целом с тенденцией заглабления максимумов развития микрофитобентоса и свидетельствует о формировании наиболее развитого сообщества на глубинах оптимальной освещенности.

Глубоководные и мелководные станции, как правило, оказались в более близких кластерах благодаря невысоким обилиям доминирующих видов, хотя условия освещенности на них значительно отличались. В сентябре разделение по глубинам при общем снижении развития микрофитобентоса было не таким четким, как в другие даты. Скорее всего, при снижении освещенности усиливалось воздействие других факторов, что приводило к большей гетерогенности сообщества.

На различных глубинах были отмечены разные по составу и численности сообщества бентосных водорослей. Структура микрофитобентоса оз. Плещеево с изменением глубины и светового режима была представлена в виде различных размерных, таксономических и экологических группировок (метафитон, эпипсаммон, эпипелон) на уровне отделов и видов.

Зеленые нитчатые водоросли занимали прибрежную зону озера, диатомовые развивались на всех глубинах, но показатели обилия были больше на глубинах 0.5–1Z, а в некоторых случаях и на 2Z. Отмечено достоверное относительное увеличение численности синезеленых и уменьшение – диатомовых в сообществе с глубиной на всех станциях.

Снижение количества света с глубиной приводило к росту вклада «крупных» видов водорослей, причем увеличение объема происходило за счет удлинения организмов. По-видимому, в условиях лимитирования светом более адаптивными признаками являются уплощение и рост поверхности клетки в целях увеличения площади фотосинтетической поверхности. Во время подъема обилия у отдельных видов отмечено увеличение диапазона линейных характеристик и количества крупных клеток, особенно у ценозообразующих видов.

Кластерный анализ показал большую однородность распределения обилия видов-доминантов на одинаковой глубине независимо от станции. Вероятно, сходство условий освещенности на близких глубинах имеет большее значение, чем различия других экологических факторов.

CHANGE OF THE MICROPHYTOBENTHOS STRUCTURE ALONG A LIGHTING GRADIENT

A. A. Zubishina, O. V. Babanazarova

Microphytobenthos of the mesotrophic Plescheevo Lake (Yaroslavl area, Russia) was studied in the 2001 year along a depth and lighting gradient. The method for selection of motile forms of benthic algae has been used. Analysis of quantitative and qualitative differences in the benthic algal communities along a depth gradient revealed that dynamics of number, biomass, species richness and Shannon index values peaked at depth of 0.5 – 1 Z (Z – transparency). Structure of microphytobenthic community, taxonomic, size and ecological characteristics were discussed.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА РЕК-ПРИТОКОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

А.Б. Комиссаров

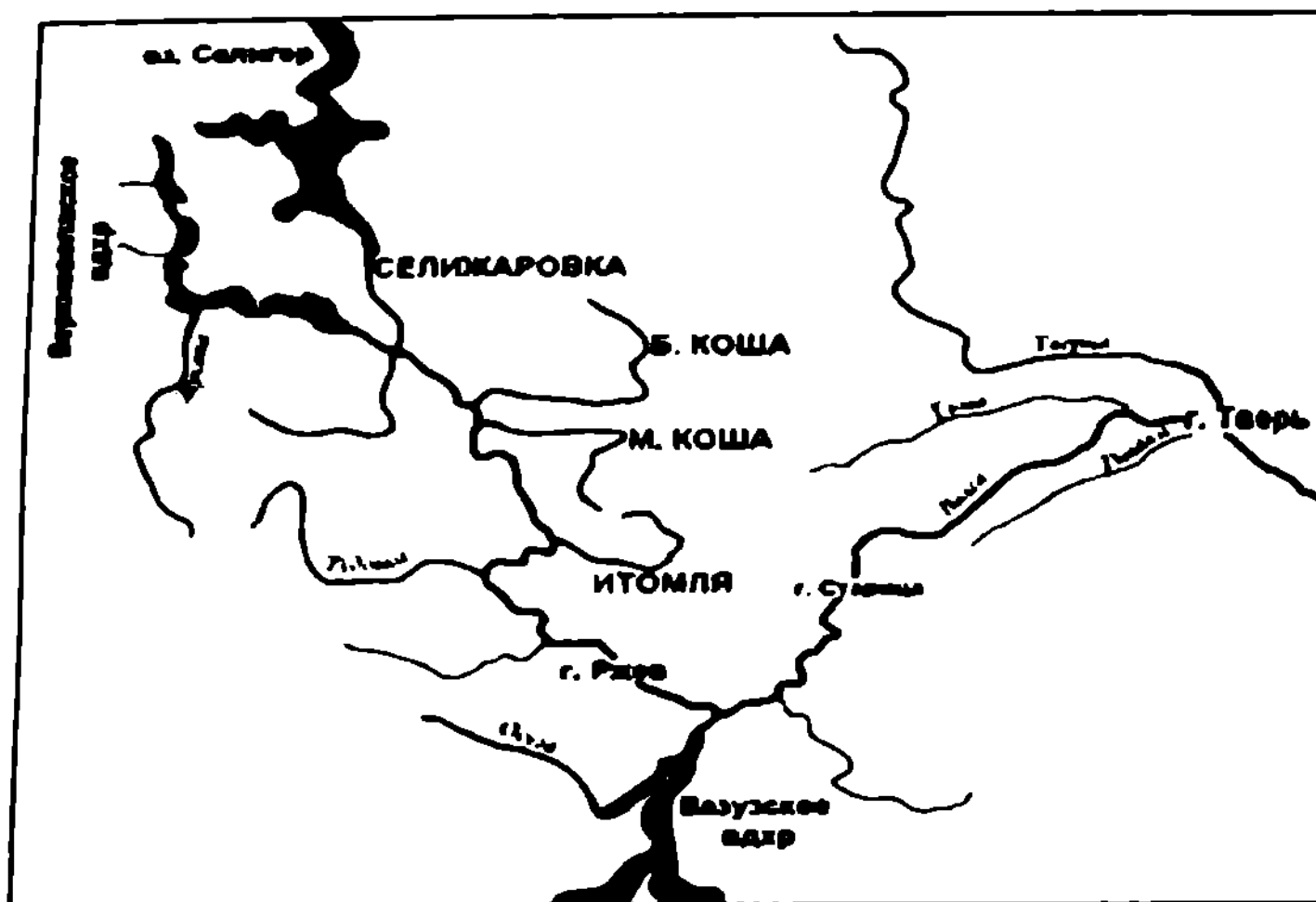
Ивальковская научно-исследовательская станция Института водных проблем РАН, г. Конаково
E-mail: a_b_komissarov@mail.ru

Приведены предварительные результаты исследования сообществ фитопланктона четырех рек-притоков Верхней Волги на участке от пос. Селижарово до г. Ржев (Тверская обл.): Селижаровка, Большая Коша, Малая Коша и Итомля (см. рисунок). Эти водотоки относятся к восточноевропейскому типу рек. Для них характерны низкая летняя и зимняя межень, высокое половодье и осенние паводки. Питание рек в основном осуществляется за счет снега и атмосферных осадков, а р. Селижаровки также за счет вод из оз. Селигер. Доля грунтовых вод невелика. Краткая морфологическая характеристика рек приведена в табл. 1 (Труды..., 2006; Структура..., 2004).

По химическому составу реки относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы с мягкой (р. Селижаровка) и умеренной (остальные реки) жесткостью воды, по степени минерализации – к категории ультрапресных (р. Селижаровка) и пресных (остальные реки) вод (Алёкин, 1970). Антропогенная нагрузка складывается в основном за счет стоков, поступающих с водосбора, сельскохозяйственных полей и животноводческих ферм. Организованных источников загрязнения на водосборах рек Селижаровка, Б. Коша и М. Коша нет. Река Итомля в среднем течении принимает недостаточно очищенные сточные воды колхоза «Итомля».

Альгологические пробы на реках отбирали в июле 2008 г в приустьевой части по стандартным методикам (Методы..., 1989).

Всего в исследуемых реках было обнаружено 139 таксонов водорослей рангом ниже рода. По наибольшему разнообразию выделяются диатомовые и зеленые, синезеленые водоросли были больше представлены в основном в р. Селижаровка, вклад в разнообразие остальных отделов весьма невелик (табл. 2). В целом альгофлора рек сформирована 65 родами, 36 семействами, 17 порядками и 15 классами водорослей (табл. 3). Таксономически наиболее разнообраз-



Карта-схема исследуемых рек

ны порядки Chlogococcales (8 семейств, 20 родов и 38 таксонов рангом ниже рода) и Raphales (7 семейств, 12 родов и 38 таксонов рангом ниже рода). К ним относятся 42% всех семейств, 49% родов и 56% видов, разновидностей и форм водорослей исследуемых водотоков.

Максимальное число ранговых мест принадлежит отделам Chlorophyta (15 семейств) и Bacillariophyta (12 семейств), в меньшей степени – Cyanophyta (5) и Chrysophyta (4). Отдел Xanthophyta представлен двумя семействами, а Cryptophyta и Euglenophyta – одним семейством каждый.

Из зеленых водорослей ведущими по видовому разнообразию были семейства Chlorellaceae и Scenedesmeceae – по 10 таксонов каждое, из диатомовых – семейство Naviculaceae (11 таксонов).

Комплекс планктонных организмов преобладает во всех реках: Селижаровка – 71%, Большая Коша – 38%, Малая Коша – 40%, Итомля – 53% (табл. 4).

Основу фитопланктона всех рек создают космополиты. Так, фитопланктон р. Селижаровки сформирован данной экологической группой на 81%, р. Большая Коша – на 68%, р. Малая Коша – на 71%, р. Итомля – на 73%.

Во всех исследуемых реках преобладают пресноводные формы: Селижаровка – 57% обнаруженных видов, разновидностей и форм водорослей, Большая Коша – 51%, Малая Коша – 50% и Итомля – 53%, а также виды-обитатели нейтральных и слабощелочных вод. В р. Селижаровка основу фитопланктона составляют индифференты по отношению к pH (28%) и алкалифилы+алкалибионты (19%), в остальных реках – алкалифилы+алкалибионты 30% – Большая Коша, 36% – Малая Коша, 30% – Итомля.

Индикаторам органического загрязнения в р. Селижаровка являются 62 таксона (75%), в р. Большая Коша – 29 таксонов (78%), в р. Малая Коша – 41 так-

Краткая морфологическая характеристика исследуемых рек

Таблица 1

Рекa	Исток	Длина, км	Площадь водосбора, км ²
Селижаровка	Оз. Селигер	36	2950
Большая Коша	Болотно-лесной массив	88	763
Малая Коша	"—"	64	431
Итомля	"—"	57	321

Таксономический состав фитопланктона исследуемых рек

Таблица 2

Отдел	Рекa				
	Селижаровка	Б Коша	М Коша	Итомля	Всего
Bacillariophyta	24	22	36	30	61
Chlorophyta	35	8	7	20	47
Cyanophyta	13	1	1	6	15
Cryptophyta	6	6	6	6	6
Chrysophyta	2	0	1	3	5
Xanthophyta	3	0	0	1	4
Euglenophyta	0	0	1	1	2
Всего	83	37	52	67	139

Характеристика альгофлоры исследуемых рек

Таблица 3

Отдел	Классы	Порядки	Семейства	Роды
Cyanophyta	2	2	5	10
Chrysophyta	3	3	3	3
Bacillariophyta	2	4	12	21
Xanthophyta	2	2	2	3
Cryptophyta	1	1	1	3
Euglenophyta	1	1	1	1
Chlorophyta	4	4	2	24

Соотношение экологических спектров мест обитания водорослей исследуемых рек, %

Таблица 4

Комплекс (местообитание)	Рекa			
	Селижаровка	Б Коша	М Коша	Итомля
Планктонный	71	38	40	53
Литоральный	6	11	15	11
Бентосный	3	16	15	14
Обитатель обрастаний	6	16	15	9
Бентосно-планктонный	1	3	2	2

Таблица 5

Распределение индикторов сапробности по зонам сапробности

Зона сапробности	Река			
	Селенжаровка	Б. Коша	М. Коша	Итомя
о	2	2	5	8
о - β	11	4	4	6
β - о	9	3	7	6
о - α	8	—	1	1
β	24	11	11	14
β - α	3	3	4	6
α - β	2	1	2	2
α	3	5	7	2

Таблица 6

Численность и биомасса фитопланктона

Река	Численность, тыс. кл/дм ³	Биомасса, мг/дм ³
Селенжаровка	32 668	0.370
Б. Коша	454	0.185
М. Коша	736	0.401
Итомя	2560	0.461

Таблица 7

Распределение численности фитопланктона по отделам, тыс. кл/дм³

Отдел	Река			
	Селенжаровка	Б. Коша	М. Коша	Итомя
Bacillariophyta	1 072	280	458	1 518
Cyanophyta	27 632	12	126	380
Chlorophyta	3 640	48	64	588
Cryptophyta	272	114	74	56
Euglenophyta	0	0	2	4
Xanthophyta	24	0	0	2
Chrysophyta	28	0	12	12

Таблица 8

Распределение биомассы по отделам, мг/дм³

Отдел	Река			
	Селенжаровка	Б. Коша	М. Коша	Итомя
Bacillariophyta	0.156	0.139	0.325	0.408
Cyanophyta	0.05	0.001	0.002	0.005
Chlorophyta	0.136	0.017	0.015	0.039
Cryptophyta	0.018	0.028	0.057	0.005
Euglenophyta	0	0	0.001	0.002
Xanthophyta	0.008	0	0	0.001
Chrysophyta	0.002	0	0.001	0.001

сон (79%) и в р. Итомля – 45 таксонов (67%). Они относятся к восьми группам сапробионтов, среди которых преобладают в-мезосапробы (табл. 5).

Численность фитопланктона изменялась от 454 до 32 668 тыс. кл/дм³, биомасса – от 0.185 до 0.461 мг/дм³ (табл. 6). Так, в р. Селижаровке лидерами по численности являются виды рода *Microcystis* (81.5% от общей численности), в остальных реках – диатомеи *Cocconeis placentula* и *Achnanthes lanceolata* (табл. 7). Максимальной вклад в биомассу вносят диатомовые водоросли. Лидерами по биомассе в реках Селижаровка, Б. Коша и М. Коша являются виды *Cocconeis placentula* и *Aulacoseira islandica*, в р. Итомле – виды *Diatoma vulgaris* и *Caloneis amphisbaena*. В р. Селижаровке также велика биомасса зеленых водорослей (табл. 8).

Таким образом, в результате предварительного исследования было установлено, что в реках сообщества фитопланктона представляют собой комплексы диатомовых и зеленых водорослей. Река Селижаровка проявляет свойства типично озерной реки с преобладанием синезеленых водорослей. Биомасса фитопланктона сформирована в основном диатомовыми водорослями.

SUMMARY

A COMPARATIVE DESCRIPTION OF PHYTOPLANKTON OF THE UPPER VOLGA TRIBUTARIES

A. Komissarov

In the article results of preliminary investigation of phytoplankton association of the Upper Volga tributaries (Selizharovka, Bolshya Kosha, Malaya Kosha and Itomla rivers) are presented. It was determined that in the rivers predominate complex consists of Bacillariophyta and Chlorophyta. Numbers of phytoplankton is maximal in Selizharovka River, in which preponderance of *Microcystis pulverea* and *M. incerta* (81.5% of total numbers) was observed. In other rivers Bacillariophyta dominate, such as *Cocconeis placentula* and *Achnanthes lanceolata*. The biomass in all rivers is formed by Bacillariophyta. *Cocconeis placentula* and *Aulacoseira islandica* in Selizharovka, Bolshya Kosha and Malaya Kosha. *Diatoma vulgaris* and *Caloneis amphisbaena* in Itomla.

ПЕРИФИТОН НА РАКОВИНАХ ЧУЖЕРОДНОГО МОЛЛЮСКА *DREISSENA* *POLYMORPHA* PALLAS: ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ВКЛАД В БЕНТИФИКАЦИЮ РЕЦИПИЕНТНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Т.А. Макаревич, С.Э. Мясницкий, И.В. Савич

Белорусский государственный университет, г. Минск
E-mail: makarin@tut.by

Двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas – один из наиболее «агрессивных» инвазивных видов, распространяющихся в настоящее время по водоемам Европы и Северной Америки. Вселение дрейссены часто вызывает преобразования в структуре и функционировании реципиентных экосистем. Один из аспектов этих преобразований – смещение значительной части пото-

ков вещества и энергии из толщи воды ко дну водоема, т. е. «бентификация» экосистемы. Механизмы бентификации, обусловленные фильтрационным типом питания дрейссены, изучены достаточно хорошо (Karatayev et al., 2002). Однако остается без внимания тот факт, что за счет раковин моллюска создаются значительные дополнительные твердые поверхности, пригодные для развития перифитона, который также участвует в перераспределении энергетических потоков между планктонными и донными сообществами. В 2006–2008 гг. на примере оз. Нарочь (Беларусь) нами были выполнены исследования, направленные на оценку роли перифитона раковин *D. polymorpha* в формировании биологического разнообразия и трансформации вещества и энергии в озерных экосистемах. В настоящей работе представлены результаты изучения продукционно-деструкционных характеристик перифитона дрейссены.

Озеро Нарочь – мезотрофный полимиктический водоем. Площадь водного зеркала составляет 79.6 км², средняя глубина – 8.9 м, максимальная – 24.8 м; по всему периметру большие площади заняты мелководьями (Экологическая система..., 1985). Озеро характеризуется высокой прозрачностью воды – среднесезонные величины прозрачности в 2006–2008 гг. варьировали от 6.9 ± 0.7 м до 7.2 ± 0.8 м (Бюллетень..., 2009).

Дрейссена вселилась в оз. Нарочь в середине 80-х годов прошлого века. В настоящее время популяция моллюска обитает на глубинах до 8 м и находится в стабилизировавшемся состоянии при средней плотности около 1500 особей/м². Максимальная плотность популяции моллюска зарегистрирована в местах с глубинами 2–4 м (Мастицкий и др., 2006).

Исследования продукционных и деструкционных характеристик перифитона дрейссены выполнены в июне – августе 2007 г. с использованием метода склянок в кислородной модификации. Оптимальный объем склянок (500 мл) и плотность посадки моллюсков (по 2 особи в каждую склянку) определили экспериментальным путем. Дрейссену отбирали с глубин 0.8 и 4.0 м. Для экспериментов из пробы выбирали моллюсков доминирующего размера (с мелководья – 16–17 мм, с глубины 4.0 м – 13–15 мм), обрастание раковин которых, согласно визуальной оценке, было близким. Склянки заполняли водой, отобранной в месте сбора моллюсков. В 10 склянок (пять «светлых» и пять «темных») помещали по два моллюска с ненарушенным обрастанием раковин, а в 10 аналогичных склянок – по два моллюска с предварительно удаленным обрастанием (рис. 1). Склянки экспонировали в озере на тех же глубинах, где были собраны моллюски. Экспозиция в разных опытах составляла 8, 10 и 24 ч. После экспозиции из каждой экспериментальной склянки сифоном отбирали воду и заполняли ею по две стандартные кислородные склянки объемом 150 мл для последующего определения содержания кислорода по методу Винклера.

Предварительно воду в склянках с моллюсками перемешивали для создания равномерного распределения кислорода. Ненарушенное обрастание осторожно удаляли с раковин дрейссены и помещали в оставшуюся в экспериментальной склянке воду. Полученную суспензию отфильтровывали на ядерные фильтры с диаметром пор 2.3 мкм для оценки сухой массы перифитона и содержания хлорофилла. Сухую массу перифитона определяли гравиметрически после высушивания до постоянного веса при 65 °С, содержание хлорофилла – стандартным спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах (SCOR-UNESCO, 1966) с учетом феопигментов (Lorenzen, 1967).



Рис. 1. Раковины дрейссены до удаления перифитона и после него

Вариабельность концентрации кислорода в параллельных склянках, обусловленная в основном различием размеров моллюсков и количества перифитона на их раковинах, не превышала 10%.

Результаты экспериментов (см. таблицу) показали, что для перифитона дрейссены характерна высокая скорость и интенсивность продуцирования органического вещества. Так, абсолютные величины валовой первичной продукции составили от 13 до 74 мг O_2 /м² поверхности раковин за 1 ч, удельные – от 0.7 до 3.6 мг O_2 /г сух. массы перифитона за 1 ч. Во всех опытах продукция преобладала над деструкцией независимо от продолжительности экспонирования склянок (день или сутки). Отношение валовой первичной продукции (ВПП) к деструкции (Д) изменялось от 1.8 до 18. Высокое значение отношения ВПП/Д указывает на то, что перифитон раковин дрейссены служит источником автохтонного органического вещества в придонных биотопах, которое может потребляться как ассоциированной с дрейссеной фауной, так и гетеротрофами бентосных и планктонных сообществ. Вторым, не менее важным следствием преобладания в сообществах перифитона продукционных процессов над деструкционными является аэрирование придонных слоев воды. Обогащение воды кислородом имеет значение как для экосистемы в целом, так и для дрейссены, которая, как известно, является оксифильным организмом. Очевидно, между дрейссеной и ее обрастанием существует взаимовыгодное отношение (протоко-операция).

Большой интерес представляет сравнение характеристик перифитона дрейссены на разных глубинах (см. таблицу). Так, на глубине 4 м дыхание перифитона в 2.6–4.3 раза выше, а отношение ВПП/Д в 3–10 раз ниже, чем на мелководье. Однако снижение скорости продуцирования органического вещества с глубиной в результате недостатка света отмечалось не во всех экспериментах, вероятно, вследствие высокой гетерогенности обрастания и динамичности показателей его структуры. Например, в отличие от последующих экспериментов 19 июля на раковинах дрейссены с глубины 4 м присутствовали макроскопические нити кладофоры, поверхность которых была сплошь покрыта микроскопическими нитями кладофоры, поверхность которых была сплошь покрыта микроскопическими нитями кладофоры.

**Величины продукции и деструкции сообществ перифитона на раковинах дрейссены
(оз. Нарочь, июнь – август 2007 г.)**

Дата	Глубина, м	Температура воды в начале и конце экспозиции, °С	Экспозиция, ч	ВПП	ЧПП	Д	ВПП	ЧПП	Д	АЧ	ВПП/Д
				мг О ₂ /г сух. массы перифитона за 1 ч			мг О ₂ /м ² поверхности раковин за 1 ч				
28.06	0.8	19.9–19.9	8	1.47	0.67	0.80	43.11	19.77	23.34	3.3	1.8
28.06	0.8	19.9–16.2	24	0.91	0.79	0.12	42.15	36.46	5.70	1.5	7.4
17.07	0.8	19.0–23.2	10	1.34	1.23	0.11	34.86	32.03	2.83	–	12.3
19.07	4.0	19.0–18.4	8	3.59	2.75	0.83	53.14	40.80	12.34	–	4.3
23.07	0.8	18.0–21.2	10	1.30	1.23	0.07	51.61	48.84	2.78	2.5	18.6
25.07	4.0	19.8–19.9	10	1.67	0.76	0.91	13.11	5.99	7.12	0.8	1.8
10.08	4.0	21.1–21.6	10	1.73	0.91	0.82	38.19	20.13	18.06	1.0	2.1
13.08	0.8	22.0–25.5	10	1.19	–	–	74.19	–	–	2.3	–

Примечание. ВПП – валовая первичная продукция, ЧПП – чистая первичная продукция, Д – деструкция, АЧ – ассимиляционное число, мг О₂/мг хл. а за 1 ч. Сухая масса перифитона – суммарная масса всего комплекса, включающего автотрофные (водоросли, цианобактерии) и гетеротрофные (бактерии, грибы, беспозвоночные) организмы, а также органическое вещество различного происхождения и разной степени переработки (детрит).

рифитомом (преимущественно диатомовые водоросли родов *Cymbella*, *Gomphonema*, *Cocconeis*, *Epithemia*, *Synedra*, а также цианобактерии *Lyngbya* spp.). По-видимому, кладофора увеличивала как суммарную площадь твердой поверхности, пригодной для обрастания, так и удельный вес автотрофной составляющей в перифитоне за счет высокой собственной биомассы и биомассы водорослей-обрастателей. Данное предположение косвенно подтверждают относительные величины валовой и чистой первичной продукции перифитона, которые существенно превышают соответствующие значения в других экспериментах (см. таблицу).

Характер изменения показателей интенсивности первичной продукции перифитона дрейссены с глубиной неодинаков. Удельные величины валовой первичной продукции в сообществах обрастания раковин дрейссены, обитающей на глубине 4.0 м, были выше, чем на мелководье, а ассимиляционные числа – наоборот (рис. 2).

Различные удельные величины валовой первичной продукции перифитона на глубинах 0.8 и 4.0 м, вероятно, являются следствием разницы в «возрасте» перифитона. Понятие «возраст» и связь структурно-функциональных характеристик перифитона с ним обсуждались нами в ряде работ (Макаревич и др., 1987, 1992, 2004; Макаревич, 2000; Макаревич, Мاستицкий, 2008). На основании результатов собственных многолетних исследований и анализа литературных данных было показано, что в процессе старения перифитона увеличивается его зольность, снижается относительное содержание углерода и азота, возрастает величина отношения C:N, уменьшается энергетическая ценность, снижается доля водорослей и увеличивается доля детрита в общей массе перифитона, а вследствие структурных перестроек снижаются продукционные возможности единицы массы перифитона.

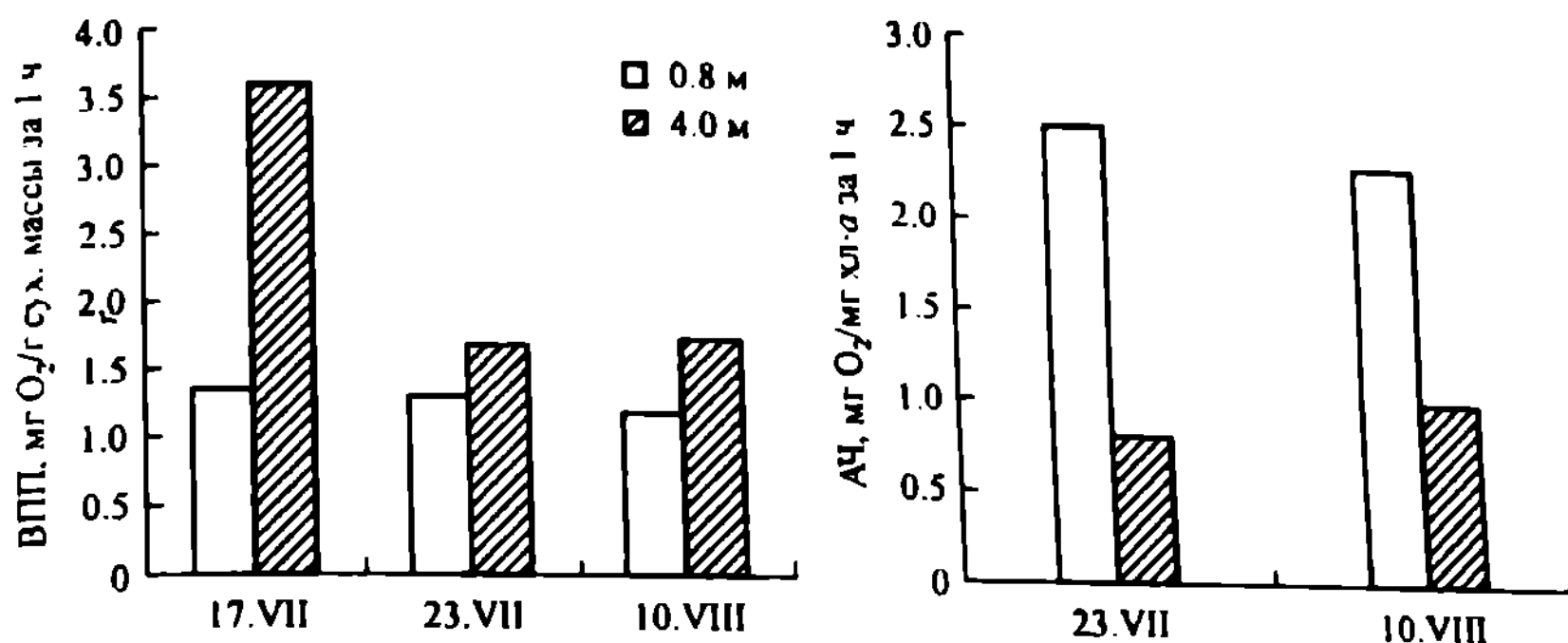


Рис. 2. Продукционные показатели перифитона дрейссены на разных глубинах оз. Нарочь (2007 г.)

Анализ структуры сообществ показал, что глубоководный перифитон на раковинах моллюсков «моложе», чем мелководный. В частности, в сухом веществе перифитона с глубины 4 м отмечено более низкое содержание минеральной фракции. В 2006 г. зольность глубоководного перифитона составляла 49.1–62.3%, а мелководного – 60.1–70.3%. Доля автотрофной компоненты в общей массе глубоководного перифитона была существенно выше (11.9–13.1%), чем на мелководье (3.0–4.1%), что также свидетельствует о более «молодом возрасте» перифитона. Таким образом, есть основания полагать, что именно «возраст» определяет разницу удельных величин продукции перифитона на исследуемых глубинах.

Снижение ассимиляционных чисел с увеличением глубины мы объясняем существенным возрастанием относительного содержания хлорофилла в сухом веществе перифитона: количество хлорофилла *a* в перифитоне на глубине 4 м более чем в 3 раза превышало соответствующие величины, характерные для мелководья (1.78–1.97 против 0.45–0.61 мкг/мг сух. массы).

Следует также иметь в виду, что типы поселения дрейссены на разных глубинах заметно различаются: на мелководье она обитает на дне и образует друзы, а на глубинах свыше 2 м одиночные особи моллюска прикреплены к макрофитам. По сути перифитон раковин дрейссены на мелководье представляет собой переходное сообщество между эпибентосом и перифитоном.

На основании данных о скорости новообразования органического вещества перифитоном на раковинах дрейссены и рассчитанной площади суммарной твердой поверхности, создаваемой популяцией моллюска в озере (Mastitsky, Makarevich, 2007), мы попытались оценить вклад перифитона дрейссены в общую первичную продукцию в оз. Нарочь.

Средняя для периода наблюдения величина валовой первичной продукции перифитона в расчете на 1 м² поверхности раковин моллюска за сутки составила 0.3 г, а чистой первичной продукции – 0.2 г органического вещества. При пересчете величин первичной продукции, полученных в кислородных единицах, на органическое вещество приняли, что 1 г выделяемого при фотосинтезе кислорода эквивалентен 0.65 г синтезируемого органического вещества (Алимов, 1989). Суммарная поверхность раковин дрейссены в оз. Нарочь достигает 836 км² (Mastitsky, Makarevich, 2007), исходя из чего валовая первичная про-

дукция перифитона на этом субстрате составляет 2.5 т органического вещества за сутки, а чистой первичной продукции – 1.7 т. Общая валовая первичная продукция, создаваемая в озере планктоном, макрофитами, перифитоном на макрофитах и микрофитобентосом, оценивается в 124.8 т органического вещества за сутки (Жукова и др., 2007). Валовая первичная продукция перифитона дрейссены составляет примерно 2% от этой величины. Таким образом, результаты наших исследований дают основание утверждать, что перифитон раковин *D. polymorpha* вносит заметный вклад в «бентификацию» экосистемы заселяемого моллюском водоема.

SUMMARY

PERIPHYTON ON THE SHELLS OF EXOTIC MOLLUSC *DREISSENA POLYMORPHA*: PRODUCTION PARAMETERS, CONTRIBUTION TO BENTHIFICATION OF A RECIPIENT ECOSYSTEM

T.A. Makarevich, S.E. Mastitsky and I.V. Savich

We report the results of a series of *in situ* experiments aimed to reveal the role of periphyton growing on the shells of exotic mollusc *Dreissena polymorpha* in the energy flow within an invaded ecosystem (mesotrophic Lake Naroch, Republic of Belarus). In all of our experiments, the amount of organic matter produced by the periphyton on *Dreissena* shells was found to be higher than the amount of decomposed matter. Such a consistent pattern suggests that this periphyton community contributes to the shift in the direction of energy flow from the pelagic zone of Lake Naroch to benthic one ('benthification'). This contribution was estimated to be 2% of the gross primary production in the lake.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ В АЛЬГОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ (НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА АЛЬГОГРУППИРОВОК ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ)

А.Б. Новаковский, И.В. Новаковская

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
E-mail: novakovsky@ib.komisc.ru, novakovskaya@ib.komisc.ru

Анализ данных, нахождение статистически достоверных зависимостей, определение трендов и создание корректных математических моделей, отражающих взаимосвязи между исследуемыми объектами, относятся к наиболее актуальным задачам современной биологической науки в целом, и альгологии в частности. Использование вычислительных средств, получивших в последнее время широкое распространение, позволяет существенно ускорить решение этих задач, визуализировать полученные закономерности и проводить верификацию результатов на статистическую достоверность. Сегодня существует множество программных средств, разработанных для автоматической обработки ботанических данных, однако специалисты зачастую слабо информированы о них. Трудности возникают как на этапе подготовки данных, так и при интерпретации полученных результатов.

Цель работы – познакомить специалистов-альгологов с математическими подходами для обработки данных, их возможностями и недостатками на примере анализа альгогруппировок еловых лесов подзон средней и южной тайги.

В качестве объекта исследования были взяты почвенные водоросли фоновых и подверженных азротехногенному загрязнению еловых лесов в подзонах средней и южной тайги Республики Коми (влияние эмиссий целлюлозно-бумажного комбината и объездной автомобильной дороги) и Кировской обл. (выбросы городов Киров и Слободской, Кирово-Чепецкого химического комбината, объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский», бумажной фабрики). В течение трех полевых сезонов (2003–2005 гг.) на стационарных пробных площадках с июня по октябрь были проведены почвенно-альгологические сборы – 104 смешанные пробы с 17 ключевых участков в разных еловых ассоциациях. Отбор проб проводили общепринятыми в почвенной альгологии методами (Голлербах, Штина, 1969; и др.). Для выявления видового состава использовали культуральные методы, включающие чашечные, водные и агаровые культуры. Всего в почвах исследованных еловых лесов обнаружено 112 видов водорослей (121 разновидность, включая номенклатурный тип вида) из шести отделов: Cyanophyta – 7, Euglenophyta – 4, Eustigmatophyta – 3, Xanthophyta – 8 (11), Bacillariophyta – 25 (27), Chlorophyta – 65 (69).

В ельниках, не испытывающих антропогенного воздействия, обнаружены 93 вида, в зонах с высокой степенью азротехногенного загрязнения – 71. Для четырех отделов (Cyanophyta, Euglenophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta), содержащих наименьшее число видов, количество видов на фоновых и загрязненных участках, существенно не различается для отделов Bacillariophyta и Chlorophyta отмечается заметное изменение этого показателя (рис. 1). Для корректной интерпретации среднего значения необходимо дополнительно учитывать ошибку среднего. В нашем случае для отдела Bacillariophyta интервалы, отражающие ошибку среднего, пересекаются, что говорит о недостоверном различии среднего количества видов между фоновыми и загрязненными участками. Это вполне объяснимо, поскольку только в одном описании фонового участка наблюдается существенное увеличение видов диатомей (22), для других площадок значения сходны с таковыми для антропогенно-нарушенных территорий. Таким образом, средние значения статистически значимо различаются только для числа видов отдела Chlorophyta.

Для анализа видового сходства используют разнообразные коэффициенты (Жаккара, Съеренсена и др.). Однако анализ таблиц сходства достаточно сложен и трудоемок, поэтому применяются различные методы для визуального отображения этой информации. Одним из таких решений является представление полученной матрицы в виде графов (Андреев, 1980; Теоретико-графовые..., 1983; Шмидт, 1984), где рассматриваемые объекты – вершины графа, коэффициенты сходства – ребра.

Следующий этап обработки данных – сравнение ключевых участков друг с другом, выявление существующих закономерностей и трендов. Чаще всего основой такого анализа служит матрица сходств между описаниями (рис. 2).

Наиболее простой формой представления являются плеяды Терсигьева (вершины графа располагаются по кругу, в зависимости от коэффициента сходства



Рис. 1. Соотношение видового разнообразия почвенных водорослей фоновых (1) и загрязненных (2) словых лесов по отделам:
 А - Cyanophyta, Б - Euglenophyta, В - Eustigmatophyta, Г - Xanthophyta, Д - Bacillariophyta, Е - Chlorophyta. Интервалом показана ошибка среднего

изменяется толщина ребер) (рис. 3,а). Другая форма представления – в виде дендритов, которые строят на основе графа сходств, выбирая ребра с максимальными значениями коэффициента до тех пор, пока все вершины графа не будут связаны между собой, но при этом не должно возникать замкнутых циклов (рис. 3,б). Такое представление данных, с одной стороны, обнаруживает все связи между исследуемыми объектами, с другой – не позволяет одновременно отображать большое количество данных (не более 30–40 объектов).

Другим методом, позволяющим обрабатывать большие по объему наборы данных, является кластерный анализ, под которым понимается задача разбиения всей совокупности рассматриваемых объектов на отдельные группы (классы) со сходными характеристиками и определение взаимных отношений между ними (Василевич, 1969; Песенко, 1982; Шитиков и др., 2003; и др.). Основой

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
i		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
2	1		41	35	48	40	42	47	46	48	44	44	32	33	36	29	39	35
3	2			48	52	55	59	50	62	52	55	51	55	62	54	42	63	50
4	3				75	42	57	52	56	53	50	53	57	48	50	51	44	43
5	4					47	62	53	60	62	53	61	61	48	50	46	50	45
6	5						51	51	50	52	47	39	39	46	48	33	48	40
7	6							56	55	53	52	60	56	57	55	45	58	47
8	7								50	49	52	59	45	47	49	45	49	42
9	8									72	62	55	51	56	54	45	60	55
10	9										57	53	42	48	55	43	52	48
11	10											60	53	54	55	39	55	48
12	11												60	60	58	46	55	43
13	12													57	47	48	63	48
14	13														65	52	63	65
15	14															55	66	64
16	15																55	51
17	16																	66

Рис. 2. Таблица коэффициента сходства Сьерсенса–Чекановского между 17 ключевыми участками

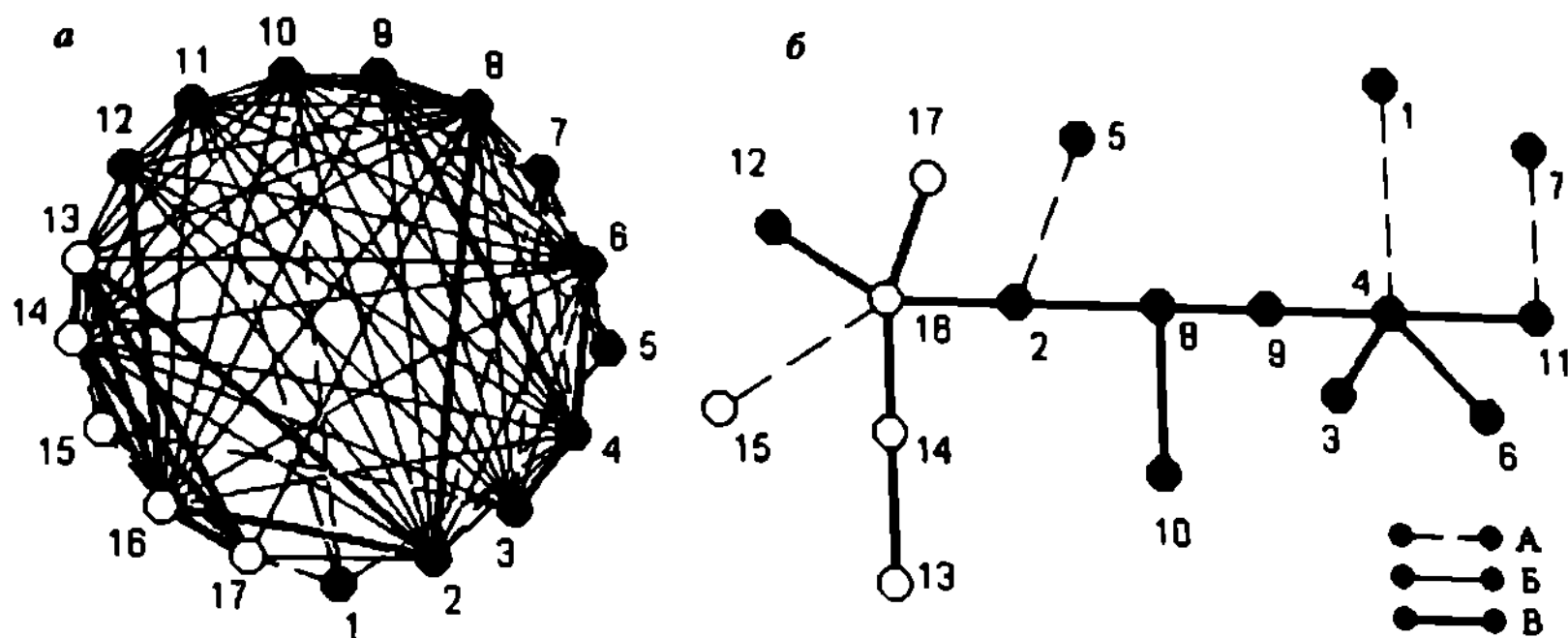


Рис. 3. Представление данных в виде графов: а – плеяда Терентьева, б – дендрит (дерево максимального корреляционного пути).

Ключевые участки: фоновые – белый, условно фоновые – серый и подверженные аэротехногенному загрязнению – черный. Различные стили ребер соответствуют разным диапазонам коэффициентов сходства. А – 0–50, Б – 51–60, В – 61–100.

кластеризации в большинстве существующих методов является уже упоминавшаяся ранее таблица сходств.

Кластерный анализ показал (рис. 4), что для всех обследованных сообществ фоновых и аэротехногенно загрязненных участков наблюдается относительно невысокое сходство систематического состава альгогруппировок – коэффициент Сьёренсена–Чекановского составил около 40%. Первый кластер включает группировки почвенных водорослей фоновых и условно фоновых участков (№ 2, 13, 14, 16, 17) с достаточно высоким сходством видового состава – коэффициент Сьёренсена–Чекановского достигает 60%. Ключевые участки, испытывающие аэротехногенное загрязнение, разделились на две группы. Особо выделилась группировка водорослей на площадке № 1, подверженная наибольшему аэротехногенному загрязнению. Результаты, полученные при помощи кластерного анализа, достаточно хорошо согласуются с построенными выше графами (см. рис. 3).

Существенным недостатком кластерного анализа является невозможность наложения экологических факторов, оказывающих влияние на альгогруппировки. Кроме того, чем выше ранг объединения, тем сильнее усредняются значения коэффициента сходства между группами. Поэтому результаты, полученные с помощью кластерного анализа, требуют проверки другими методами.

Один из таких методов, получивший наибольшее распространение в последнее время и лишенный этих недостатков, – ординация (Legendre, Legendre, 1983; Пузаченко, 2004). Точнее говоря, ординация – совокупность множества различных методов, предназначенных для отображения взаимного расположения исследуемых объектов на плоскости или в пространстве. Можно выделить методы прямой и непрямой ординации. Первая опирается на определенные факторы среды (температура, влажность, уровень грунтовых вод, содержание тяжелых металлов, pH и т. п.). Однако измерение экологических факторов в полевых условиях достаточно трудоемкая задача, кроме того, не всегда ясно, какие именно экологические характеристики оказывают наибольшее влияние

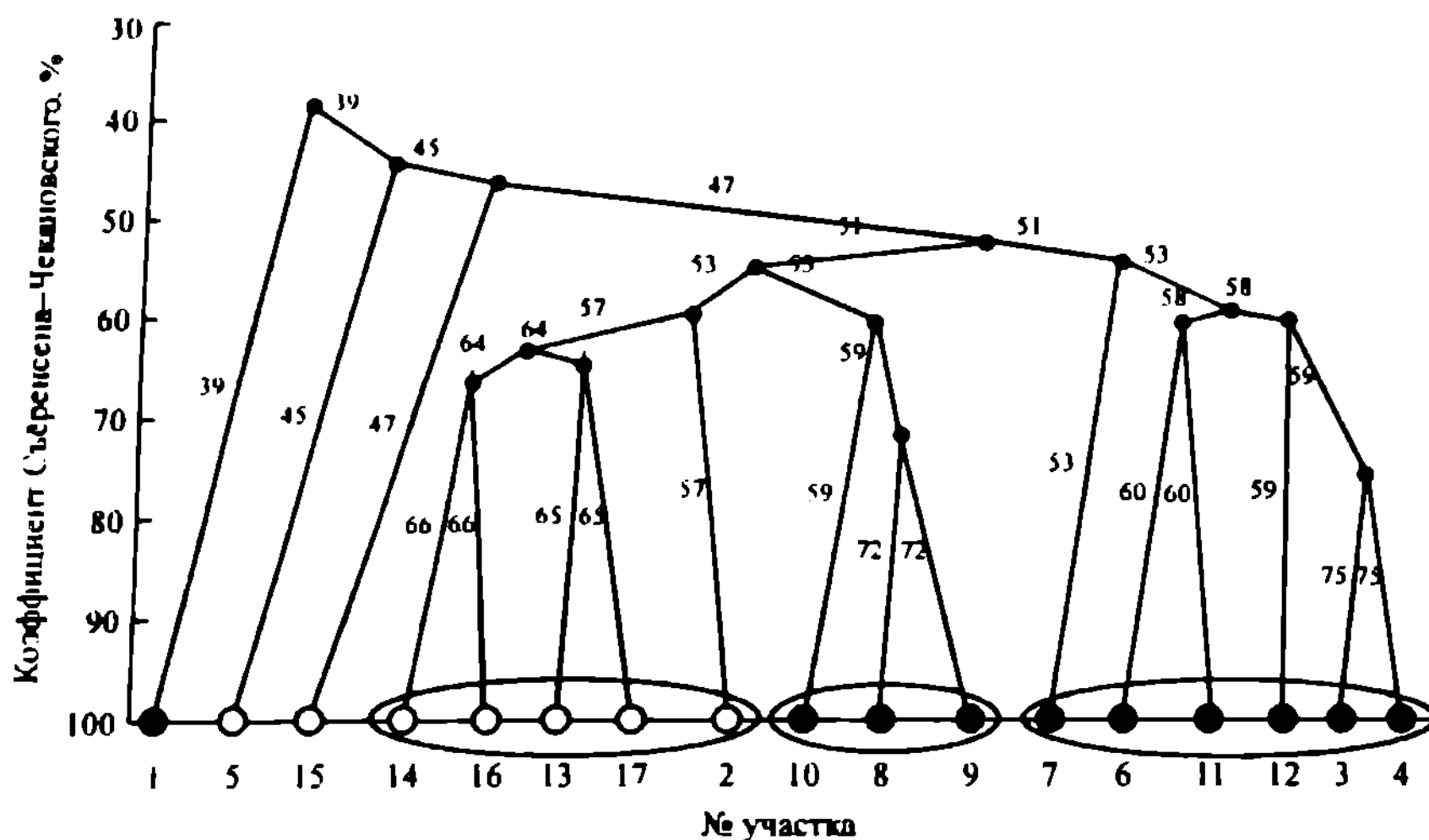


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава водорослей исследованных еловых лесов. Участки 2, 5, 13–17 не испытывают антропогенного влияния

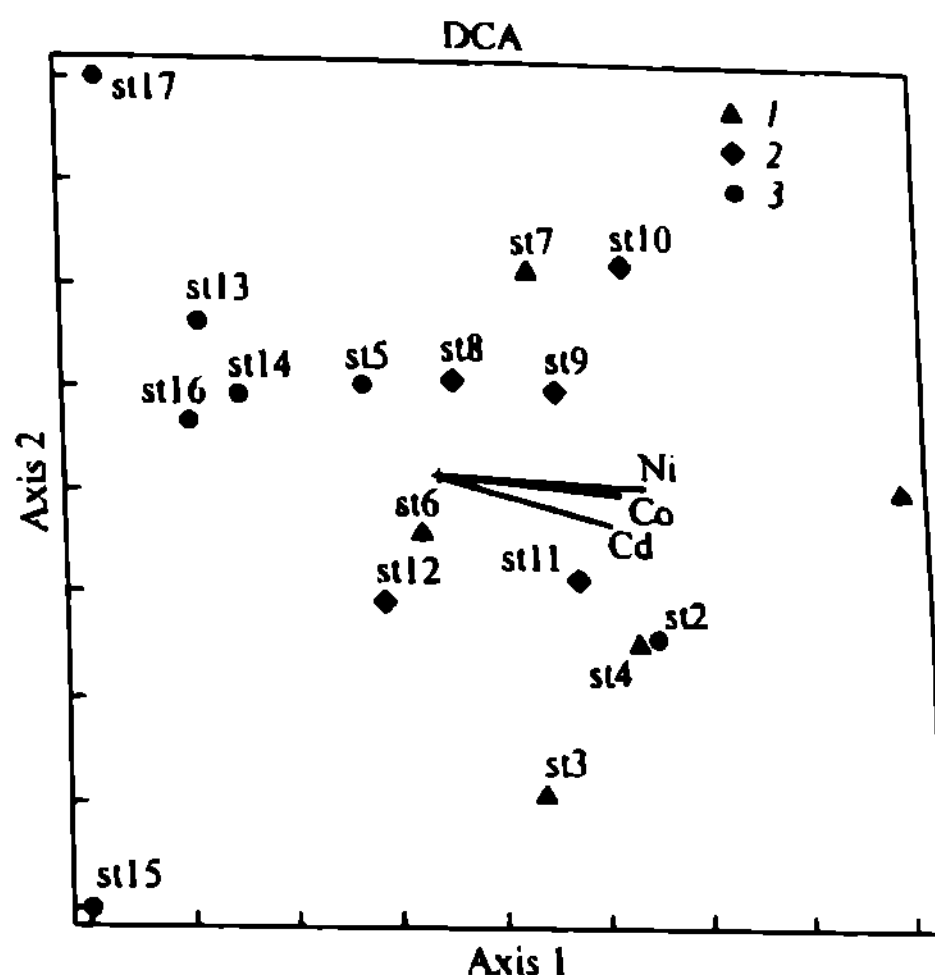
на видовой состав. Методы не прямой ординации избавлены от этих недостатков, поскольку они опираются не на выбранные исследователем экологические факторы, а непосредственно на видовой состав описаний.

В качестве осей ординации используются некие абстрактные параметры, связанные с максимальной изменчивостью видового состава, и уже в этих осях отображаются исследуемые объекты. Степень «похожести» между описаниями определяется по таблице сходства. Достоинством методов ординации является возможность наложения на ординационные диаграммы дополнительных экологических факторов, которые отображаются в виде векторов. Если вектор параллелен какой-либо ординационной оси и при этом имеет высокий уровень корреляции, то можно предполагать наличие взаимосвязи между изменением видового состава и фактором среды.

Непрямая ординация (рис. 5) показала, что ключевые участки хорошо разделяются по видовому составу на три группы в зависимости от места сбора и степени антропогенной нагрузки: фоновые, территория Кирово-Чепецкой агломерации и окрестности г. Сыктывкара. Первую ось ординации мы интерпретировали как видовое богатство ключевых участков. Наложение векторов тяжелых металлов на ординационную диаграмму показало, что максимальная отрицательная корреляция наблюдается между видовым разнообразием почвенных водорослей и содержанием тяжелых металлов (Cd, Co, Ni) в верхних горизонтах почв.

Однако при использовании не прямых методов ординации возникают сложности с интерпретацией полученных осей. Кроме того, методы ординации не дают возможности четко разделять группы рассматриваемых объектов. Поэтому желательно использовать все перечисленные подходы в комплексе.

Рис. 5. Ординация исследованных участков (№ 1–7) по видовому составу водорослей с векторами, отражающими корреляцию между осями ординации и содержанием тяжелых металлов. Районы исследования: 1 – Киров-Кирово-Чепецкая промышленная агломерация, 2 – объездная автомобильная дорога (окрестности г. Сыктывкара), 3 – заказник «Былица». Длина векторов Cd, Co, Ni отражает значение коэффициента корреляции (Cd – 0.643; Co – 0.664; Ni – 0.708); ось 1 – видовое разнообразие, ось 2 – не интерпретирована.



Одним из интересных алгоритмов анализа ботанической информации является определение индикаторных свойств видов (Dufrene, Legendre, 1997; McCune et al., 2002). Первоначально пользователь разбивает всю совокупность описаний на группы. В нашем случае ключевые участки были разделены по принципу сбора материала. На основании этого разбиения рассчитывается коэффициент индикаторных свойств вида, который есть произведение средней встречаемости вида в каждой группе и среднего обилия. Кроме индикаторного значения, рассчитывается и его статистическая достоверность. Использование данного индекса позволило выделить индикаторные виды для участков с различной степенью аэротехногенного воздействия. Из всех видов водорослей, обнаруженных в исследуемых пробах, пять показали высокое и статистически значимое индикаторное значение для фоновой территории (*Chlamydomonas gelatinosa* Korsch. in Pasch., *Tetracystis aggregata* Brown et Bold, *T. dissociata* Brown et Bold, *Pseudopleurococcus botryoides* Snow, *Myrmecia bisecta* Reisingl).

В зоне влияния автомагистрали были выявлены два вида (*Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. in Cl. et Grun. и *Actinochloris sphaerica* Korsch.), которые ранее были обнаружены на нефтезагрязненных и механически нарушенных участках в нефтедобывающих районах. Один вид (*Characiopsis borziana* Lemm.) имеет индикаторное значение для еловых лесов в зоне Киров-Кирово-Чепецкой промышленной агломерации.

Таким образом, совместное использование методов ординации, кластерного анализа и теории графов позволило избежать недостатков, свойственных каждому из методов, и показало, что в условиях изменения физико-химических параметров почв и накопления тяжелых металлов и нефтепродуктов в структуре альгогруппировок еловых лесов отмечаются изменения, свидетельствующие о трансформации экосистем исследованных нами ельников в зонах антропогенного влияния. В первую очередь уменьшается видовое разнообразие водорослей и изменяется таксономическая структура альгогруппировок.

THE MODERN MATHEMATICAL METHODS FOR ALGOLOGICAL DATA ANALYSIS (BY THE EXAMPLE OF SPRUCE FOREST SOIL ALGA COMMUNITIES)

A. B. Novakovsky, I. V. Novakovskaya

The basic principles of modern mathematical methods of data analysis are studied on example of spruce forests algological communities. Clustering analysis, ordination and the graphs theory were used to investigate alga communities. It was shown that they have changed under the impact of heavy metals and oil products. Alga diversity drop and changes in algal group structure were registered.

ОРГАНИЗАЦИЯ АЛЬГОГРУППИРОВОК ОЛИГОТРОФНОГО ОСУШЕННОГО БОЛОТА (ПЛЕСЕЦКИЙ РАЙОН АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ)

Ж. Ф. Пивоварова, А. Г. Благодатнова

Новосибирский государственный педагогический университет, г. Новосибирск
E-mail: ablagodatnova@yandex.ru

В настоящее время исследование почвенных водорослей болот – одно из приоритетных направлений экологии, развивающееся в связи с недостаточной изученностью болотных экосистем. Особый интерес представляет анализ альгофлоры болот, восстановленных после осушения.

Наши исследования проведены на олиготрофном болоте, находящемся на территории Плесецкого района Архангельской области, которое было осушено в 1980 г. в целях обеспечения лесного питомника торфом. После осушения прошло около 30 лет. Сейчас участок представляет собой выработанный торфяник, на территории которого через каждые 10 м расположены параллельные осушительные каналы глубиной около 1 м, заполненные водой на 50–60 см. Скорость восстановления исследуемой системы ниже, чем болот, например, Карелии (Штина и др., 1981).

В пределах болота были выделены три типа биотопов: осушительные каналы, заросшие мхом участки между ними и открытый торфяной массив. Высшая растительность в каналах представлена осоковой ассоциацией с доминированием *Carex gracilis* Curt., встречаются *Pinus sylvestris* L., *B. nana* L., *Betula pendula* Roth, и *Vaccinium uliginosum* L., между канав – подушки *Polytrichum juniperinum* Hedw. площадью 1–4 м², а также единичные экземпляры *Picea obovata* (L.) Ledeb. Открытое торфяное пространство пока еще не освоено высшими растениями. Отбор проб проводили с учетом правил альгологических сборов (Штина и др., 1981). В целом было собрано 45 проб (состоящих каждая из 33 индивидуальных). На основе показателей встречаемости (F) и обилия (D) выделяли доминанты и рассчитывали коэффициент эколого-ценотической значимости (ΣC) и показатель активности вида (X). Последний является мерой преуспевания вида в данных условиях и отражает его вес в формировании сообществ.

Фитоценотическая структура альгогруппировок

Параметр	Биотоп		
	<i>Carex gracilis</i>	<i>Polypodium juniperinum</i>	Открытое торфяное пространство
Температура, °C	18.8	17.7	22.3
pH _{сол}	3.9	4.0	4.0
Влажность, %	86.9	60.0	45.3
Проективное покрытие, %	70	100	—
Число видов	94	43	89
Доминантные группировки водорослей	<i>Chlorococcum humicola, Chlorella vulgaris</i>	<i>Eunotia exigua, Tribonema minus</i>	<i>Chlamydomonas elliptica, Gloeocystis polydermatica, Phormidium autumnale, Oscillatoria formosa</i>

На территории верхового осушенного болота было зарегистрировано 111 видов водорослей, принадлежащих к 5 отделам, 8 классам, 15 порядкам, 31 семейству, 53 родам. В отдел Chlorophyta входит 54 вида, Cyanophyta – 25, Bacillariophyta – 20, Xanthophyta – 11 и Euglenophyta – 1. Девять ведущих семейств включают 60 видов, что составляет 54.1% от всей альгофлоры. Лидирующую позицию занимает семейство Chlamydomonadaceae с наибольшим числом родов и видов, что характерно для болотных экосистем, в частности осушенных (Штина и др., 1981). В родовом спектре 11 ведущих родов объединяют 51 вид (49.5% видового состава). Лидирующие позиции занимают роды *Chlamydomonas* и *Eunotia*, а одновидовые составляют более половины спектра (62.5%). Необходимо отметить, что флора водорослей включает только видо-вые таксоны, что, вероятно, объясняется ее молодым характером (Пивоварова, Благодатнова, 2009).

Фитоценотическая структура достаточно многогранна. В пределах исследованных биотопов наиболее показателен состав доминантных групп, соотношение жизненных форм и экологических групп. Для каждой описанной площадки, в пределах которых формируется особый микроклимат, характерны специфические альгогруппировки. Ведущую роль в сложении сообществ играют доминантные виды (см. таблицу). Так как площадки четко различаются по ряду абиотических показателей, это сказывается на числе видов.

Наибольшие показатели доминирования отмечены у видов в пределах открытого пространства. Для *Chlamydomonas elliptica* коэффициент ЭЦЗ достигает максимально возможных значений – 1 и активности – 6 экз., *Chlorococcum humicola* – 0.5, *Eunotia exigua* – 3. Максимальные показатели у доминирующего *Ch. elliptica*, вероятно, отражают главенствующую роль почвенных водорослей на начальных этапах восстановления экосистемы.

Совокупность жизненных форм и экологических групп почвенных водорослей представляет собой биологический спектр видов по отношению к разнообразным параметрам среды, например влажности, засоленности, кислотности. Традиционно используется классификация жизненных форм, разработанная Э.А. Штина и М.М. Голлербахом (1976). При всех положительных сторонах и широком использовании данной классификации есть определенные

трудности: наряду с жизненными формами в спектр включены и экологические группы (гидрофильные и амфибиальные). *Hydr*- и *amph*-формы имеют свои определенные жизненные формы, или экобиоморфы. Например, среди представителей, первых можно найти одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь (*Ulothrix variabilis* (Kütz.) Kütz., *Gonium pectorale* O.F. Müller), что соответствует С-форме. Теневыносливые зеленые водоросли, но не устойчивые к засухе и экстремальным температурам, т. е. Х-форма, обнаруживаются среди *amph*-формы (*Scenedesmus bijugatus*).

В альгофлоре исследованного болота были выделены жизненные формы и экологические группы. Спектр жизненных форм почвенных водорослей можно представить формулой $C_{25}Ch_{21}B_{20}X_{20}H_{14}P_7CF_4$. Как видно, наибольший вклад вносят С-, Ch-, B- и X-формы (около 20% каждая). Это виды рода *Chlamydomonas*, в частности характерные для болот *Ch. atactogama*, *Ch. globosa*, а также *Gloeocapsa minor* и *Cylindrocystis brebissonii*, которые неоднократно встречали в увлажненных почвах и другие исследователи (Патова, 2004). Обнаруженный в исследованном болоте *Mesotaenium endlicherianum* рассматривается как типичный для торфяных болот (Штина и др., 1981; Закиева, 2007). Вдоль осушительных канав были встречены только *Chlorococcum humicola*, *Ch. infusionum*. По мнению ряда ученых (Штина и др., 1981), эти виды диагностируют переувлажненные почвы. Представители рода *Chlorella* – типичные убиквисты, при этом *Chlorella vulgaris* обнаружена в разнообразных ассоциациях растений, кроме мест, не занятых растительностью. Для данного вида характерно обильное развитие в ризосферной зоне растений (Штина и др., 1981). Для осушенного болота типичны *Bracteacoccus minor* и *Dictyococcus mucosus*, что отмечали и другие авторы (Некрасова, Бусыгина, 1979; Штина и др., 1981). Представители семейства Radiococcaceae – *Coccomyxa dispar* и *Tetracoccus natans*, определенные нами на открытом торфяном пространстве, характерны для северных переувлажненных почв (Штина и др., 1981). На долю В-формы (виды из отдела Bacillariophyta) приходится около 18%. Это типичные эдафотрофные водоросли, предпочитающие увлажненные почвы, а именно их верхние слои (Закиева, 2007). Под дернинками *Polytrichum juniperinum* найдены *Eunotia lunaris* и *E. exigua*, что отмечали также другие авторы (Штина и др., 1981). Х-форма (18.0%) представлена *Pleurochloris lobata*, *P. polychloris* и *Characium ovatum* f. *minus*, причем последний может считаться видом для болотных экосистем (Штина и др., 1981). Присутствие видов этой жизненной формы может рассматриваться как признак начала окультуривания осушенной болотной экосистемы. Н-форма (12.6%) включает виды родов *Tribonema* и *Bumilleria*, предпочитающие богатые органикой болотные почвы и являющиеся видами, типичными для болотных систем (Штина и др., 1981).

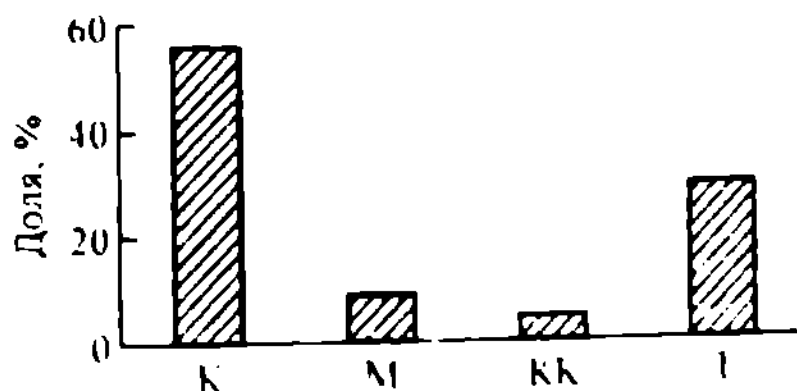
Экологические факторы определяют характер сообществ почвенных водорослей, в сложении которых первостепенную роль играет экологическая индивидуальность отдельных видов. Экологические группы водорослей в пределах исследованных биотопов целесообразно выделять по отношению к влажности: мезофильные (М), ксерофильные (К), *hydr*- и *amph*-формы. На основании собственных исследований и литературных данных (Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981, Закиева, 2007) мы представили соотношение групп в следующем виде. $M_{70}hydr_{10}K_{10}amph_{10}$

Спектр экологических групп водорослей свидетельствует о пригодности среды для эдафотрофных видов мезофильной природы (около 70%). Влажность почвы исследованного болота составляет около 60% (против 85% на неосушенном), что оптимально для развития именно эдафотрофных водорослей (Голлербах, Штина, 1969). На долю гидрофильных и амфибиальных видов в общей сложности приходится около 23%. Среди них можно отметить виды *Eunotia fallax*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Closterium moniliferum*, *Cosmarium blythii*, которые, как правило, достаточно широко распространены в болотах, а нами они обнаружены в пределах осушительных канав. Уменьшение доли *hydr*- и *amph*-форм свидетельствует о трансформации, изменении экосистемы, но в то же время именно виды этих групп указывают на проявление «памяти» почвы, которая хранит виды, свойственные экосистеме до осушения. Уменьшение влажности отражает и повышение долевого участия представителей ксерофильной группы, которая включает, например, *Plectonema postocorum*, *Phormidium autumnale*, *Ph. uncinatum*, *Oscillatoria formosa*. Присутствие разнообразных групп свидетельствует о гетерогенности экологических условий, так как наряду с перманентным гиперувлажнением имеются торфяные участки с минимальной влажностью.

Кислотность почвенной среды является лимитирующим фактором формирования альгофлоры, поскольку далеко не каждый вид даже с достаточно широкой экологической валентностью может развиваться при pH 3.5–3.7. Ацидофилы составляют значительную часть флоры (около 30%), большинство которых представлено видами из отделов Bacillariophyta и Chlorophyta, характерными для болот. *Eunotia exigua*, *Frustulia rhomboides*, *Closterium abruptum*, *Cosmarium abbreviatum*. Известно (Благодатнова, 2009), что превалирование ацидофилов характерно для болотных экосистем. Индифферентные виды занимают лидирующие позиции (64%). Сюда входят, например, *Hantzschia amphioxys* и *Chlorella mirabilis*, которые обладают широкой экологической валентностью, а значит, могут существовать в разнообразных экологических условиях исследованного болота.

Жизненные формы и экологические группы водорослей представлены разнообразными морфотипами (см. рисунок): коккоидный (К), монадный (М), колониальный коккоидный (КК), трихальный (Т), что свидетельствует об адаптационных процессах в исследованных биотопах. В то же время наиболее показательным является соотношение коккоидных и трихальных (нитчатых) типов, что указывает на степень экстремальности среды (пониженная влажность и повышенная кислотность). Так, на долю коккоидного типа приходится более 56%, в то время как трихальный составляет около 30%. Считается, что сферическая форма наиболее выгодна и оптимальна для существования в среде с кислой реакцией (Окислительный стресс..., 2006), и это объясняет превалирование коккоидных морфотипов в пределах данной болотной экосистемы. Возрастающее количество нитчаток (по сравнению с олиготрофным неосушенным болотом) отмечено на открытом торфяном пространстве.

Долевое участие основных морфотипов водорослей



Таким образом, несмотря на осушение, в болоте сохранились типичные для данной экосистемы жизненные формы, экологические группы почвенных водорослей и их морфотипы. После осушения усиливается гетерогенность болотной экосистемы, и в итоге происходит количественная перестройка альгоценозов за счет широкой экологической валентности большого числа видов.

SUMMARY

SOIL ALGAE GROUPS OF THE OLIGOTROPHIC DRAINED BOG (PLESETSK AREA, ARKHANGELSK REGION)

J.F. Pivovarova, A.G. Blagodatnova

Data on soil algae community structure in oligotrophic drained bogs of the Arkhangelsk area are resulted. 111 taxa of algae are revealed. The ecological characteristics of algae groups are given.

РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА РЕЧНОГО ФИТОПЛАНКТОНА В РАЗНЫЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ СЕЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ МАЛЫХ РАВНИННЫХ РЕК БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ОБИ)

Р.Е. Романов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск
E-mail romanov_r_e@ngs.ru

Короткий жизненный цикл водорослей и цианобактерий сочетается с характерной временной неоднородностью состава, структуры и обилия фитопланктона. Это обстоятельство позволяет предположить ограниченную репрезентативность результатов эпизодических наблюдений при их интерпретации как характеристик водной экосистемы за год.

Цель данной работы – оценить, насколько потамофитопланктон разных гидрологических сезонов отражает таксономическое разнообразие водорослей и цианобактерий планктона за весь год, а также насколько отдельные эпизоды наблюдений отражают фитопланктон сезона и года в целом. Это позволит оценить репрезентативность эпизодических данных, полученных о таксономическом составе фитопланктона многих равнинных рек в период открытой воды или в летне-осеннюю межень.

В 2002 г. были исследованы притоки Верхней Оби в окр. г. Барнаула – малые равнинные реки Барнаулка и Большая Лосиха (Б. Лосиха) в нижнем течении, т. е. на участках, где процессы формирования фитопланктона как ценоза в водотоках такого размерного класса уже завершились (Охалкин, 2002). В соответствии с классификацией речных систем Л.М. Корытного (2001) р. Барнаулка по длине (~200 км) и площади водосборного бассейна (5.7 тыс. км²) относится к средним рекам, по расходу воды соответствует категории «малая». Река Б. Лосиха по длине (150 км) относится к средним рекам, по площади водосбора

(1.5 тыс. км²) – к малым. После половодья на реках южного правобережья Верхней Оби (р. Б. Лосиха) и Приобского плато (р. Барнаулка) наступает устойчивая межень, которая ежегодно прерывается эпизодическими непродолжительными и невысокими паводками (один-два за сезон) и продолжается до начала ледовых явлений, постепенно переходя в устойчивую зимнюю межень (Шенберг, 1991).

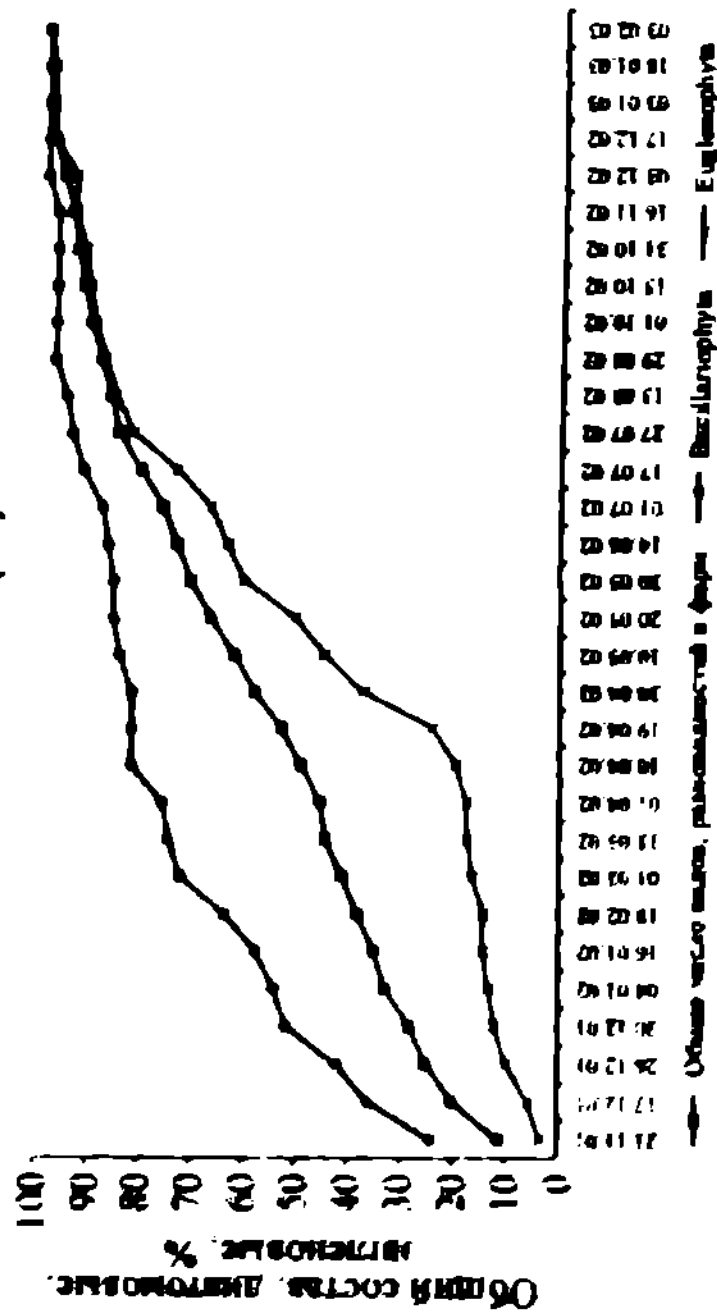
Пробы фитопланктона отбирали в нижнем течении рек Барнаулка (1.0 км от устья) и Б. Лосиха (6.5 км от устья) круглый год с интервалом 10–15 сут, концентрировали осадочным методом (Киселев, 1969) с последующей прямой фильтрацией сливаемой воды самотеком через мембранные фильтры с диаметром пор 0.55–0.65 мкм и обрабатывали в «живом» и фиксированном состоянии. Таксономический состав выявляли в счетной камере Фукса-Розенталя. В основном просчитывали не менее 500 индивидов, но для более полного выявления видов просматривали всю счетную камеру, а также дополнительные препараты. Диатомовые водоросли были идентифицированы в постоянных препаратах. Всего обработана 31 проба из р. Барнаулки, 27 – из р. Б. Лосихи.

Анализ динамики насыщения списка разновидностей и форм, включая номенклатурный тип вида, проводили в соответствии с работой В.Г. Девяткина и И.В. Митропольской (2002). Для оценки репрезентативности таксономического состава водорослей и цианобактерий были использованы данные за идентичные периоды наблюдений (28 и 26 проб соответственно), при этом несопоставимые таксоны, идентифицированные только до родов, не учитывали. Поскольку водоросли и цианобактерии перифитона и бентоса являются характерным компонентом речного фитопланктона, в данной работе была оценена репрезентативность таксономического состава планктонного комплекса, объединяющего облигатно и факультативно планктонные таксоны водорослей и цианобактерий, которые способны развиваться в водной толще без связи с субстратом. Планктонный комплекс в данном случае в значительной степени соответствует фитопланктону в понимании А.П. Скабичевского (1960). Приуроченность отдельных таксонов к местообитанию была оценена в основном с помощью данных С.С. Бариновой с соавт. (2006). Сравнение проводили на основе мер включения (Андреев, 1980) на уровне разновидностей и форм.

Таксономический состав. В планктоне р. Барнаулки обнаружены 383 вида (436 разновидностей и форм, включая номенклатурный тип вида, далее – РФ) водорослей и цианобактерий, почти столько же в р. Б. Лосихе – 362 вида (409 РФ). Для оценки репрезентативности были использованы данные о временной неоднородности 347 и 358 РФ водорослей и цианобактерий планктона рек Барнаулка и Б. Лосиха соответственно, в том числе планктонный комплекс 295 и 281 РФ соответственно.

Динамика количества одновременно вегетирующих видов. Количество одновременно вегетирующих РФ (включая водоросли и цианобактерии, идентифицированные только до родов) в планктоне исследованных рек существенно варьировало в течение года (р. Барнаулка – 23–90, р. Б. Лосиха – 11–127, Романов, 2006). Значительное таксономическое богатство фитопланктона рек (67–127 РФ) наблюдали в летне-осеннюю межень, т. е. в период относительно стабильного гидрологического режима. Динамика количества одновременно вегетирующих РФ водорослей и цианобактерий в исследованных реках в общих чертах сходна. Низкие значения этой характеристики наблюдали во время

Река Барнаулка



Река Б. Лосица

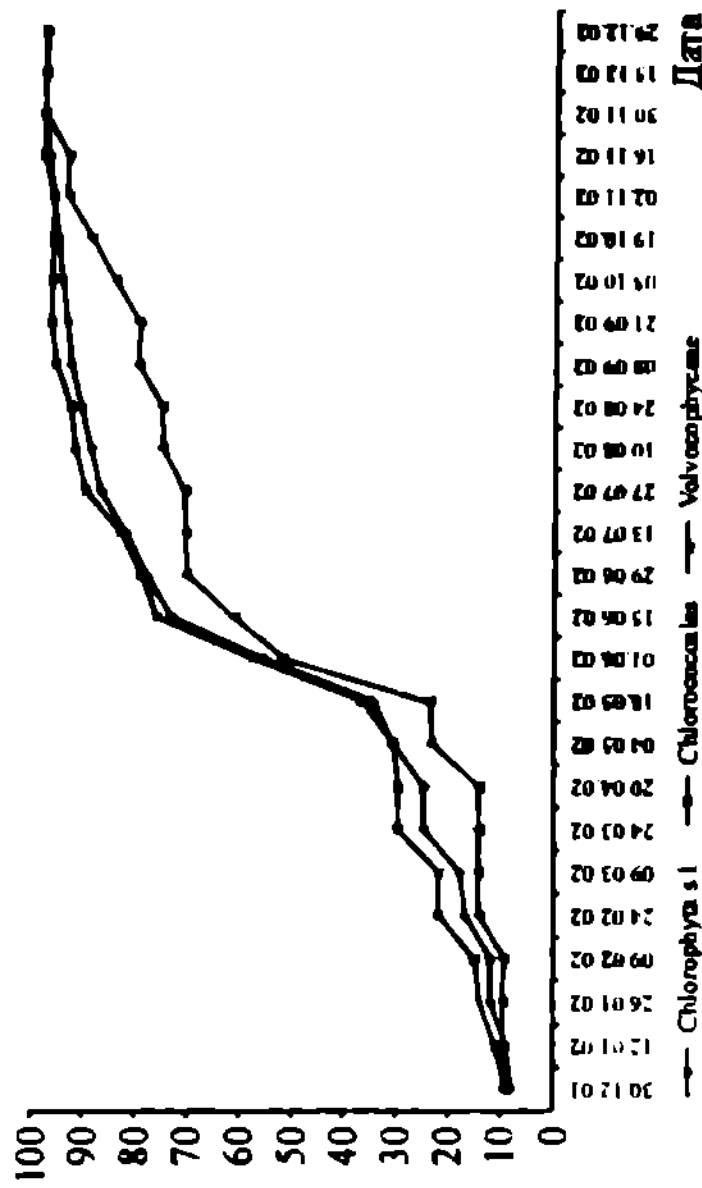
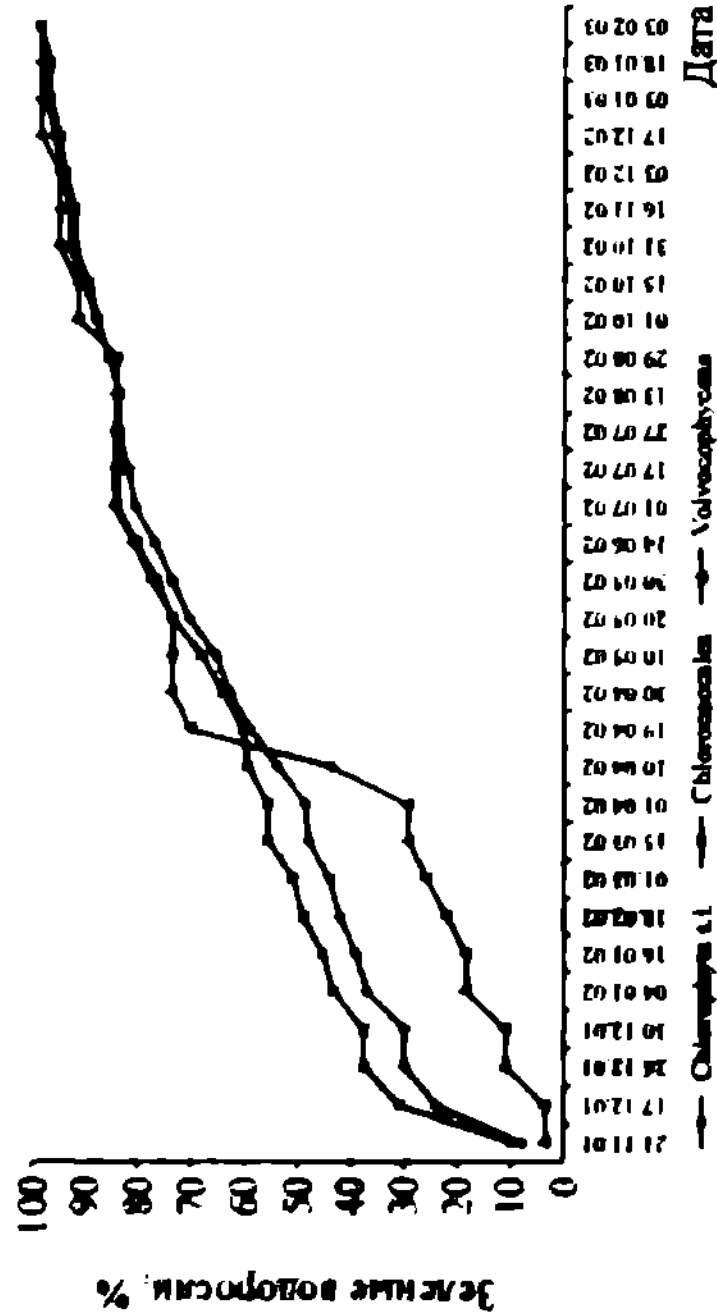
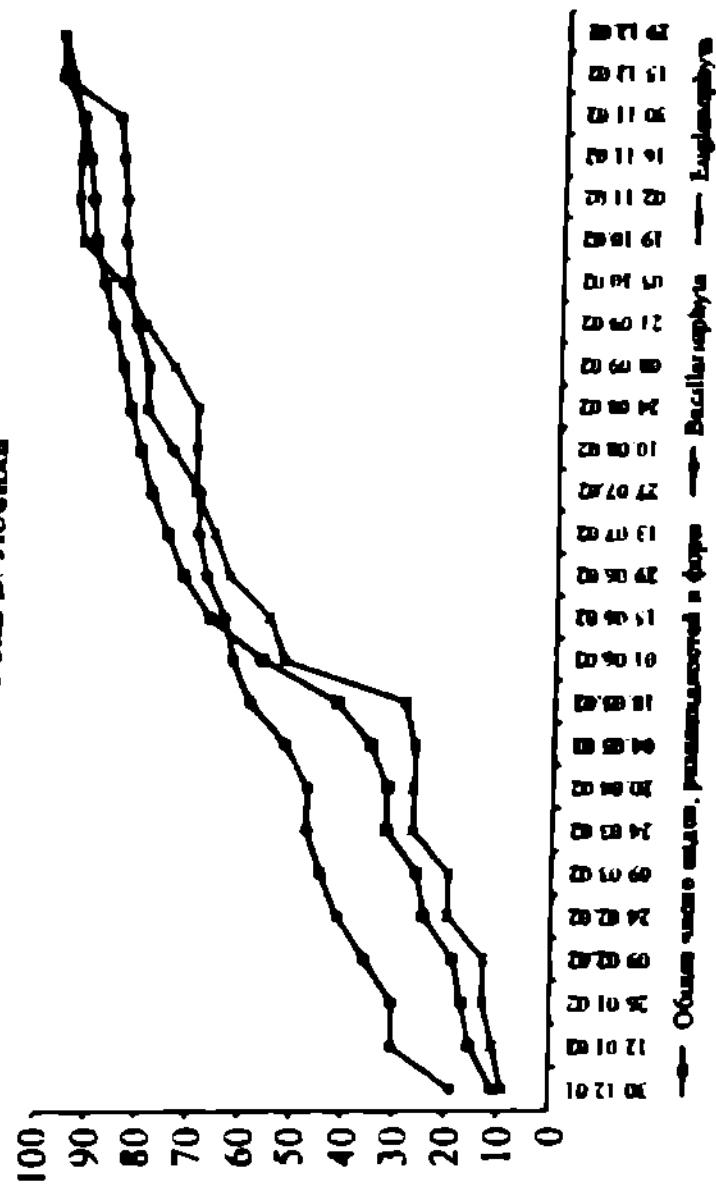


Рис. 1. Динамика увеличения таксономического состава планктона нижнего течения рек Барнаулка и Б. Лосица с ноября 2001 г. по февраль 2003 г. (в % от общего количества видов, разновидностей и форм отделов, класса, порядка)

половодья, они увеличивались параллельно росту температуры воды и достигали максимума в летне-осеннюю межень при наибольшей температуре.

Динамика насыщения таксономического состава. Увеличение таксономического состава наблюдали на протяжении всего периода наблюдений. Лишь немногие из кривых, построенных для ведущих по количеству РФ таксонов и фитопланктона в целом рек Барнаулка и Б. Лосиха (рис. 1), сохраняют более или менее одинаковый наклон на всем протяжении. Как правило, они разделяются на участки с разной скоростью насыщения состава. Кривую насыщения общего состава фитопланктона р. Барнаулки можно разделить на три участка: более крутой – с начала наблюдений до 27 июля, пологий – до 17 декабря, далее список практически насыщается, и роль новых для списка видов незначительна. Равномерный рост кривой для фитопланктона р. Б. Лосихи прерывается коротким периодом быстрого увеличения количества таксонов (18 мая – 29 июня) за счет резкого (в 2 раза) возрастания количества РФ зеленых водорослей (в основном представителей порядка хлорококковые). Это происходило параллельно увеличению температуры воды до максимальной из зарегистрированных (с 10.8 °С до 19.0 °С).

Репрезентативность отдельных сезонов и эпизодов наблюдений. Репрезентативность отдельных эпизодов наблюдений в течение года по таксономическому составу фитопланктона и планктонного комплекса была различной и не превышала 23% и 34% для рек Барнаулка и Б. Лосиха соответственно (см. таблицу). Отдельные эпизоды наблюдений отражали состав фитоплан-

Репрезентативность отдельных эпизодов наблюдений в отношении таксономического состава речного фитопланктона в разные гидрологические сезоны и за год в целом (в числителе) и планктонного комплекса (в знаменателе)

Сезон	Минимальные и максимальные значения, %	Среднее арифметическое, %	Количество эпизодов наблюдений
Река Барнаулка			
Зимняя межень	10.7 – 25.4	20.4 ± 4.7	11
	8.7 – 26.7	20.5 ± 5.7	
Половодье	10.4 – 34.8	23.9 ± 8.1	9
	7.3 – 38.8	24.2 ± 10.3	
Летне-осенняя межень	24.4 – 37.6	29.4 ± 4.8	8
	24.1 – 36.2	29.3 ± 4.6	
В целом за год	5.5 – 22.1	13.3 ± 4.3	28
	4.1 – 21.8	13.5 ± 4.8	
Река Б. Лосиха			
Зимняя межень	5.8 – 33.7	18.2 ± 8.4	11
	6.8 – 32.3	18.9 ± 9.0	
Половодье	5.0 – 51.0	27.5 ± 19.0	5
	5.3 – 51.3	29.2 ± 20.6	
Летне-осенняя межень	20.9 – 43.6	33.0 ± 7.6	10
	23.2 – 48.7	36.5 ± 9.1	
В целом за год	1.4 – 33.2	14.9 ± 9.6	26
	1.4 – 39.5	16.7 ± 11.9	

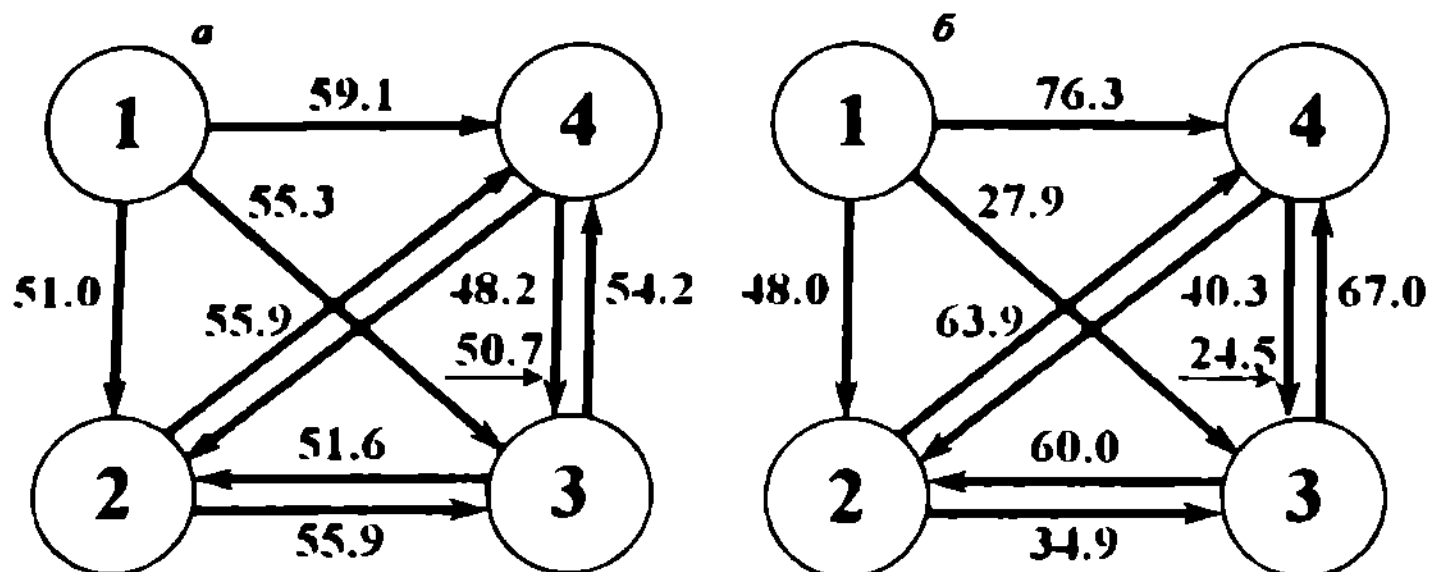


Рис. 2. Ориентированные мультиграфы на множестве мер включения таксономического состава фитопланктона рек Барнаулка (а) и Б. Лосиха (б) в разные гидрологические сезоны: 1 - год в целом, 2 - зимняя межень, 3 - половодье, 4 - летне-осенняя межень. Входящие ребра вершины 1 не показаны, цифры у ребер - значения мер включения, %

ктона и планктонного комплекса разных гидрологических сезонов в большинстве случаев не более чем на 44%. Немного большая амплитуда колебаний значений этого показателя отмечена для р. Б. Лосихи по сравнению с р. Барнаулкой.

В р. Барнаулке все гидрологические сезоны были сходны по таксономическому составу фитопланктона и планктонного комплекса не менее чем на 48% (рис. 2а, 3а). Примечательно, что значения мер сходства этих множеств варьируют в узких пределах (48–59%) по сравнению с аналогичными данными по р. Б. Лосихе (24–81%). Летне-осенняя межень в наибольшей степени отражает таксономический состав водорослей и цианобактерий планктона р. Б. Лосихи за год в целом (76–81%) и других гидрологических сезонов (64–75%). Репрезентативность данного сезона по составу планктонного комплекса выше по сравнению с фитопланктоном в целом (рис. 2б, 3б). Период половодья в этом водотоке характеризуется наименьшей репрезентативностью.

Репрезентативность отдельных эпизодов по таксономическому составу фитопланктона в разные гидрологические сезоны и в целом за год варьирует и

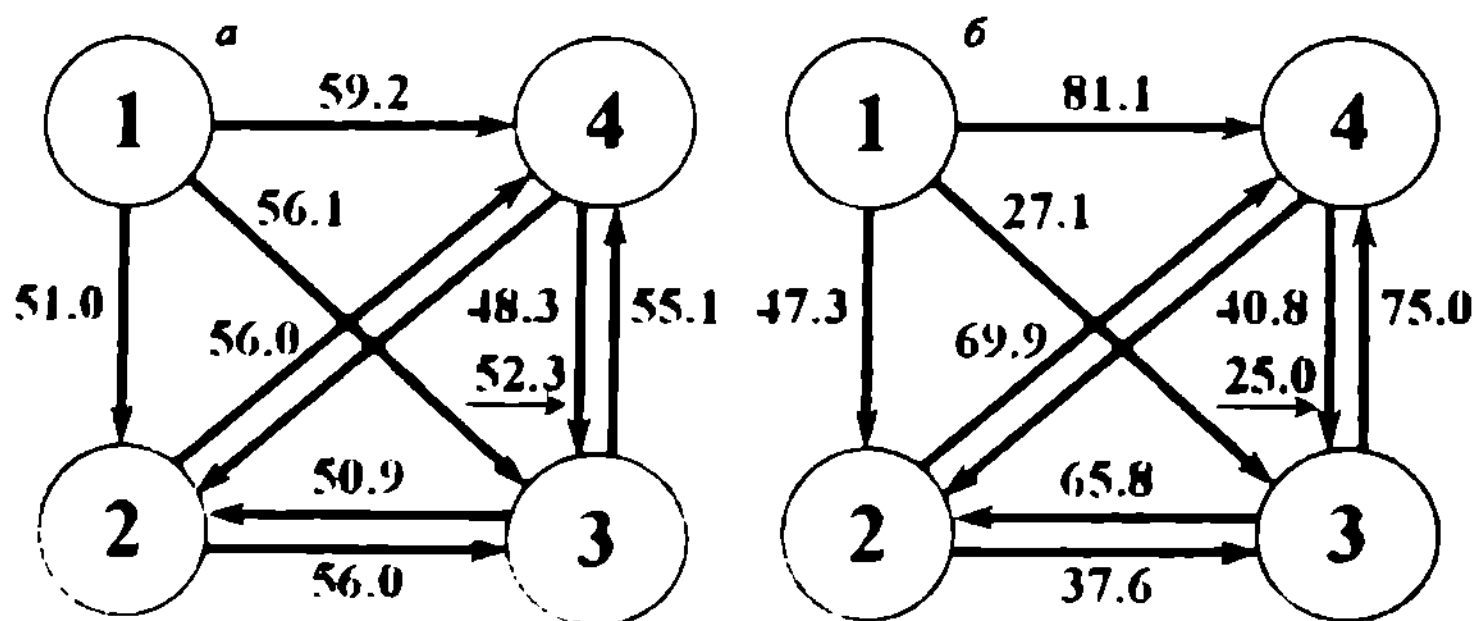


Рис. 3. Ориентированные мультиграфы на множестве мер включения таксономического состава планктонного комплекса рек Барнаулка (а) и Б. Лосиха (б) в разные гидрологические сезоны (см. обозначения на рис. 2)

может быть относительно небольшой. В большинстве случаев ее значения для фитопланктона, планктонного комплекса отдельных эпизодов наблюдений и гидрологических сезонов существенно не различались в каждой исследованной реке. Меньшая по сравнению с р. Б. Лосихой амплитуда колебаний репрезентативности отдельных эпизодов наблюдений, а также количества одновременно вегетирующих РФ (Романов, 2006), численности клеток, индивидов и биомассы фитопланктона в течение года в р. Барнаулке (Романов и др., 2008), ее близкие значения для разных гидрологических сезонов могут отражать особенности гидрологического режима последней реки, связанные с наличием системы проточных в период половодья озер в верхнем ее течении.

Отдельные эпизоды наблюдений на малых равнинных реках бассейна Верхней Оби могут отражать таксономический состав фитопланктона и планктонного комплекса разных гидрологических сезонов на 5–52%, года в целом – на 1–40% (см. таблицу), а отдельные сезоны – год в целом на 27–81%. Следовательно, оценка таксономического разнообразия потамофитопланктона за год в целом по результатам немногих эпизодов наблюдений в течение периода открытой воды или в летне-осеннюю межень может быть некорректной в разной степени.

SUMMARY

THE REPRESENTATIVENESS OF TAXONOMIC COMPOSITION OF RIVER PHYTOPLANKTON IN DIFFERENT HYDROLOGICAL SEASONS (BY THE EXAMPLE OF SMALL LOWLAND RIVERS OF UPPER OB RIVER BASIN)

R.E. Romanov

The representativeness of taxonomic richness of potamophytoplankton in different hydrological seasons was estimated by the example of two small lowland rivers of Upper ob River basin (Western Siberia). The individual episodes of observation may represent the 5–52% of taxonomic richness of phytoplankton and planktonic complexes of different hydrological seasons, 1–40% – of the all seasons. The individual hydrological seasons may represent the 27–81% of taxonomic richness of phytoplankton and planktonic complex of the all seasons. It may conclude that estimation of potamoplankton taxonomic richness for all seasons on basis of results of the few observation episodes during period of open water or summer-autumn low water may be incorrect in different degree

ФИТОПЛАНКТОН МАЛОГО ОЗЕРА ЮРЬЕВСКОЕ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А.А. Рябова, Н.А. Старцева

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
г. Нижний Новгород
E-mail: startseva@bio.unn.ru

Из малых водоемов, различных по происхождению, особый интерес представляют озера, в которых наблюдается «цветение» воды за счет синезеленых водорослей. Отмечено (Федоров, 1970), что массовое развитие водорослей в

водоемах такого типа может свидетельствовать о нарушении стабильности экосистемы в условиях естественного и трансформированного комплекса факторов среды. В настоящее время активно изучаются структура и сукцессия фитопланктона «планктотрихетовых» озер с преобладанием в его составе нитчатых безгетероцистных синезеленых водорослей *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (= *Oscillatoria agardhii*) и *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert. (= *Oscillatoria redekei*) (Сиделев, Бабаназарова, 2008). Особый интерес к озерам планктотрихетового типа вызван способностью представителей цианопрокариот продуцировать токсины, опасные для человека и животных. Так, исследования, проведенные в Норвегии, показали, что, населяя пруды и мелкие эвтрофные водоемы, *Planktothrix agardhii* продуцирует гепатотоксин, оказывающий токсическое действие на мышечные клетки и гепатоциты печени (Водоросли, ..., 2006). По рекомендации Всемирной организации здравоохранения для защиты здоровья от последствий, вызванных действием цианотоксинов, введен рекомендуемый ориентировочный уровень – 20 млн цианопрокариотных кл/л (что соответствует 10 мкг хлорофилла на 1 л в условиях доминирования цианопрокариот). Уровень 50–100 млн цианопрокариотных кл/л представляет собой рекомендуемую ориентировочную величину для сигнала об умеренной опасности в водах, используемых в рекреационных целях (Патова, 2007).

В левобережной части Нижегородской области находится множество малых водоемов, которые в гидробиологическом плане практически не изучены. Их большая часть активно используется населением в хозяйственных и рекреационных целях. В данной ситуации качество воды таких озер становится предметом тщательного изучения, особенно в условиях «цветения» воды синезелеными водорослями. За исследованный период наблюдений (2007–2008 гг.) массовое развитие *Limnothrix redekei* и *Planktothrix agardhii*, обладающих токсическими свойствами для человека и животных, отмечалось в оз. Юрьевское. Более того, особый интерес к изучению фитопланктона этого озера был вызван зарегистрированными случаями появления аллергических реакций, а также реакций в виде раздражения кожи разной степени тяжести у купающихся. Поэтому задачей настоящей работы стало изучение фитопланктона «цветущего» оз. Юрьевское и анализ факторов, потенциально благоприятных для массового развития токсичных цианопрокариотных водорослей в разные по климатическим условиям годы.

Озеро расположено в центральной части Семеновского района, в 22 км на северо-восток от г. Семенова, в долине р. Керженец. Озеро ледниково-суффозионного происхождения, относится к группе эрозионных, типу пойменных (подтипу пойменно-заливных) (Озера ..., 2001), проточное. Имеет один приток – ручей, впадающий в северо-восточной части берега, и поверхностный сток в северо-западной части, идущий в р. Керженец. По морфометрическим характеристикам (площадь водного зеркала, максимальная и средняя глубины) относится к категории малых водоемов (Китаев, 1989). За исследованный период установлена низкая прозрачность воды по диску Секки (до 0.6 м), а также повышенные значения pH поверхностного слоя воды (до 9.0). Сравнительный анализ литературных данных по планктотрихетовым озерам показал, что это типичные характеристики, обуславливающие массовое развитие синезеленых водорослей в исследуемом водоеме.

Материалом для данной работы послужили пробы фитопланктона, которые отбирали с поверхностного горизонта на двух станциях, установленных в пелагиальной и литоральной зонах водоема, с мая по сентябрь 2007 г. и с апреля по октябрь 2008 г. ежемесячно, а в летний сезон – один раз в 7–10 дней. Всего отобрано 50 качественных и количественных проб фитопланктона, которые обработаны по общепринятой в альгологии методике.

Список водорослей, обнаруженных в оз. Юрьевское, насчитывает 145 видов, разновидностей и форм, с учетом внутривидовых таксонов и водорослей, определенных только до рода, – 190. Ведущей группой по видовому богатству оказались представители отдела Chlorophyta, которые составили 44%, на втором месте находятся диатомовые водоросли – 18%, а затем – эвгленовые (13%). Синезеленые водоросли насчитывают 17 видов из 3 порядков, 6 семейств и 8 родов. Остальные отделы водорослей значительно уступают перечисленным выше по видовому богатству. Таким образом, по совокупности таксономических показателей альгофлора оз. Юрьевское характеризуется как зелено-диатомово-эвгленовая с заметным вкладом синезеленых водорослей. Состав водорослей озера в основном представлен широко распространенными пелагическими и литоральными видами, обитающими в пресных, нейтрально-слабощелочных водах относящихся к β -мезосапробной степени органического загрязнения.

В течение двухлетнего периода исследования фитопланктона в оз. Юрьевское наблюдалось преобладание по численности синезеленых водорослей, по биомассе – диатомовых, эвгленовых и синезеленых (рис. 1, 2). При этом сезонная динамика численности и биомассы водорослей представлена многовершинной кривой с резкими подъемами и спадами (рис. 3, 4).

В 2007 г. с аномально высокой температурой воды весенний сезон в развитии фитопланктона озера был очень коротким (с 7 по 27 мая), а в 2008 г. период биологической весны продолжался с апреля по июль. Количественное развитие фитопланктона описывалось многовершинной кривой с максимумом в первую декаду мая 2007 г. (см. рис. 3, а), отмечено интенсивное «цветение» воды за счет синезеленых. Самая высокая за двухлетний период исследования численность видов *Limnithrix redekei* и *Planktothrix agardhii* – 45 и 4.5 млн кл/л – совпадала с абсолютным максимумом среднемесячных температур воздуха за последние несколько лет (см. рис. 1). В 2008 г., более холодном, фитопланктон озера носил преимущественно диатомовый характер (см. рис. 4), а наибольшее значение в создании численности и биомассы принадлежало термофильной *Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim. (см. рис. 2). В весенний сезон 2008 г. доминировал представитель Bacillariophyta – *Asterionella formosa* Hass., а в осенний появился *Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim. К числу массовых видов водорослей относились также *Fragilaria crotonensis* Kilton, *Aulacosira varians* Ag., *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites.

В фазу биологического лета наряду с представителями Bacillariophyta господствующее положение в фитопланктоне озера занимали теплолюбивые виды синезеленых – *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. spiroides* Klebahn, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В первой декаде июля 2007 г. зафиксирована вспышка развития *Anabaena spiroides*, биомасса которой составила 39.3% общей биомассы видов планктона (рис. 3, б). Летом состав доминирующих и сопутствующих видов фитопланкто-

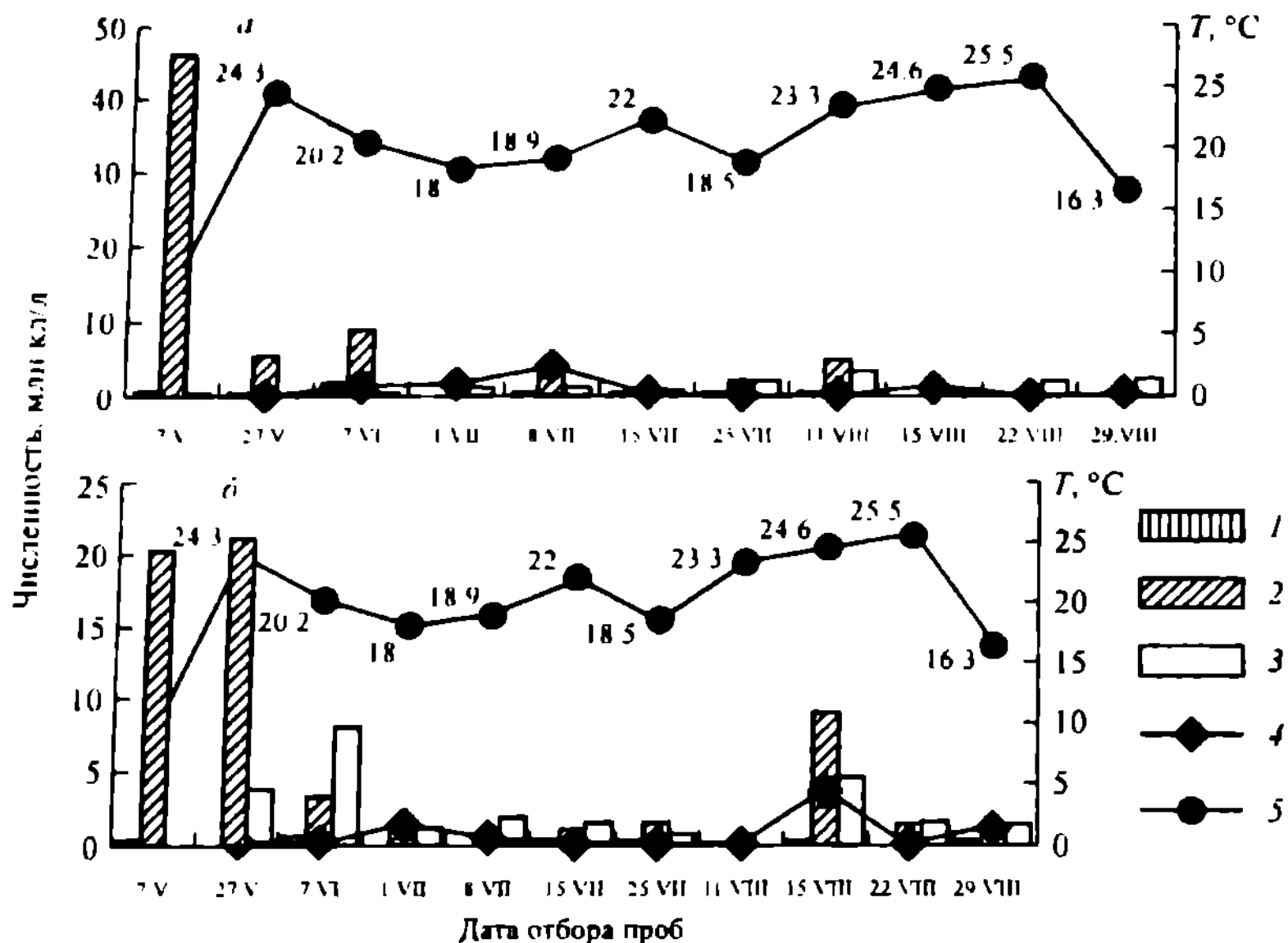


Рис. 1. Динамика численности массовых форм водорослей оз. Юрьевское в 2007 г. на станции 1 (а) и станции 2 (б).
1 - *Aulacoseira granulata*, 2 - *Limnothrix redakei*, 3 - *Plankthotrix ugardtii*, 4 - *Arhanizomenon flasaquae*, 5 - температура

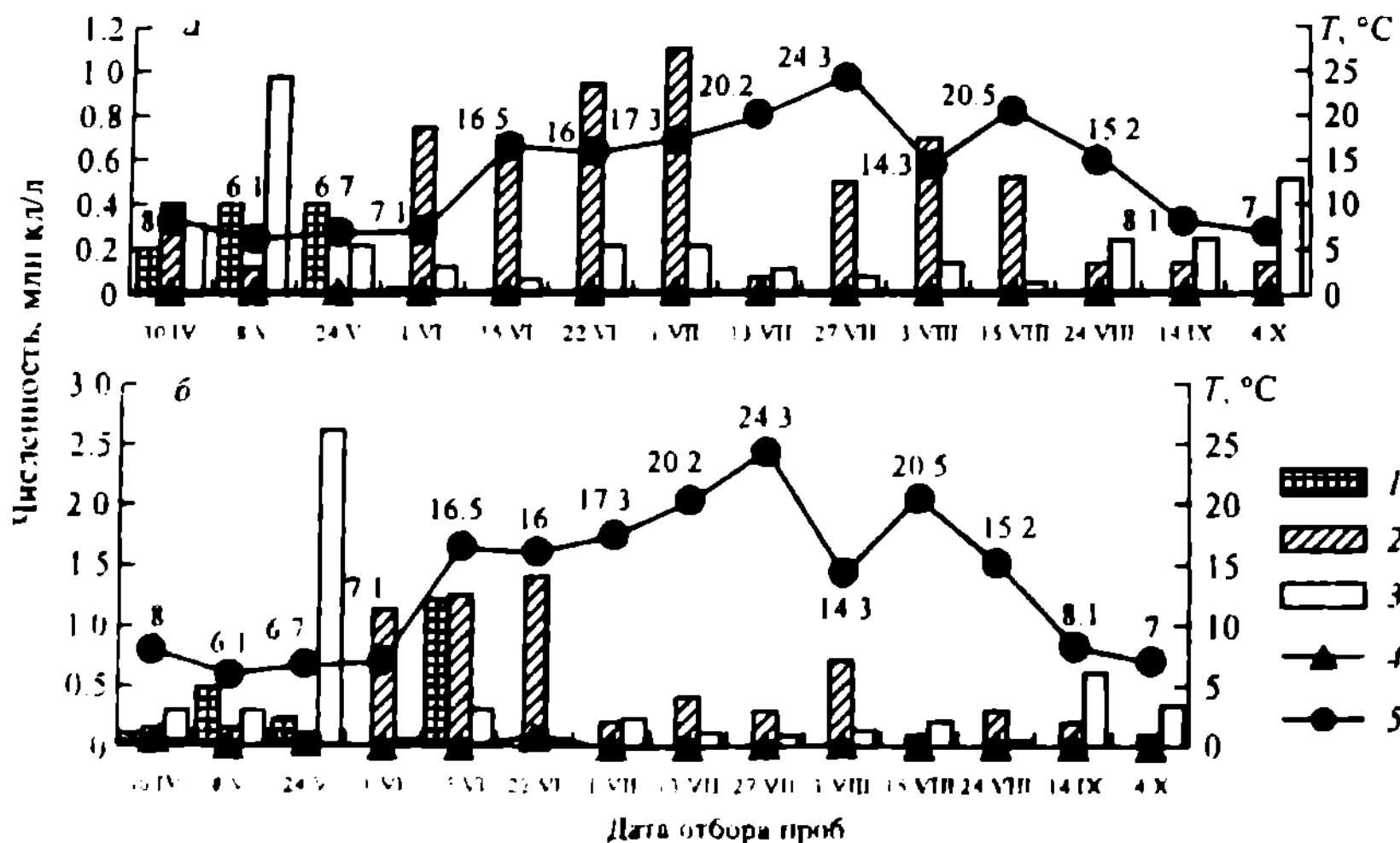


Рис. 2. Динамика численности массовых видов водорослей оз. Юрьевское в 2008 г. на станции 1 (а) и станции 2 (б).
1 - *Asterionella formosa*, 2 - *Aulacoseira granulata*, 3 - *Limnothrix redakei*, 4 - *Plankthotrix ugardtii*, 5 - температура

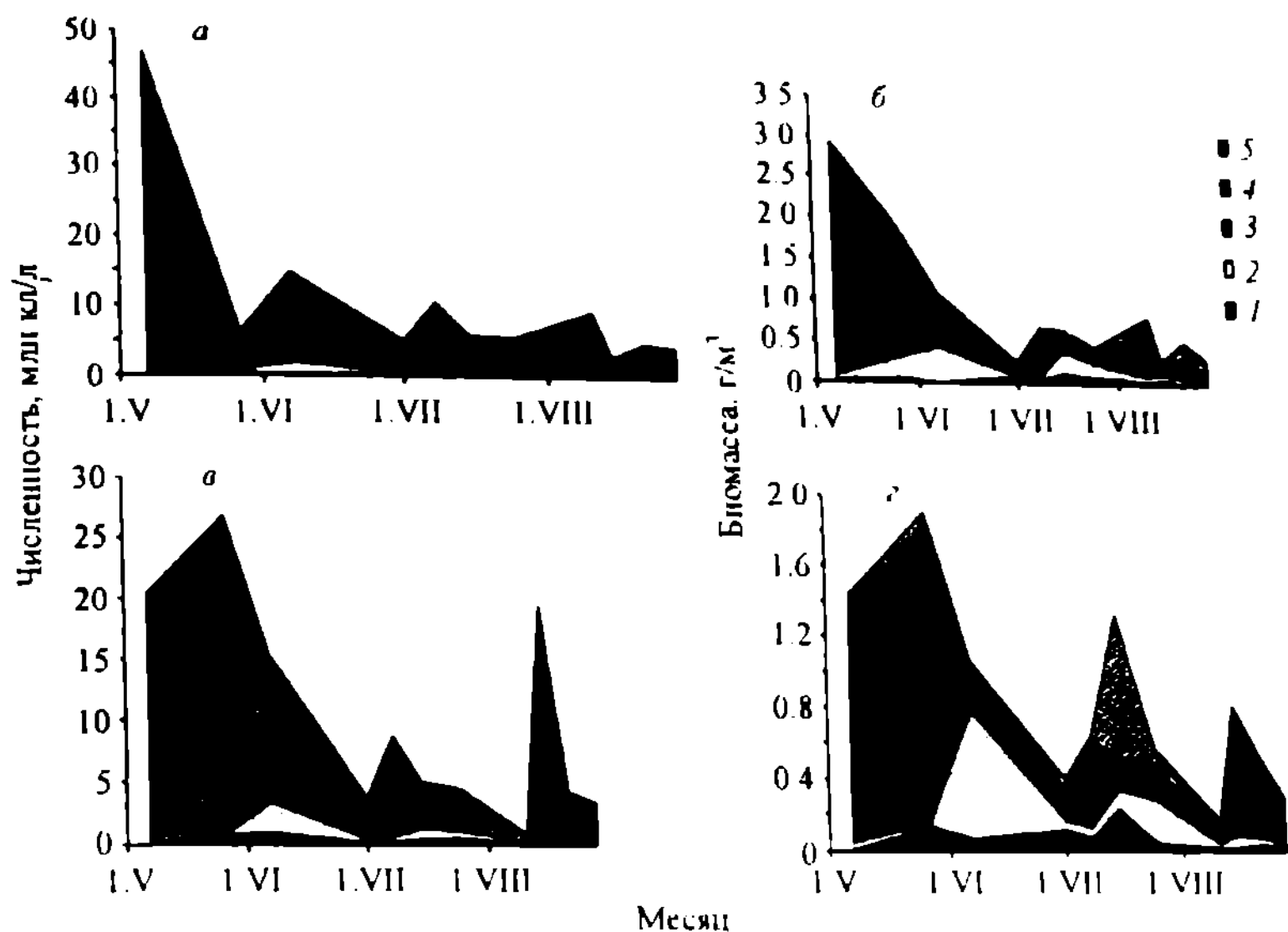


Рис. 3. Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктона оз. Юрьевское в 2007 г.
1 – Chlorophyta, 2 – Bacillariophyta, 3 – Cyanophyta, 4 – Diophyta, 5 – Euglenophyta, а, б – станция 1, в, г – станция 2

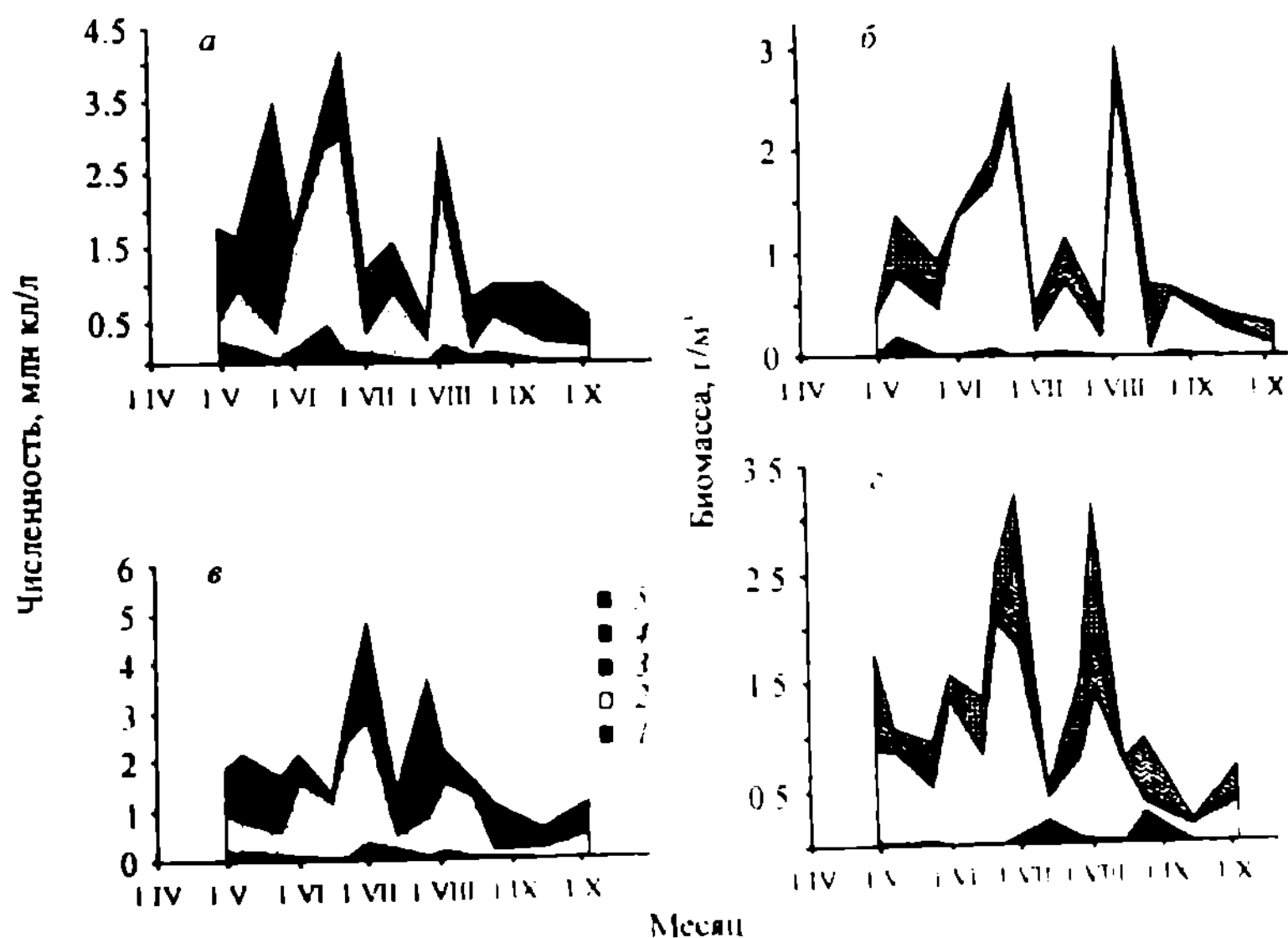


Рис. 4. Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктона оз. Юрьевское в 2008 г.
Усл. обозначения см. на рис. 3

на обогащался «углепловыми» водорослями – *Phacus caudatus* Hubner var. *caudatus*, *Euglena viridis* Ehr., *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein emend. Deßl., *T. intermedia* Dang. Кроме того, в течение всего вегетационного периода в фитопланктоне присутствовали представители динофитовых: *Ceratium hirundinella* (O.F.Müll) Dujardin и *Peridinium cinctum* Ehr. Из зеленых наибольшую биомассу формировал *Staurastrum tetracerum* Ralfs (рис 3, з).

Таким образом, за двухлетний период исследования были отмечены различия в составе фитопланктона, степени развития и распределении по акватории озера отдельных видов и групп водорослей. В начале летнего сезона 2007 г. в водоеме происходило массовое развитие потенциально токсичных синезеленых водорослей, затем быстрая смена доминирующих видов водорослей из разных отделов. Средние значения биомассы (более 1 г/м³) фитопланктона характеризуют оз. Юрьевское как слабomezотрофный водоем.

Видовое разнообразие сообщества, оцененное индексом Шеннона-Уивера, оставалось достаточно высоким. Его значения, рассчитанные по численности (H_A), изменялись от 0.15 до 3.78 бит/ед. числ., а по биомассе (H_B) – до 4.38 бит/ед. биом. Наименьшие его величины (в среднем 0.42) приходились на период весеннего доминирования как в литоральных, так и в пелагических сообществах *Limnothrix redekei*. Максимальные значения индекса отмечены в начале июля и в середине августа, когда в планктоне присутствовало несколько доминирующих видов с одинаковым вкладом в общую численность и биомассу.

За исследованный период показатели сапробности водной толщи, оцененные индексами Пантле и Бука по численности и биомассе, изменялись от 1.3 до 2.1. Максимальное значение индекса сапробности по биомассе в 2007 г. зарегистрировано в середине августа на литоральной станции (2.84), где в планктоне в качестве доминанта появился β -мезосапроб *Euglena viridis* Ehr. По средневегетационным индексам сапробности исследованный водоем оценивается как умеренно загрязненный с III классом качества воды, а его экологическое состояние характеризуется как «относительно удовлетворительное».

В период «цветения» воды в оз. Юрьевском численность синезеленых водорослей достигала 45 млн кл/л. Это значение соответствует величине, установленной Всемирной организацией здравоохранения, при которой подается сигнал об умеренной опасности в водах, используемых в рекреационных целях (Патова, 2007). Интенсивность вегетации и периодичность появления возбудителей «цветения» в оз. Юрьевском в разные по климатическим условиям годы (2007–2008 гг.) связаны с повышением температуры воды.

Решающую роль в развитии «цветения» воды за счет синезеленых водорослей в исследованном водоеме, вероятно, могут играть гидрофизические (морфометрия котловины водоема, значительная площадь литоральной зоны, низкая прозрачность воды, небольшая глубина) и гидрохимические (высокие значения показателя pH) факторы. Таким образом, малое оз. Юрьевское можно использовать в качестве модельного водоема «планктотрихетового» типа для изучения состава, обилия, динамики численности и биомассы фитопланктона.

PHYTOPLANKTON OF THE SMALL JURJEVSKOE LAKE (NIZHNIY NOVGOROD REGION)

A.A. Ryabova, N.A. Startseva

The phytoplankton of the small Jurjevskoe Lake has been studied. When the conditions are favourable, the numbers of some toxic species of Cyanoprokaryota can increase dramatically.

ОЦЕНКА РОЛИ ФИТОПЛАНКТОНА В ФОРМИРОВАНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ПО РАСТИТЕЛЬНЫМ ПИГМЕНТАМ

Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, Ярославская обл., пос. Борок
E-mail: sigareva@ibiw.yaroslavl.ru

Растительные пигменты несут огромную информацию о продукционном процессе в водоеме, но они фактически не используются в мониторинге состояния донных биотопов, что не позволяет получить целостное представление о продуктивности водной экосистемы. Первичная продукция фитопланктона создает энергетическую базу для гетеротрофных звеньев трофической цепи. Между показателями первичной продукции и содержанием растительных пигментов в донных отложениях существует положительная связь (Swain, 1985, Leavitt, 1993), однако водохранилища в этом аспекте изучены недостаточно. Мы оценивали роль фитопланктона в формировании продуктивности донных отложений Горьковского водохранилища путем сравнения концентраций хлорофилла в воде и отложениях.

Горьковское водохранилище, созданное в 1955 г., в каскаде волжских водохранилищ расположено между Рыбинским и Чебоксарским, относится к сложным долинным. Длина – 434 км, объем – 8.7 км³, площадь – 1591 км², средняя глубина – 5.5 м, коэффициент водообмена – 6.1 год⁻¹ (Литвинов, 2000). Средняя толщина слоя осадконакопления – 9.8 см, среднегодовая – 2.2 мм (Законнов, 2005). Площади песков и илистых песков составляют 40%, песчанистых и глинистых илов – 38% от общей площади донных отложений (Законнов, Зимина, 1984).

Пробы фитопланктона и донных отложений синхронно собраны в июле и августе 2001 г. Станции располагались на участках выклинивания подпора (ст. 1–9), переходном (ст. 10–24) и предплотинном (ст. 25–29). Пробы донных отложений (верхний 5-сантиметровый слой) отбирали дночерпателем ДАК-250. Концентрации хлорофилла *a* и продуктов его деградации – феопигментов определяли спектрофотометрическим методом, рассчитывали по уравнениям Лоренцена (Lorenzen, 1967) и выражали в разных единицах: мкг/г сухого осадка, мг/м² сырого грунта толщиной 1 мм. Концентрации хлорофилла *a* фитопланктона взяты из работы Н.М. Минеевой с соавт. (2008)

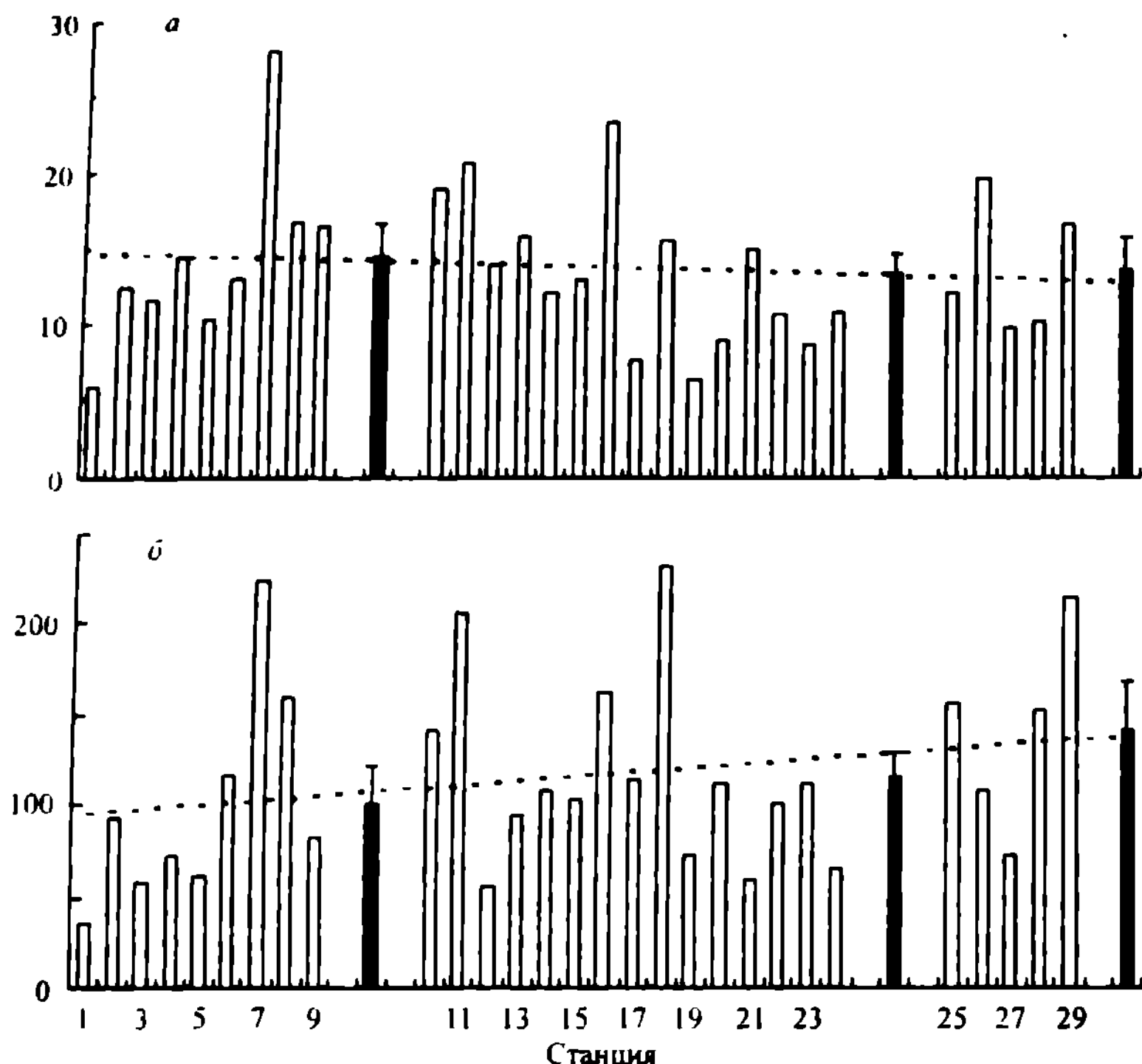


Рис. 1. Содержание хлорофилла в фитопланктоне Горьковского водохранилища: *a* – мкг/л, *б* – мг/м². Станции ниже г Рыбинска – 1, русло (р), выше г Ярославля – 2 – правобережье (п), 3 (р), 4 – левобережье (л); ниже г Ярославля – 5 (р), 6 (л), против пос. Красный Профинтерн – 7 (п), 8 (р), 9 (п), выше г Костромы – 10 (л), 11 (р), 12 (п), ниже г Костромы – 13 (л), 14 (р), 15 (п), ниже г Плёса – 16 (п), 17 (р), 18 (п), выше г Кинешмы – 19 (п), 20 (р), 21 (л), ниже г Кинешмы – 22 (п), 23 (р), 24 (л), ниже г Юрьева – 25 (п), 26 (л), верхний бьеф Горьковской ГЭС – 27 (п), 28 (с), 29 (л). Черные столбики – средние для участка с ошибкой, пунктир – линия тренда

В период наблюдений концентрация хлорофилла в воде изменялась от 6 до 28 мкг/л ($CV = 36\%$) и в среднем составила 14 мкг/л, что согласуется с представлениями о Горьковском водохранилище как водоеме эвтрофного типа (Минеева и др., 2008). Несмотря на его гидрологическую неоднородность, средние для участков величины сравнительно сходные (рис. 1, *a*). В то же время концентрация хлорофилла в расчете на столб воды незначительно увеличивается от участка выклинивания подпора к предплотинному за счет возрастания глубин (рис. 1, *б*). На пойменных станциях она часто была более высокой, чем на русловых.

Хлорофилловый фонд в донных отложениях и в воде существенно различается по степени деградации и характеру распределения (рис. 2). В отложениях Горьковского водохранилища относительное содержание феопигментов в сумме с хлорофиллом *a* (80–90%) выше, чем средняя величина этого показателя для фитопланктона ($25 \pm 1\%$) (Минеева, 2004). Коэффициент вариации концент-

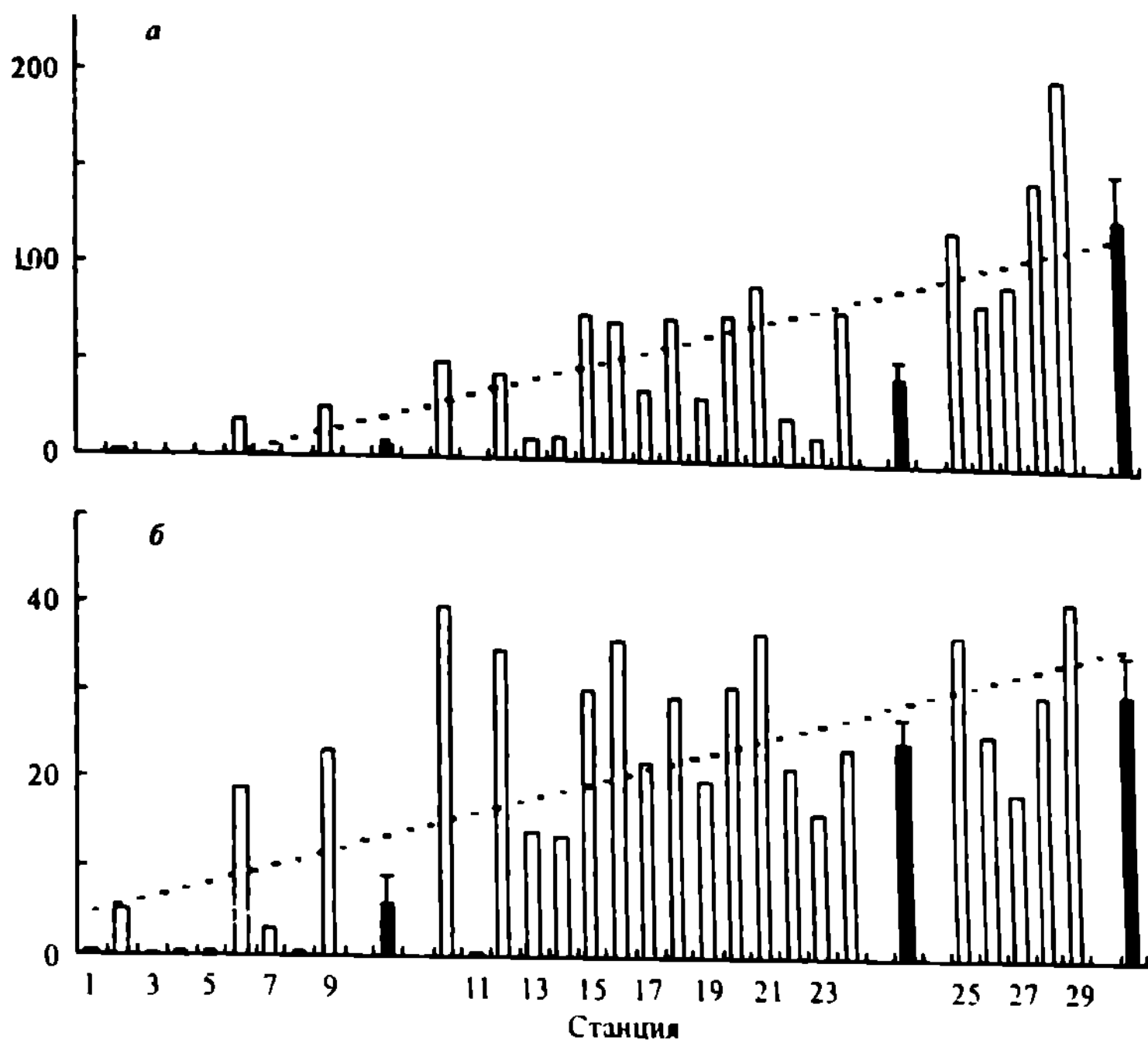


Рис. 2. Содержание хлорофилла и суммы с феопигментами в донных отложениях на станциях Горьковского водохранилища в расчете на сухой грунт (*a* – мкг/г) и в слое сырого грунта толщиной 1 мм и площадью 1 м² (*б* – мг/м²)

Остальные обозначения см. на рис. 1

рации пигментов в сухом (115%) и сыром грунте (75%) гораздо выше, чем в фитопланктоне (36%). Содержание пигментов в донных отложениях четко увеличивается от верхнего участка водохранилища к нижнему, а осадочных пигментов (мкг/г сухого осадка) в русле (29.5 ± 16.6) меньше, чем на правобережной (46.9 ± 12.7) и левобережной (56.7 ± 19.6) поймах.

Как известно, концентрация осадочных пигментов изменяется в связи с типом донных отложений: низкие величины характерны для песков, высокие – для илов (Сигарева, Тимофеева, 2001). Аналогичная закономерность обнаружена и нами (см. таблицу). В то же время концентрации хлорофилла в воде на станциях, сгруппированных по типу грунта, достоверно не различались.

Соотношение пигментов в воде и грунтах, рассчитанное как отношение их концентрации во всем столбе воды к таковой в одномиллиметровом слое отложений, на станциях изменяется в широких пределах (2–373, CV = 191%). В русле оно (116.3 ± 46.2) больше, чем в пойме у правого (5.2 ± 1.7) и левого (26.1 ± 16.2) берегов и четко уменьшается от верховьев к плотине (рис. 3) что отражает различные тенденции в изменчивости концентрации пигментов в сравниваемых биотопах (см. рис. 1, 2).

Содержание и соотношение растительных пигментов в водной толще и донных отложениях на станциях с разным типом грунта в Горьковском водохранилище

Показатель	Тип грунта			
	Песок	Илистый песок	Песчанистый ил	Глинистый ил
Глубина, м	7.1±0.7	9.3±2.5	8.6±1.3	10.0±1.4
Хл в воде, мкг/л	15.0±2.6	12.0±2.5	13.7±2.2	13.1±1.1
Хл в воде, мг/м ²	113.6±27.4	104.2±6.7	105.5±13.5	127.2±20.0
Хл+Ф в ДО, мкг/г сухого осадка	0.8±0.4	12.5±1.6	38.2±6.5	106.9±14.4
Хл+Ф в ДО, мг/м ² в 1 мм слое сырого грунта	1.4±0.7	14.8±1.0	27.1±3.2	30.7±2.2
Хл+Ф в ДО/Хл в воде*, %	1.3±0.7	14.3±0.9	28.4±5.5	28.5±4.6
Хл в воде/Хл+Ф в ДО*	171.9±45.2	7.1±0.4	4.1±0.5	4.1±0.6

Примечание: Хл - хлорофилл *a*, Ф - феопигменты, * - отношение пигментов, рассчитанных в мг/м³.

Основная причина изменчивости соотношения между концентрациями растительных пигментов в водной толще и отложениях – неоднородность структуры грунтового комплекса по продольному профилю водохранилища. Группировка станций по типу грунта показала, что исследуемое соотношение уменьшается в ряду песок → илистый песок → песчанистый ил → глинистый ил (см. таблицу). Среднее значение соотношения максимально на участке выклинивания подпора в связи с преобладанием песчаных отложений и минимально – в предплотинном плесе при доминировании илов (см. рис. 3).

Полученные данные позволяют оценить роль фитопланктона в формировании продукционных свойств донных отложений, поскольку концентрация осадочных пигментов тесно коррелирует с физико-химическими свойствами грунтов – естественной влажностью и содержанием органического вещества (Сигарева, Тимофеева, 2001). В свою очередь с типом грунта тесно связаны показатели развития зообентоса (Литвинов и др., 2004) и бактериобентоса (Дзюбан, 2007). Результаты настоящей работы показали, что роль фитопланктона в продуктивности отложений зависит не только от первичной продукции, но и в значительной степени от абиотических условий формирования грунтового комплекса. Это подтверждается тем, что на участках с повышенной седиментацией взвеси вклад планктонных водорослей в накопление органического вещества – основы продуктивности бентоса – максимален. В масштабе водоема об этом же свидетельствует некоторое соответствие между показателями содержания хлорофилла в воде, донных отложениях и среднегодовой скоростью осадконакопления. Соотношение между концентрациями хлорофилла в воде и грунтах (1.9–3.7) сопоставимо с толщиной накопления отложений (1.9–2.3 мм/год) (Законнов, 2005; Сигарева, 2007). По нашим данным, среднее соотношение пигментов на станциях с илистыми отложениями (4.1) близко к скорости илонакопления в Горьковском водохранилище (4.5 мм/год) (Законнов, 2005).

Расчеты показали, что общее содержание хлорофилла в воде, исходя из его средней концентрации (14 мкг/л) и объема водохранилища (8.7 км³), составляет 121.8 т. Содержание пигментов в отложениях, исходя из среднего значения с учетом площадей грунтов разного типа (16.8 мг/(м²·мм)) и общей площади водохранилища (1591 км²), равно 26.7 т. Соотношение пигментов в воде и грун-

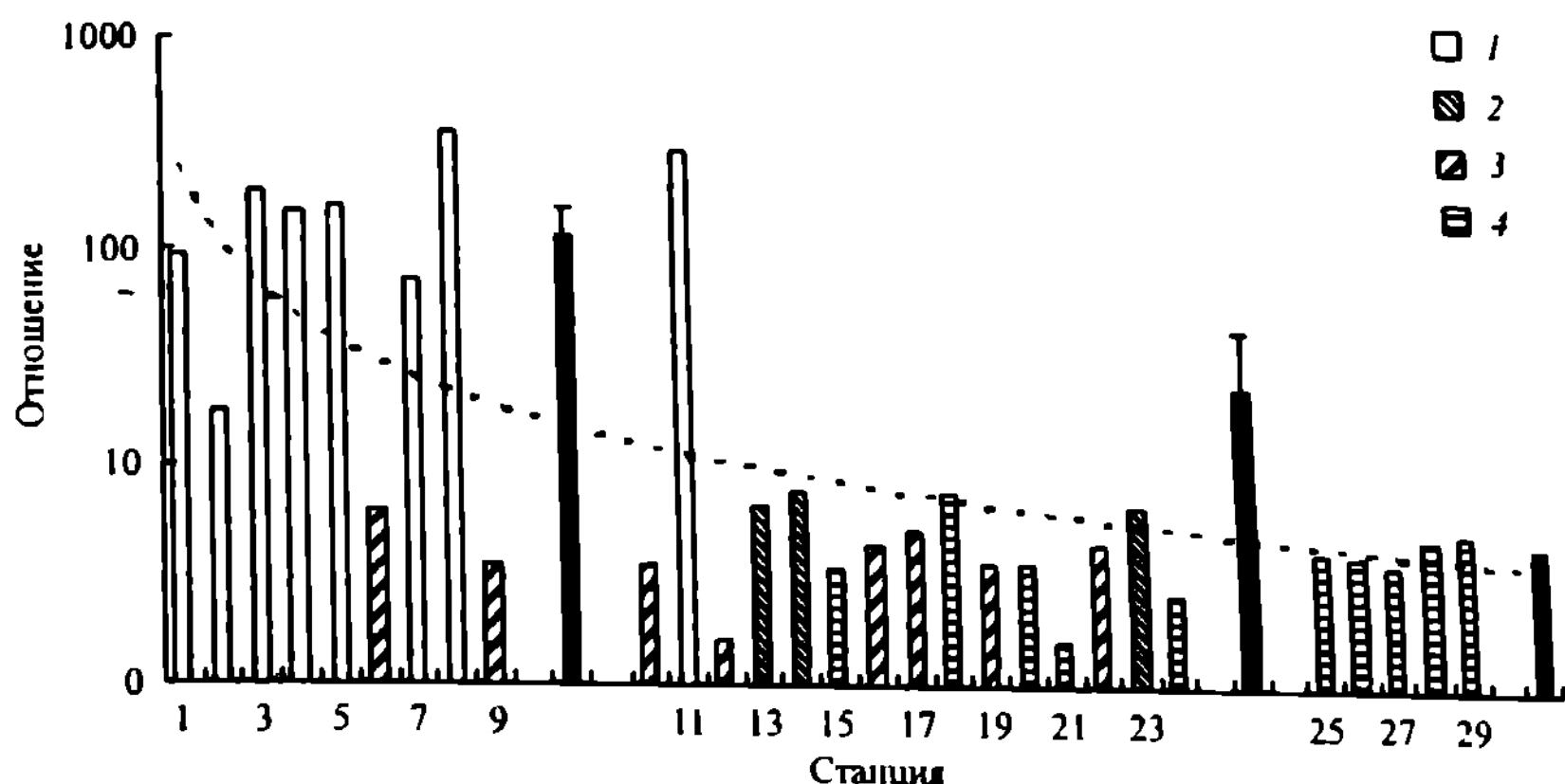


Рис. 3. Соотношение между содержанием растительных пигментов в столбе воды и одномиллиметровом слое донных отложений на станциях Горьковского водохранилища.

Типы грунта: 1 – песок, 2 – илистый песок, 3 – песчаный ил, 4 – глинистый ил. Остальные обозначения см. на рис. 1

тах – 4.6. При наиболее часто встречаемых в течение многолетнего периода концентрациях хлорофилла в фитопланктоне (10–20 мкг/л) (Минеева, 2004) исследуемое соотношение составляет 3.3–6.5.

Мы сопоставили наши результаты с известными данными о скорости седиментации фитопланктона. Так, в экспериментах с ловушками за сутки на дно неглубоких водоемов поступает до 50% хлорофилла от его содержания в водной толще при наиболее часто отмечаемых величинах 5–10% (Экология..., 1989). Если учесть, что большая часть (до 70–80%) осадочного материала часто представлена ресуспензированной взвесью (Остапеня, Деренговская, 2000), то за сутки оседает всего лишь 1–2% истинно планктонной взвеси. Аналогичный порядок величин (0.2–0.5%) характеризует соотношение, полученное при сравнении содержания растительных пигментов в донных отложениях с годовой первичной продукцией фитопланктона (Сигарева, 2007). По нашим данным, содержание растительных пигментов в одномиллиметровом слое отложений Горьковского водохранилища в среднем составляет около 20%, а в среднегодовом слое – 50–100% от их количества в водной толще.

Таким образом, целесообразно изучать механизм формирования продуктивности донных отложений водоема с помощью синхронных наблюдений за содержанием растительных пигментов в воде и грунтах. Новые данные полевых наблюдений в Горьковском водохранилище позволили установить количественное соответствие между содержанием растительных пигментов в планктоне и донных отложениях в зависимости от типа грунта. Показано, что соотношение пигментов в воде и отложениях обусловлено уровнем развития фитопланктона и абиотическими факторами осадкообразования.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-00384).

ESTIMATION OF PHYTOPLANKTON ROLE IN FORMATION OF BOTTOM SEDIMENT PRODUCTIVITY IN THE GORKY RESERVOIR USING PLANT PIGMENTS

L. Ye. Sigareva, N. A. Timofeeva

The ratio of plant pigment concentrations in plankton and bottom sediments as a criterion of phytoplankton role in formation of benthos biotope productivity was suggested. The phytoplankton role in bottom sediment productivity depends on conditions of bottom sediment complex formation. It increases in areas where sedimentation and accumulation of organic particles are increased.

ЭКОЛОГИЯ И СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ОЗЕРАХ ПЛАНКТОТРИХЕТОВОГО ТИПА (НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА НЕРО, ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

С.И. Сиделев, О.В. Бабаназарова

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, г. Ярославль
E-mail: Sidelev@mail.ru

В 30-х годах XX в. Н. Wundsch (цит. по: Kleeberg, 2003), изучая мелководные полимиктические озера в районе восточного Бранденбурга (Германия), обнаружил обильное развитие водорослей рода *Oscillatoria* и предложил для таких озер термин «осцилляториевый тип» (*Oscillatoria*-lake type). Водоемы характеризовались преобладанием в фитопланктоне нитчатых безгетероцистных синезеленых водорослей (*Oscillatoria agardhii* Gom., *O. redekei* Van Goor) с весны до осени, прозрачностью по диску Секки меньше 1 м и образованием сероводорода в нижних слоях воды. Состояние озер, как предполагалось, было связано с интенсивным антропогенным эвтрофированием. R. Czensny (1938) и W. Schaperclaus (1941) описали последствия такого эвтрофирования как «осцилляториевую болезнь» озер данного региона (цит. по: Kleeberg, 2003). В России И. С. Трифонова (1990) при исследовании основной (олиготрофно-эвтрофной) сукцессии озерного фитопланктона также выделила особый тип эвтрофных озер с круглогодичной вегетацией фитопланктона и преобладанием видов рода *Oscillatoria*. С. Reynolds с соавторами (Towards a functional..., 2002), отмечая своеобразие озер с преобладанием *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (= *Oscillatoria agardhii*), *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert (= *Oscillatoria redekei*), *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. (= *Oscillatoria limnetica* Lemm.), обозначили экологическую группу этих видов как S₁-тип (планктотрихетовый).

«Осцилляториевая болезнь» поразила многие озера в Европе (Berger, 1989; Nixdorf et al., 2003; On the dominance..., 1997). Исследователи отмечают прогрессивную экспансию синезеленых водорослей S₁-типа в озера и водохранилища умеренной зоны (Ляшенко, 2001). Данные по озерам планктотрихетового типа в России фактически отсутствуют. В этом отношении оз. Неро можно считать модельным водоемом для изучения особенностей функционирования

фитопланктона планктотрихетовых озер в переходный период эвтрофно-гипертрофной сукцессии (Babalazanova, Lyashenko, 2007; Сиделев, Бабаназарова, 2008).

Цель настоящей работы – проанализировать состав и сукцессию фитопланктона в связи с физико-химическими условиями в озерах планктотрихетового типа.

Объекты исследования – оз. Неро в Ярославской обл. (Россия) и 19 озер (проанализированы литературные источники) из Германии, Англии, Франции, Австрии, Шотландии, Ирландии, Греции, Испании, Латвии, Эстонии. Оз. Нерс – мелководный ($H_{cp} = 1.6$ м, $H_{max} = 4.7$ м), проточный, полимиктический водоем с большими запасами сапропеля. Это самое большое озеро в Ярославской области (площадью около 58 км²). Ежемесячные (март – октябрь) исследования фитопланктона и ряда абиотических показателей озера проводятся с 2000 г. по настоящее время с применением общепринятых методов гидрохимии и гидробиологии (Садчиков, 2003; Строганов, Бузинова, 1980).

Сравнительный анализ абиотических показателей оз. Неро с другими озерами планктотрихетового типа представляет интерес для выявления условий, которые благоприятны для развития планктотрихетового комплекса синезеленых водорослей. Озера планктотрихетового типа представляют собой мелководные, преимущественно полимиктические и мало прозрачные водоемы.

По ряду морфометрических и гидрофизических показателей оз. Неро схоже с европейскими озерами, в которых доминирует S_1 -тип водорослей (табл. 1). Средние значения гидрофизических показателей укладываются в пределы вариации этих же показателей для европейских озер. Коэффициент относительной прозрачности (S/H) как для оз. Неро, так и для европейских озер – около 0.3. Такое значение S/H может быть связано со световым лимитированием фитопланктона (Berger, 1989).

По гидрохимическим показателям оз. Неро также значительно не отличается от европейских водоемов (табл. 2). В целом для планктотрихетовых озер характерны значительные концентрации минерального азота и фосфора и высокое отношение N/P. Концентрация аммонийного азота преобладает над нитратным. Уровень концентраций общего фосфора и азота типичен для высокоэвтрофных и гипертрофных водоемов.

Эколого-географический анализ состава доминирующих видов водорослей показал, что большинство из них относятся к планктонным, космополитным, эвригалинным, алкалифильным, эвритермным формам. По отношению к трофности и сапробности – это типичные индикаторы эвтрофно-гипертрофных условий (нитрофилы и фосфоролюбивые формы) и высокой сапробности среды (о-β-мезосапробы, β-мезосапробы и α-мезосапробы).

Сезонная сукцессия фитопланктона в озерах планктотрихетового типа изучена недостаточно, а данные о составе зимнего (подледного) фитопланктона практически отсутствуют (Трифопова, 1990; Wiedner, Nixdorf, 1998). Многолетние исследования фитопланктона в оз. Неро в зимних условиях (2002–2008 гг.) показали, что в одни годы наиболее часто встречающимися и обильными подо льдом видами были *Limnithrix redekei* и *Pseudanabaena limnetica*, а в другие доминировали различные миксотрофные фитофлагелляты (эвгленовые, криптофитовые, динофитовые водоросли) (Сиделев, Ба-

Морфометрические и гидрофизические особенности озер планктотрихетового типа

Озера	$H_{\text{ср.}}$, м	$H_{\text{макс.}}$, м	Режим перемешивания	S , м	SH
Европейские	3.70 ± 0.50 (1.40–9.50)	9.00 ± 1.90 (2.00–30.00)	70% озер – полимиктические, 30% – димиктические	0.93 ± 0.10 (0.4–1.7)	0.23 ± 0.03 (0.10–0.50)
Неро (2000–2008 гг.)	1.60	4.70	Полимиктическое	0.48 ± 0.03 (0.37–0.64)	0.32 ± 0.02 (0.25–0.43)

Таблица 2

Гидрохимические особенности озер планктотрихетового типа

Озера	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	P-PO ₄ ³⁻	P _{орг}	N _{амб.} мг/л	N/P
	мкг/л					
Европейские	187.0±43.0 (17.5–390)	87.0±69.0 (5–638)	15.0±4.0 (4–60)	97.0±12.5 (50–210)	1.7±0.2 (1–3)	31.0±3.7 (15–71)
Неро (2000–2008 гг.)	149.0±20.5 (79–214)	93.0±14.6 (34–139)	30.4±4.0 (16–52)	120.0±4.5 (100–132)	1.8±0.2 (1.4–2.0)	16.0±0.7 (14–18)

Примечание. Данные по общему азоту и отношению N/P для оз. Неро взяты из работы Э.С. Бикбулатова и др. (2008).

баназарова, 2008). Это свидетельствует об устойчивости данных групп водорослей к экстремальным условиям подледного периода. Подобную закономерность отмечали и другие исследователи (Wiedner, Nixdorf, 1998), однако причины «переключения» на доминирование фитофлагеллят до конца не выяснены.

Весной в озерах планктотрихетового типа наибольшего развития достигают центрические диатомеи – виды родов *Stephanodiscus* и *Aulacoseira*, в меньшей степени пеннатные диатомовые водоросли (роды *Synedra* и *Nitzschia*) (Nixdorf et al., 2003). Однако в некоторых озерах весенний пик обилия диатомей выражен слабо, и в течение всех сезонов доминируют водоросли S_1 -типа – оз. Грижанку (Трифенова, 1990) и оз. Melangsee (Nixdorf et al., 2003). Многолетние исследования фитопланктона оз. Неро хорошо согласуются с данными по составу весеннего фитопланктона в европейских озерах. В 1999–2004 гг. весной преобладали *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim. и виды рода *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* Grun., *S. minutulus* (Kütz.) Cl. et Möl.) (Babanazarova, Lyashenko, 2007), а с 2005 г. – *Synedra acus* Kütz. (Сиделев, Бабаназарова, 2008). Последний вид отмечается в качестве доминанта или субдоминанта в некоторых планктотрихетовых озерах – Лаборджу (Трифенова, 1990), Müggelsee (Nixdorf et al., 2003). Подобная смена видов считается характерной для весеннего фитопланктона при переходе озер из эвтрофного в гипертрофное состояние (Трифенова, 1990). В европейских озерах весной в качестве субдоминантов часто отмечают криптофитовые водоросли, в то время как в оз. Неро в этот период большая роль в сложении биомассы принадлежит эвгленовым водорослям (роды *Euglena*, *Phacus*, *Trachelomonas*) – индикаторам повышенного содержания органического вещества.

Основную роль в сложении биомассы фитопланктона в планктотрихетовых озерах в летне-осенний период играют синезеленые нитчатые безгетероцист-ные виды S_1 -типа (*Limnothrix redekei*, *Pseudanabaena limnetica*, *Planktothrix agardhii*) (Berger, 1989; Rucker et al., 1997; Babalazarova, Lyashenko, 2007). Эти три вида отмечаются как наиболее типичные для данных сезонов в мелководных высокоэвтрофных озерах, для которых характерны эвритермность, миксотрофность, теневыносливость за счет присутствия дополнительных пигментов, толерантность к перемешиванию и стратификации, выеданию зоопланктоном, повышенная потребность в биогенных элементах. Их развитие может лимитироваться высокой проточностью и низкими концентрациями фосфора и азота (Трифенова, 1990; Rucker et al., 1997; On the dominance..., 1997; Towards a functional..., 2002).

Считается, что основной механизм, обеспечивающий преимущества планктотрихетовых синезеленых водорослей над другими, реализуется через создание неблагоприятных световых условий в процессе их массового развития. Такие светолюбивые группы водорослей, как зеленые хлорококковые и синезеленые из родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*, не могут развиваться в затененных слоях воды. Появление и развитие S_1 -типа водорослей в озерах объясняют хорошей адаптацией к низкой освещенности (Rucker et al., 1997; On the dominance..., 1997), а также связывают с избыточным поступлением в них не только фосфора, но и азота (Трифенова, 1990). Очевидно, устойчивость водорослей S_1 -типа проявляется не к отдельным факторам, а ко всем условиям, характерным для мелководных высокоэвтрофных полимиктических озер, включая и повышенное содержание биогенных элементов (Сиделев, Бабаназарова, 2008). В качестве содоминантов или субдоминантов в летний период часто отмечаются виды рода *Aphanizomenon*, в более глубоководных водоемах – динофитовые водоросли. Осенью, как правило, либо продолжается активная вегетация синезеленых водорослей S_1 -типа, либо отмечается вспышка развития диатомей (Nixdorf et al., 2003).

Особенности основной сукцессии фитопланктона при переходе озер к «планктотрихетовому» состоянию прослежены для оз. Неро по эпизодическим данным за последние сто лет (табл. 3):

1. Вытеснение видов родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* видами S_1 -комплекса, что отмечают многие исследователи (Ляшенко, 2001; On the dominance..., 1997).

2. Периодическое выпадение из состава доминант планктонных альгоценозов зеленых хлорококковых водорослей, в частности в период с 1963 по 2000 г.

3. Выход на доминирующие позиции вместе с центрическими диатомеями (*Aulacoseira*, *Stephanodiscus*) пеннатных диатомовых водорослей (*Synedra*).

Таким образом, озера планктотрихетового типа можно рассматривать как водоемы, находящиеся на последней стадии эволюции экосистемы. Массовое развитие синезеленых водорослей планктотрихетового типа приурочено преимущественно к высокоэвтрофным, мелководным, полимиктическим, низкопрозрачным водоемам с высоким отношением N/P

Установлены особенности основной и сезонной сукцессий фитопланктона в различных озерах с преобладанием водорослей S_1 -типа. Большинство исследователей считает, что появление S_1 -типа связано с процессом эвтрофирования и обогащения водоема не только фосфором, но и азотом. Механизм конкурент-

Изменения фитопланктона оз. Неро за последние 100 лет

Период исследования озера	Доминирующие отделы и виды водорослей
1902 г. – Е.П. Болохонцев	1. Синезеленые (виды родов <i>Microcystis</i> и <i>Anabaena</i> , <i>Gloeotrichia echinulata</i> (J.S. Smith) P. Richt., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs)
1963 г. – А.Л. Ильинский	1. Зеленые (<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb., виды рода <i>Pediastrum</i>) 2. Синезеленые (<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , виды рода <i>Anabaena</i>) 3. Дiatомовые (<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.)
1987–1991 гг. – О.А. Ляшенко	1. Синезеленые (<i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemm.), <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i> (Lemm.) Elenk., виды родов <i>Microcystis</i> и <i>Anabaena</i>) 2. Дiatомовые (<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grun.) Sim., <i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim., <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Fragilaria construens</i> f. <i>binodis</i> (Ehr.) Hust., <i>Synedra tenera</i> W. Sm.) 3. Зеленые (<i>Scenedesmus communis</i> Heg., <i>Golenkinia radiata</i> Chod.)
2000–2008 гг. – О.В. Бабаназарова, С.И. Сиделев	1. Синезеленые (<i>Limnothrix redekei</i> (Van Goor) Meffert, <i>Pseudanabaena limnetica</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> (Gom) Agran. Et Kom., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i>) 2. Дiatомовые (<i>Synedra acus</i> Kütz., <i>Synedra acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun., <i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Sm., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Stephanodiscus minutulus</i> (Kütz.) Cl. Et Mol.)

ного успеха планктотрихетового комплекса реализуется, вероятно, через создание неблагоприятных световых условий для других планктонных альгоценозов, однако это требует специального изучения.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-01771-а).

SUMMARY

PHYTOPLANKTON ECOLOGY AND SUCCESSION
IN THE "PLANKTOTRICHETUM-LAKES" TYPE (CASE STUDY,
THE NERO LAKE, THE YAROSLAVL REGION, RUSSIA)

S.I. Sidelev, O.V. Babanazarova

The dominance of blue-green algae of "planktotrichetum" (S_1) type (*Planktothrix agardhii*, *Limnothrix redekei*, *Pseudanabaena limnetica*) is related to shallow, highly eutrophic, polymictic lakes with low transparency and high N/P ratio. Generalized schemes of oligotrophic-eutrophic and seasonal succession of phytoplankton in "planktotrichetum-lakes" type were presented. The main ecological characteristics of non-nitrogenfixing filamentous cyanobacteria of S_1 -type are tolerance to highly light deficient conditions and sensitivity to nitrogen and phosphorus depletion.

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ И ПИГМЕНТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ЛИЖМЫ

Ю Л. Сластина¹, С. Ф. Комулайнен²

¹Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, г. Петрозаводск

²Институт биологии КарНЦ РАН, г. Петрозаводск

E-mail: komfs@mail.ru

Фитопланктон озерно-речной системы р. Лижмы изучается прежде всего в связи с вводом в действие Кедрозерского рыбоводного завода, а также для выявления особенностей формирования фитопланктонных сообществ на границе река – озеро.

Озерно-речная система р. Лижмы принадлежит к числу типичных систем, составляющих основу водной сети Карелии. Длина реки – 68.3 км, площадь водосбора – 934 км², озерность бассейна – 14.8%, средний годовой расход – 7.61 м³/с. Водная растительность представлена небольшим количеством видов (Фрейндлинг, 1969; Лососевые..., 1978).

Бассейн Лижмы включает 129 озер общей площадью 145 км². В нижнем течении реки Лижмы (рис. 1) расположены Кедрозеро и Тарасмозеро, соединенные между собой Кедрарекой, а с Онежским озером – р. Нижняя Лижма. Озера заметно отличаются по морфометрии и основным гидрохимическим показателям (см. таблицу). Вода обоих водоемов характеризуется как олигомезогумозная, со средними величинами перманганатной окисляемости и содержанием органических веществ (Фрейндлинг, 1969). После начала эксплуатации фермы возросло содержание в водах этих водоемов $P_{\text{общ}}$ от 5 до 12 мкг/л, на отдельных станциях – до 28 мкг/л, $P_{\text{мн}}$ – от 1 до 3 мкг/л, на некоторых станциях до – 6 мкг/л. Концентрация $N_{\text{орг}}$ достигла 0.68 мг/л в летний период (Морозов, 1998). Отмечен небольшой рост содержания нитратов и нитритов (влияние фермы).

Исследования выполнены на водоемах системы р. Лижмы в июле-августе 2008 г. на 9 станциях в Кедрозеро, Тарасмозеро и Малой Лижемской губе Онежского озера и на соединяющих их участках рек Кедрарека и Нижняя Лижма. Забор воды для инкубации икры, выращивания молоди и содержания маточного поголовья радужной форели производился из Кедрозера. Сточные воды от фермы поступают в Тарасмозеро и далее по р. Нижней Лижме попадают в Малую Лижемскую губу Онежского озера. Кроме того, в Малой Лижемской губе находятся садки для выращивания товарной форели. Расположение станций отбора проб было выбрано так, чтобы оценить закономерности формирования структуры фитопланктона на участках, различающихся по морфометрии, гидрологическому режиму и степени антропогенной нагрузки.

Пробы фитопланктона отобраны и обработаны по стандартным гидробиологическим методикам (Кузьмин, 1975). Состав, экологию и распределение водорослевых сообществ анализировали общепринятыми методами. Видовую идентификацию водорослей выполняли с использованием отечественных определителей, а также зарубежных авторов. Определяли также численность, биомассу и концентрацию пигментов фитопланктона.

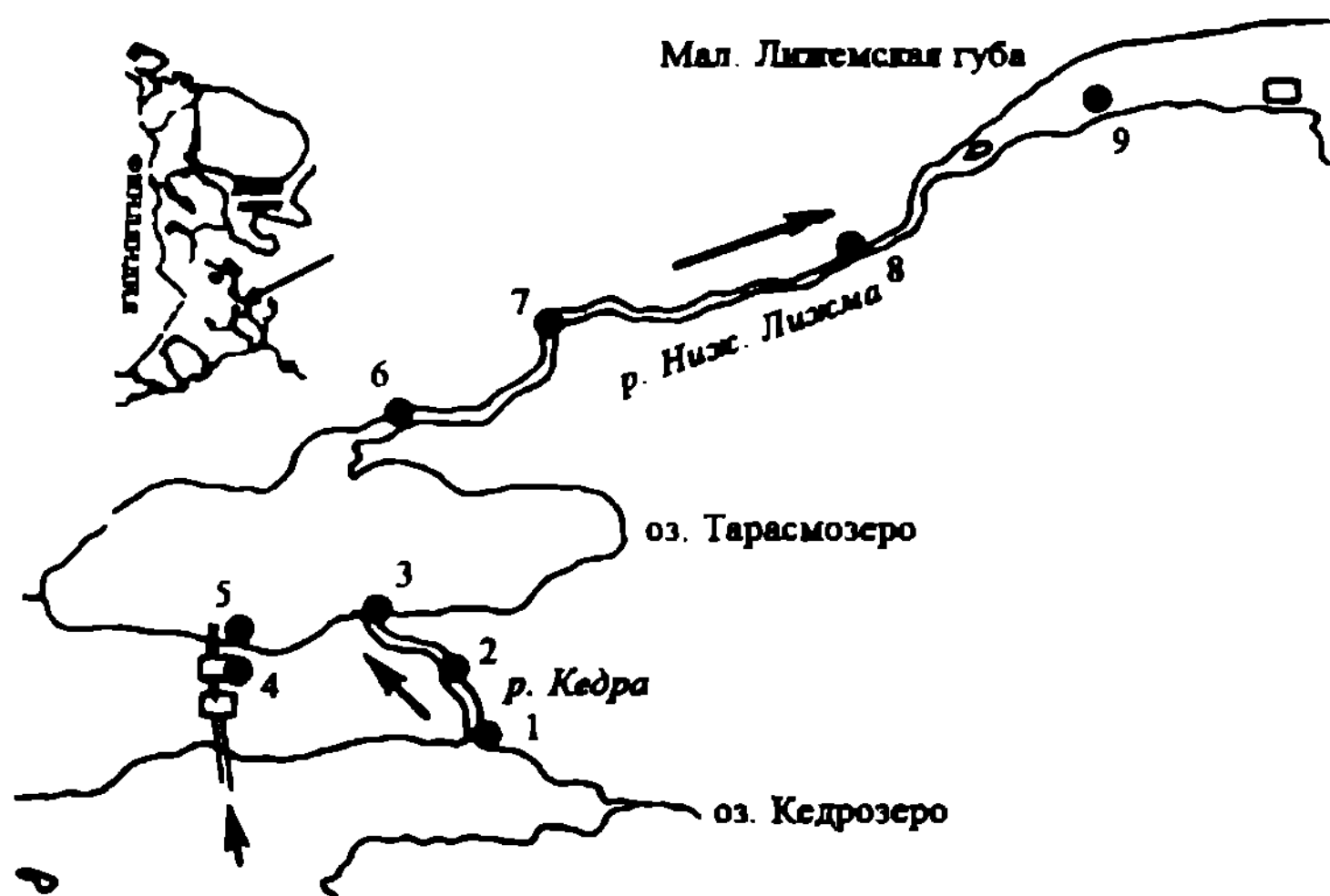


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в озерно-речной системе р. Лижмы

Для определения пигментов фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах Владипор № 5. Фильтры замораживали и хранили не более недели. Количество пигментов измеряли в смешанном экстракте 90%-ным ацетоном, концентрации хлорофиллов *a*, *b*, *c*, феопигментов, каротиноидов рассчитывали по общепринятым уравнениям (SCOR-UNESCO, 1966).

В фитопланктоне исследованных водоемов определено 170 видов водорослей, относящихся к 62 родам, 17 порядкам и 5 отделам (Сластина, Комулайнен, 2008), из них 121 таксон диатомовых, что позволяет охарактеризовать фитопланктон как диатомовый. Причем диатомеи преобладают в основном за счет планктонных форм родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Aulacoseira*. В Кедрозере и р. Кедра были обильны золотистые *Dinobryon divergens* Imhof, многие из отдельных клеток и колоний этого вида содержали цисты. Зеленые были представлены в основном хлорококковыми родами *Scenedesmus*, *Sphaerocystis*, *Planctococcus*, десмидиевыми родами *Staurastrum* и вольвоксовыми (*Chlamydomonas*, *Pandorina*). Из динофитовых встречались *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh., *Peridinium cinctum* (O.F.W.) Ehr.

Общей чертой таксономического состава фитопланктона всех водоемов является высокое разнообразие диатомовых водорослей, на долю которых приходится от 71,2 до 88,0 % от общего числа определенных видов. Остальные отделы представлены меньшим числом таксонов.

При эколого-географической характеристике фитопланктонных видов придерживались разработанных систем, принятых в экологии и биогеографии водорослей. Для альгофлоры исследованных водоемов характерно преобладание космополитных форм, при значительной доле бореальных и северо-альпийских видов. Кроме широтного фактора, большую роль в формировании таксономического состава играют гидрологический режим и морфометрия водоемов.

Гидролого-химическая характеристика исследованных водоемов

Параметр	Кедрозеро	Тарасмозеро	Малая губа Люксемская
Площадь, км ²	25.7	1.1	1.2
Максимальная глубина, м	28.0	5.8	13.0
Средняя глубина, м	9.5	3.7	6.2
Показатель условного водообмена	1.2	71.0	40.0
Перманганатная окисляемость, мг О ₂ л ⁻¹	8.0	10.0	7.5
Цветность, град.	20.0	28.0	22.0
Р _{общ.} мгР л ⁻¹	0.005	0.028	0.028
N _{орг.} мгN л ⁻¹	0.40	0.68	0.68
pH	6.8–7.4	7.1–7.4	7.3–7.6

Высокая заболоченность водосбора (14%) определяет видовое богатство и постоянство ацидофильных форм, но среди индикаторных видов pH среды преобладают индифференты. Большинство видов относится к олигогалабам, среди них преобладают индифференты, что характеризует флору как олигогалабную и согласуется с преобладанием слабоминерализованных вод.

Степень органического загрязнения воды обследованных водоемов оценивали по выявленным видам-индикаторам сапробности, большинство из которых относится к χ -о, α - β и β -мезосапробам (36.6–50%) с индексом сапробности 1.0–2.5. Ксеносапробы малочисленны – не более 5% от общего числа индикаторных видов: *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz., *Cymbella helvetica* Kütz., *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun., *Achnanthes lanceolata* (Bréb. ex Kütz.) Grun., *Meridion circulare* (Grev.) C. Agardh. Разнообразна группа, относящаяся к β -мезосапробным формам, что отражает специфичность условий на участке, примыкающем к рыбноводному комплексу.

Кроме типичных планктонных видов (31.3%), в фитопланктоне встречаются донные и перифитонные формы, на долю которых приходится соответственно 30.6% и 37.7%. Среди синезеленых 17 типичных планктонных форм, но только *Aphanizomenon flos-aquae* (Linne) Ralfs доминирует в альгоценозах. Планктонные диатомеи составляют 14.8% от общего числа таксонов. Это главным образом виды родов *Aulacosira*, *Melosira*, *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, а также некоторые виды родов *Tabellaria* и *Fragilaria*. В состав доминирующего комплекса входят *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. и *Fragilaria capucina* Desm. Планктонные зеленые водоросли составляют 66.7%. Они представлены в основном десмидиевыми, из них наиболее разнообразны роды *Cosmarium* и *Closterium*. Но, как правило, большинство из них встречается в фитопланктоне единично.

Евперифитонные формы диатомовых водорослей представлены родами *Meridion*, *Diatoma*, *Ceratoneis*, *Synedra*, *Eunotia*, *Achnanthes*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Didymosphenia* и некоторыми видами родов *Tabellaria* и *Fragilaria* (всего 51 разновидностей и форм). В состав доминирующего комплекса входят *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Achnanthes minutissima* Kütz. и *Cocconeis placentula* Ehr. Фрагменты нитчатых зеленых и синезеленых водорослей постоянно встречаются в планктоне, но не достигают высокой численности и представлены небольшим количеством видов. Все донные формы в планктоне –

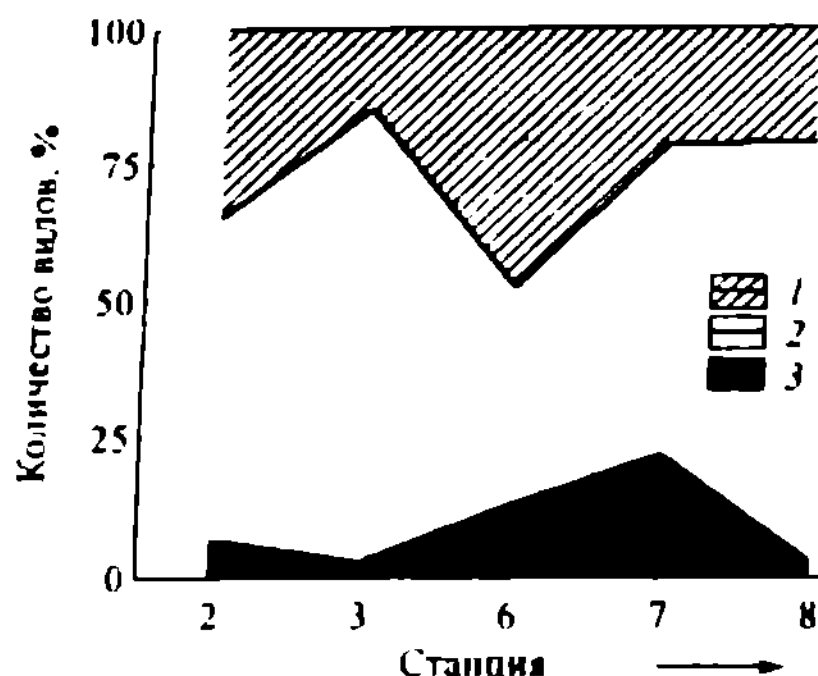


Рис. 2. Соотношение экологических групп водорослей в фитопланктоне на пограничных между рекой и озером участках.

1 - планктонные, 2 - перифитонные, 3 - донные формы

диатомеи (52 вида), а из них наиболее разнообразны роды *Navicula* и *Pinnularia* – соответственно 16 и 8 таксонов. Однако ни один из встреченных видов не достигает в планктоне высокой численности.

Встречаемость и обилие отдельных таксонов, их сочетание и плотность формируемых группировок из-

меняются под влиянием различных факторов: расхода воды, скорости течения, глубины, характера субстрата, местоположения исследуемого участка в водоеме. Высокая неоднородность макро- и микрорежима обуславливает пространственную неоднородность планктона. Динамика структуры планктона закономерна.

Формирование сообществ на пограничных между рекой и озером участках отличается от такового в озерах (рис. 2). Здесь отмечается увеличение таксономического разнообразия водорослей, что является ярким примером краевого эффекта. Качественный состав водорослей в экотоне обогащается за счет активно или пассивно мигрирующих форм, которые составляют более 50% от общего числа видов в группировках. Состав аллохтонной флоры определяется морфометрией и трофностью расположенных выше участков. Кроме того, в озерной части водоемов структура обусловлена ветровой эрозией, которая приводит к концентрированию планктонных комплексов. Таким образом, течение и ветровая эрозия являются основными факторами, регулирующими сукцессию. Природная мозаичность типична для альгоценозов в озерно-речных системах бореальной зоны и часто маскирует изменения, происходящие под влиянием увеличения антропогенной нагрузки, а также затрудняет корректную оценку их причин (Комулайнен, 2004; Komulaupel, 2002).

Многие виды доминируют в не свойственных для них условиях. Например, *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. встречена и в планктонных, и в донных фитоценозах, но максимальной численности достигает в литорали и на переходных участках река – озеро. Высокая проточность и небольшие глубины обуславливают присутствие в планктоне таких крупных донных и прикрепленных форм, как *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl., *Surirella angustata* Kütz., *Cymatopleura solea* (Bréb. et God.) Smith, *Campylodiscus noricus* Ehr. Несмотря на низкий удельный вес большинства псевдопланктонных видов в формировании планктонных альгоценозов, их суммарная численность велика и в литорали достигает 50%. В свою очередь основу донных альгоценозов часто составляют планктонные и прикрепленные формы. Относительная численность собственно донных форм составляет 17–39% от суммарной, тогда как для группировок эпифитона и перифитона обычны разнообразие и доминирование планктонных видов.

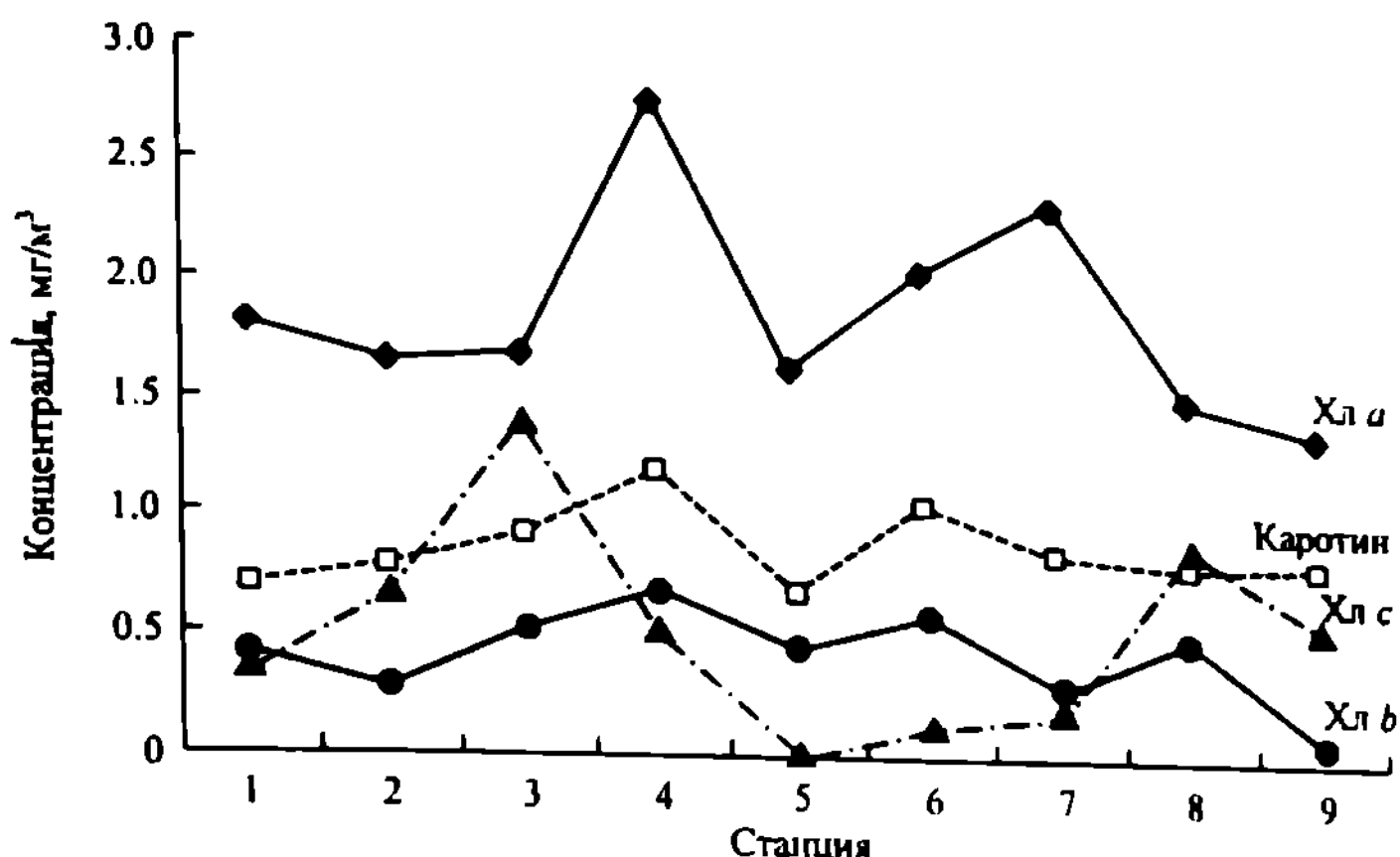


Рис. 3. Распределение основных пигментов фитопланктона системы р. Лижмы в июле 2008 г (фотический слой).

Станция: 1 – исток из Кедрозера, 2 – середина р. Кедр, 3 – устье р. Кедр, 4 – мальковый пруд, 5 – сток из малькового пруда, 6 – исток из Тарасмозера, 7 – первый порог р. Лижмы, 8 – плес р. Лижмы, 9 – Мал. Лижмская губа Онежского озера

Концентрация хлорофилла *a* на исследованных участках изменялась незначительно – от 1.4 до 2.8 мг/м³. Максимальные величины отмечены в мальковом пруду, там же зафиксирован и максимум хлорофилла *b* (0.67 мг/м³). Распределение хлорофилла *a* и каротиноидов по станциям имеет согласованные максимумы и минимумы (рис. 3).

В общем фонде зеленых пигментов преобладает хлорофилл *a*, относительное содержание дополнительных хлорофиллов согласуется с преобладанием диатомового планктона. Пигментный индекс E430/E665 (индекс Маргалефа) изменяется в пределах 0.33–3.35. Соотношение концентраций каротиноидов и хлорофилла *a* – индекс К/Хл – примерно одинаково для всех станций и составляет 0.4–0.6, что подтверждает однородность физиологического состояния альгоценозов фитопланктона на различных участках речной системы. Отношение хлорофиллов *b/a*, *c/a* максимально в устье Кедрореки и на плесе р. Нижней Лижмы, где основу биомассы формируют зеленые и диатомовые водоросли, а золотистые, в массе вегетировавшие на других участках озерно-речной системы, малочисленны. Значения индекса E480/664 близки к единице, изменяясь в диапазоне 0.65–1.15, что характерно для функционирующего фитопланктона.

По содержанию хлорофилла *a* исследуемые водоемы можно отнести к олиготрофным с малой степенью мезотрофии согласно шкале, разработанной Организацией экономического сотрудничества и развития (ОЕСД, 1982). Не обнаружено особенностей видового состава, которые указывали бы на заметное увеличение антропогенной нагрузки на водоемы системы р. Лижмы. Однако выявлены некоторые отличия альгофлоры на участке, расположенном непосредственно в зоне сброса вод с рыбоводного завода. Для формирующихся здесь альгоценозов характерно разнообразие алкалифильных форм, которое в природных водах связано с поступлением биогенов и увеличением pH (ощелачивание).

Можно считать, что система р. Люкмы имеет значительный очистной потенциал, но для подтверждения этого предположения требуется постоянный и детальный анализ гидробиологического режима.

SUMMARY

DISTINCTIVE FEATURES OF PHYTOPLANKTON STRUCTURE AND PIGMENTAL CHARACTERISTICS OF THE LIZHMA RIVER

Y.L. Slastina, S.F. Komulainen

The study of the phytoplankton communities included the analysis of their ecology, floristic composition and space distribution was made in river stretches of the Lizma River and in flowing lakes. Altogether 170 taxa of algae were identified from 9 locations. Diatoms were most frequent and abundant. The morphometry of river channel, the riparian canopy density, depth, flow rate and the structure of its surface determined spatial dynamics of phytoplankton.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И УРОВНЯ БИОМАССЫ ФИТОПЕРИФИТОНА В РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕРАХ

Е.В. Станиславская

Институт озероведения РАН, г. Санкт-Петербург
E-mail: stanlen@mail.ru

В настоящее время основные структурно-функциональные характеристики и закономерности развития фитоперифитона довольно подробно изучены. Такие параметры, как структура и уровень биомассы водорослей перифитона в водоемах и водотоках различного трофического уровня, широко обсуждаются в литературе (Рычкова, 1977; Макаревич, 1985, 2003; Комулайнен, 2004; Станиславская, 1995, 1996, 2008; Беллева, 2005; Сысова, 2003, 2005; Киросиене, 2007; Laugaste, Reunapen, 2005). Установлено, что состав перифитона в большинстве водоемов и водотоков умеренной зоны определяют водоросли 7–8 отделов, но структуру биомассы, как правило, создают диатомовые, зеленые и синезеленые (Acs et al., 1994; Метелева, Девяткин, 2003; Рычкова, 2003; Laugaste, Reunapen, 2005; Касперовичене, Каросене, 2005; Вотякова, 2007; Метелева, 2008; Судницына, 2008). Показано, что сочетание и интенсивность абиотических и биотических факторов в разнотипных водоемах определяют широкий диапазон величин количественного развития фитоперифитона.

Сезонная динамика и уровень биомассы водорослей перифитона в озерах зависят от многих факторов, из которых наиболее важны характер субстрата, темпы и уровень его развития, содержание биогенных веществ. При взаимодействии этих факторов ход сезонной динамики перифитона в разнотипных водоемах может сильно различаться. Одни авторы отмечают несколько подъемов биомассы перифитона, например весной и осенью (Cattaneo, Kalf, 1978, 1980; Kaigasalo, 1984; Костинова, 1986; Станиславская, 2008), а другие – один весенний или летний пик биомассы водорослей, а затем резкий или постепен-

Биомасса водорослей перифитона в водоемах различного типа, г/м² субстрата

Таблица 1

Водоем	Тип растительности		Трофический статус	Источник
	Воздушно-водная	Погруженная		
Озера				
Красное	0.5–25	0.2–30.0	Мезотрофное	Станиславская, 2008
Нахимовское	2.5–21.0	1.5–2.9	Мезотрофное	Станиславская, Трифонова, 1984; Станиславская, 1988, 1995
Борисовское	2.8–5.8	1.2–2.0	Эвтрофное	Там же
Б. Раковое	1.4–25.9	2.0–19.0	Мезотрофное	–“–
Рудушское	3.9–11.5	2.2–3.4	Эвтрофное	–“–
Лабержское	1.2–40.0	1.1–7.5	Эвтрофное	–“–
Удринка	3.4–42.0	4.9–10.0	Мезотрофное	–“–
Балтас	1.2–5.9	–	Олиготрофное	–“–
Селигер	0.14–6.5	–	Мезотрофное	Станиславская, 2004
Севан	–	0.07–490	Мезотрофное	Анохина, 1998
Костомоярви	–	9.9–43.2	Мезотрофное	Там же
Великое		56.0–109.7		Журавлева, Юлова, 2009
Неро	0.04–144.0		Эвтрофное	Метелева, 2008
Водохранилища				
Киевское	10.6	36.8	Эвтрофное	Костикова, 1986
Кременчугское	1.44–20.4	22.1–149.3	Эвтрофное	Там же
Запорожское	0.15–7.6	52.0–514.8	Эвтрофное	–“–
Каховское	–	25.5–116.5	Эвтрофное	–“–
Нарочь	0.02–0.18*		Мезотрофное	Жукова, Сысова, 2008

*Биомасса выражена в мг/см².

ный спад к концу сезона (Eloranta, Kunnas, 1976; Попченко, 1984; Костикова, 1986; Анохина, 1998; Станиславская, 1999; Laugaste, Reunanen, 2005). Иногда в озерах наблюдается постепенное нарастание биомассы перифитона с максимумом в конце вегетационного сезона (Oleksowicz, 1986; Станиславская, 1988; Девяткин, 2003; Laugaste, Reunanen, 2005; Жукова, 2008).

Биомасса перифитона в разнотипных озерах изменяется в широких пределах (табл. 1). При этом наиболее спорен вопрос о том, является ли уровень трофии водоема определяющим в количественном развитии перифитона. По мнению некоторых авторов (Cattaneo, Kalf, 1978, 1980), существует прямая зависимость биомассы перифитона от трофического статуса водоема. Исследования, проведенные на 11 озерах Канады, показали (Lalonde, Downing, 1991), что прямая связь биомассы перифитона с P_{chl} наблюдается только до концентраций фосфора 39 мкг/л, а при дальнейшем возрастании содержания фосфора развитие перифитона угнетается. Другие авторы (Сысова, 2007, 2008; Макаревич и

Лимнологические характеристики исследованных озер

Характеристика	Озеро			
	Красное	В Суздальское	Н Суздальское	Свинечное
Площадь зеркала, км ²	9.13	0.22	0.97	0.16
Глубина (макс.), м	11.0	13.0	5.2	6.2
Σ ионов, мг/л	50–55	215–237	202–248	200–250
pH	6.9–8.3	7.7–9.7	7.1–9.1	7.4–8.6
P _{обс.} мкг/л	34–63	21–27	39–84	12–55
N _{обс.} мкг/л	0.49–0.69	0.62–1.32	0.8–1.86	0.36–0.85
% зарастания	5.0	21.0	3.0	60.0

др., 2008) полагают, что связь продукционных показателей с уровнем трофии водоема более сложная, чем линейная зависимость.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение сезонной динамики структуры и биомассы водорослей перифитона в озерах различного трофического статуса.

В вегетационный сезон 2007 г. было проведено изучение фитоперифитона четырех разнотипных озер, расположенных в пределах Ленинградской области: мезотрофные с чертами эвтрофии озера Красное и Верхнее Суздальское, эвтрофное оз. Нижнее Суздальское и малое макрофитное оз. Свинечное. Озера Нижнее и Верхнее Суздальские расположены в черте г. Санкт-Петербурга и испытывают значительную антропогенную нагрузку (Трифенова, Павлова, 2005), оз. Красное находится на Карельском перешейке и хорошо изучено (Многолетние изменения..., 2008), а оз. Свинечное расположено в Лужском районе Ленинградской области (Поздняков и др., 2007). Озера различаются по морфологическим, гидрологическим и гидрохимическим показателям. Они имеют простую конфигурацию и хорошо выраженную литоральную зону, но отличаются по степени зарастания высшей водной растительностью (табл. 2).

Все исследованные озера, за исключением оз. Красное, имеют достаточно высокую минерализацию, а также нейтральную либо слабощелочную реакцию воды. Наиболее загрязненным было оз. Н. Суздальское, где отмечались высокие концентрации общих форм фосфора и азота, остальные озера – умеренно загрязненные.

Наблюдения проводили один-два раза в месяц с мая-июня по сентябрь-октябрь. Материал собирали с тростников (*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud). Для сбора и обработки материала использовали методики, применяемые на протяжении многих лет (Станиславская, Трифенова, 1984). Тростники срезали полностью, помещали в профильтрованную озерную воду объемом 1–2 л, затем перифитон соскабливали с помощью зубной щетки. Полученную взвесь использовали для определения численности и биомассы, а также видового состава водорослей. Для этого взвесь отливали в склянки объемом 100 мл и фиксировали 40%-ным формалином до появления слабого запаха. Пробы просматривали в камере Наюкота объемом 0.05 мл. Биомассу рассчитывали объемным методом, приравнивая объемы клеток водорослей к объемам сходных геометрических фигур.

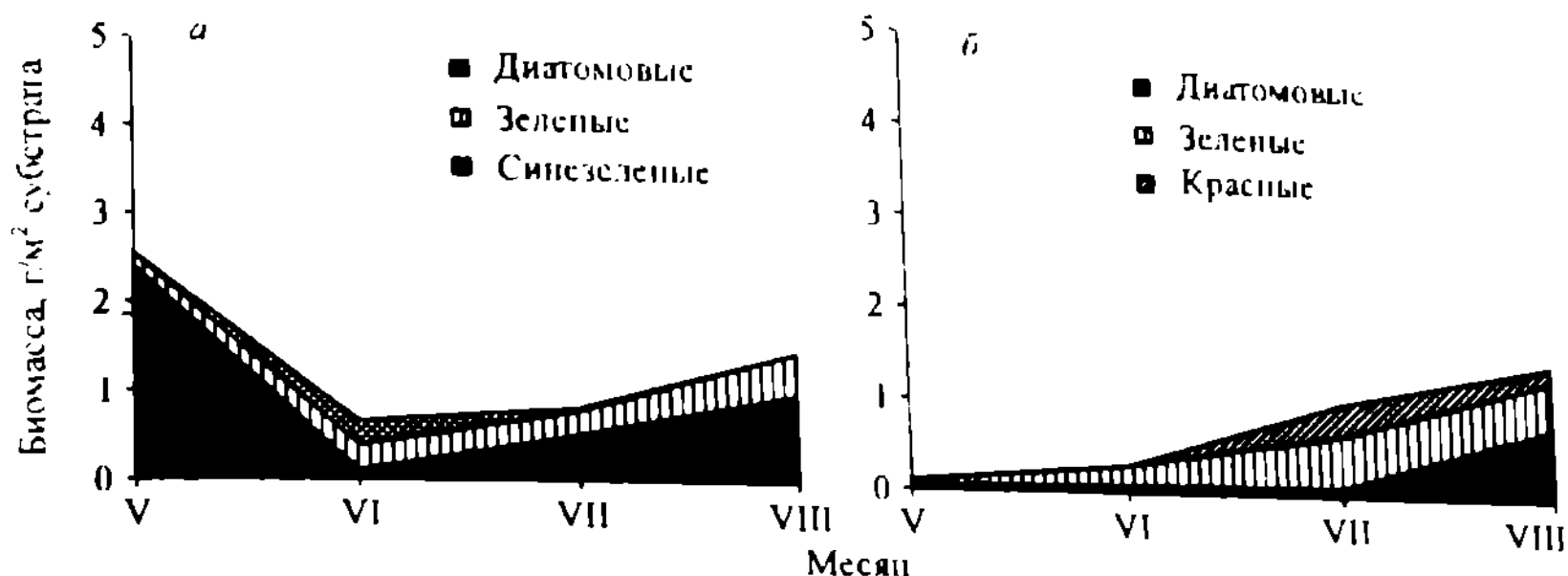


Рис. 1. Динамика биомассы водорослей перифитона в оз. Нижнее (а) и Верхнее (б) Суздальское в 2007 г.

Биомассу перифитона во всех озерах определяли диатомовые и зеленые водоросли, в незначительных количествах – синезеленые, а в оз. Верхнее Суздальское были также обнаружены пресноводные красные водоросли (рис. 1).

Сезонная динамика структуры биомассы различалась во всех озерах. Так, в мезотрофном оз. Красное наблюдались весенне-летний и осенний подъемы биомассы за счет развития диатомовых водорослей. Летом, как правило, биомасса снижалась, в незначительном количестве отмечались зеленые и синезеленые водоросли (рис. 2). В эвтрофном оз. Нижнее Суздальское также можно выделить два подъема биомассы, хотя они были выражены не так четко, как в перифитоне оз. Красное. В период исследований в обрастаниях этого озера преобладали диатомовые с незначительной долей зеленых и синезеленых водорослей (см. рис. 1). В мезотрофном с чертами эвтрофии оз. Верхнее Суздальское наблюдалось постепенное увеличение биомассы за счет диатомовых, зеленых и красных водорослей. В макрофитном оз. Свищечное в перифитоне преобладали (см. рис. 2, б) зеленые водоросли и наблюдалось постепенное снижение биомассы перифитона до минимума в конце вегетационного сезона. Средняя биомасса перифитона в исследованных озерах в 2007 г составляла около 1–3 г/м² оз. Красное – 2.7 (0.96–4.26), оз. Н. Суздальское – 1.43 (0.85–2.55), оз. В. Суздальское – 0.73 (0.1–1.5), оз. Свищечное – 0.94 (0.3–1.6).

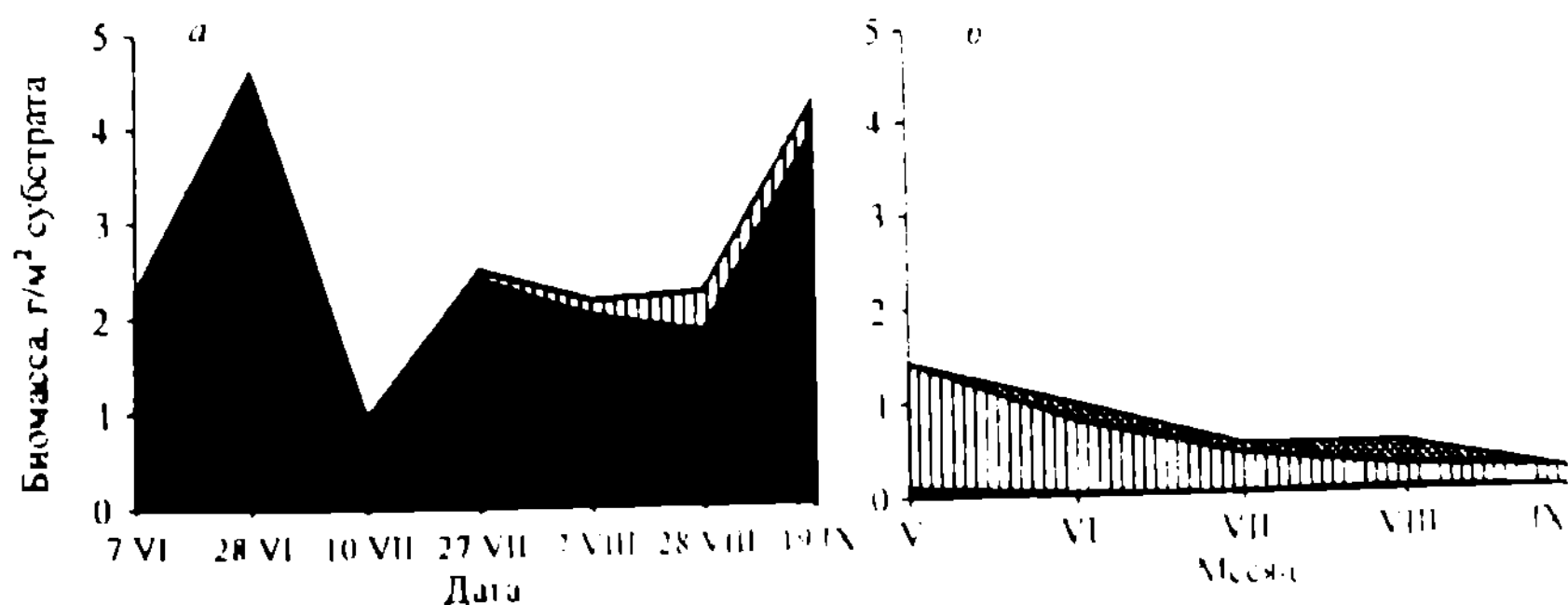


Рис. 2. Динамика биомассы водорослей перифитона в озерах Красное (а) и Свищечное (б) в 2007 г.

Относительно высокие количественные показатели развития выявлены в мезотрофном оз. Красное, менее продуктивно эвтрофное оз. Н. Суздальское. Наиболее низкие величины биомассы отмечены в озерах В. Суздальское и Свиное, что, возможно, связано со слабым развитием высшей водной растительности в первом и массовым развитием зеленых нитчатых водорослей во втором. Полученные нами данные подтверждают выводы Т.А. Макаревич с соавт. (2008) о том, что наиболее благоприятные условия для вегетации складываются в мезотрофных озерах.

SUMMARY

SEASONAL DYNAMICS OF STRUCTURE AND LEVEL OF PERIPHYTON BIOMASS IN LAKES OF DIFFERENT TYPES

E. V. Stanislavskaya

The structure and level of periphyton biomass was investigated in different lakes during 2007. Observations were carried out on 4 lakes located in Saint-Petersburg region. The trophic state and type of the lakes varied in the wide range: from mesotrophic to eutrophic and macrophytic lakes. In all lakes diatom, green, and blue-green algae mainly determined the structure of periphyton biomass. Seasonal dynamics of structure and level of periphyton biomass changed in the wide range.

СОСТАВ МАССОВЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗИРОВАННОГО И ЗАБОЛОЧЕННОГО ЛАНДШАФТОВ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н.А. Старцева, Е.Л. Воденеева, А.Г. Охаткин

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород
E-mail: vodeneeva@mail.ru; vodeneeva@bio.unn.ru

Состав массовых видов водорослей, обитающих в водоемах разного биологического типа, уровень их количественного развития и сукцессия представляют большой интерес при изучении состояния экосистемы водного объекта, поскольку именно динамика популяций таких видов определяет характер изменений биомассы в целом. Большинство ведущих с трофодинамических позиций видов водорослей обладают высокой экологической пластичностью и широкими зонами толерантности к факторам среды, в связи с чем их состав в водоемах разного типа имеет ряд общих черт. Специфику альгофлоры таких водоемов создают водоросли с незначительными величинами обилия, часто редкие и единичные, экологические особенности которых во многом определяются своеобразием комплекса абиотических факторов, а также особенностями территории водосбора.

Цель настоящей работы – характеристика видового состава и экологии массовых видов фитопланктона разнотипных водоемов в условиях урбанизированного и заболоченного водосборов

Материалом для исследования послужили данные многолетних наблюдений (с середины 1990-х годов) за фитопланктоном 17 городских водных объектов (г. Нижний Новгород), различающихся по морфометрическим характеристикам, происхождению, уровню трофии и степени загрязнения вод. Изучали также фитопланктон 30 водоемов разного типа (р. Керженец и ее притоки, старицы и озера охранной зоны, генезис которых связан с проявлением карстовых процессов, пруды), расположенных среди болот на территории государственного природного биосферного заповедника «Керженский».

Все исследованные озера по площади водного зеркала относились к категории маленькие – очень малые-малые, водотоки по длине были малыми и лишь р. Керженец относилась к категории средних. Для большинства водных объектов характерен гидрокарбонатный класс вод кальциевой группы I типа. Содержание биогенных элементов в озерах и реках было высоким, соответствуя эвтрофному или гипертрофному типу.

Однако по ряду ведущих гидрохимических характеристик водоемы исследуемых территорий существенно различались. Так, степень гумозности городских водоемов изменялась от ультраолигогумозной (оз. Светлоярское) до мезополигумозной (оз. Мещерское). Варьирование степени гумификации водных объектов заповедника начиналось от класса мезогумозных (62° Рт-Со шкалы – оз. Нижнее Рустайское) до ультраполигумозных вод (500° – оз. Черное). По величине рН вод большинство городских водоемов являлось олигощелочными, уровень закисления озер заповедника варьировал от мезоацидного (оз. Пустынное) до нейтрального (оз. Нижнее Рустайское). Водотоки заповедника имели слабокислую реакцию (5.5–6.5). В большинстве городских водоемов отмечена повышенная и высокая (в среднем за период открытой воды 222–463 мг/л) минерализация воды. Водные объекты заповедника характеризовались как слабо-минерализованные (за исключением оз. Нижнее Рустайское, имеющего среднюю степень минерализации). Более подробно материалы, методика исследований, а также часть результатов были опубликованы ранее (Охалкин, 2002; Охалкин, Старцева, 2003; Охалкин и др., 2004). Доминирующими считали виды, биомасса которых составляла 10% и более от общей биомассы фитопланктона в каждой пробе (Охалкин, 1997).

В водоемах и водотоках Керженского заповедника и его охранной зоны выявлено 947 видов, разновидностей и форм водорослей из 10 отделов с преобладанием зеленых, диатомовых и эвгленовых и меньшим участием золотистых и синезеленых. Список водорослей водоемов замедленного водообмена и малых рек урбанизированной территории составил 850 видовых и внутривидовых таксонов из 9 отделов и характеризовался таким же соотношением ведущих отделов водорослей.

Массовые виды водорослей в городских водоемах представлены 202 видовыми и внутривидовыми таксонами, в водных объектах заповедника их число было немного ниже (181), при этом в системе озер зарегистрировано 117, а в речной – 118 преобладающих таксонов (см. таблицу). Доля доминирующих видов в альгофлорах исследуемых водных экосистем оказалась схожей и составила 20–25%. Подобный вклад массовых форм водорослей в формирование общего видового богатства отмечался и в малых реках, а также в верховьях больших и средних рек бассейна Чебоксарского водохранилища (Охалкин, 1997).

**Общее видовое богатство и число массовых видов фитопланктона
в исследованных водоемах**

Водоем	Общее видовое богатство	Общее число доминирующих видов	Среднее число доминирующих видов в пробе
<i>Городские озера</i>			
Мещерское	323	66	2.49±0.12
Сормовское	331	47	2.30±0.16
Верхнее	179	16	2.67±0.24
Среднее	324	44	2.30±0.17
Нижнее	246	14	2.29±0.30
Лунское	288	28	1.86±0.14
Силикатное	306	25	2.42±0.13
Светлоярское	207	28	2.73±0.13
Счастлиное	190	20	2.22±0.19
Парковое	155	14	2.50±0.20
Всего	850	202	
<i>Озера заповедника</i>			
Нижнее Рустайское	375	40	2.70±0.18
Круглое	327	37	2.11±0.14
Калачик	319	40	2.35±0.18
Сиротинное	200	28	2.44±0.21
Черное	109	20	2.31±0.21
Пустынное	59	11	1.56±0.24
Всего	947	117	

Среднее статистическое число видов-доминантов в пробе в городских водоемах варьировало от 1.86 до 2.73, в заповедных – от 1.56 до 2.70 (см. таблицу). В большинстве городских озерных экосистем число доминирующих видов в сообществах фитопланктона было примерно одинаковым, и только в гипертрофном оз. Лунское в годы с сильным «цветением» воды оно было достоверно ниже. В лесных озерах такая тенденция отмечена для самого кислого из них – оз. Пустынное (средняя за вегетационный период рН вод 4.1). По-видимому, уменьшение числа доминирующих видов в сообществе и соответственно увеличение степени доминирования можно рассматривать как общий отклик сообществ фитопланктона на воздействие таких стрессовых факторов среды, как органическое загрязнение и закисление.

В составе доминирующего комплекса фитопланктона наиболее высокие значения биомассы зарегистрированы у диатомовых, зеленых и динофитовых водорослей. Кроме того, в городских водоемах в заметном количестве развивались синезеленые, а в заповедных – эвгленовые, что связано со спецификой условий в загрязненных и эвтрофированных водных объектах города и гумифицированных и закисленных водоемах заповедника.

Из диатомовых водорослей ведущая роль в организации планктонных альгоценозов городских водоемов принадлежит представителям бесшовных пеннатов диатомей – индикаторам эвтрофных вод: *Asterionella formosa* Hass.,

Fragilaria crotonensis Kitt., *Synedra ulna* var. *ulna* (Nitzsch.) Ehr. et var. *danica* Kütz., *S. acus* Kütz. В большинстве лесных водоемов охраняемой территории круг массовых видов формировался преимущественно адаптированными к гумозно-ацидным условиям среды обитания представителями родов *Synedra*, *Meridion*, *Tabellaria*, *Eunotia*, *Achnanthes*, *Navicula*, *Pinnularia* и *Surirella*. В отличие от рек и водохранилищ Средней Волги (Охупкин, 1997) вклад центрических диатомовых водорослей в формирование планктонных альгоценозов водоемов исследуемых нами территорий был менее заметным. Так, в городских реках и озерах представители родов *Stephanodiscus* и *Cyclotella* доминировали в весенних и осенних альгоценозах в копаных мезотрофных озерах Светлоярское и Силикатное и в водоемах плотинного типа – Верхнее, Среднее и Нижнее Щелоковское. Однако максимальные значения биомассы для этих родов не превышали 1 г/м³. Широко распространенный в эвтрофных водах вид *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim. доминировал в озерах пойменного типа Лунское и Мещерское. В водоемах заповедника из центрических диатомовых водорослей наиболее частым массовым видом (с наибольшей встречаемостью 80–100% в р. Керженец) фитопланктона была *Melosira varians* Ag. с максимальными значениями численности и биомассы – 0.27 млн кл/л и 2.66 г/м³ соответственно. Другие представители центрических диатомовых (виды родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*) также встречались, но в основном в водоемах проточного типа. Их максимальная вегетация была приурочена к концу летнего – началу осеннего сезонов и биомасса не превышала 1 г/м³.

Зеленые водоросли в исследованных водоемах, как правило, преобладали по числу клеток, а показатели их биомассы были низкими. В городских водоемах самым разнообразным по числу массовых видов среди зеленых водорослей оказался порядок *Chlorococcales*. Наиболее высокая встречаемость и биомасса представителей этого порядка были зарегистрированы у видов родов *Coelastrum*, *Oocystis* и *Pediastrum*. Так, за три года наблюдений на оз. Силикатное, представляющем собой затопленный песчаный карьер. *Coelastrum reticulatum* (Dang.) Senn имел наибольшую встречаемость в пробах (от 83 до 100%), а в июле 1999 г. его максимальная биомасса достигала 5.67 г/м³. Другой вид из этого рода – *C. microporum* Näg. – был обнаружен во всех исследованных городских водоемах и входил в состав доминирующего комплекса в первой половине летнего сезона. Вольвоксовые водоросли встречались в качестве доминантов спорадически: виды рода *Chlamydomonas* (биомасса до 0.33 г/м³), *Volvox aureus* Ehr. (до 1.91 г/м³), *Pandorina morum* (O. Müll.) Bory (до 0.79 г/м³) и *Eudorina elegans* Bory (до 0.34 г/м³). Более заметную роль в сложении планктонных фитоценозов эти виды играли в период максимального прогрева воды в богатых элементами минерального питания озерах – Мещерское, Сормовское и Среднее Щелоковское. В отдельных водоемах в качестве структурообразующих видов регистрировались конъюгаты – зигнемовые (*Moigeotia elegantula* Wittr.) и десмидиевые (виды родов *Cosmarium*, *Staurastrum* и *Cosmoastrum*).

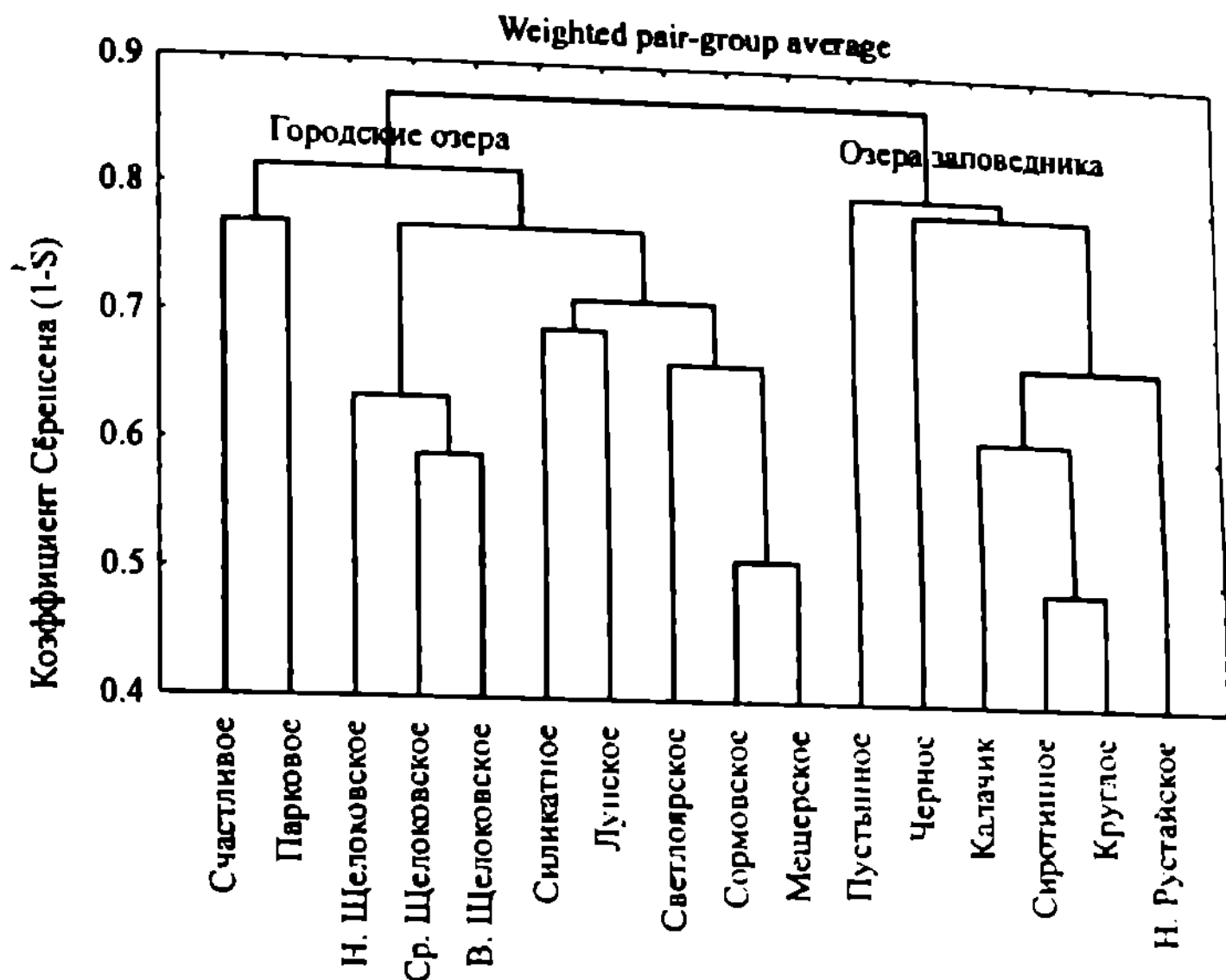
В лесных водоемах в отличие от городских ценотическая роль конъюгат оказалась более заметной. В большинстве водоемов и водотоков были отмечены представители родов *Moigeotia* и *Spirogyra*, обнаруженные в пробах в вегетативном состоянии, что затруднило идентификацию их видовой принадлежности. Биомасса этих нитчатых водорослей достигала 4–5 г/м³ (оз. Нижнее Русгайское в 2000 г.). Известно (Корнева, 1994; Ecological effects..., 1995), что виды

рода *Mougeotia* являются частыми обитателями кислых световодных водоемов. Массовые формы из порядка Desmidiaceae создавали крупноклеточные представители родов *Staurastrum* (*S. polymorphum* Bréb., *S. pseudosebaldii* Wille) и *Closterium* (*C. moniliferum* (Bory) Ehr., *C. lineatum* Ehr., *C. kuetzingii* Bréb.), а также мелкоклеточные виды, достигавшие высоких значений численности (*Cosmarium bioculatum* Bréb., *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr.).

В водоемах заповедника, как и в городских, из вольвоксовых наиболее часто в качестве доминирующих видов встречались представители рода *Chlamydomonas* в течение всего вегетационного периода. Как правило, биомасса видов этого рода не превышала 0.2 г/м³, чаще составляя 0.01–0.05 г/м³, и была ниже, чем в водоемах Средней Волги и городских озер, подверженных антропогенному воздействию (Охупкин, Старцева, 2003). Роль хламидомонад в сложении планктонных фитоценозов (до 54% от общей биомассы) более заметна в период низких температур, когда они образовывали зимне-ранневесенний комплекс с другими вольвоксовыми, а также криптофитовыми и эвгленовыми водорослями. В р. Керженец из вольвоксовых в качестве субдоминанта и доминанта летнего планктона выступала также *Pandorina morum* (до 0.47 г/м³). В отличие от водоемов городских территорий зеленые хлорококковые водоросли в водоемах заболоченного ландшафта редко входили в комплекс доминирующих по биомассе видов. Наибольшее их развитие отмечалось лишь в нейтральном мезотрофном оз. Нижнее Рустайское, где в планктоне постоянно присутствовал *Tetrastrum triangulare* (Chod.) Kom. с максимальными значениями биомассы 0.52 г/м³. В остальных водных объектах заповедника «Керженский» хлорококковые водоросли отмечались спорадически, а их биомасса была низкой (от 0.003 до 0.45 г/м³).

Динофитовые водоросли оказались более приуроченными к озерам, независимо от характера водосбора. Доминантами летних комплексов чаще выступали *Ceratium hirundinella* (O.F. Müll.) Duj. (максимальная биомасса – 1.65 г/м³ в водоемах заповедника и 6.9 г/м³ в городских озерах), *Peridinium cinctum* Ehr. (1.74 и 2.05 г/м³), *Peridiniopsis quadridens* (Stein) Bourr. (3.87 и 4.08 г/м³). В озерах заповедника в весеннем и позднеосеннем планктоне преобладал *Peridinium aciculiferum* Lemm. (до 1.7 г/м³ в оз. Круглое). Также в качестве доминирующих отмечались виды рода *Gymnodinium* и *Peridinium umbonatum* Stein., из них последний считается наиболее толерантным к низким значениям pH воды (Lepistö, Rosenström, 1998).

В составе доминирующего комплекса планктонных сообществ городских озер и некоторых рек часто встречались виды синезеленых водорослей, тривиальные для водоемов умеренной зоны: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena scheremetievi* P. Richt., *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Snowella lacustris* (Chod.) Kom. et Hind., *Anabaena contorta* Bachm., *A. lemmermannii* P. Richt. и *Planctothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. В водоемах различного уровня трофии (по содержанию общего фосфора) – от мезотрофного до гипертрофного – преимущественно в летний сезон регистрировался *Aphanizomenon flos-aquae*. Максимальная биомасса этого вида была отмечена для эвтрофно-гипертрофного оз. Луцкое – 36.15 г/м³ при 100%-ной встречаемости. Несмотря на избыток биогенных веществ в водоемах города, средневегетационная биомасса синезеленых водорослей была относительно небольшой (от 0.01 до 21 г/м³). По-видимому, это определяется морфометрическими характеристика-



Дендрограмма флористического различия фитопланктона озер по доминирующим видам

ми водоемов, частым ветровым перемешиванием водных масс, небольшими периодами стагнации и, возможно, влиянием загрязняющих веществ.

В отличие от водоемов урбанизированных территорий в водных объектах заповедника синезеленые водоросли практически отсутствовали. Вероятно, их развитие здесь лимитировалось особенностями гидрохимического режима (низкая минерализация, кислая реакция среды), а в реках еще и гидродинамическими процессами. Отмеченные для некоторых водоемов (при $pH > 5.7$) доминанты были представлены в основном бентосными видами из родов *Oscillatoria* (например, *O. limosa* Ag. ex Gom., до 0.79 г/м^3), *Lyngbya* и *Schizothrix*.

Представители эвгленовых водорослей в массе отмечены как в городских, так и лесных водоемах. Чаще других как доминирующие виды регистрировались представители рода *Trachelomonas*, а в водоемах заповедника также различные *Euglena* и *Phacus*.

Таким образом, исследованные водоемы, расположенные на различных водосборах, характеризовались значительным видовым богатством планктонных растительных сообществ и почти одинаковым вкладом массовых видов в общий состав их альгофлор. Флористические списки водоемов одного лимнологического типа – озер заповедника и озер, расположенных в черте г. Нижнего Новгорода, имели достаточно высокую степень сходства (по коэффициенту Сёренсена) – 58%. Степень сходства состава массовых видов оказалась почти в 2 раз меньше и составила 29%. Кластеризация данных по составу массовых форм (как и по общему видовому составу) привела к выделению групп городских и заповедных озер (см. рисунок), что может свидетельствовать о специфичности условий формирования альгоценозов.

Основные факторы, определяющие особенности развития фитопланктона в условиях урбанизированного ландшафта, – эвтрофирование, различные типы загрязнения, а также антропогенная трансформация как водосборной площади, так и формы озерной котловины (Охапкин, Старцева, 2003). Из ведущих факторов формирования видовой структуры фитопланктона водоемов Керженского заповедника, расположенного в заболоченном левобережье Волги, можно отметить различную степень гумификации, минерализации и закисления водоемов (Воденеева, 2006).

SUMMARY

THE COMPOSITION OF DOMINANT PHYTOPLANKTON SPECIES OF DIFFERENT TYPES WATER BODIES IN URBAN AND WETLAND TERRITORIES (NIZHNIY NOVGOROD REGION)

N.A. Startseva, E.L. Vodeneeva, A.G. Okhapkin

The species composition and abundance indexes of dominant algae of the structure-forming complex of the phytoplankton communities in different types of water bodies in urban and wetland territories have been characterized. The comparative analysis of the mass species lists of the lakes was conducted.

ФИТОПЛАНКТОН ВЕТЛАНДА СОЛОДОВКА (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н.Г. Тарасова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
E-mail: korolev_dimon@mail.ru

Межправительственное соглашение о ветландах было принято 2 февраля 1971 г. в иранском г. Рамсар. Основная задача государств, подписавших Рамсарскую конвенцию, заключается в охране и рациональном использовании всех ветландов с помощью местных, региональных и национальных действий и международного сотрудничества для достижения устойчивого развития.

В целом признаны пять основных типов ветландов: морские (прибрежные ветланды, включая прибрежные лагуны, скалистые берега и коралловые рифы); эстуарные (дельты, приливно-отливные марши и мангровые болота); озерные (связанные с озерами); речные (расположенные вдоль рек и водотоков); болотистые (марши, болота и торфяники).

Ветланды относятся к самым продуктивным местообитаниям. Они являются источниками биологического разнообразия, обеспечивают первичную продуктивность воды, от которой зависит существование многочисленных видов растений и животных, поддерживают высокое сосредоточение птиц, млекопитающих, рептилий, амфибий, рыб и беспозвоночных, это важные хранилища растительного генетического материала.

На территории Соко-Шешминского поднятия, являющегося продолжением Жигулевского вала, от р. Сургут до северной границы Самарской области, име-

ются многочисленные минерализованные напорные источники, изливающиеся в долинах Сока и его притоков. С породами казанского и татарского ярусов, преобладающими в этом районе, связаны месторождения углеводородов – битумов и нефти. Контакт подземных вод с углеводородсодержащими породами приводит к абиогенному и биогенному восстановлению сульфатов, распространяемых в подземных водах. Поэтому формирующиеся в этих условиях напорные источники, выходящие на поверхность на пологом юго-восточном крыле вала в долинах р. Сока и ряда его притоков, обычно содержат сероводород от следовых количеств до весьма высоких концентраций – более 100 мг/л (Протисты и бактерии..., 2009).

Водно-болотный комплекс Солодовка находится в Исаклинском районе Самарской области, в правобережной пойме р. Сургут в ее среднем течении, в 1 км ниже моста на автодороге Большое Микушино – Сосновка. Этот комплекс представляет собой заболоченный луг между склоном холма и руслом р. Сургут с системой небольших водотоков и их озеровидных расширений, питающихся несколькими источниками с минерализованной сероводородной водой. Исследованы четыре станции – Солодовка 1, 2, 3 и 4. На станциях 1, 2, 4 вода в источниках и озеровидных расширениях имеет сильный запах сероводорода и отличается высокой минерализацией кальций-сульфатного типа. В третьем расширении сероводород в воде отсутствует. Четвертый участок представлен источниками и ручьями. Глубина водоемов и водотоков у источников составляет 0.25–0.30 м, но по мере удаления от них увеличивается до 1 м и более (Голубая книга..., 2007). Район озеровидных расширений практически полностью зарос высшими водными растениями: Солодовка-1 и Солодовка-2 – рогозом узколистным (*Typha angustifolia* L.), Солодовка-3 – рогозом узколистным и тростником обыкновенным (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud).

Водно-болотный комплекс Солодовка является памятником природы областного значения. Вода и грязи в нем признаны пригодными для лечебных целей и служат резервом для курорта «Сергиевские минеральные воды».

Изучение фитопланктона ветланда носило эпизодический характер и проводилось в октябре 2003 г., мае и июне 2005 г., мае 2007 г. и июле 2008 г. В данной работе обобщены все полученные данные по развитию фитопланктона в указанном выше районе. В соответствии с классификацией В.Д. Романенко исследованные озера относятся к солоноватоводным и входят в группу мезогалинных (1.14–3.49 г/л) сульфатно-кальциевого класса (Протисты и бактерии..., 2009). Материал отбирали и обрабатывали (всего 24 пробы) по стандартным гидробиологическим методикам (Методика изучения..., 1975).

В составе фитопланктона Солодовки было зарегистрировано 126 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к 7 отделам, 10 классам, 14 порядкам, 27 семействам, 51 роду (табл. 1). В отличие от основной массы пресноводных водоемов, где видовое богатство обеспечивается зелеными и диатомовыми водорослями, в Солодовке наибольшее число видов, разновидностей и форм включает отдел синезеленых, в котором сосредоточено 37% общего числа зарегистрированных нами в ветланде видовых и внутривидовых таксонов, затем идут отделы диатомовых (33%), зеленых (11%), эвгленовых (9%), криптофитовых (7%), желтозеленых и золотистых (по 1.5%). Отдел Bacillariophyta на 98% представлен классом Pennatophyceae. Из класса Centrophyceae зарегистрирован один вид – *Aulacoseira granulata* (Grun.) Sim., обнаруженный в третьем рас-

Таблица 1

Таксономический состав альгофлоры планктона ветланда Солодовка

Отдел	Число				Число таксонов		Итого, рангом ниже рода
	классов	порядков	семейств	родов	видовых	внутри-видовых	
Cyanophyta	2	3	5	16	44	2	46
Chrysophyta	1	2	2	2	2	0	2
Bacillariophyta	2	3	11	17	32	10	42
Xanthophyta	1	1	1	1	2	0	2
Cryptophyta	1	1	1	3	9	0	9
Euglenophyta	1	1	1	3	10	1	11
Chlorophyta	2	3	6	9	13	1	14
Всего	10	14	27	51	112	14	126

Таблица 2

Таксономический состав альгофлоры планктона различных участков ветланда Солодовка

Отдел	Район			
	Солодовка-1	Солодовка-2	Солодовка-3	Солодовка-4
Cyanophyta	22	23	33	18
Chrysophyta	0	0	2	0
Bacillariophyta	8	5	33	15
Xanthophyta	0	1	2	1
Cryptophyta	4	2	5	3
Euglenophyta	1	2	8	3
Chlorophyta	0	6	3	7
Всего	35	39	86	47

ширении ветланда, вода которого не содержит сероводорода. Только в этой части Солодовки встречались представители отдела Chrysophyta.

Фитопланктон, формирующийся в отдельных участках ветланда значительно отличался по таксономическому составу (табл. 2): коэффициент видового сходства Сёренсена изменялся от 30 до 44%. Наименьшим разнообразием водорослей характеризовался фитопланктон источников, питающих расширения. Удельное число видов водорослей здесь минимально (4–5). Самое высокое число таксонов рангом ниже рода было отмечено в Солодовке. Во всех районах ветланда максимальное число видов, разновидностей и форм сосредоточено в отделах Cyanophyta и Bacillariophyta. В основном это представители рода *Oscillatoria* из отдела синезеленых, и пеннатные диатомеи, которые, вероятно, вымываются из матов, устилающих дно источников и расширений.

Эколого-географический анализ показал, что в альгофлоре планктона ветланда Солодовка преобладают планктонные формы (табл. 3). Высокая доля литоральных, бентосных форм и обрастателей, видимо, связана с небольшой глубиной водоемов и водотоков и значительной степенью зарастания озеровидных расширений. Основная часть встреченных видов водорослей – космополиты, по отношению к солености воды преобладают виды-индиф-

Таблица 3

Распределение числа видов, разновидностей и форм в альгофлоре планктона ветланда
Солодовка по эколого-географическим группам

Группа	Число таксонов	% от общего числа видов	Группа	Число таксонов	% от общего числа видов
<i>По местообитанию</i>			<i>По отношению к pH</i>		
Планктонный	45	43	Алкалифил+алкалибионт	20	36
Бентосный	17	16	Индиферент	32	58
Литоральный	24	23	Ацидофил+ацидобионт	3	6
Обрастатель	11	11	Всего	55	100
Эпифит	2	2	<i>По отношению к солености воды</i>		
Бентосно-планктонный	3	3	Галофоб	1	1
Планктонно-бентосный	1	1	Олигогалоф	9	10
Обрастатель-бентосный	1	1	Индиферент	73	77
Всего	104	100	Мезогалоф	1	1
<i>По распространению</i>			Галофил	10	11
Космополит	86	89	Всего	94	100
Северо-альпийский	2	2	<i>По отношению к сапробности</i>		
Альпийский	1	1	о	10	12
Бореальный	7	7	о-β	12	15
Субтропический	1	1	β-о	9	11
Всего	97	100	о-α	4	5
			β	25	31
			β-α	9	11
			α-β	2	3
			α	5	6
			β-р	3	4
			р-α	1	2
			Всего	80	100

ференты. Доля типично пресноводных и водорослей, предпочитающих повышенный уровень солености, примерно одинакова (11–12%). По отношению к кислотности среды в альгофлоре ветланда также преобладают виды-индиференты, но значительна также доля водорослей, предпочитающих щелочные воды (алкалифилы + алкалибионты). Из 126 зарегистрированных видов водорослей 63% можно считать показателями различной степени органического загрязнения (видами-сапробионтами). Из них основную часть составляют о- и о-α-сапробы (54%). Доля (β-мезосапробов) (средняя степень сапробности) равна 30%. Водоросли-индикаторы значительной степени органического загрязнения (от β-α до р-α) составляют 32% от общего числа видов-сапробионтов.

Сезонная динамика фитопланктона ветланда Солодовка не изучена, несмотря на то, что наблюдения проводили в разные сезоны (май, июнь, июль, октябрь) и в разные годы. Численность и биомасса фитопланктона значительно отличались и в зависимости от времени, и в зависимости от места отбора проб (табл. 4). Доминирующий по численности комплекс видов водорослей состоял из представителей отдела синезеленых (виды родов *Oscillatoria*,

**Численность, биомасса и состав доминирующего комплекса видов водорослей
в ветланде Солодовка**

Дата	Численность, млн кл/л	Доминирующий комплекс видов по численности	Биомасса, мг/л	Доминирующий комплекс видов по биомассе
Солодовка-1				
17.10.03	2.31	<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom., <i>Oscillatoria limnetica</i> Lemm.	0.02	<i>Phormidium foveolarum</i>
26.05.07	18.06	<i>Phormidium foveolarum</i>	0.54	<i>Phormidium foveolarum</i> , <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Stauroneis anceps</i> Ehr.
03.07.08	0.15–1.98	<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk., <i>Cyanothece aeruginosa</i> (Näg.) Komárek, <i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>O. nigra</i> Vauch	0.03–0.2	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr., <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Oscillatoria nigra</i>
Солодовка-2				
15.05.05	12.84	<i>Phormidium foveolarum</i>	0.21	<i>Phormidium foveolarum</i> , <i>Oscillatoria formosa</i> Bory
26.05.07	47.8	<i>Phormidium foveolarum</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	0.92	<i>Oscillatoria limnetica</i> , <i>O. simplicissima</i> Gom., <i>Phormidium foveolarum</i> ,
03.07.08	0.04–9.68	<i>Anadaena circinalis</i> (Kütz.) Hansg., <i>Phormidium molle</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>	0.02–0.42	<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr., <i>Anabaena circinalis</i> , <i>Phormidium molle</i> , <i>Oscillatoria limnetica</i>
Солодовка-3				
30.06.05	0.54	<i>Oscillatoria tenuis</i> Ag., <i>O. limnetica</i>	0.05	<i>Oscillatoria tenuis</i> , <i>Navicula bacillum</i> Ehr.
26.05.07	1.56	<i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Anabaena sibirica</i> (Popova et Degeter) Elenk.	0.28	<i>Cyanothece aeruginosa</i>
03.07.08	2.86	<i>Microcystis pulverea</i> , <i>Oscillatoria limosa</i> Ag., <i>Cyanothece aeruginosa</i>	1.49	<i>Tribonema vulgare</i> Pasch., <i>Oscillatoria limosa</i> , <i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cl.
Солодовка-4				
26.05.07	8.56–1.6	<i>Phormidium foveolarum</i> , <i>Oscillatoria tenuis</i> , <i>O. brevis</i> (Kütz.) Gom.	0.11–0.33	<i>Nitzschia sigmaidea</i> (Nitzsch) W. Sm., <i>Oscillatoria tenuis</i>
03.07.08	0.42–1.44	<i>Oscillatoria rupicola</i> Hansg., <i>O. limosa</i> , <i>Schroederia setigera</i> (Schrod.) Lemm., <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Synechococcus elongatus</i> Næg.	0.09–4.75	<i>Spirogyra mirabilis</i> (Hass.) Kütz., <i>Cyanothece aeruginosa</i> , <i>Schroederia setigera</i> , <i>Cryptomonas gracilis</i> Skuja, <i>Synedra ulna</i> , <i>Oscillatoria limosa</i> , <i>Phacus pleuronectos</i> (Ehr.) Duj. var. <i>hamelii</i> (All. et Lef.) Popova

Phormidium, *Cyanothece*, *Microcystis* и др.) независимо от биологического сезона. В состав доминирующего по биомассе комплекса видов, наряду с синезелеными, часто входили водоросли из других отделов, имеющие более крупные размеры клеток: (виды родов *Phacus* – отдел эвгленовых; *Cryptomonas* – отдел криптофитовых; *Spirogyra*, *Schroederia* – отдел зеленых; *Navicula*, *Synedra*, *Cymbella*, *Caloneis*, *Stauroneis* – отдел диатомовых; *Tribonema* – отдел желтозеленых).

Таким образом, в составе фитопланктона ветланда Солодовка зарегистрировано 126 таксонов водорослей рангом ниже рода. Наибольшим числом таксономических единиц характеризуется отдел синезеленых, которые в основном входят в состав доминирующих по численности и биомассе комплексов видов водорослей; затем следуют диатомовые. Среди доминантов представители рода *Oscillatoria* и пеннатные диатомеи, которые, вероятно, вымываются из матов, устилающих дно источников и расширений. Зеленые водоросли, обеспечивающие разнообразие альгофлоры планктона большинства пресноводных водоемов, по числу видов, разновидностей и форм водорослей в различных районах Солодовки занимают лишь 3–5-е места. В различных участках ветланда формируется фитопланктон, значительно отличающийся по видовому составу. Наименьшее число таксонов водорослей рангом ниже рода было отмечено в источниках, питающих расширения, наибольшее – в районе Солодовка-3, вода которой не содержит сероводорода.

В составе фитопланктона ветланда преобладают планктонные организмы (велика также доля литоральных и бентосных форм); имеющие широкое географическое распространение, индифференты по отношению к солености воды и показателю pH; виды-индикаторы низкой степени органического загрязнения.

SUMMARY

PHYTOPLANKTON OF THE SOLODOVKA WETLAND (SAMARSKAYA REGION)

N.G. Tarasova

For the first time phytoplankton researches of the Solodovka wetland, located in the Issaklinsky area of the Samara region, are conducted. In its structure it is registered for 126 taxa of algae in a rank below a genus. Unlike the majority of fresh water bodies in Solodovka Cyanophyta includes the greatest number of species, varieties and forms. Algae of this division steadily dominate in number and biomass independently of a season. Phytoplankton of various sites in the wetland considerably differs

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛАНКТОННЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Е. Н. Уиновская¹, О. В. Палагушкина²

¹Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник, пос. Садовый
E-mail: l-unka@mail.ru

²Казанский государственный университет, г. Казань
E-mail: opalagushkina@mail.ru

На территории Раифского участка и его охранной зоны Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан) находятся 12 озер, объединенных в единую гидрологическую систему малыми реками Сумка и Сер-Булак. Исследованы озера с различными морфометрическими и гидрологическими характеристиками: Раифское, Линево, Илантово. Самое крупное из них – оз. Раифское (площадь водного зеркала – 0.32 км², максимальная глубина – 19.1 м, средняя – 6.2 м), карстово-суффозионного происхождения, расположено в месте слияния названных выше рек, проточное, стратифицированное, мезотрофное. Озеро Линево (площадь – 0.07 км², максимальная глубина – 5.2 м, средняя – 2.0 м), карстово-суффозионного происхождения, расположено в долине р. Сер-Булак, проточное, стратифицированное, эвтрофное. Озеро Илантово (площадь – 0.05 км², максимальная глубина – 2.4 м, средняя – 0.7 м), суффозионного происхождения, приурочено к долине р. Сумка, бессточное, заболачивающееся, хорошо прогреваемое, эвтрофное.

В настоящей работе анализируются результаты исследований фитопланктона в летние периоды 1995–2005 гг. Пробы фитопланктона отобраны батометром Молчанова по горизонтам (через 2 м) на постоянных станциях; их обработку осуществляли по общепринятым гидробиологическим методикам (Методика..., 1975; Руководство..., 1983). Одновременно определяли содержание растворенного кислорода, pH, солевой состав, содержание азотных компонентов, фосфора, железа, величины биохимического и химического потребления кислорода, концентрации АПАВ. Анализы выполняли в ЦСИАК Минприроды РТ по аттестованным методикам, используемым в контроле поверхностных вод суши. Оценка качества воды проводилась по эколого-санитарной классификации поверхностных вод суши (Комплексная экологическая..., 1993).

Гидрохимический режим исследуемых озер различался (см. таблицу). В летний период оз. Раифское характеризовалось прозрачностью от 0.60 до 1.63 м и зеленовато-желтым цветом воды. Температурный режим соответствовал стратифицированному водоему: поверхностные слои прогревались до 21.2–25.6 °С, термоклин отмечался обычно на глубине 6 м (температура 14.5 °С), у дна температура понижалась до 4.5–5.0 °С. Содержание растворенного кислорода было распределено по глубинам крайне неравномерно: в поверхностных слоях отмечалось нормальное насыщение или перенасыщение (до 117%), в придонных слоях (17 м) – недостаток O₂ (10–47%). Минерализация воды изменялась от 157.5 до 506.4 мг/дм³. Водородный показатель соответствовал слабощелочному и находился в пределах 7.5–8.6. Концентрации биогенных соединений превышали ПДК в основном в придонных слоях: содержание ионов аммония составляло 0.2–1.16 мг/дм³ (2.3 ПДК_{р.н.}), нитритов – 0.01–0.190 мг/дм³ (2.4 ПДК_{р.н.}),

Основные химические показатели озер (июль 1995–2005 гг.), мг/дм³

Глубина	pH	O ₂	БПК ₅	ХПК	N-NH ₄	N-NO ₃	P-PO ₄	Fe _{св}	Общая жесткость, мг/л/дм	Σ ионов
<i>Оз. Раифское</i>										
Поверхность	<u>7.2-9.1</u> 8.4±0.6	<u>5.9-13.2</u> 9.5±2.2	<u>1.1-5.9</u> 3.4±1.4	<u>18.3-29.0</u> 24.7±3.9	<u>0.02-0.54</u> 0.22±0.13	<u>0-0.02</u> 0.01±0.005	<u>0.03-0.64</u> 0.10±0.05	<u>0.08-0.22</u> 0.19±0.09	<u>1.7-3.2</u> 2.4±0.5	<u>201.4-387.4</u> 239.6±37.5
Дно	<u>7.2-7.9</u> 7.5±0.2	<u>1.0-6.3</u> 3.5±1.8	<u>1.0-4.5</u> 2.4±1.1	<u>15.9-42.0</u> 22.9±8.9	<u>0.09-1.80</u> 0.74±0.58	<u>0.01-0.11</u> 0.033±0.03	<u>0-0.93</u> 0.25±0.23	<u>0.05-2.15</u> 0.6±0.5	<u>1.7-3.9</u> 2.7±0.8	<u>157.3-506.4</u> 275.9±99.3
<i>Оз. Линевое</i>										
Поверхность	<u>6.8-10.3</u> 8.2±1.2	<u>6.3-15.3</u> 9.8±2.5	<u>0.7-8.8</u> 4.9±3.1	<u>57.2-78.4</u> 66.4±7.7	<u>0.10-0.89</u> 0.37±0.32	<u>0.006-0.03</u> 0.012±0.007	<u>0.05-0.31</u> 0.11±0.08	<u>0.1-2.76</u> 1.07±0.8	<u>0.64-1.1</u> 0.76±0.12	<u>37.5-183.7</u> 65.7±22.2
Дно	<u>6.5-8.3</u> 7.4±0.6	<u>0.6-6.5</u> 2.1±1.5	<u>2.0-12.1</u> 6.5±2.7	<u>61.5-90.5</u> 76.5±9.6	<u>0.04-3.95</u> 1.69±1.5	<u>0.01-0.047</u> 0.02±0.01	<u>0.05-4.22</u> 1.22±1.32	<u>0.1-14.36</u> 5.42±4.2	<u>0.60-3.0</u> 1.14±0.7	<u>58.4-157.6</u> 85.5±31.4
<i>Оз. Ивантово</i>										
Поверхность	<u>6.5-8.2</u> 7.1±0.7	<u>4.7-10.2</u> 8.2±1.9	<u>3.2-23.7</u> 9.4±7.3	<u>41-79.2</u> 63.9±13.1	<u>0.04-0.9</u> 0.31±0.3	<u>0.004-0.013</u> 0.008±0.003	<u>0.01-0.20</u> 0.16±0.002	<u>0.1-1.63</u> 0.79±0.4	<u>0.55-0.86</u> 0.67±0.10	<u>26.2-143.1</u> 55.2±40.8
Дно	<u>6.3-8.1</u> 6.7±0.6	<u>0.97-3.9</u> 2.4±1.1	<u>5.3-29.4</u> 12.5±7.6	<u>53-125.9</u> 83.4±21.9	<u>0.04-0.95</u> 0.35±0.3	<u>0.006-0.016</u> 0.01±0.003	<u>0.016-0.62</u> 0.11±0.19	<u>0.1-6.86</u> 2.61±1.9	<u>0.60-1.4</u> 0.97±0.30	<u>30.8-108.9</u> 79.9±32.8

Примечание. В числителе указаны минимальные и максимальные значения, в знаменателе – средние (n = 10–17)

общего железа – 0.16–0.6 мг/дм³ (6 ПДК_{рх}). Величина БПК₅ изменялась по годам от 1.4 до 4.3 мг О₂/дм³ (2.1 ПДК_{рх}), величина ХПК находилась в пределах нормы. Качество воды (по эколого-санитарной классификации поверхностных вод суши) соответствовало разряду «достаточно чистые».

Для воды оз. Линево характерны прозрачность от 0.38 до 0.78 м и коричневый цвет воды. Поверхностные слои прогреваются до 21.0–27.2 °С, термоклин отмечался обычно на глубине 2.0–2.5 м, у дна температура понижалась до 8.7–16.2 °С. Распределение растворенного кислорода характеризовало озеро как эвтрофный водоем: у поверхности отмечалось перенасыщение (до 188%), у дна – дефицит (10.6–26.6%). При этом концентрация сероводорода и сульфидов у дна достигала 0.033 мг/дм³ (6.6 ПДК_{рх}). Минерализация воды изменялась от 37.5 до 183.7 мг/дм³, водородный показатель – от 6.5 до 10. У поверхности воды отмечалось превышение ПДК по фосфатам (6.7 ПДК_{рх}), фенолам (4.4 ПДК_{рх}), железу (21.8 ПДК_{рх}), у дна – по аммонийному иону (9.6 ПДК_{рх}), фосфатам (34.4 ПДК_{рх}), общему железу (120 ПДК_{рх}), фенолам (2.8 ПДК_{рх}). Величина БПК₅ превышала ПДК у поверхности в 3.3 раза, величина ХПК – в 2.5 ПДК в толще воды, что указывало на загрязнение озера легкоокисляемыми органическими веществами. Качество воды соответствовало разряду «слабо загрязненные».

Прозрачность воды в оз. Илантово – от 0.25 до 0.85 м, цвет – коричневый. Температурный режим характерен для мелководного озера: поверхностные слои воды прогревались до 20.1–29.2 °С, с глубины 0.5 м наблюдалось постепенное понижение температуры до 15–26 °С у дна. Содержание кислорода изменялось от 87–119% насыщения у поверхности до 17–42% – у дна. У дна отмечалось также присутствие сероводорода и сульфидов, превышающих ПДК_{рх} в 2.2 раза. Минерализация воды изменялась от 26.2 до 143.1 мг/дм³, рН воды – от 6.4 до 8.2. Из биогенных элементов в отдельные годы обнаружено превышение ПДК по аммонийному азоту (1.3–8.8 ПДК_{рх}), нитритам (2 ПДК_{рх}), фенолам (6.4–7.0 ПДК_{рх}) и общему железу (4.8–21.6 ПДК_{рх}). Величина БПК₅ изменялась от 3.2 до 29.4 мг О₂/дм³ (1.8–14.7 ПДК_{рх}), ХПК – от 47 до 99.6 мг О₂/дм³ (3.3 ПДК_{рх}). Качество воды по гидрохимическим параметрам в разные периоды соответствовало разрядам «достаточно чистые» и «слабо загрязненные».

В фитопланктоне проточных озер – Раифское и Линево – выявлено 285 и 209 видов соответственно, в заболачивающемся оз. Илантово – 199 видов. По таксономическим показателям планктонная альгофлора проточных, стратифицированных озер характеризовалась как зелено-диатомово-эвгленовая, при этом зеленые водоросли составляли 35.6–45.6% от общего числа видов, а диатомовые и эвгленовые имели близкие доли (11.2–21.6%). Своеобразный комплекс, состоящий из зеленых, золотистых и эвгленовых водорослей, сформировался в заболачивающемся оз. Илантово.

Летняя биомасса фитопланктона оз. Раифское изменялась по годам от 0.7 до 46.1 г/м³ и формировалась за счет диатомовых, зеленых, эвгленовых и, реже, синезеленых водорослей. Характерно увеличение биомассы водорослей с июня (1.3 г/м³) до середины июля (до 16–5.7 г/м³) и ее постепенное снижение к августу (0.82 г/м³). Максимальные значения биомассы в отдельные годы формировались за счет хлорококковых водорослей (доминанты *Coelastrum microporum* Nag., *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kütz., *Oocystis lacustris* Chod.), вольвоксовых (доминант *Phacotus coccifer* Korschik), диатомовых (доминанты *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Stephanodiscus hantzschii* Grun), эвгленовых (доминанты

Trachelonomas planctonica Swir, *T. volvocina* Ehr.), синезеленых (доминант *Anabaena flos-aque* (Lyngb.) Bréb). В 2000–2003 гг. до 33% общей биомассы составляли динофитовые (*Peridinium* sp.) и золотистые (*Mallomonas acaroides* Perty) водоросли (см. рисунок).

Летняя биомасса планктонных водорослей оз. Линево изменялась по годам от 1.0 до 20.4 г/м³ и формировалась за счет различных отделов: в 1995 г. – за счет эвгленовых, диатомовых и зеленых, в 1996–1999 гг. – синезеленых (до 95% от общей биомассы). С 2000 г. стали доминировать эвгленовые водоросли, составлявшие 31–81% от общей биомассы (доминант *T. volvocina*).

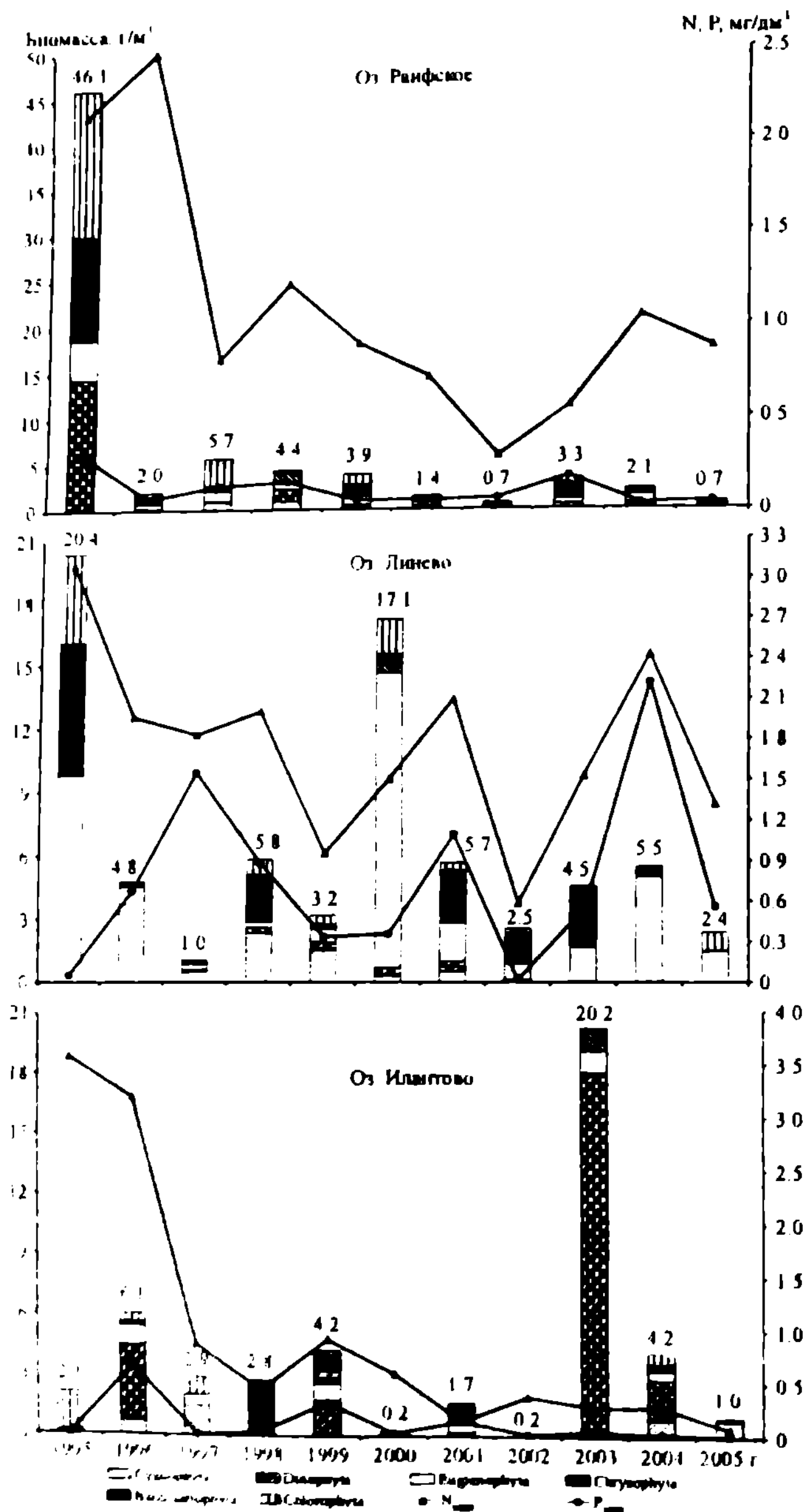
Биомасса фитопланктона оз. Илантово изменялась от 0.16 г/м³ до 20.18 г/м³ и формировалась чаще всего за счет водорослей двух отделов: золотистых (10–77% от общей биомассы, доминант – *Pseudokephyrion obtusum* Schmidle) и динофитовых (23–88%, доминант – *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh).

При снижении концентраций минеральных форм азота и фосфора в воде трех исследуемых озер в целом уменьшались и значения летней биомассы за счет смены отделов. В первые годы исследований биомасса фитопланктона формировалась в большей степени за счет зеленых, динофитовых, эвгленовых и синезеленых водорослей, а в последние отмечалось преобладание диатомовых, эвгленовых и динофитовых (см. рисунок).

Известно, что структурные особенности фитопланктона тесно связаны с гидрологическим и гидрохимическим режимами водоемов. Так как исследуемые озера отличались по этим показателям, то для каждого водоема были выявлены абиотические факторы, оказывающие наибольшее влияние на развитие фитопланктона. Факторный анализ, основанный на коэффициенте корреляции Спирмана с использованием физико-химических показателей, выявил следующие зависимости.

В стратифицированном оз. Раифское определяющим фактором формирования летней биомассы четырех доминирующих отделов была температура воды: отмечена ее положительная корреляция с биомассой синезеленых ($r = 0.76$), желтозеленых ($r = 0.82$), эвгленовых ($r = 0.70$) и зеленых ($r = 0.64$) водорослей. Содержание растворенного кислорода оказалось значимым фактором для видов, имеющих миксотрофный тип питания, что подтвердила его положительная корреляция с биомассой синезеленых ($r = 0.78$), золотистых ($r = 0.65$), эвгленовых ($r = 0.64$) и зеленых ($r = 0.77$) водорослей, а также биомассой фитопланктона в целом ($r = 0.67$). Показатель БПК, являлся определяющим фактором для биомассы синезеленых ($r = 0.67$), для этого же отдела отмечена положительная корреляция биомассы с величиной рангового показателя, общей биомассой водорослей и биомассой желтозеленых. Содержание сульфидов и сероводорода было положительно связано с биомассой желтозеленых ($r = 0.85$). Значительную роль в развитии водорослей играли растворенные биогенные элементы.

Для оз. Раифское выявлены следующие зависимости: концентрация нитратного азота положительно коррелировала с биомассой криптофитовых ($r = 0.9$), эвгленовых и зеленых ($r = 0.74$) водорослей и отрицательно – с биомассой динофитовых ($r = -0.71$); концентрация нитритного азота отрицательно коррелировала с биомассой динофитовых водорослей ($r = -0.86$), а концентрация минерального фосфора – с биомассой желтозеленых ($r = -0.86$). Обнаружены также и другие отрицательные корреляции: содержание в воде кальция отрица-



Динамика биомассы фитопланктона и концентрации азота и фосфора

тельно влияло на величину биомассы криптофитовых ($r = -0.89$), сульфатов – биомассу золотистых ($r = -0.8$) и зеленых ($r = -0.75$), величина общей минерализации воды – на биомассу золотистых ($r = -0.69$) водорослей. Выявлено влияние и некоторых абиотических факторов на доминирующие виды: *Peridinium cinctum* (O.F.M.) Ehr. негативно реагировал на содержание в воде сероводорода и сульфидов ($r = -0.76$); *Phacotus coccifer* лучше развивался в воде с высокими концентрациями O_2 ($r = 0.66$), а *Trachelomonas volvocina* предпочитал низкие температуры воды ($r = -0.81$). Факторный анализ определил взаимную связь величины биомассы синезеленых и желтозеленых ($r = 0.7$), криптофитовых и золотистых ($r = 0.9$), зеленых и золотистых ($r = 0.76$), зеленых и эвгленовых ($r = 0.77$), а также общей биомассы фитопланктона с биомассой синезеленых, золотистых, эвгленовых и зеленых ($r = 0.64-0.81$) водорослей. Отмечены положительные корреляции биомассы *Fragilaria crotonensis* Kitt. и *Peridinium cinctum* ($r = 0.74$), *Anabaena flos-aquae* и *Phacotus coccifer* ($r = 0.74$); *Peridinium* sp. и *Synedra ulna* ($r = 0.64$).

Для оз. Линево была отмечена положительная корреляция величины взвешенных веществ с биомассой зеленых, золотистых и динофитовых водорослей ($r = 0.65-0.77$). Величина ХПК была положительно связана с развитием золотистых и эвгленовых водорослей ($r = 0.80-0.61$), а БПК₅ – с биомассой динофитовых и диатомовых ($r = 0.74-0.85$). Показатели общей жесткости и концентрация кальция положительно коррелировали с биомассой эвгленовых ($r = 0.72$), в частности с биомассой *Trachelomonas volvocina* ($r = 0.76$). Также отмечалась положительная корреляция концентрации кальция с биомассой золотистых водорослей ($r = 0.65$), но последняя находилась в отрицательной зависимости от значения pH ($r = -0.71$). Аналогичная тенденция была характерна для биомассы *Trachelomonas volvocina* ($r = -0.63$). Биомасса синезеленых, в частности водоросли *Microcystis aeruginosa*, находилась в отрицательной зависимости от концентрации ионов кальция и гидрокарбонатов ($r = -0.67$), биомасса желтозеленых отрицательно коррелировала с сульфатами ($r = -0.67$), а диатомовых – с хлоридами ($r = -0.73$). В межвидовых отношениях была отмечена положительная корреляция между биомассами *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk и *Synedra ulna* ($r = 0.74$).

В оз. Илантово определяющим фактором для развития динофитовых и желтозеленых водорослей оказалась прозрачность воды ($r = 0.69-0.74$). На биомассу золотистых и эвгленовых водорослей положительно влияла концентрация железа ($r = 0.61$ и 0.76 соответственно), на биомассу синезеленых и зеленых водорослей – концентрация аммонийного азота ($r = 0.72$ и 0.65), а на биомассу динофитовых ($r = 0.67$), золотистых ($r = 0.72$) и диатомовых ($r = 0.72$) – концентрация минерального фосфора. Соотношение азота и фосфора отрицательно коррелировало с биомассой динофитовых ($r = -0.72$). Общая жесткость и содержание магния оказывали положительное влияние на биомассу криптофитовых ($r = 0.64-0.67$), сульфаты – на биомассу диатомовых ($r = 0.68$), хлориды – на биомассу синезеленых ($r = 0.61$). Выявлены также положительные корреляции биомассы разных отделов водорослей между собой: синезеленых с зелеными ($r = 0.9$), динофитовых с эвгленовыми ($r = 0.67$). Биомассы доминирующих видов в ряде случаев положительно коррелировали между собой. *Trachelomonas volvocina* имел положительную корреляцию с *Peridinium* sp. ($r = 0.69$) и *Navicula cuspidata* Kütz. ($r = 0.64$). Кроме того, отмечено, что

Gymnodinium sp. и *Trachelomonas similis* Stokes положительно коррелируют с величиной окисляемости воды ($r = 0.74$), *Ceratium hirundinella* – с концентрацией минерального фосфора ($r = 0.68$) и общего железа ($r = 0.65$), *Peridinium* sp. – с минеральным фосфором ($r = 0.76$), сульфатами ($r = 0.70$) и хлоридами ($r = 0.64$).

Таким образом, гидрологические и гидрохимические особенности озер, их трофический статус определяли развитие разных отделов водорослей. Из перечисленного комплекса абиотических факторов в проточном и глубоком оз. Раифское выявлена зависимость биомассы водорослей от температуры воды и содержания кислорода, в проточном, но мелководном и эвтрофном оз. Линево – от содержания органических веществ (БПК, и ХПК), в мелководном заболочивающемся оз. Илантово – от прозрачности воды и концентрации биогенных веществ (аммонийного азота, минерального фосфора и общего железа).

Авторы выражают благодарность сотрудникам Центральной специализированной инспекции аналитического контроля Минприроды РТ за помощь в анализе проб воды.

SUMMARY

CHARACTERISTICS OF THE PLANKTON ALGAE COMMUNITIES IN THE VARIOUS TYPES OF THE VOLZHSKO-KAMSKY RESERVE LAKES

E.N. Unkovskaya, O.V. Palagushkina

The results of phytoplankton investigations on the three model plots, located on the territory of reserve during 1995–2005, are discussed. The factor analysis illustrated that water temperature and oxygen concentration have an influence on algae biomass in the flowing and deep lakes. Organic substance (biochemical oxygen consumption and chemical oxygen consumption), concentration determine algae biomass in flowing but shallow eutrophic lakes; in shallow lakes with bog elements, biomass depends on water transparency and biogenic substances content (ammonium, phosphates and general iron).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Топологические категории и экморфы гидробионтов // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26 (1). С. 3–7.
- Алекин О.А. Общая гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 444 с.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 151 с.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
- Анашина Л.Е. Структурно-функциональные характеристики фитоперифитона и микрофитобентоса разнотипных озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998.
- Бабаназарова О.В. Структура фитопланктона и динамика содержания биогенных элементов в озере Неро // Биол. внутр. вод, 2003. № 1. С. 33–39.
- Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. <http://herba.msu.ru/algae/materials/book/bioind/tile.html>
- Басова С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса // Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л.: Наука, 1976. С. 104–119.
- Беляева П.Г. Структура перифитона и его функциональная роль в р. Сылве (бассейн Колымы) // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 31–36.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волга // Тр. Саратовского о-ва естествоиспытателей. Саратов, 1924. № 1. 398 с.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Степанова И.Э. Химический состав вод // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М., 2008. С. 35–52.
- Благodatинова А.Г. Особенности фитоценотической организации почвенных водорослей олиготрофного болота (Плесецкий район Архангельской области) // Проблемы экологии в современном мире: Мат-лы II Междунар. интернет-конф. Тамбов, 2009. С. 55–59.
- Бокий Г.Б. Вопросы классификации и системного подхода в минералогии // Классификация в современной науке. Новосибирск, 1989. С. 87–100.
- Бондаренко Н.А. Структура и продукционные характеристики фитопланктона озера Байкал: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок, 1997.
- Брайко В.Д. Мшанки (Bryozoa) – массовые организмы сообщества обрастания // Биологические основы борьбы с обрастанием. Киев, 1973. С. 71–111.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2008 год) / А.П. Остапеня, Т.В. Жукова, Т.М. Михсева и др.; под общ. ред. А.П. Остапени. Минск, 2009. 62 с.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Воденеева Е.Л. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов (на примере водных объектов заповедника «Керженский»): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2006.
- Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 367 с.
- Вотикова Н.Е. Обрастания в прибрежно-дельтовых водоемах оз. Байкал // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат-лы III Междунар. науч. конф. Минск: БГУ, 2007. С. 128–129.
- Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. шк., 1975. 392 с.
- Гавский Н.А., Шатров И.Ю., Галыд В.М. Флуоресцентный анализ пигментов фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 101–109.
- Генкал С.И., Гатоколенова Т.Б. Центрические диатомовые водоросли Цимлянского водохранилища // Поволжский экол. журн., 2008. № 3. С. 178–189.
- Галлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Сов. наука, 1953. 653 с.

- Галлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- Голубая книга Самарской области. Тольятти, 2007. 298 с.
- Горбунов М.Ю. Миксотрофия как экологическая стратегия в водных экосистемах // Теоретические проблемы экологии и эволюции. IV Люблинские чтения. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 72–81.
- Гусев Е.С. Фотосинтетические пигменты планктона некоторых карстовых озер Центральной России // Бюл. внутр. вод. 2008. № 3. С. 21–28.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 155 с.
- Девялгин В.Г. Микрофитобентос // Ивановское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 86–101.
- Девялгин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003.
- Девялгин В.Г., Мырлопальская И.В. Встречаемость видов водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль, 2002. С. 5–22.
- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Галлербах М.М. Желтозеленые водоросли: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 271 с.
- Дюбан А.Н. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ин-т озероведения РАН. СПб., 2007.
- Давенко Т.А., Фадеев В.В. Лазерная спектроскопия природных вод: задачи классификации, обратные задачи // Физические проблемы экологии (экологическая физика). М.: МАКСПресс, 2005. № 13. С. 156–167.
- Дубянский В.Н., Дубянская Г.Н. Карстоведение. Ч. 2: Региональное карстоведение. Пермь, 2008. 267 с.
- Дубянский В.Н., Кадебская О.И. 300 лет исследования Кунгурской Ледяной пещеры // Кунгурская Ледяная пещера. 300 лет научной и туристической деятельности: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Кунгур, 2003. С. 12–40.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнологической станции в Косине, 1933. Т. 16. С. 3–160.
- Жукова А.А. Сезонная динамика развития эпифитона в зарослях тростника различной плотности (на примере оз. Нарочь) // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Мат-лы Междунар. конф. Вологда, 2008. С. 49–52.
- Жукова А.А., Остапеня А.П., Жукова Т.В. Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат-лы III Междунар. науч. конф. Минск, 2007. С. 55–56.
- Жукова А.А., Сысова Е.А. Структурные и функциональные показатели перифитона тростника мезотрофного оз. Нарочь // Сахаровские чтения 2008 года: экологические проблемы XXI века: Мат-лы 8-й Междунар. науч. конф. Минск, 2008. С. 134–135.
- Журавлева О.В., Юлова Г.А. Альгоэпифитон рдеста блестящего (*Polamogeton lucens* L.) озера Великого (Нижегородская область) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге. Мат-лы II Всерос. конф. [Электронный ресурс]. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 74–76. Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный.
- Забродин В.Ю. К проблеме естественности классификаций: классификация и закон // Классификация в современной науке. Новосибирск: Наука, 1989. С. 59–72.
- Забродин В.Ю. О критериях естественности классификаций // НТИ. Сер. 2, 1981. № 8. С. 22–24.
- Захмеев Г.Ф. Альгофлора низинных болот степной зоны: на примере Стерлибашевского района Республики Башкортостан. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2007.
- Захарин В.В. Происхождение и трансформация грунтов водохранилищ Волги // Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах. М.: Медиа-Пресс, 2005. С. 82–94.
- Захарин В.В., Зиминова И.А. Осажденнопопленне в Горьковском водохранилище // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. № 63. Л.: Наука, 1984. С. 68–70.
- Зубыкина А.А., Бабаназарова О.В. Видовой состав микрофитобентоса оз. Плещеево как показатель экологического состояния водоема // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. Ярославль, 2004. С. 98–107.

Ильяш Л.В. Взаимосвязь фотосинтетической активности и ассимиляции органических веществ у морских миксотрофных планктонных водорослей – проявление разных стратегий метаболизма // Журн. общ. биол., 2002. Т. 63, № 5. С. 407–417.

Ильяш Л.В., Кольцова Т.И., Сорухан-Бек К.К., Федоров В.Д. Эколого-ценотические стратегии популяций фитопланктона Белого моря // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология, 1999. № 2. С. 24–31.

Калинина С.Г. Структурные и продукционные характеристики фитопланктона Цимлянского водохранилища // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Л., 1987. Вып. 265. С. 54–62.

Карзинкин Г.С. Попытка практического решения понятия «биоценоз» // Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1925. Т. 6 (2/3). С. 1–14.

Карнаухов В.Н. Спектральный анализ в клеточном мониторинге состояния окружающей среды. М.: Наука, 2001. 186 с.

Касперовичене Ю., Каросене Ю. Структурно-функциональная характеристика эпифитона и фитопланктона литоральной зоны оз. Сперва // Вестн. Тюмен. гос. ун-та, 2005. № 5. С. 70–76.

Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность. Киев: Наук. думка, 1972. 456 с.

Кирсиене И. Изучение эпифитонных водорослей в некоторых озерах Литвы // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы III Междунар. науч. конф. Минск, 2007. С. 143–144.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука, 1969. 658 с.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Мир, 1989. 207 с.

Классификация в современной науке. Новосибирск: Наука, 1989. 168 с.

Кожара В.Л. Анализ информативно насыщенных таксономических структур как способ выявления географических закономерностей: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1989.

Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / О.А. Оксик, В.Н. Жукинский, Л.П. Брагинский и др. // Гидробиол. журн., 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.

Камулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 182 с.

Кондратьев К.Я., Поздняков Д.В. Оптические свойства природных вод и дистанционное зондирование фитопланктона. Л.: Наука, 1988. 181 с.

Кондратьева Н.В., Коваленко О.В. Краткий определитель видов токсических синезеленых водорослей. Киев: Наук. думка, 1975. 80 с.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50–113.

Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. СПб., 1994. С. 65–98.

Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона крупного мелководного водохранилища // Мат-лы VII съезда Гидробиол. общества РАН. Т. 1. Казань: Полиграф, 1996. С. 197–199.

Корнева Л.Г. Оценка pH по современным планктонным диатомовым в слабоминерализованных лесных озерах // Биол. внутр. вод. 1997. № 1. С. 36–40.

Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С. 89–148.

Корнева Л.Г. Закономерности изменения структурной организации фитопланктона при эвтрофировании и ацидификации пресных вод // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 167–169.

Корнюшенко Г.А. Хроматографический метод и возможности его использования для изучения пигментов фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб., 1993. С. 86–96.

Коршиков О.А. Підклас протококові (Protozoocinea): Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1953. Вип. 5. 439 с.

Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2001. 163 с.

Косинская Е.К. Десmidiевые водоросли: Флора споровых растений СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5, вып. 1. 707 с.

Костинова Л.Е. Количественная характеристика развития перифитона Днепровских водохранилищ (по данным 1981–1983 гг.) // Вопросы экологии, физиологии и использования водо-

рослей. Киев. Гидробиол. ин-т АН СССР, 1986. Ч. 1. С. 44–82. Рукопись деп. в ВИНТИ. № 4689-В 86.

Кузьменко М. И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. Киев: Изд-во думка, 1981. 212 с.

Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 5–90.

Кузнецов Г. Г., Дубовик И. Е. Методы изучения почвенных водорослей. Уфа: Изд-во Башкирского гос. ун-та, 2001. 56 с.

Лаврентьева Г. М., Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л. ГосНИОРХ, 1981. 32 с.

Лебедева Г. Д. Основные пресноводные обрастатели и биоразрушители в водах европейской части РСФСР // Биоповреждение материалов и защита от них. М., 1978. С. 12–23.

Литвинов А. С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.

Литвинов А. С., Баканов А. И., Законнов В. В., Кочеткова М. Ю. О связи показателей донных сообществ с некоторыми характеристиками среды обитания // Водные ресурсы, 2004. Т. 31, № 5. С. 611–618.

Логина Е. В. Возможность проявления токсичности водорослей в водоемах Беларуси // Вестн. БГУ, 1995. Сер. 2, № 1. С. 55–63.

Лопатин В. Н., Анощенко А. Д., Щур Л. А. Биофизические основы оценки состояния водных экосистем (теория, аппаратура, методы исследования). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 360 с.

Лососевые перестовые реки Онежского озера / Под ред. Ю. А. Смирнова. Л.: Наука, 1978. 102 с.

Лысак Г. Б. Современная структурно-функциональная характеристика летнего фитопланктона Цимлянского водохранилища // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе: Сб. Волжского отд. ГосНИОРХ. СПб., 2002. С. 29–38.

Любичев А. А. Понятие системности и организованности (предварительный набросок) // Тр. по знаковым системам. Тарту, 1979. С. 134–141.

Ляшенко О. А. Фитопланктон оз. Неро // Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск. ИБВВ, 1991. С. 10–32.

Ляшенко О. А. Развитие *Planctothrix agardhii* (Cyanophyta) в водоемах бассейна Верхней Волги // Ботан. журн., 2001. № 7. С. 61–65.

Макаревич Т. А. Эпифитон. Экологическая система Нарочанских озер. Минск: Университетское, 1985. С. 99–112.

Макаревич Т. А. Первичная продукция перифитона: проблемы, задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы Междунар. науч. конф. Минск, 2000. С. 219–225.

Макаревич Т. А. Таксономическая структура альгофлоры планктона и перифитона небольшого димиктического озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы II Междунар. науч. конф. Минск, 2003. С. 305–308.

Макаревич Т. А., Деренговская Р. А., Никитина Л. В., Лукьянова Е. В. Компонентный состав эпифитона в водоемах и водотоках Беларуси // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века. Матер. Междунар. науч.-практич. конф. Минск, 2004. С. 216–220.

Макаревич Т. А., Жукова Т. В., Остапеня А. П. Химический состав и энергетическая ценность перифитона в мезотрофном озере // Гидробиол. журн., 1992. Т. 28 (1). С. 30–34.

Макаревич Т. А., Жукова А. А., Савич И. В. Обилие перифитона в озерах разного уровня трофии (на примере Нарочанских озер) // Вопросы рыбного хозяйства: Сб. науч. трудов, 2008. Вып. 24. С. 299–302.

Макаревич Т. А., Мостицкий С. Э. Обилие перифитона на раковинах моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Нарочь // Вопросы рыбного хозяйства: Сб. науч. трудов, 2008. Вып. 24. С. 303–305.

Макаревич Т. А., Остапеня А. П., Милеева Т. М. Экспресс-метод оценки скорости роста и продукционных характеристик перифитона // Гидробиол. журн., 1987. Т. 23 (4). С. 76–80.

Мостицкий С. Э., Верес Ю. К., Найденович О. А., Кондобаров С. Ю. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha*) в структуре малакологического комплекса озера Нарочь // Сахаровские чтения 2006 г. Экологические проблемы XXI века. Мат-лы 6-й Междунар. науч. конф. Минск, 2006. Ч. 1. С. 322–324.

Матвиенко А.М. Золотистые водоросли: Определитель пресноводных водорослей СССР. М. Сов. наука, 1954. Вып. 3. 188 с.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общей биол., 1978. Т. 39, № 4 С. 459–508.

Метелева Н.Ю. Эпифитон оз. Неро // Перифитон и обрастание: теория и практика: Мат-лы Междунар. науч.-практич. конф. СПб., 2008. С. 60–63.

Метелева Н.Ю., Девяткин В.Г. Состав и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища // Перифитон континентальных вод: Современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: Мат-лы Междунар. симпоз. Тюмень, 2003. С. 44–45.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.

Методические рекомендации по дистанционным методам контроля качества поверхностных вод суши / Отв. ред. А.А. Гительсон. Л.: Гидрометеиздат, 1989. Вып. 3. 47 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Фитопланктон и его продукция / Под ред. Г.Г. Винберга. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 31 с.

Методы бионидикации и биотестирования природных вод. Вып. 2. Ростов-на-Дону, 1989. 277 с.

Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.

Минеева Н.М., Литвинов А.С., Степанова И.Э., Кочеткова М.Ю. Содержание хлорофилла и факторы его пространственного распределения в водохранилищах Средней Волги // Биол. внутр. вод, 2008. № 1. С. 68–77.

Митрофанова С.С. Взаимодействие наук в классификационной проблеме // Классификация в современной науке. Новосибирск, 1989. С. 5–18.

Михеева Т.М. Проблемы изучения фитопланктона: нанофитопланктон (дефиниция, фракционирование и значимость в первичной продукции). Обзор // Гидробиол. журн., 1988. Т. 24, № 4. С. 3–21.

Михеева Т.М. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск, 1992.

Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуации и эвтрофирования / И.С. Трифонова, А.Л. Афанасьева, В.В. Бульон и др. СПб.: Лема, 2008. 246 с.

Морозов А.К. Химический состав воды // Современное состояние водных объектов Республики Карелия (по результатам мониторинга 1992–1997 гг.). Петрозаводск. КарНЦ РАН, 1998. С. 161–162.

Мошкова Н.А., Галлербах М.М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые: Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1987. Вып. 10 (1). 360 с.

Некрасова К.А., Бусыгина Е.А. Неравномерность пространственного распределения водорослей в почвах // Почвоведение, 1979. № 10. С. 83–91.

Николаев И.И. Гетеротопные циклы популяций и их значение в экологии сообществ внутренних водоемов // Гидробиол. журн., 1968. Т. 4, вып. 6. С. 69–77.

О возможностях диагностики состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона методом нелинейной лазерной флуориметрии / Д.В. Маслов, Л.В. Ильяш, Е.Е. Остроумов и др. // Биофизика, 2005. Т. 50, № 5. С. 843–850.

Озера Нижегородской области / Ф.М. Бакашина, В.П. Воротников, Е.В. Лукина и др. Нижний Новгород: ВООП, 2001. 165 с.

Окислительный стресс / Е.Б. Меньщикова, Н.К. Зенков, В.З. Ланкин и др. М. Слово, 2006. 556 с.

Оксиюк О.П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн., 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.

Осталева А.П., Даранговская Р.А. Соотношение первичноосажденной и ресуспензированной взвеси в озере Нарочь // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы Междунар. науч. конф. Минск, 2000. С. 302–308.

Охалкин А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков). Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997.

Охалкин А.Г. Состав и экология доминирующих видов фитопланктона водотоков и водоемов бассейна Средней Волги: зеленые, желеновые, криптофитовые, динофитовые, золотистые и синезеленые водоросли // Биол. внутр. вод, 2001. № 2. С. 70–76.

- Охалкин А.Г. Суццесии фитопланктона при эвтрофировании и зарегулировании стока речных экосистем // Ботан. журн., 2002. Т. 87, № 4. С. 84–92.
- Охалкин А.Г., Воденеева Е.Л., Юлова Г.А. Фитопланктон водоемов заповедника «Керженский» (Нижегородская область) // Ботан. журн., 2004. Т. 89, № 8. С. 1264–1275.
- Охалкин А.Г., Старцева Н.А. Состав и экология массовых видов фитопланктона малых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли) // Ботан. журн., 2003. Т. 88, № 9. С. 84–96.
- Паламарь-Мордамыцева Г.М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые: Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1982. Вып. 11 (2). 620 с.
- Патова Е.Н. Суалпорхута в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Ботан. журн., 2004. Т. 89, № 9. С. 1403–1419.
- Патова Е.Н. Цианопрокарриотическое «цветение» водоемов восточноевропейских тундр (флористические и функциональные аспекты) // Теоретические проблемы экологии, 2007. № 3. С. 4–10.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г. Таксономическая структура почвенных водорослей олиготрофного осушенного болота (Плесецкого района Архангельской области) // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2009. Т. 1, вып. 3. Прилож. 1, Ч. 2. С. 215–219.
- Поздняков Д.В. Определение концентрации хлорофилла фитопланктона по данным дистанционного лазерного зондирования // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 114–119.
- Поздняков Ш.Р., Станиславская Е.В., Русанов А.Г., Игнатьева Н.В. Исследование экологического состояния озера Свинечное и разработка мероприятий по его восстановлению // Теория и практика восстановления внутренних водоемов: Мат-лы науч.-практич. конф. СПб., 2007. С. 264–269.
- Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли: Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л.: Наука, 1955. Вып. 7. 282 с.
- Полченко И.И. Альгообрастания макрофитов Саратовского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги ее водохранилищ. М., 1984. С. 163–175.
- Порк М.И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии // Учен. зап. Тартус. ун-та, 1970. Вып. 268. С. 338–352.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
- Протасов А.А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидробиол. журн., 1982. Т. 18, № 1. С. 9–13.
- Протисты и бактерии озер Самарской области. Тольятти: Кассандра, 2009. 238 с.
- Прахорова И.М., Фомичева А.Н., Ковалева М.И., Бабаназарова О.В. Пространственная и временная динамика мутагенной активности воды оз. Неро // Биол. внутр. вод, 2008. Прилож. 2. С. 17–25.
- Прошкина-Лауренко А.И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л.: ЛГУ, 1953. С. 186–205.
- Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Изд. центр «Академия», 2004. 416 с.
- Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1995.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, 2006. С. 160.
- Резниченко О.Г. Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря, 1978. № 4. С. 3–15.
- Резниченко О.Г., Салдатова И.И., Цихон-Луканина Е.Л. Обрастания в мировом океане // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных, М., 1976. Т. 4. С. 5–120.
- Розова С.С. Классификационная проблема в современной науке. Новосибирск: Наука, 1986. 67 с.
- Романенко А.В. Роль автотрофного пикопланктона, бактерий и гетеротрофных флагеллат в структуре и функционировании планктонных сообществ разнотипных водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2006.
- Романов Р.Е. Сезонная динамика таксономического состава фитопланктона рек Барнаулка и Большая Лосиха (бассейн Верхней Оби) // Сиб. ботан. вестн.: электронный журнал, 2006. Т. 1, вып. 1. С. 49–58.

Романов Р.Е., Котовицкий А.В., Кириллова Т.В. Сезонная динамика фитопланктона малых равнинных рек бассейна Верхней Оби // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Мат-лы Всерос. школы-конфер. Борок, 2008. С. 248–251.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Рычкова М.А. Водоросли обрастаний оз. Кубенское // Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977. Ч. 2. С. 89–106.

Рычкова М.А. Сезонная сукцессия эпифитона Ладожского озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы Междунар. науч. конф. Минск, 2003. С. 345–348.

Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.

Сигарева Л.Е. Спектрофотометрический метод определения пигментов фитопланктона в смешанном экстракте // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993а. С. 75–86.

Сигарева Л.Е. Пигментная модель фитопланктона и ее использование // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993б. С. 120–125.

Сигарева Л.Е. Растительные пигменты как показатели состояния пресноводных экосистем (на примере Верхневолжского бассейна) // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Мат-лы Междунар. конф. СПб.: Лема, 2007. С. 138–142.

Сигарева Л.Е. Методология использования растительных пигментов в изучении пресноводных экосистем // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Мат-лы Всерос. конф. Вологда, 2008. С. 99–102.

Сигарева Л.Е., Законнов В.В., Тимофеева Н.А. Оценка экологического состояния оз. Плещеево по пигментным характеристикам донных отложений // Проблемы региональной экологии, 2000. № 6. С. 100–113.

Сигарева Л.Е., Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Растительные пигменты в водной толще // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М., 2008. С. 118–130.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. Изучение связи содержания растительных пигментов в донных отложениях с показателями трофического состояния Горьковского водохранилища // Водные ресурсы, 2001. № 6. С. 742–757.

Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журн. Сибир. фед. ун-та. Биология, 2008. № 2. С. 153–168.

Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Структура фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та, 2008. № 4. С. 187–190.

Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Экология и сукцессия фитопланктона мелководных высокоэвтрофных озер планктотрихетового типа (на примере оз. Неро, Ярославская область, Россия) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Мат-лы II Всерос. конф. Сыктывкар, 2008. С. 131–132. Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный.

Скабичевский А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение. М.: МГУ, 1960. 352 с.

Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф. Структура и видовое разнообразие фитопланктона в р. Лижма // Труды КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2008. Вып. 12. С. 146–156.

Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. 406 с.

Станиславская Е.В. Количественные показатели растительного перифитона в разнотипных озерах // Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки. Л.: Наука, 1988. С. 187–194.

Станиславская Е.В. Состав и продуктивность водорослей перифитона разнотипных озер. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995.

Станиславская Е.В. Структура биомассы водорослей перифитона разнотипных озер // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния вод. Тез. конф. Борок, 1996. С. 96–97.

Станиславская Е.В. Растительный перифитон и его продукция // Экология зарастающего озера и проблема его восстановления. СПб.: Наука, 1999. С. 142–152.

Станиславская Е.В. Водоросли перифитона и микрофитобентоса // Структура и функционирование геосистемы озера Селигер. СПб.: Наука, 2004. С. 171–177.

Станиславская Е.В. Многолетние изменения состава и структуры растительного перифитона // Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. СПб.: Лема, 2008. С. 65–83.

Станиславская Е.В., Трифонова И.С. Продукционная характеристика растительного перифитона // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л.: Наука, 1984. С. 192–206.

Страчанов И.С., Бузинова И.С. Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 196 с.

Структура и функционирование геосистемы озера Селигер в современных условиях / Ред. В.П. Беляков, С.И. Шалоренко. СПб.: Наука, 2004. 253 с.

Субетто А.И. Генезис классификационной деятельности: информационная эволюция живого // Классификация в современной науке. Новосибирск, 1989. С. 162–167.

Суониница Д.И. Состав и структура летнего фитоперифитона на макрофитах Псковско-Чудского озера // Перифитон и обрастание: теория и практика: Мат-лы Междунар. науч.-практич. конф. СПб., 2008. С. 138–140.

Сухоруков Б.И. Дистанционная спектрометрия пресноводных экосистем: Автореф. дис. ... докт. физ.-мат. наук. Краснодар, 2004.

Сысова Е.А. Структура водорослевой компоненты перифитона на *Potamogeton natans* L. в озерах разного типа // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат-лы II Междунар. науч. конф. Минск, 2003. С. 365–368.

Сысова Е.А. Структура фитоперифитонных сообществ на начальной стадии обрастания и ее связь с типом биотопа // Вестн. Тюмен. гос. ун-та, 2005. № 5. С. 116–124.

Сысова Е.А. Структура и динамика сообществ фитоперифитона в озерах разного трофического статуса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2008.

Сычева Л.С. Классификация как метод познания в науках различного типа // Классификация в современной науке. Новосибирск, 1989. С. 32–45.

Теоретико-графовые методы в биогеографических исследованиях / Отв. ред. Б.И. Семкин, В.В. Суханов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 135 с.

Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.

Трифонова И.С., Павлова О.А. Сукцессия фитопланктона урбанизированных водоемов Санкт-Петербурга // Гидробиол. журн., 2005. Т. 41, № 1. С. 3–12.

Труды Пресноводного Исследования. Т. 1. Отчет об экспедиции по Верхней Волге (2005) / Ред. В.В. Кузовлев, М. Шлеттерер. Тверь, М., Инсбрук: det Andere Verlag, 2006. 140 с.

Уэвелль В. История индуктивности наук. СПб., 1869. Т. III. 932 с.

Федоров В.Д. Изменение в природных биологических системах. М.: Спорт и культура, 2004. 368 с.

Федоров Д.В. Связь видового разнообразия фитопланктона с изменением условий минерального питания // Гидробиол. журн., 1970. Т. 9, № 3. С. 21–24.

Фотосинтетическая и гетеротрофная активности фитопланктона Белого моря / Л.В. Ильяш, В.Д. Федоров, К.К. Сарухан-Бек и др. // Водные ресурсы, 1997. Т. 24, № 2. С. 205–210.

Фрейндлинг В.А. Гидрография водоемов бассейна реки Лижма // Вопросы гидрохимии, озераведения и водного хозяйства Карелии. Петрозаводск, 1969. С. 236–245.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.

Цыкин Р.А., Цыкина Ж.Л., Добровольский М.Н. Пещеры Красноярского края. Красноярск: Красноярское книж.-изд-во, 1974. 104 с.

Чаллин Ю.С. Конструктивная стратиграфия. М.: Наука, 1979. 173 с.

Черноусова В.М., Сиренко Л.А., Арендарчук В.В. Локализация и физиологическое состояние массовых видов синезеленых водорослей в позднесенний и весенний периоды // Цветение воды. Киев, 1968. С. 81–91.

Шенберг И.В. Водный режим рек Алтайского края // География и природные ресурсы, 1991. № 2. С. 101–107.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Голытти. ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1984. 287 с.

Штина Э.А., Голмербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука, 1981. 269 с.

- Экологическая система Нарочанских озер / Под ред. Г.Г. Винберга. Минск, 1985. 303 с.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. 304 с.
- Ács E., Buczko K., Lakatos G. Changes in mosaic-like water surfaces of the lake Velence as reflected by reed periphyton studies // *Studia bot. Hung.*, 1994. V. 25. P. 5–19.
- Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Res.*, 2007. V. 29, No. 9. P. 747–756.
- Barthelmes D. Zur Abgrenzung des Planktons von den Nachbarbiocoenosen // *Zs. Fischerei*, -N. E., 1957. Bd 6 (1). S. 441–452.
- Berger C. In situ primary production, biomass and light regime in the Wolderwijd, the most stable *Oscillatoria agardhii* lake in the Netherlands // *Hydrobiologia*, 1989. No. 185. P. 233–244.
- Blanchard G.F., Guarini J.-M., Dang C., Richard P. Characterizing and quantifying photoinhibition in intertidal microphytobenthos // *J. Phycol.*, 2004. V. 40. P. 692–696.
- Bourassa N., Cattaneo A. Responses of a lake outlet community to light and nutrient manipulation: effect on periphyton and invertebrate biomass and composition // *Freshwater Biology*, 2000. V. 44. P. 629–639.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; N.Y.: Springer Verlag, 1964. 865 S.
- Cattaneo A., Kalf J. Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in lake Memphremagog // *Hydrobiologia*, 1978. V. 60. P. 135–144.
- Cattaneo A., Kalf J. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds // *Limnology and Oceanography*, 1980. V. 25. No. 2. P. 280–289.
- Characterization and diversity of microcystins in natural blooms and strains of the genera *Microcystis* and *Planktothrix* from German freshwaters / J. Fastner, M. Erhard, W.W. Carmichael et al. // *Arch. Hydrobiol.*, 1999. Bd 145. S. 147–163.
- Charles D.F. Relationships between surface sediment assemblage and lake water characteristics in Adirondack lakes // *Ecology*, 1985. V. 66, No. 3. P. 994–1011.
- Cholnoky B.J. Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässern. Lehre: Cramer, 1968. 730 S.
- Composition, biomass, and photosynthetic activity of the benthic algal communities in a littoral zone of lake Baikal in summer / K. Nozaki, H. Morino, H. Munehara et al. // *Limnology*, 2002. V. 3. P. 175–180.
- Cooke W.B. Colonization of artificial bare areas by microorganisms // *Bot. Review*, 1956. V. 22 (9). P. 613–638.
- Coute A., Chauveau O. Algae // *Encyclopaedia biospeleologica*. T. 1 / C. Juberthie et V. Decu eds. // *Société de biospéologie*, 1994. P. 371–380.
- Davis R.B., Anderson D.S. Methods of pH calibration of sedimentary diatom remains for reconstructing history of pH in lakes // *Hydrobiologia*, 1985. V. 120, No. 1. P. 69–87.
- Denys L. A check-list of the diatoms in the Holocene deposits of the western Belgian coastal plain with a survey of their apparent ecological requirements. I. Introduction, ecological code and complete list. Brussel: Belgische Geologische Diens, 1991. No. 246. 41 p.
- Dodds W.K., Gudder D.A. The ecology of *Cladophora* // *J. Phycol.*, 1992. V. 28. P. 415–427.
- Donahue W.F., Turner M.A., Findlay D.L., Leavitt P.R. The role of solar radiation in structuring the shallow benthic communities of boreal forest lakes // *Limnology and Oceanography*, 2003. V. 48, No. 1. P. 31–47.
- Dufrêne M., Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological Monographs*, 1997. V. 67, No. 3. P. 345–366.
- Eaton J.W., Moss B. The estimation of numbers and pigment content in epipelagic algal populations // *Limnology and Oceanography*, 1966. V. 11. P. 584–595.
- Eloranta P., Kunnas S. A comparison of littoral periphyton in some lakes of central Finland // *Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä*, 1976. V. 2. P. 34–50.
- Falkowski P.G., LaRoche J. Acclimation to spectral irradiance in algae // *J. Phycol.*, 1991. V. 27. P. 8–14.
- Ecological effects of blooms of filamentous green algae in the littoral zone of an acid lake / M.A. Turner, G.G.C. Robinson, B.J. Townsend et al. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1995. V. 52. P. 2264–2275.
- Foged N. Observations of the freshwater diatom flora in the neighbourhood of Tromsø in North Norway // *Acta Borealia A. Sci.*, 1960. No. 16. 40 s.
- Håkanson L., Boulton V.V. Empirical and dynamical models of production and biomass of benthic algae in lakes // *Hydrobiologia*, 2004. V. 522. P. 75–97.

- Hentschel E.** Biologische Untersuchungen über die tierischen Pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen // Mitt. Zool. Hamb., 1916. Bd 33. S. 1–176.
- Hill B.H.** Effects of light // Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. London: Acad. Press, 1996. P. 121–148.
- Hindak F., Trifonova I.S.** Morphology and ecology of three *Limnothrix* species (Cyanophyta) from the hypolimnion of highly eutrophic lake in Latvia, USSR // Biologia (Bratislava), 1989. No. 1. P. 1–11.
- Hoagland K.D., Peterson C.G.** Effects of light and wave disturbance on vertical zonation of attached microalgae in a large reservoir // J. Phycol., 1990. V. 26. P. 450–457.
- Hustedt F.** Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Jowa, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suppl., 1939. Bd 16. S. 274–394.
- Hustedt F.** Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-systems // Svensk Botanisk Tidskrift, 1953. Bd 47. S. 509–519.
- Hustedt F.** Die Diatomeenflora des Fluss-systems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen // Abh. Naturw. Ver. Bremen, 1957. Bd 34, No. 3. S. 181–440.
- Hutchinson G. E.** A Treatise on Limnology. I, II, III. 1967. N.Y.: Wiley, 1967. 1115 p.
- Johnson M.W., Miller R.C.** The seasonal settlement of shipworms, barnacles, and other wharf-pile organisms at Friday Harbor, Washington // Univ. Wash. Publ. Oceanogr., 1935. V. 2 (1). P. 1–18.
- Gliwicz Z.M.** Metalimnetic gradients and trophic state of lake epilimnia // Mem. Ist. Ital. Hidrobiol., 1979. V. 37. P. 121–143.
- Kairesalo T.** Seasonal succession of epiphytic communities within an *Equisetum fluviatile* L. stand in lake Pääjärvi, Southern Finland // Int. Revue ges. Hydrobiol., 1984. V. 69, No. 4. P. 475–505.
- Kahlert M., Hasselrot A.T., Hillebrand H., Pettersson K.** Spatial and temporal variation in the biomass and nutrient status of epilithic algae in Lake Erken, Sweden // Freshwater Biology, 2002. V. 47. P. 1–24.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K.** Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management. Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers, 2002. P. 433–446.
- Kilham P., Kilham S.** The evolutionary ecology of phytoplankton // The physiological Ecology of Phytoplankton. Oxford: Blackwell, 1980. P. 571–597.
- Kirk J.T.O.** Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. L., 1983. 405 p.
- Kleeberg A.** Re-assessment of Wundsch's (1940) "H₂S-Oscillatoria-Lake" type using the eutrophic lake Scharmützel (Brandenburg, NE Germany) as an example // Hydrobiologia, 2003. No. 501. P. 1–5.
- Kolbe R.W.** Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser Diatomeen // Pflanzensforschung, 1927. Ht 7. 146 S.
- Kolkwitz R., Marsson M.** Ökologie der pflanzlichen Saprobien // Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1908. Bd 26. S. 505–519.
- Komulainen S.** Periphyton in lake–river system – an ecotone within an ecotone // Verh. Internat. Verein Limnol. Stuttgart. 2002. V. 28. P. 1824–1826.
- Korthals H.J., Steenbergen C.L.M.** Separation and quantification of pigments from natural phototrophic microbial populations // FEMS Microbiology Ecology, 1985. V. 31. P. 177–185.
- Kurmayer R., Christiansen G., Chorus I.** The abundance of microcystin-producing genotypes correlates positively with colony size in *Microcystis* and determines its microcystins net production in Lake Wannsee // Applied and Environmental Microbiology, 2003. V. 69, No. 2. P. 787–795.
- Kurmayer R., Christiansen G., Fastner J., Borner T.** Abundance of active and inactive microcystin genotypes in populations of the toxic cyanobacterium *Planktothrix* spp. // Environmental Microbiology, 2004. V. 6, No. 8. P. 831–841.
- Lalonde S., Downing J.A.** Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth and macrophyte architecture // Can. J. of Fisheries and aquatic Sci., 1991. V. 48. P. 2285–2291.
- Laugaste R., Reunanen M.** The comparison and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi // Hydrobiologia, 2005. V. 547. P. 137–150.
- Lawton L.A., Edwards C., Codd G.A.** Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters // Analyst., 1994. V. 119. P. 1525–1530.
- Leavitt P.R.** A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance // J. Paleolimnol., 1993. V. 9. P. 109–127.
- Legendre L., Legendre P.** Numerical ecology. Amsterdam, 1983. 419 p.

Leplisto L., Rosenström U. The most typical phytoplankton taxa in four types of boreal lakes // *Hydrobiologia*, 1998. V. 369-370. P. 89–97.

Loeb S.L., Reuter J.E., Goldman C.R. Littoral zone production of oligotrophic lakes. The contributions of phytoplankton and periphyton / Ed. R.G. Wetzel // *Developments in Hydrobiology*, 1983. V. 17. P. 161–167.

Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // *Limnology and Oceanography*, 1967. V. 12, No. 2. P. 343–346.

Lorenzen C.J., Jeffrey S.W. Determination of chlorophyll in sea water. UNESCO Technical Paper in Marine Science 35. Paris: UNESCO, 1980. 20 p.

Lowe R.L., Pillsbury R.W. Shifts in Benthic Algal Community Structure and Function Following the Appearance of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) in Saginaw Bay, Lake Huron // *J. Great Lakes Res. Internat. Assoc. Great Lakes Res.*, 1995. V. 21, No. 4. P. 558–566.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

Marchetto A., Mariani M.A., Luglie A., Sechi N. A numerical index for evaluating phytoplankton response to changes in nutrient levels in deep mediterranean reservoirs // *J. Limnol.*, 2009. V. 68, No. 1. P. 106–121.

Mantoura R.F.C., Llewellyn C.A. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography // *Analytica Chimica Acta*, 1983. V. 151. P. 297–314.

Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // *Oceanologica Acta*, 1978. V. 1. P. 493–509.

Mastitsky S.E., Makarevich T.A. The zebra mussel shells as a substrate for periphyton // Abs. of the 15th Intern. Confer. on Aquatic Invasive Species, 23–27 September 2007, Nijmegen. Thieme Print4U. The Netherlands, 2007. P. 121

McCune B., Grace J.B., Urban D.L. Analysis of ecological communities. Oregon, 2002. 285 p.

Meriläinen J. The diatom flora and the hydrogen-ion concentration of the water // *Ann. Bot. Fenn.*, 1967. V. 4. P. 51–58.

Moss B. Adaptations of epipelagic and epipsammic freshwater algae // *Oecologia*, 1977. V. 28. P. 103–108.

Naumann C. L. Eine einfache Methode zum Wachstums bezn. Einsammeln der Eisenbakterien // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1919. Bd 37. S. 76–78.

Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach / A. Camacho, W. A. Wurtsbaugh, M.R. Miracle et al. // *J. of Plankton Research*, 2003. V. 25, No. 4. P. 397–404.

Nixdorf B., Mischke U., Rucker J. Phytoplankton assemblage and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of *Oscillatoriales* // *Hydrobiologia*, 2003. No. 502. P. 111–121.

Nygaard G. Ancient and recent flora of diatoms and Chrysophyceae in Lake Gribso // *Folia Limnologica Scandinavica*, 1956. V. 8. P. 32–94.

Oleksowicz A. Planctonic and epiphytic algal communities in three, limnologically different lakes of Tuchola Forest area // *Acta Univer. N. Copernici. Pr. Limnol.*, 1986. V. 15. P. 49–73.

OECD: Eutrophication of Waters Monitoring, Assessment and Control. Paris: Organisation for Economic Co-Operation and Development, 1982. 154 p.

Olrik K. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes // *Hydrobiologia*, 1998. V. 369/370. P. 329–338.

On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes / M. Scheffer, S. Rinaldi, A. Gragnani et al. // *Ecology*, 1997. V. 78, No. 1. P. 272–282

Ott I. A method for identifying the ecological status of the lake by phytoplankton species composition // *Dynamics and ecology of wetlands and lakes in Estonia*. Tallin, 1988. P. 216–225.

Pålsson C., Graneli W. Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient // *J. Plankton Res.*, 2004. V. 26, No. 9. P. 1005–1114

Peterson C.G. Response of benthic algal communities to natural physical disturbance // *Algal ecology. freshwater benthic ecosystems*. L.: Acad. Press, 1996. P. 375–402.

Pickney J., Papa R., Zingmark R. Comparison of high-performance liquid chromatographic, spectrophotometric, and fluorometric methods for determining chlorophyll *a* concentrations in estuarine sediments // *J. of Microbiol. Methods*, 1994. V. 19. P. 59–66.

- Pillsbury R.W., Lowe R.L. The response of benthic algae to manipulations of light in four acidic lakes in northern Michigan // *Hydrobiologia*, 1999. V. 394. P. 69–81.
- Pocock T., Krul M., Huner N.P.A. The Determination and Quantification of Photosynthetic Pigments by Reverse Phase High-performance Liquid Chromatography, Thin-Layer Chromatography, and Spectrophotometry // *Photosynthesis Research Protocols* / Ed. R. Carpentier Totowa: Humana Press Inc., 2004. P. 137–148.
- Rosen D.S. Algal Indicators of Trophic Lake Types // *Limnology and Oceanography*, 1956. V. 1, No. 1. P. 18–25.
- Renberg I., Hellberg T. The pH history of lakes in south-western Sweden, as calculated from subfossil diatom flora of the sediments // *Ambio*, 1982. V. 11, No. 1. P. 30–33.
- Reynolds C.S. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability // *Freshwater Biology*, 1984. V. 14, No. 2. P. 111–142.
- Reynolds C.S. The ecology of phytoplankton. L.: Cambridge Univ. Press, 2006. 536 p.
- Roll H. Zur Terminologie des periphyton // *Arch. Hydrobiol.*, 1939. 35. P. 59–69.
- Round F.E. Studies on bottom-living algae in some lakes of the English Lake District. Part VI. The effect of depth on the epipelagic algal community // *J. Ecol.*, 1961. V. 49. P. 245–254.
- Round F.E. The ecology of algae. L.: Cambridge Univ. Press, 1981. 629 p.
- Round F.E. Diatom community – their response to changes in acidity // *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.*, 1990. V. 397, No. 1240. P. 243–249.
- Rucker J., Wiedner C., Zippel P. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnithrix redekei* in eutrophic shallow lakes // *Hydrobiologia*, 1997. No. 342/343. P. 107–115.
- Saprophilous and Eury saprobic Diatom Taxa to Organic Water Pollution and Diatom Assemblage Index (Dalpo) / Watanabe T., Asai K., Houki A. et al. // *Jpn. J. Diatomol.*, 1986. V. 2. P. 23–73.
- Saravia L.A., Giorgi A., Momo F.R. A photographic method for estimating chlorophyll in periphyton on artificial substrata // *Aquatic Ecology*, 1999. V. 33. P. 325–330.
- SCOR-UNESCO Working Group №17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Paris: UNESCO, 1966. P. 9–18.
- Sieburth J. McN., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystems structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnology and Oceanography*, 1978. V. 23. P. 1256–1263.
- Simonsen R. Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee // *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Syst. Beih.*, 1962. Bd 1. S. 8–144.
- Skulberg O.M. Blue-green algae in Lake Myosa and other Norwegian Lakes // *Progress in Water Technology*, 1980. V. 12, No. 2. P. 121–141.
- Sládeček V. System of Water Quality from the Biological Point of View // *Arch. Hydrobiol.*, 1973. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. Ht 7. 218 S.
- Sládečková A. Limnological investigation methods for the periphyton ("Aufwuchs") community // *Botan. Rev.*, 1962. V. 28 (2). P. 287–350.
- Sommer U. The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance // *Acta Oecologica: Oecol. Gener.*, 1981. V. 2, No. 4. P. 327–342.
- Sommer U., Gliwicz M.Z., Lampert W., Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.*, 1986. V. 106, No. 4. P. 433–471.
- Stevenson R.J. An introduction of benthic algae ecology in freshwater benthic habitats // *Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems* / Eds. R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. San Diego: Acad. Press, 1996. P. 3–30.
- Stevenson R.J., Peterson C.G., Kirschtel D.B. Density-dependent growth, ecological strategies, and effects of nutrients and shading on benthic diatom succession in streams // *J. Phycol.*, 1991. V. 27. P. 59–69.
- Stevenson R.J., Stoermer E.F. Quantitative differences between benthic algal communities along a depth gradient in Lake Michigan // *J. Phycol.*, 1981. V. 17. P. 29–36.
- Stockner J.G. Autotrophic Picoplankton in Freshwater Ecosystems: The View from the Summit // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1991. V. 76, No. 4. P. 483–492.
- Swain E.B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwater Biol.*, 1985. V. 15. P. 53–75.
- Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds, V. Huszar, C. Kruk et al. // *J. Plankton Research*, 2002. V. 24, No. 5. P. 417–428.
- Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management / Eds. by J. Chorus and J. Bartram. WHO, 1999. 400 p.

- Tuchman N.C.* Role of heterotrophy in algae // *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. L. Acad. Press, 1996. P. 299–319.
- Tuji A.* Observation of developmental processes in loosely attached diatom (Bacillariophyceae) communities // *Phycological Research*, 2000. V. 48. P. 75–84.
- Van Dam H.* De invloed van vervuiling, special op epifytische diatomeegemeenschappen, in het plassen gebied rond Ankeveen // *De Levende Natuur*, 1975. V. 78. P. 37–47.
- Van Dam H.* Acidification of three morrland pools in the Netherlands by acid precipitation and extreme drought periods over seven decades // *Freshwater Biol.*, 1988. V. 20, No. 2. P. 157–176.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J.* A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // *Netherlands Journal of Ecology*, 1994. V. 28, No. 1. P. 117–133.
- Van der Werff A., Huls H.* 1957–1974. Diatomeeflora van Nederland. Koenigstein: Reprint Otto Koeltz Science Publ., 1976. 581 p.
- Vaughn C.C., Hakenkamp C.C.* The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems // *Freshwater Biology*, 2001. V. 46. P. 1431–1446.
- Vinocur A., Pizarro H.* Microbial mats of twenty-six lakes from Potter Peninsula, King George Island, Antarctica // *Hydrobiologia*, 2000. V. 437. P. 171–185.
- Volleweider R.A.* A Manual on Methods for Measuring Primary Production in aquatic Environments // *International Biological Programme (IBP)*. Oxford: Handbook, 1969. V. 12. 213 p.
- Wegl R.* Index für die Limnosaprobität // *Wasser und Abwasser*, 1983. Bd 26. 175 S.
- Wetzel R.G.* Opening remarks // *Periphyton of freshwater ecosystems*. by R.G. Wetzel. 1983. P. 3–4.
- Wetzel R.L.* Periphyton measurements and applications // *Meth. and Meas. Periphyton Commun.*. Rev. Philadelphia, 1979. P. 3–33.
- Wetzel R.G., Westlake D.F.* Periphyton. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments // *IBP. Handbook*, 1969. V. 12. P. 33–40.
- Wiedner C., Nixdorf B.* Success of chrysophytes, cryptophytes and dinoflagellates over blue-greens (cyanobacteria) during an extreme winter (1995/96) in eutrophic shallow lakes // *Hydrobiologia*, 1998. V. 369/370. P. 229–235.
- World Health Organization: Guidelines for Drinking-water Quality. Health Criteria and other supporting information. Geneva: World Health Organization, 1998. P. 281–283.
- Young O.W.* A limnological investigation of periphyton in Douglas Lake, Michigan // *Trans. Am. Microskop. Soc.*, 1945. V. 64 (1). P. 9–21.
-

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЛГОИНДИКАЦИИ В ОЦЕНКЕ КАЧЕСТВА ВОДНОЙ И НАЗЕМНОЙ СРЕДЫ

ИНТЕГРАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ МОНИТОРИНГОВЫХ ГРУПП И ТАКСОНОВ ВОДОРОСЛЕЙ

С.С. Барина

Институт эволюции Университета Хайфы, г. Хайфа, Израиль
E-mail: barinova@research.haifa.ac.il

Мониторинг водных объектов – это часть любой программы мониторинга окружающей среды, поскольку водный объект включает в себе сумму влияний и воздействий на ландшафтный участок, наземные объекты, растительность, почву и воздух. Бассейновый подход к оценке влияний на ландшафтный выдел, принятый в ряде стран и наиболее развитый в Европейском сообществе в рамках EU FWD и применяемый в России (Корытный, 2001; Common..., 2003а,б), ярко демонстрирует эффективность интегральных методов – от конкретных данных мониторинга до экологического картирования и системы принятия решений

Путь от постановки задачи мониторинга до системы принятия решений в схематичном виде выглядит следующим образом:

1. Выделение объекта мониторинга через СМИ и связи с общественностью.
2. Оценка на основе первичного обследования.
3. Установление целей и задач мониторинга.
4. Заключение о проблемах и объектах, для которых должна быть разработана система мониторинга.
5. Определение методов и объектов мониторинга.
6. Выделение эталонного участка для объекта мониторинга.
7. Установление стандартов для эталонного объекта.
8. Определение объекта, а также необходимых показателей, по которым будет проводиться мониторинг.
9. Определение пространственно-временной системы сбора данных мониторинга.
10. Определение системы отображения полученных в результате мониторинга данных (классификация, индексы, картирование).
11. Определение критериев для системы принятия решений.

Водоросли занимают ключевое место в системе оценки состояния водного объекта, поскольку находятся в основании трофической пирамиды и первыми принимают на себя воздействия (Sládeček, 1973). Вместе с тем организмы, развиваясь во времени, аккумулируют воздействия, давая тем самым интеграль-

ный ответ на их сумму. Кроме того, циклы развития водорослей как одноклеточных организмов варьируют от нескольких часов до нескольких суток, что позволяет получить не только интегральный, но и быстрый ответ на воздействия. С другой стороны, виды в альгоценозах обладают разной степенью устойчивости к факторам, и, следовательно, по составу сообщества и обилию входящих в него видов можно оценить характер и интенсивность влияния определенных факторов. Таким образом, водорослевые сообщества можно считать удобным объектом в системе мониторинга, поскольку они обладают быстрым, интегральным и избирательным ответом на воздействия.

К настоящему времени в руках альгологов имеется достаточно инструментов и методов для создания собственной полнокровной части мониторинговой структуры. Вхождение в общую структуру мониторинга водного объекта возможно уже со стадии 2, т. е. сбора альгологических проб на расположенных в бассейне реки станциях. Здесь существуют два пути: а – частичное участие, когда используется только результат определения видового состава и выделение видов-индикаторов, и б – полное, когда к дальнейшей системе подключаются показатели среды. Если имеются химико-физические данные, то с помощью интегрально-статистических методов, например программы CANOCO (ter Braak, 1987, 1990), возможно установление не только индикаторных видов, но и главных воздействующих факторов, а также видов-биосенсоров на эти факторы. Примером может служить наше исследование влияния промышленного комплекса в пос. Дальнегорск Приморского края на сообщества р. Рудной (Barinova et al., 2008), когда, кроме индикаторов (процветающих с увеличением индицируемого показателя) органического загрязнения и ацидификации, были выделены биосенсорные (покидающие сообщество при увеличении значения показателя) виды на бор (рис. 1).

Таким образом, по результатам оценок можно определить цели и задачи альгологического мониторинга бассейна р. Рудной (стадия 3), а именно, отслеживание органического загрязнения воды, ацидификации и концентрации бора на основе сбора альгоценозов и химических показателей воды по избранным показателям (стадия 5), что следовало из выявленных проблем (стадия 4).

Расположение станций мониторинга может быть минимально необходимым и достаточным для стадии 6, причем эталонный участок может находиться как в верховье загрязняемого бассейна, так и представлять собой незагрязненный участок регионального уровня. Как видно из рис. 2, динамика индекса сапробности в двух реках сходной гидрологии имеет похожие тенденции самоочищения – от истоков к устью, так что верхний участок бассейна может служить эталоном. Важно при этом проводить наблюдения по тем же показателям, что и на травмированных участках бассейна.

Чтобы впоследствии можно было использовать результаты альгологического мониторинга в качестве основы для системы принятия решений, необходимо вписаться в существующую систему стандартов, принятую для каждого региона или государства. В случае применения стандартов ИСО или ЭДУ мы не можем воспользоваться альгологическими данными, но это возможно, если используются интегральные шкалы показателей. В качестве одной из наиболее детализированных систем оценок, объединяющих физические, химические и биологические показатели водного объекта, можно привести систему Жукинского (Экологическая оценка..., 1990; Баринава и др., 2006, таблица 4). Также

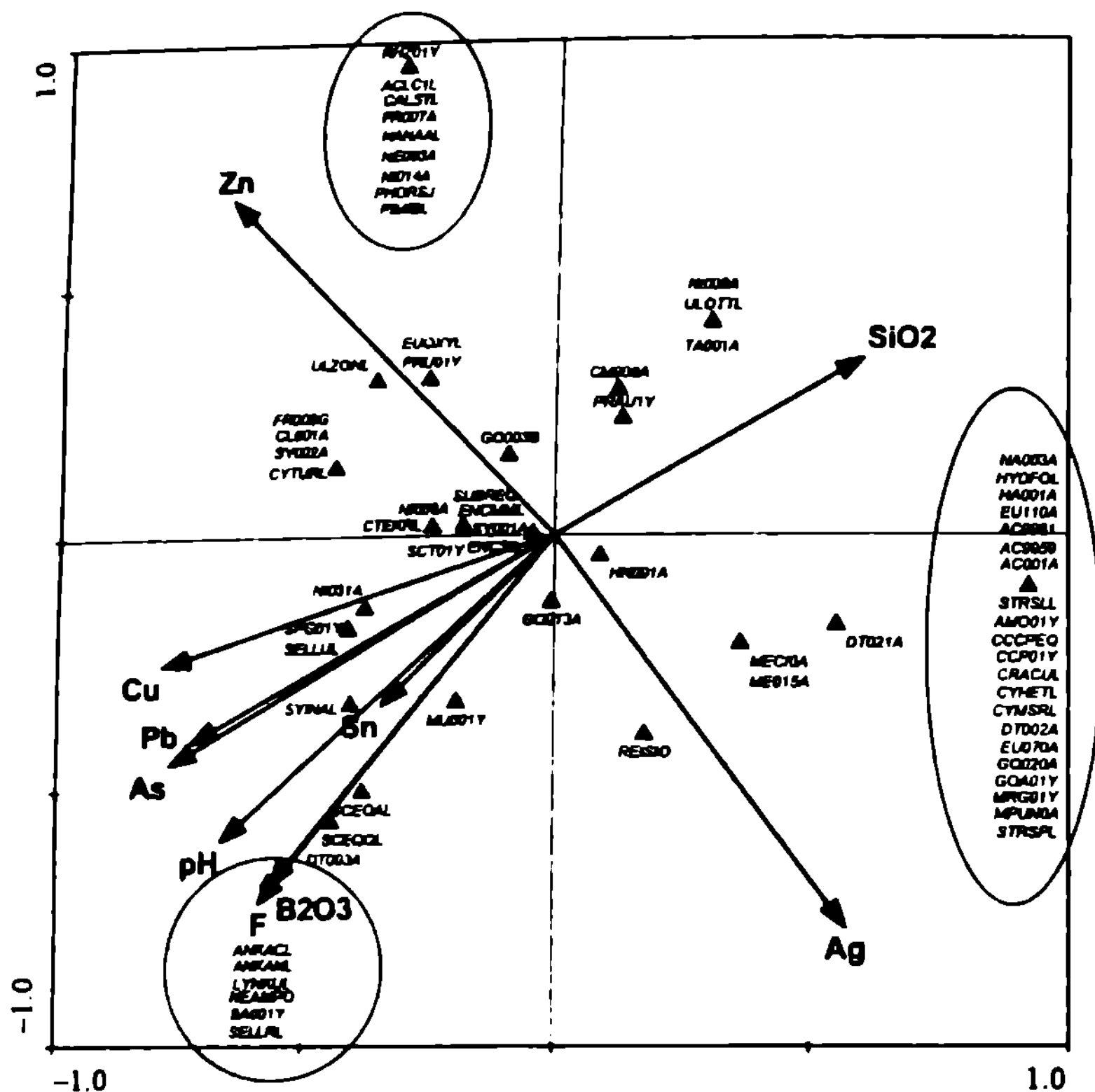


Рис. 1. Биплот связи химических показателей среды и видового состава водорослей сообществ Рудной по данным 1978–1982 гг., построенный в программе CANOCO for Windows 4.5 package. В центре желтым квадратом сгруппированы антропогенные соединения и закисление из одного источника, нижний круг – металлы-индикаторы фторидов и боратов, правый круг – виды-биосенсоры на все металлы антропогенного происхождения, за исключением цинка и серебра (природного происхождения в районе месторождения полиметаллов), верхний круг – индикаторы на цинк

детализирована, но менее структурирована система, разработанная для Франции. Другие системы представляют собой только часть из первых двух и существенно снижают возможности использования.

В выборе классификационной системы, которая будет использована для мониторинга, важна континуальность показателей и охват их амплитудой всего возможного для существования водной экосистемы интервала. На основе показателей эталонного объекта в системе классификации выделяется интервал, который будет основой для стадии 7. Стадия 8 определяет связь между данными загрязненных и эталонного участков в процессе мониторинга, а стадия 9 выделяет на основе стадии 2 только необходимые станции и пространственно-временную шкалу последующего мониторинга

Наиболее трудной для альголога точкой в системе может быть форма и порядок представления данных (стадия 10). Именно здесь на основе классифика-

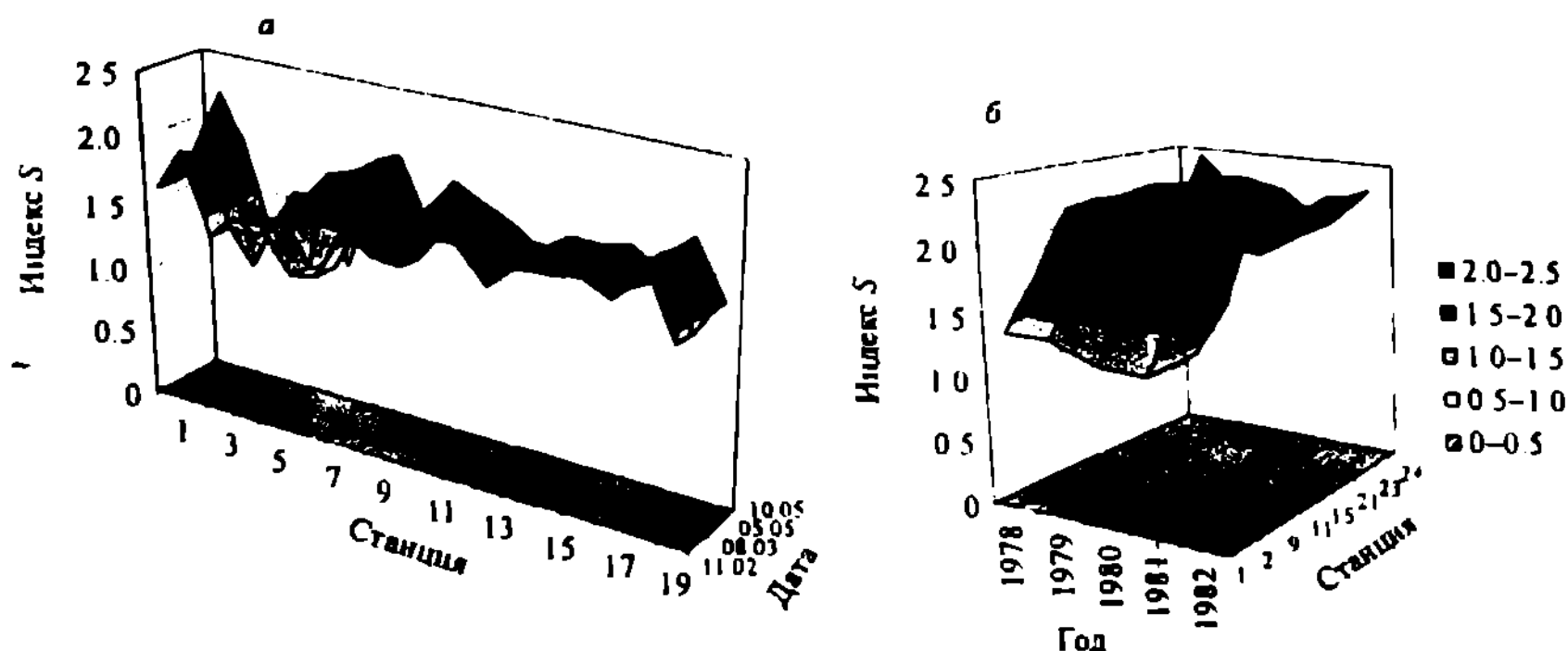


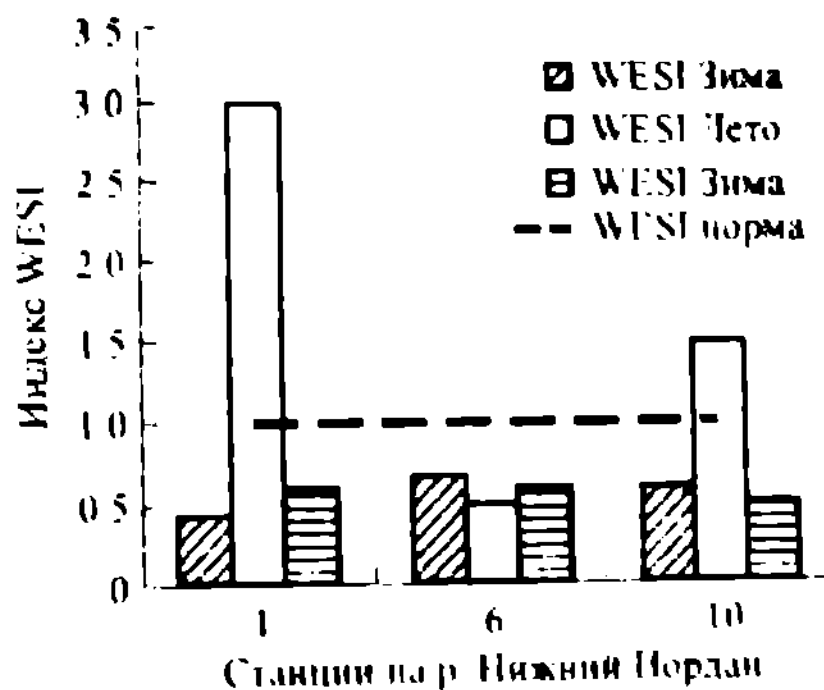
Рис. 2. Динамика индексов органического загрязнения S в двух загрязняемых реках сходной гидрологии, расположенных в карбонатном (а – р. Кишон, Израиль, нумерация станций от устья к истоку) и силикатном (б – р. Рудная, российский ДВ, нумерация станций от истока к устью) регионах Евразии в одном широтном поясе (Barinova et al., 2008)

ции объединяются данные по среде и альгоценозам. Видовой состав с указанием обилия каждого вида (система представления может быть долевым, процентной или балльной – от 3 до 11 в разных подходах) является основой для расчета индексов органического загрязнения, солёности или ацидификации, которые затем классифицируются по выбранной интегральной системе. Физико-химические данные группируются в той же системе. Сравнение осуществляется не только по рангам классификации, но и подвергается обсчёту.

Индексы состояния экосистемы (WESI) как частное от деления ранга по биотическим индексам, в частности индексам сапробности, на ранг химических показателей показывают степень токсического воздействия на альгоценоз в конкретном участке бассейна (Баринава и др., 2006). Необходимо отметить, что интегральные индексы WESI могут быть вычислены для каждого химического параметра отдельно или для их группы в целом, но в любом случае это оценка воздействия веществ или их групп на фотосинтетическую активность водорослей. Так, индексы WESI, вычисленные для сообществ р. Верхний Иордан для зимнего и летнего периодов, не только отражают динамику воздействия на фотосинтез по станциям (рис. 3), но и указывают на зимний сезон как наиболее импактный период для этой реки.

Высокие ранги нитратов или фосфатов говорят об их недопотреблении

Рис. 3. Индексы WESI, рассчитанные на основе классификационного ранга нитратов и индексов сапробности S для сообществ р. Верхний Иордан в зимний и летний сезоны 2006–2009 гг.



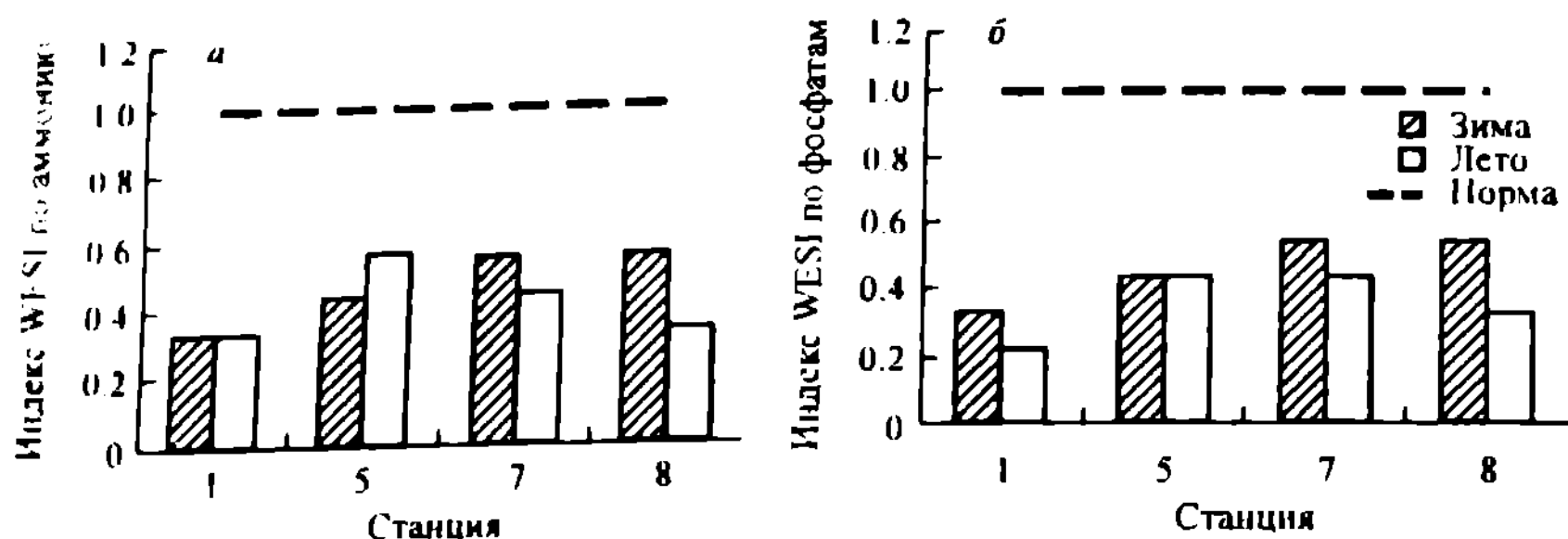


Рис. 4 Индексы WESI, рассчитанные на основе классификационного ранга аммония (а), фосфатов (б) и индексов сапробности S для сообществ р. Нижний Иордан в зимний и летний сезоны 2007 г. (Baginova et al., 2009б)

водорослевым сообществом, а следовательно, о токсическом воздействии на фотосинтез в анализируемой экосистеме. Высокие ранги аммония при низких рангах индекса сапробности свидетельствуют о токсикозе от этого соединения (рис. 4). В любом случае полученные оценки и расчеты подвергаются картированию, т. е. привязываются к местности.

Основой для картирования (стадия 10) являются ранги классификации биотических индексов и физико-химических показателей, а также индексы WESI. В результате появляется система экологических карт на бассейновой основе (возможно, в ГИС), где участки русла от станции отбора проб до расположенной выше станции окрашены в цвета, соответствующие классам качества воды (как, например, в EU FWD – от синего до красного, шкала на рис. 5). Параллельно может быть сделана серия карт с окрашиванием не только русла, но и участка бассейна, сток с которого определяет химические и биотические показатели на станции (рис. 5). Парные карты, где слева находится карта по биотическим данным (индексу сапробности), а справа – по химическим (нитраты), наиболее информативны. Таким образом видно, что качество воды в верхнем и нижнем участках бассейна достаточной чистоты по индексам сапробности, а по нитратам среднезагрязненными оказываются только нижние участки. На правой карте можно определить также источник загрязнения – это верхняя часть р. Саар и направление самоочищения от верховьев к устью.

Карты продуктивно строить для каждого сезона. Суммирование серии карт дает точки и показатели, наиболее важные для системы последующего мониторинга. Таким образом, водорослевые сообщества в соединении с показателями среды их обитания могут дать важную, можно сказать решающую, информацию для стадии 11 системы принятия решений.

В процессе сначала первичных оценок, а затем мониторинга нельзя недооценивать роль полученных альгологами данных по биоразнообразию. Так, число видов, входящих в крупные таксономические ранги на уровне отдела, может быть также включено в систему мониторинга. Водные объекты характеризуются собственными показателями таксономического разнообразия. Однако есть общие закономерности, влияющие на видовой состав, в том числе климатические (Baginova et al., 2009г). Так, на примере многолетних исследований, проведенных на реках Израиля, располагающихся в зоне перехода от уме-

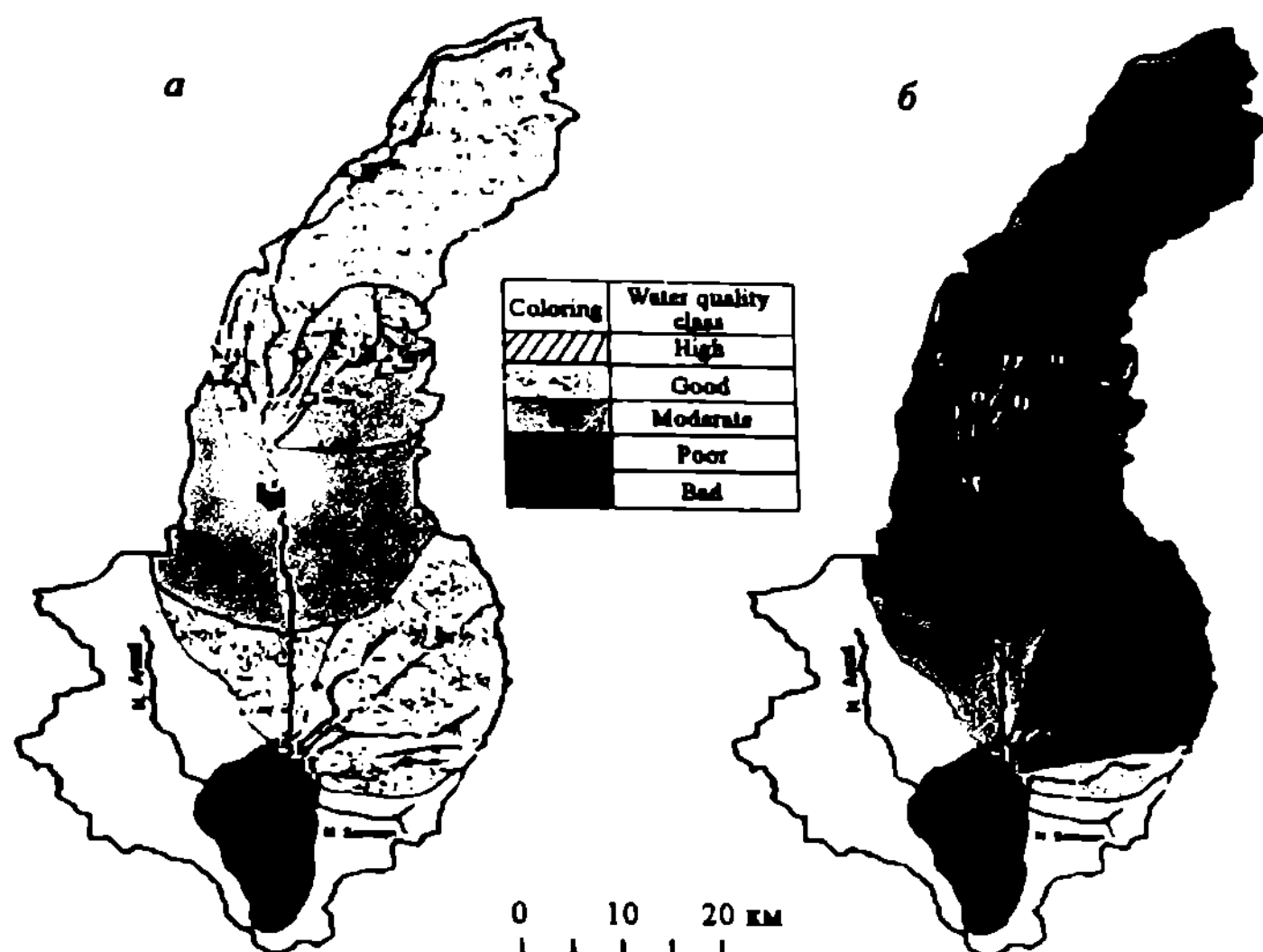


Рис. 5. Экологические карты качества воды в бассейне р. Верхний Иордан. а – на основе ранга индекса сапробности S , б – на основе ранга концентрации нитратов по шкале, принятой в мониторинге стран СНГ (Баранова и др., 2006, табл. 4). Участки бассейна, соответствующие станциям мониторинга, окрашены по шкале Европейской системы мониторинга рек (Compton et al., 2003a)

ренно влажного климата до аридного, выявленное разнообразие было выстроено в ряд в соответствии с широтностью объекта (рис. 6). Видно, что уже на уровне числа видов можно охарактеризовать водный объект среди других объектов того же типа в системе мониторинга в регионе.

Статистический анализ сходства видового состава может показать группы водоемов, однотипных по составу сообществ и, следовательно, типу химизма вод. Например, дендрограмма сходства флор в озерах Северного Казахстана (рис. 7) разделила более трех десятков озер на группы солёности, т. е. именно солёность должна быть одним из основных показателей в мониторинге этих объектов (Baranova et al., 2009a).

Вместе с тем показатели таксономического разнообразия могут быть характерными для определенного типа объектов, например, индексы сапробности для

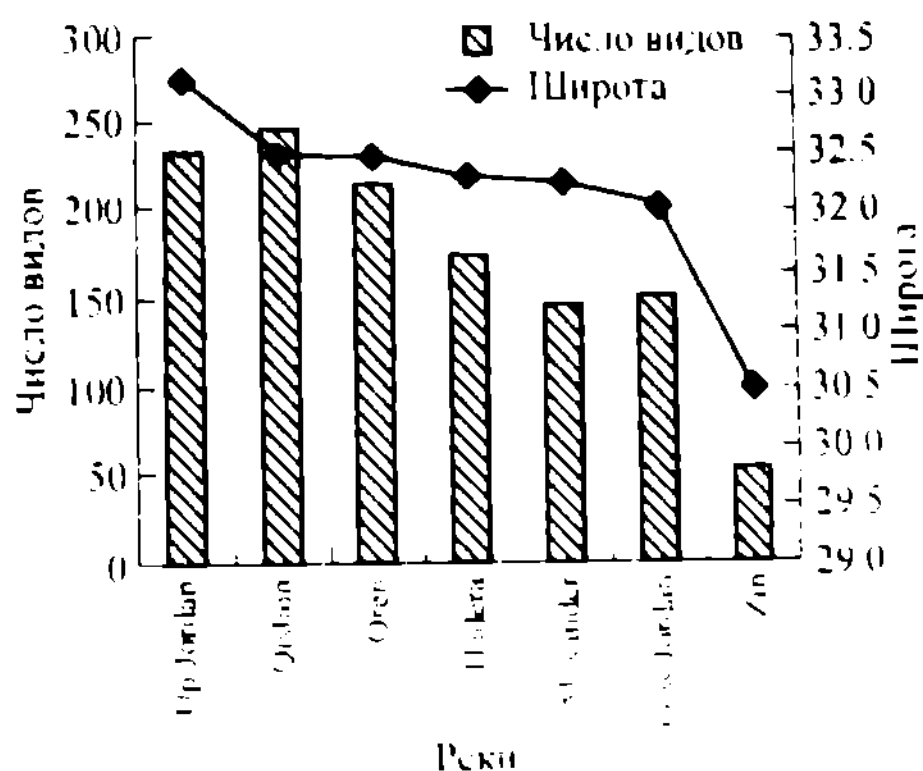


Рис. 6. Распределение видового состава подорослей в реках Израиля в соответствии с широтностью объекта

Ward's method
Percent disagreement

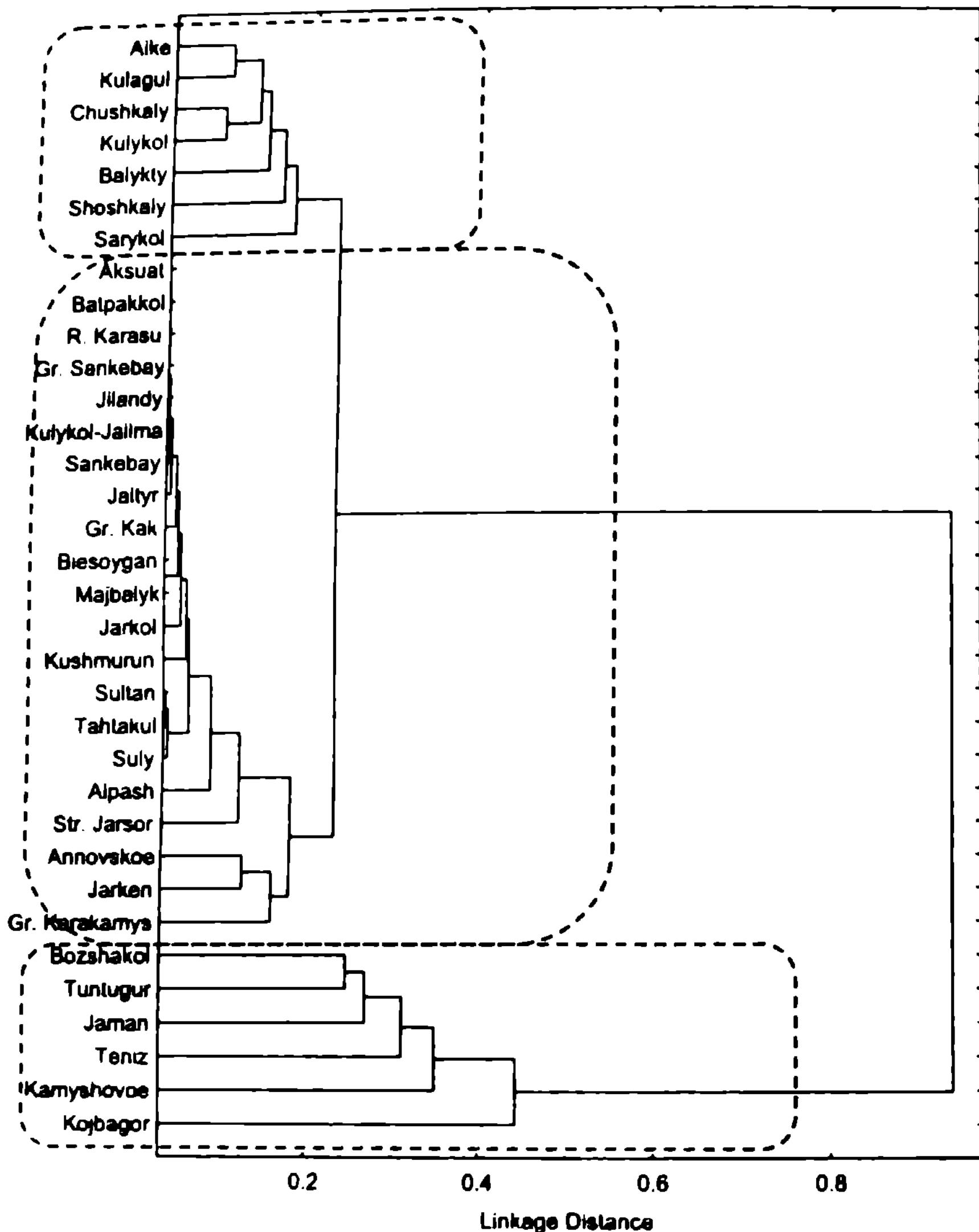


Рис 7 Дендрограмма сходства флор в озерах Северного Казахстана (построена в программе STATSTICA 6.0). Кластеры выделены по методу Варда, соответствующие классу солености вод (Kulbe, 1927)

рек Израиля используют в качестве важных показателей для проведения мониторинга. Из рис. 8 видно, что речные флоры группируются по двум разным типам – с преобладанием диатомовых и зелено-синезеленых.

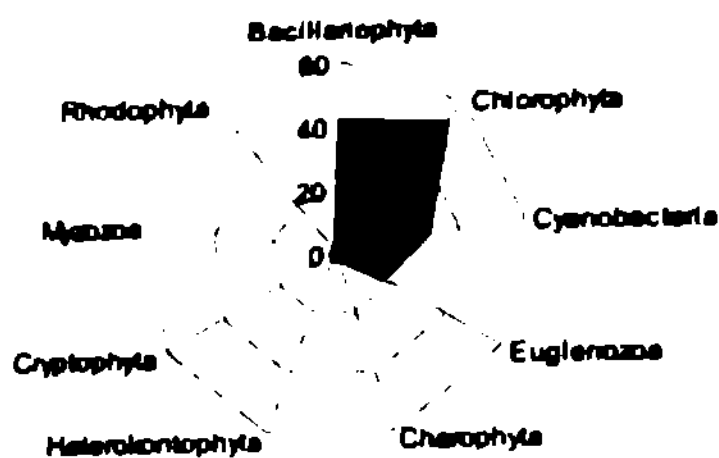
Таким образом, чтобы впоследствии провести сравнение результатов мониторинга всех рек по органическому загрязнению, необходимо использовать индекс сапробности по Сладечку S , включающий в расчеты все индикаторные виды, а не только диатомовые, как другие индексы (DAI_{pro}, TDI, EPI и др.). Отдельно отметим, что при выделении типов водных объектов необходимо составить базы для каждого объекта на основе всего выявленного разнообразия отделов и в той же их последовательности. Если же представить циклограммы в одинаковых шкалах, то появится дополнительная возможность оценить относительное видовое богатство.

Важно не только отслеживать состав и обилие видов отдела в сообществе на конкретной станции, но и рассчитать референтную группу, изменение состава которой будет свидетельствовать об изменениях среды обитания. Это возможно на основе теории множеств, если расположить видовое богатство водорослей отделов от максимального в обе стороны по уменьшению. Полученная эмпирическая кривая для каждого сообщества водорослей будет по форме приближаться к Гауссовой. Расчет стандартного отклонения укажет на группы, составляющие более 68% множества видов. Динамика от станции к станции (в пространстве) или в течение времени (как за год, так и за ряд лет) даст интегральную картину изменения сообществ и позволит определить тренд этих изменений. Оценки могут быть картированы по участкам русла.

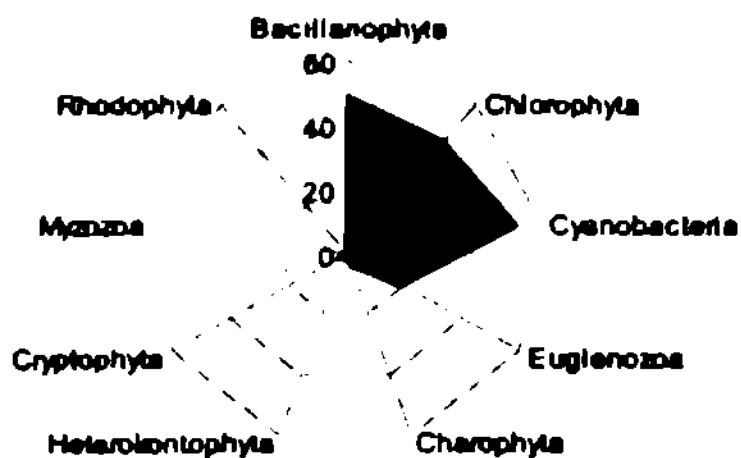
Аналогичные расчеты и построения могут быть сделаны для индикаторных групп водорослей. Однако из-за интегральности уже самого биоиндикационного метода, необходимо анализируемые индикаторные группы располагать в соответствии со значением индикаторного веса каждой группы на оси, где сила показателя, например солености, увеличивается в одну сторону. Картина будет приближаться к нормальному распределению, давая возможность обобщения и выделения референтной группы, изменение которой в процессе мониторинга укажет тренд изменения среды.

На рис. 9 представлена серия палеток с результатами биоиндикационного анализа методом разделения видового состава водного объекта по группам индикаторов и последующим определением доминирующих экологически значимых групп индикаторов на каждый показатель. Анализ проводился для сообществ р. Верхний Иордан на основе разнообразия водорослей, определенных по результатам ежесезонных обследований за 2006–2009 гг. Общий список включал 232 вида и разновидности из 7 отделов с выраженным преобладанием диатомовых. Река протекает в рифтовой долине, в карбонатном регионе, начинаясь в базальтовых горах (гора Хермон, 2200 м над ур. м.), и впадает в оз. Киннерет, источник питьевого снабжения не только Израиля, но и, частично, Иордании. В то время как верховья реки и питающих ее притоков чистые и незначительно антропогенно нагруженные, средняя часть сильно трансформирована и подвержена влиянию сельского хозяйства (полеводства, но не животноводства). Только в верхнем течении р. Саар, стекающей с горы Хермон, имеются поля и сады, а в среднем она принимает сточные воды г. Масаде. Однако р. Саар обводнена только в зимний дождливый период, а летом пересыхает и не вносит загрязнений в р. Иордан и, следовательно, в оз. Киннерет.

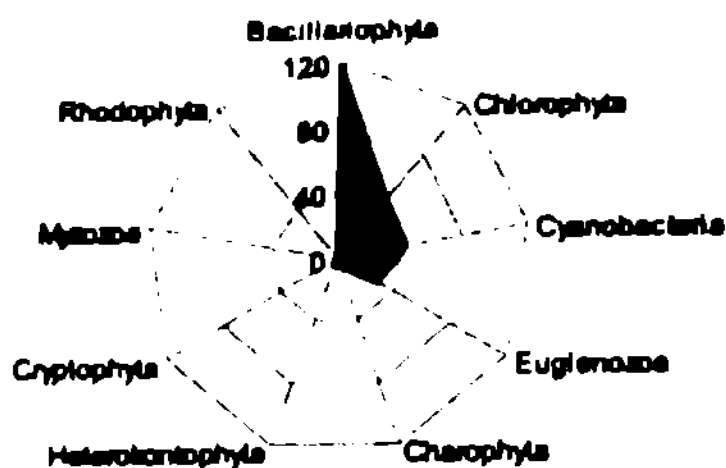
Alexander



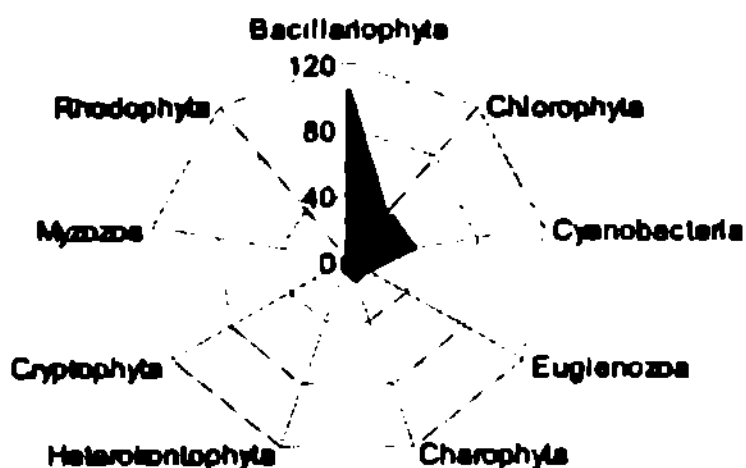
Hadera



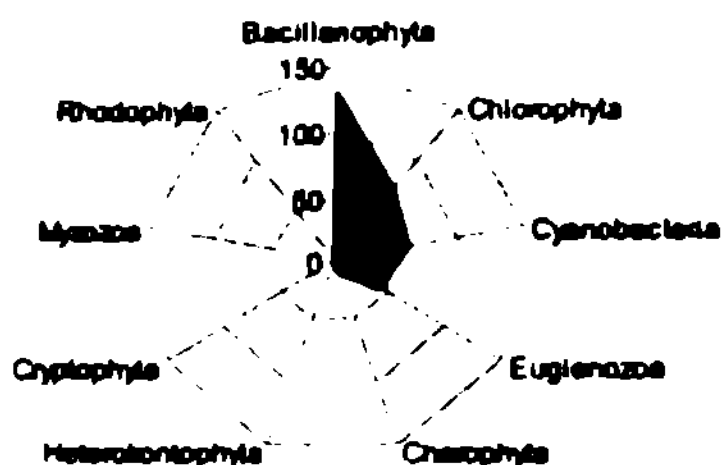
Qishon



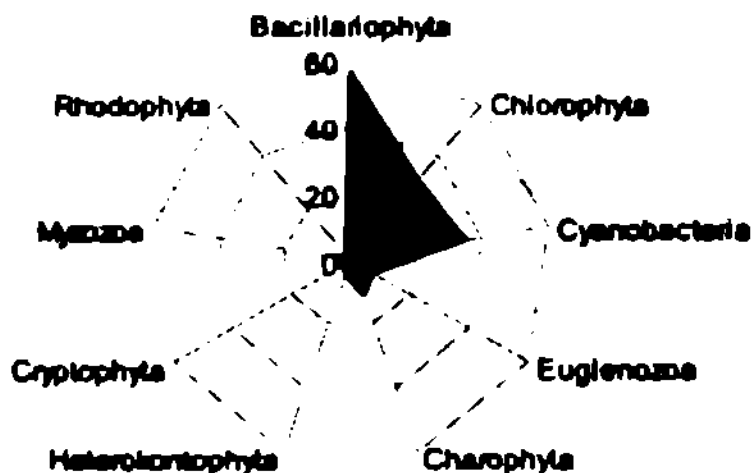
Oren



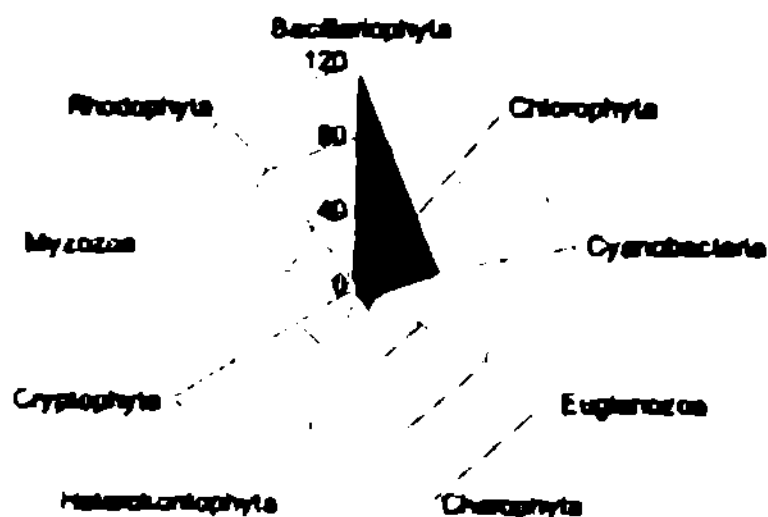
Yarqon



Low Jordan



Up Jordan



Zin

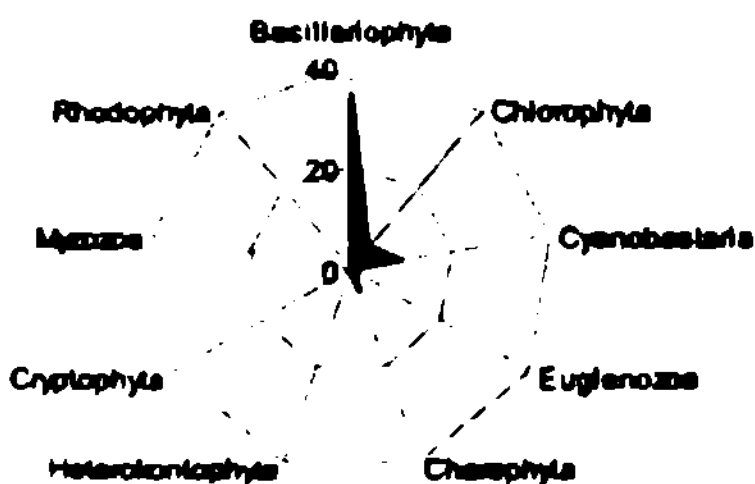


Рис. 8. Таксономические циклограммы речных флор Израиля

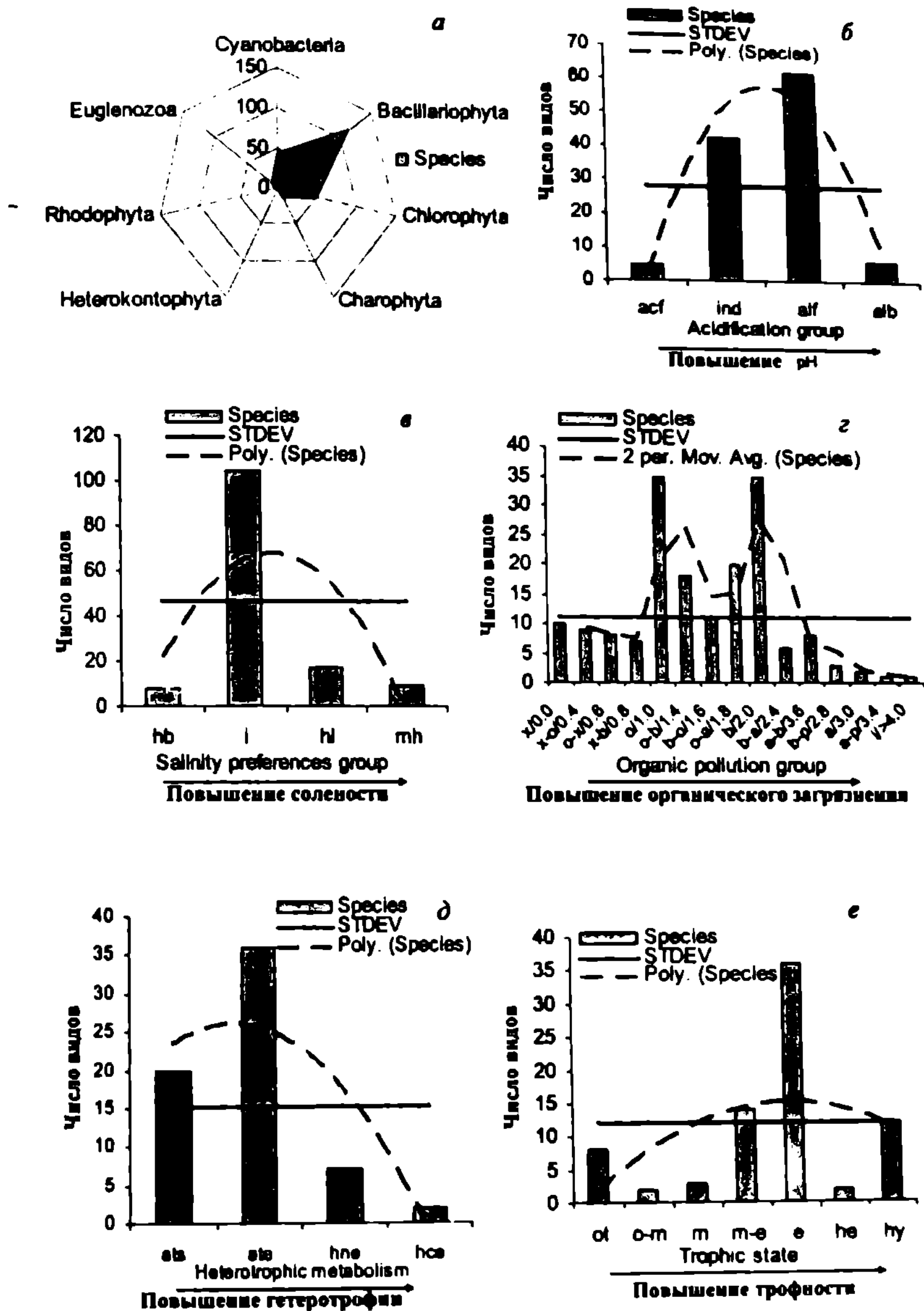


Рис. 9. Биоиндикация р. Верхний Иордан:

а - таксономический состав, б - индикаторы pH, в - солёности, г - органического загрязнения, д - гетеротрофии, е - трофности

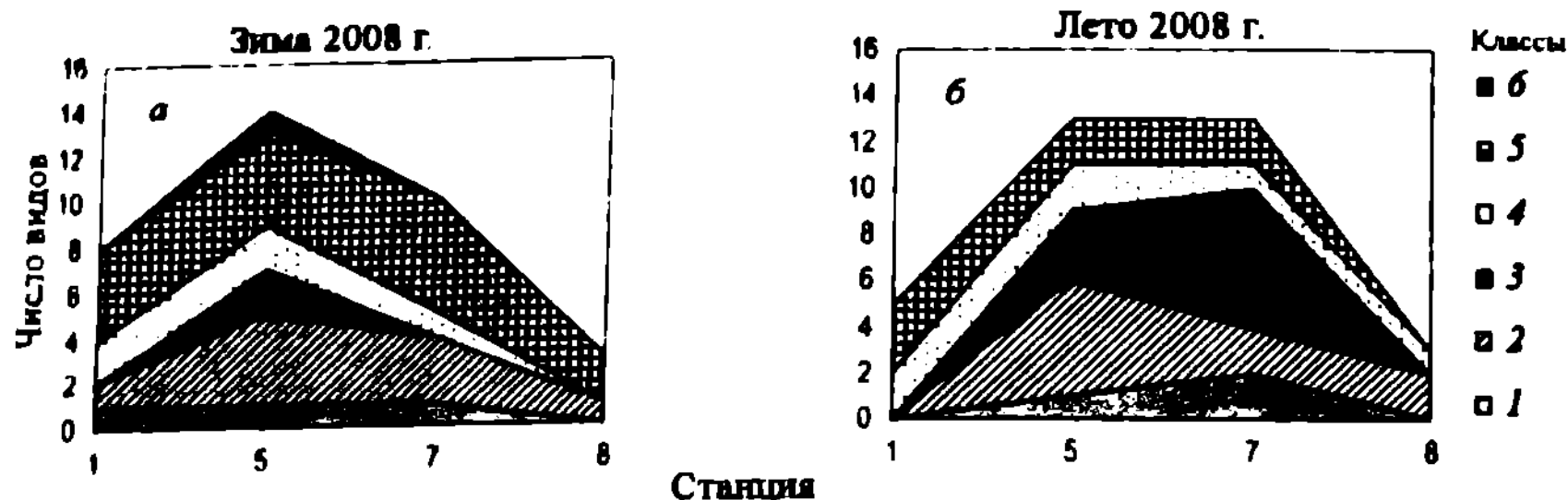


Рис. 10. Динамика видов-индикаторов органического загрязнения, сгруппированных до класса (1-6) качества вод, по станциям р. Хадера в зимний (а) и летний (б) сезоны. Станции расположены от устья (1 – в эстуарии) до истока (8 – ниже сточных вод с территорий)

Таким образом, биоиндикационная картина отражает указанные выше свойства водосборной территории. О том, что река – предгорного типа и мало антропогенно нагруженная, свидетельствует преобладание диатомовых (рис. 9, а). Доминируют по видовому составу группы алкалифилов (рис. 9, б), индифферентные к солености (рис. 9, в). Равно представленные группы олиго- и бетамезосапробионтов в индикации органического загрязнения говорят о малой нагрузке (рис. 9, г). Однако метод построения графика с расположением всех индикаторных групп в направлении повышения их индикаторного значения позволяет построить линию тренда, которая в данном случае имеет два пика: олигосапробы отражают естественную органическую нагрузку, а бетамезосапробы – привнесенную человеком, по-видимому, как результат дренажа садов и полей, а также стоков г. Масаде. К тем же причинам можно отнести присутствие гипертрофных индикаторных видов наряду с олиготрофными (рис. 9, е) и доминирование в казалось бы «чистоводном» бассейне эвтрофных и мезо-эвтрофных групп водорослей. В то же время токсическое воздействие на фотосинтез минимально, что выражено в преобладании автотрофных (als) и толерантных к повышенным концентрациям органического азота (ate) видов (рис. 9, д).

В случае, если выявленные виды относятся ко множеству как основных, так и промежуточных групп, например при индикации органического загрязнения (как на рис. 9, г), возможно выделение промежуточных индикаторных групп в соответствии с их частным групповым индексом сапробности. Например, для р. Хадера, загрязняемой в верхней части бассейна (Baginova et al., 2006), при группировании до класса качества воды удалось проследить изменение органического загрязнения, сезонность и тренд самоочищения (рис. 10). Видно, что сообщество верхней станции подавлено загрязнением, но постепенно в результате самоочищения увеличиваются как видовой состав, так и число индикаторов 2-3-го класса, однако в эстуарии под действием солености выживают только галотолерантные виды. Зимой органическое загрязнение выше (индикаторов 5-го класса больше и появляются индикаторы 6-го класса) при той же динамике числа видов в сообществах по станциям. Это указывает на влияние стока с бассейна водосбора вместе с дождевыми водами в зимний влажный период.

Рис. 11. Динамика индекса сапробности и числа видов в сообществах водорослей в зимний и летний периоды в р. Хадера за весь период наблюдений (2003–2008 гг.)

Сезонность развития видов и корреляция биоразнообразия (числа видов) и индексов органического загрязнения отчетливо проявляется, если построить диаграммы по сезонам. Так, на рис. 11 были сгруппированы данные по зимним и летним сообществам и индексам сапробности в р. Хадера за весь период наблюдений (2003–2009 гг.). Видно, что

динамика загрязнения отражается на зимних и летних сообществах, причем число видов изменяется пропорционально индексу органического загрязнения в каждый сезон.

При разделении групп биоиндикаторов на несколько показателей весьма эффективно использование эколограмм по Ватанабе (Watanabe, Kaneshika, 1986) – это звездчатые диаграммы показателей среды и составленные параллельно с ними звездчатые диаграммы референтных таксономических и индикаторных групп для тех же станций в тот же временной период. Циклограммы строятся для каждой станции или для времени отбора проб и в сравнительном плане (во времени или по станциям) весьма наглядно характеризуют динамику показателей.

В заключение хотелось бы отметить, что наши представления о том, что в первую очередь подвергать мониторингу, сформировано под воздействием уже имеющегося, чаще всего регионального, опыта. Возможно, что для проблем в частном регионе эти показатели вполне адекватны. Однако при переходе к объектам в другом регионе наши довлеющие представления могут и мешать. Так, для более южных регионов четырехсезонность наблюдений развития сообществ водорослей или трехсезонность, когда мониторингу подвергаются водные объекты только в течение вегетационного периода, становятся излишне громоздкими, поскольку в южных регионах Евразийского континента сезонность снижается до двух, как для Израиля (рис. 12), или совершенно стирается (Baginova et al., 2009в) Соответственно и временная шкала (стадия 9) должна быть снижена до одного-двух раз в год.

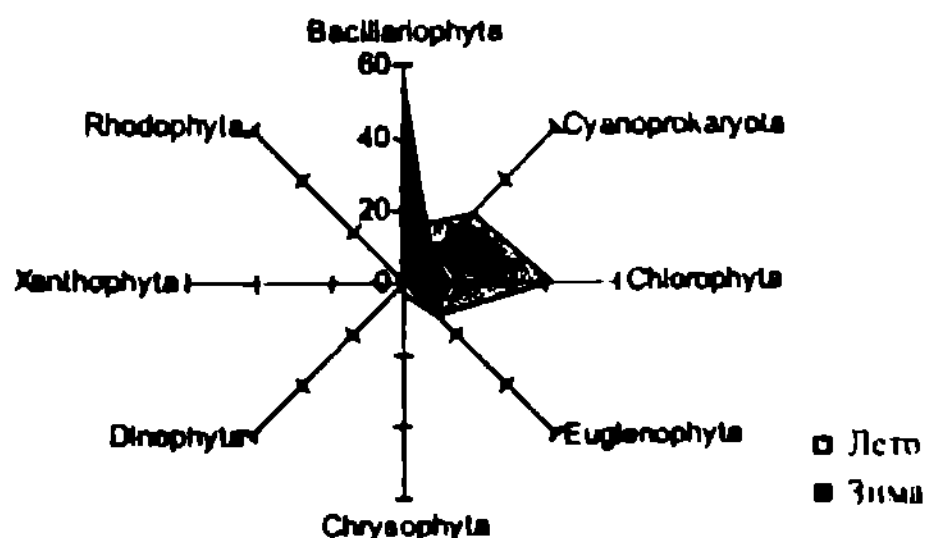
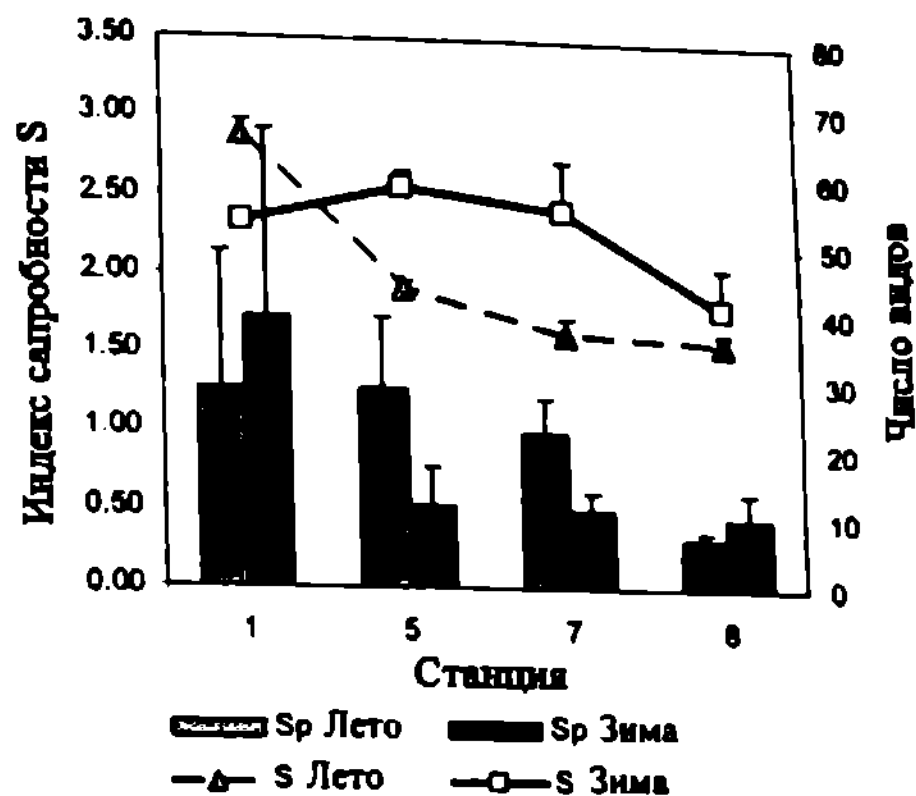


Рис. 12. Сезонность таксономической структуры в р. Яркон (Израиль). В зимних сообществах доминируют диатомовые, а в летних – зеленые с участием синезеленых и эвгленовых

В то же время такие показатели, как органическое загрязнение, засоление и ацидификация, можно использовать более широко, что и доказала наша работа по сравнению воздействия промышленных комплексов на сопоставимые по размеру бассейны рек Кишон и Рудная, находящихся примерно в том же широтном поясе на противоположных сторонах Евразийского континента (Barinova et al., 2008).

Таким образом, для наглядной демонстрации изменений в экосистеме использование интегральных методов анализа сообществ водорослей и среды их обитания, выраженных в экологических картах бассейна и экограммах, дает фактологически обоснованную и наглядно доступную основу для системы принятия решений и связей с общественностью.

SUMMARY

INTEGRAL METHODS OF ALLOCATION OF MONITORING GROUPS AND ALGAL TAXONS

S.S. Barinova

Algal communities are as much as possible convenient object in the system of the water quality monitoring, possessing the fast, integrated and selective response to environment influences. Step-by-step actions for use of algae as object in the monitoring system are presented. In a basis of construction of the monitoring system lays basinal approach and ecological mapping. Algal bio-indication represents an integrated view of the living part of ecosystem reaction under environmental impact. Statistical methods help to reveal significant groups among taxonomic variety and indicator groups and display sensitive species for the certain variables. Integral indices of pollution and an ecosystem state are correlated with environmental variables change. Seasonal prevalence of the algal communities' development is important in the regional monitoring system construction.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА И ЦИАНОТОКСИНОВ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫХ МЕТОДОМ ЖИДКОСТНОЙ ХРОМАТОГРАФИИ – ТАНДЕМНОЙ МАСС-СПЕКТРОМЕТРИИ ВЫСОКОГО РАЗРЕШЕНИЯ В ОЗ. СЕСТРОРЕЦКИЙ РАЗЛИВ (2008 г.)

*Е.Ю. Воякина, З.А. Жаковская, Б.Л. Мильман,
Я.В. Русских, Л.В. Целикова*

Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН,
г. Санкт-Петербург
E-mail: katerina-voyakina@rambler.ru

Со второй половины XX в. вследствие интенсивного развития промышленности и сельского хозяйства усиливается антропогенное эвтрофирование водоемов, что в свою очередь приводит к нарушению экологического баланса и массовому развитию отдельных видов водорослей (или «цветению»). При современном состоянии водных экосистем «цветение» водоемов становится все более частым явлением.

Известно, что все планктонные водоросли выделяют в среду различные метаболиты (Хатчинсон, 1969; Сиренко и др., 1997). Метаболиты водорослей, особенно синезеленых, могут обуславливать как возникновение токсических эффектов, так и появление неприятных запахов воды (Falconer, 1999; Camichael, 2001). Запахи различных видов водорослей уже давно представляют трудно разрешимую проблему для организаций, занимающихся водоснабжением.

В настоящее время «цветут» практически все водоемы Северо-Запада России. «Цветет» и крупнейшее в Европе Ладожское озеро – единственный источник водоснабжения г. Санкт-Петербурга. Большие проблемы создает «цветение» и для жителей г. Сестрорецка. С массовым развитием фитопланктона в водоемах региона связывают онкологические и кишечные заболевания, аллергические дерматиты, серозный менингит и др. (Водоросли..., 2006). По способу воздействия на млекопитающих выделяют несколько групп цианотоксинов: нейротоксины, гепатотоксины и липополисахариды. Для водоемов Северо-Запада России наиболее актуальны две первые группы (Pawlic-Skowronska et al., 2004; Survey of cyanotoxins..., 2006).

Нейротоксины – низкомолекулярные алкалоиды, действующие на нервную систему. В настоящее время благодаря успехам аналитической химии удалось выделить из токсичных синезеленых водорослей и структурно определить три нейротоксина (анатоксин-а, анатоксин-а(с) и гомоанатоксин) (рис. 1).

Гепатотоксины – циклические гепто- или пентапептиды, содержащие необычные аминокислоты. Описано множество разновидностей таких пептидов, различающихся структурой и степенью токсичности. Большинство из них обнаруживается в самых различных родах водорослей, а некоторые виды содержат несколько видов токсинов. Гепатотоксин, попавший в организм животного, вызывает разрушение печени, и через некоторое время наступает летальный эффект. Наиболее известны и хорошо изучены гепатотоксины – микроцистины. Всего их около 60 видов. В Ладожском озере были обнаружены токсигенные штаммы синезеленых водорослей, продуцирующих гепатотоксины (Громов и др., 1996).

В качестве объекта исследования для отработки методики по обнаружению цианотоксинов в природной воде использовали оз. Сестрорецкий Разлив – самый крупный водоем в черте г. Санкт-Петербурга. Площадь озера – 11,04 км², средняя глубина не превышает 1,6 м. Озеро расположено в пределах водосборного бассейна и в непосредственной близости от Финского залива. В настоящее время озеро находится в критическом состоянии (Кондратьев, Гронская, 2002).

Пробы отбирали в приплотинной части озера один-два раза в месяц – с мая по октябрь 2008 г. Количественные пробы фитопланктона объемом 1 л отбирали простым зачерпыванием с поверхности воды, фиксировали раствором Люголя и концентрировали осадочным методом. Биомассу определяли стандартным методом, а объем клеток – методом геометрического подобия (Усачев, 1961). К доминирующим относили виды водорослей, составлявшие более 10% от общей биомассы. Для оценки видового сходства различных участков водной системы применяли коэффициент Сьёренсена (Василевич, 1969; Песенко, 1982), а видового разнообразия – индекс Шеннона-Уивера (Зайцев, 1991; Мэгарран, 1992).

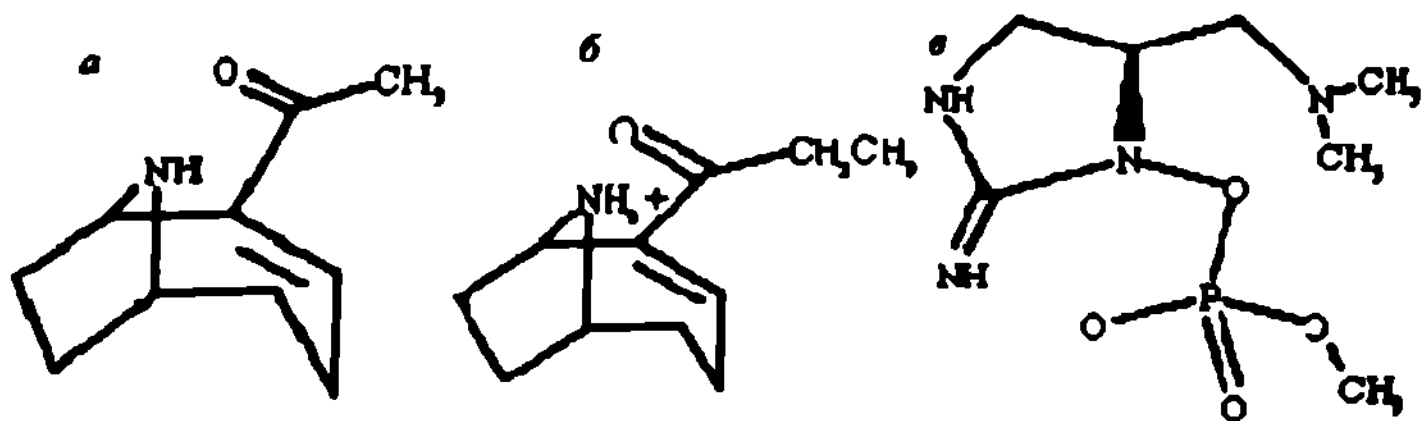


Рис. 1 Цианобактериальные нейротоксины: анатоксин-а (а), гомонатоксин-а (б) и анатоксин-а(с) (с)

В период максимального прогрева воды и активной вегетации синезеленых водорослей брали пробы воды для определения цианотоксинов. Микроцистины определяли в лабораторных условиях с помощью иммуноферментного экспресс-метода Microcystin Tube ELISA-kit, а цианотоксины – с помощью комплексного метода жидкостной хроматографии – tandemной масс-спектрометрии на хромато-масс-спектрометре LTQ Orbitrap с линейной и орбитальной ловушками с режимом электроспрей ионизации (ESI+). Характеристичные масс-спектры аналитов регистрировали в условиях масс-спектрометрии высокого разрешения и tandemной масс-спектрометрии.

В составе количественных проб фитопланктона в оз. Сестрорецкий Разлив за вегетационный период 2008 г. было обнаружено 77 таксонов рангом ниже рода, относящихся к 7 отделам: Cyanophyta – 13, Dinophyta – 5, Euglenophyta – 7, Cryptophyta – 5, Xanthophyta – 1, Bacillariophyta – 16, Chlorophyta – 30. По числу видов преобладали зеленые и диатомовые водоросли. Из зеленых наибольшим видовым богатством отличались хлорококковые водоросли. Число видов, обнаруженных в пробах в течение сезона, оставалось достаточно высоким (от 16 до 37). По составу видов-индикаторов сапробности данная акватория может быть охарактеризована как β -мезасапробная (значение индекса сапробности – 1.7).

В течение сезона 2008 г. наблюдалась активная вегетация фитопланктона: среднее значение численности – 485.9 млн кл/л, биомассы – 42.0 мг/л (таблица). Минимальные значения показателей обилия были отмечены в октябре, максимальные – в августе. Коэффициент видового разнообразия значительно варьировал. Основной вклад в вегетацию фитопланктона вносили синезеленые водоросли, создавая от 30 до 90% от общей биомассы. В конце мая и октябре в планктоне доминировали диатомовые и криптофитовые водоросли (рис. 2).

Для хода сезонной динамики фитопланктона было характерно два пика обилия – поздневесенний (вегетация диатомовых) и летний (вегетация синезеленых водорослей). В течение сезона в планктоне доминировали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralf ex Born et Flah., *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom., виды рода *Aulacoseira* Thw (*A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. islandica* (O. Müll) Sim., *A. italica* (Kütz) Sim.) и *Cryptomonas rostrata* Troitz emend. Kisel.

В период «цветения» в июле и августе монодоминантом был токсигенный вид *Planktothrix agardhii* – на его долю приходилось более 70% биомассы. По литературным данным (Carmichael, 2001), виды рода *Planktothrix* способны продуцировать различные нейротоксины и микроцистины. Более того, доказа-

Структурные показатели фитопланктона в оз. Сестрорецкий Разлив в 2008 г.

Дата	Численность, млн кл/л	Биомасса, мг/л	Индекс Шеннона, бит
22 мая	174.6	38.5	2.19
2 июня	374.0	46.3	1.41
16 июня	291.5	36.3	1.54
3 июля	665.0	52.5	1.60
31 июля	832.6	42.3	1.45
14 августа	1126.8	61.6	1.20
4 сентября	761.5	36.9	0.93
20 октября	8.4	14.6	1.79
Среднее	485.9	41.9	1.38

но, что *Planktothrix agardhii* способен выделять в 10 раз больше микроцистина, чем вид *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., из которого его выделили первоначально. Именно в этот период нами были обнаружены такие цианотоксины, как микроцистин-LR и анатоксин-а. В конце июля в воде с помощью экспресс-метода ELISA-kit были отмечены незначительные концентрации микроцистина-LR (0.36 мкг/л).

В пробах воды из оз. Сестрорецкий Разлив обнаружены детектируемые количества анатоксина-а. Полученные методом tandemной масс-спектрометрии массы фрагментных ионов хорошо согласуются с особенностями молекулярной структуры анатоксина-а и литературными данными, что подтверждает их

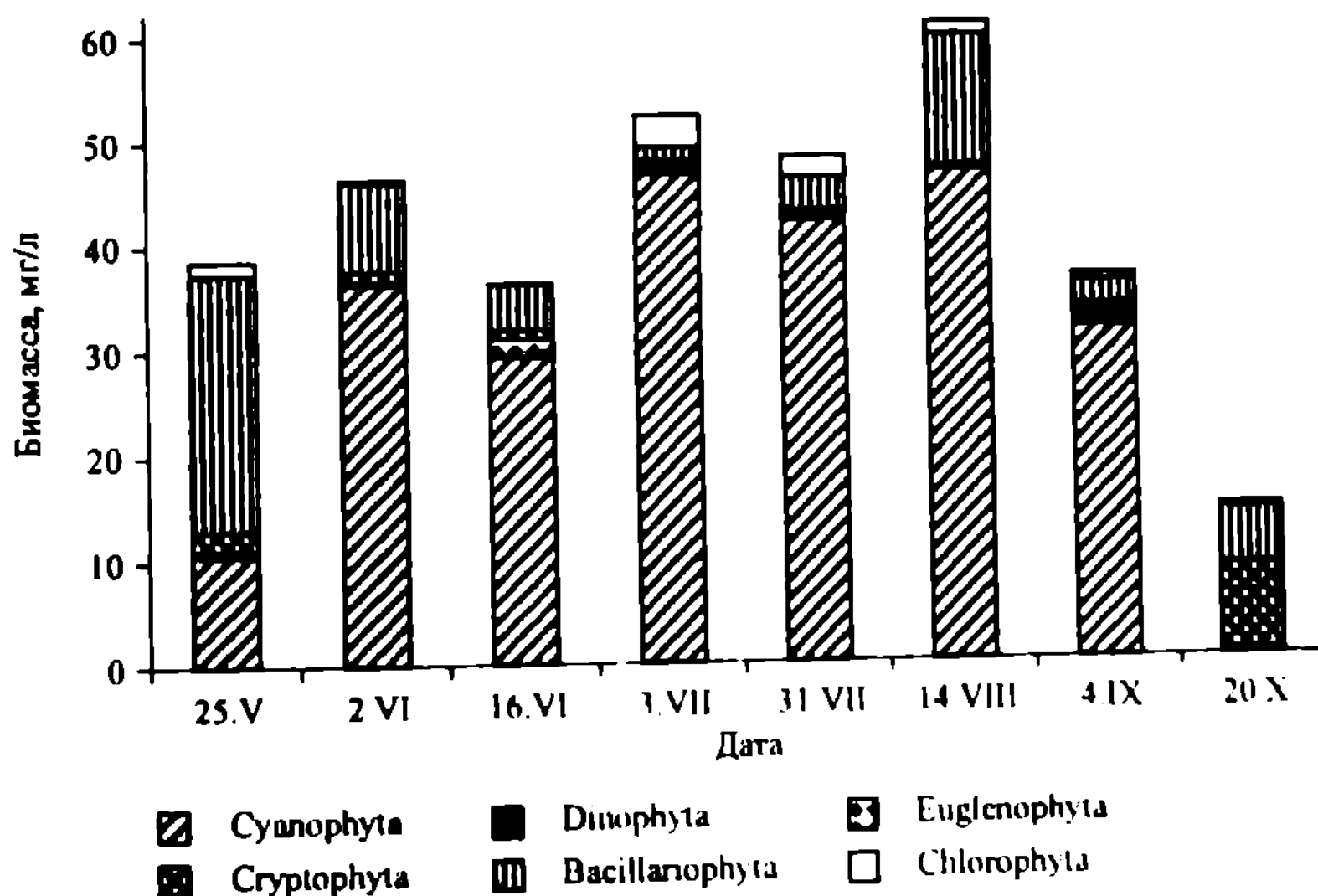


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы крупных таксономических групп фитопланктона в оз. Сестрорецкий Разлив в 2008 г

идентификацию. Рассчитанный изотопный состав пиков анатоксина-а, обнаруженного в пробах, соответствует теоретическому. В июле и августе его концентрация в воде варьировала от 0.8 до 5.0 мкг/л, а максимальная была отмечена в августе в период максимальной вегетации водорослей (биомасса *Planktothrix agardhii* – 46.9 мг/л).

В нашей стране не разработаны ПДК для цианотоксинов, в то же время в ряде стран (Канада, США, Австралия) концентрация анатоксина-а выше 3.0 мкг/л считается опасной для жизни человека (Svtsek, Smith, 2004). В 1997 г. Всемирная организация по здравоохранению установила для питьевой воды в качестве предельно допустимой концентрацию микроцистина-LR или его эквивалента – 1.0 мкг/л.

Таким образом, впервые для водоемов Северо-Запада России приводятся реальные концентрации в воде цианотоксинов. Полученные результаты свидетельствуют о возможности выявления цианотоксинов в воде природных объектов и необходимости организации контроля. Используемые приборы и методики позволяют с высоким уровнем достоверности идентифицировать цианотоксины и проводить их определение.

По структурным показателям фитопланктона исследованную акваторию можно отнести к гиперэвтрофным водоемам. В летний период вода в оз. Сестрорецкий Разлив может представлять серьезную угрозу для населения Курортного района г. Санкт-Петербурга.

В настоящее время в условиях постоянно возрастающей антропогенной нагрузки необходима разработка новых подходов и новых критериев в оценке качества воды водоемов. Необходимы новые знания о проблеме вредоносного «цветения» и метаболитах водорослей различных таксономических групп, особенно цианотоксинов. Отсутствие систематического контроля за появлением опасных цианотоксичных веществ в воде может быть оправдано только новизной проблемы и недостаточной разработанностью химико-аналитической процедуры по их идентификации в водоемах Северо-Запада России.

SUMMARY

SEASONAL DYNAMICS OF PHYTOPLANKTON AND CYANOTOXINS DETECTED BY HIGH PERFORMANCE LIQUID CHROMATOGRAPHY – TANDEM MASS-SPECTROMETRY IN THE SESTRORETSKYI FLOOD LAKE (2008)

E. Ju. Voyakina, Z. A. Zhakovskaja, B. L. Milman, Ya. V. Russikh, L. V. Tselikova

The data about structure of phytoplankton during the "bloom" period, composition and concentration of various cyanobacteria metabolites such as cyanotoxins in the Sestroretskyi Flood Lake are proposed. The determination of cyanotoxins in natural water was carried out with using a complex method of liquid chromatography - tandem mass-spectrometry with LTQ OrbiTrap. The total phytoplankton biomass varied from 14.6 to 61.6 g m⁻³ of fresh weight in the lake. *Planktothrix agardhii* dominated in phytoplankton community in summer. Anatoxin-A and microcystins-LR were detected in water sample. The world practice technique of determination of cyanotoxins in natural water was adapted and applied with using our own instrumental base for the first time in Russia. This investigation has not been in process in Russia yet.

ВОДОРΟΣЛЕВЫЕ СООБЩЕСТВА РАЗЛИЧНЫХ ЛАНДШАФТОВ КОЛЬСКОГО СЕВЕРА В ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Д.Б. Денисов

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, г. Апатиты
E-mail: denisow@inep.ksc.ru

Формирование качества пресных вод арктических и субарктических регионов, функционирование их экосистем протекают в специфичных высокоширотных условиях. Для территории Мурманской области характерны высокая обводненность (суммарная площадь озер 1651 км²) и необычайно большое разнообразие водоемов, различающихся по генезису, ландшафтному положению, геологическому строению их водосборов, гидрологии и другим условиями формирования качества вод. Наличие множества природно-ландшафтных комплексов со своим рельефом и микроклиматом определяет существование разнотипных водоемов на сравнительно небольшой территории, что обуславливает значительную вариабельность естественно-природных показателей состояния их экосистем.

Данные о структуре и таксономическом составе водорослей фитоперифитона и фитопланктона озерно-речных систем необходимы для создания и уточнения систем биоиндикации, расширения представлений о многообразии условий в пределах одного водного объекта в зависимости от ландшафта, особенностях локальных местообитаний, а также определяющих факторах развития в условиях обедненных биогенными элементами высокогорных водотоков как научной основы для реконструкции условий формирования качества пресных вод высокоширотных регионов в ходе локальных и глобальных изменений окружающей природной среды.

В период с 2005 по 2008 г. были проведены исследования водорослевых сообществ в водоемах и водотоках различных ландшафтных комплексов Кольского Севера: тундровые (побережье Баренцева моря); северотаежные (Центральная часть полуострова) и система горных микроландшафтов (Хибинский горный массив) (рис. 1). Всего было обследовано свыше 100 водных объектов.

Оценивали видовой состав и структуру водорослевых сообществ планктона и перифитона, гидрохимические характеристики качества вод, уровень содержания хлорофилла. Особое внимание было уделено интенсивно загрязняемым водоемам в зоне воздействия горноперерабатывающей промышленности (влияние Ковдорского ГОКа и ОАО «Апатит»). Отбор и анализ проб фитопланктона и фитоперифитона осуществляли с помощью рекомендованных стандартных методик (Руководство..., 1992а,б). Пробы для анализа фитопланктона отбирали стандартным батометром Руттнера емкостью 2,2 л, объем пробы составлял 1 л. В случае, если глубина водоема превышала 10 м, пробы брали с поверхности (1 м) и глубины 10 м для оценки вертикального распределения водорослей. Каждую пробу фиксировали раствором формалина, концентрировали отстойным методом с последующим центрифугированием в течение 10 мин при 5000 тыс. оборотов.

Гидрохимический анализ вод был выполнен в аналитической лаборатории ИППЭС по стандартным методикам, описанным ранее (Антропо-

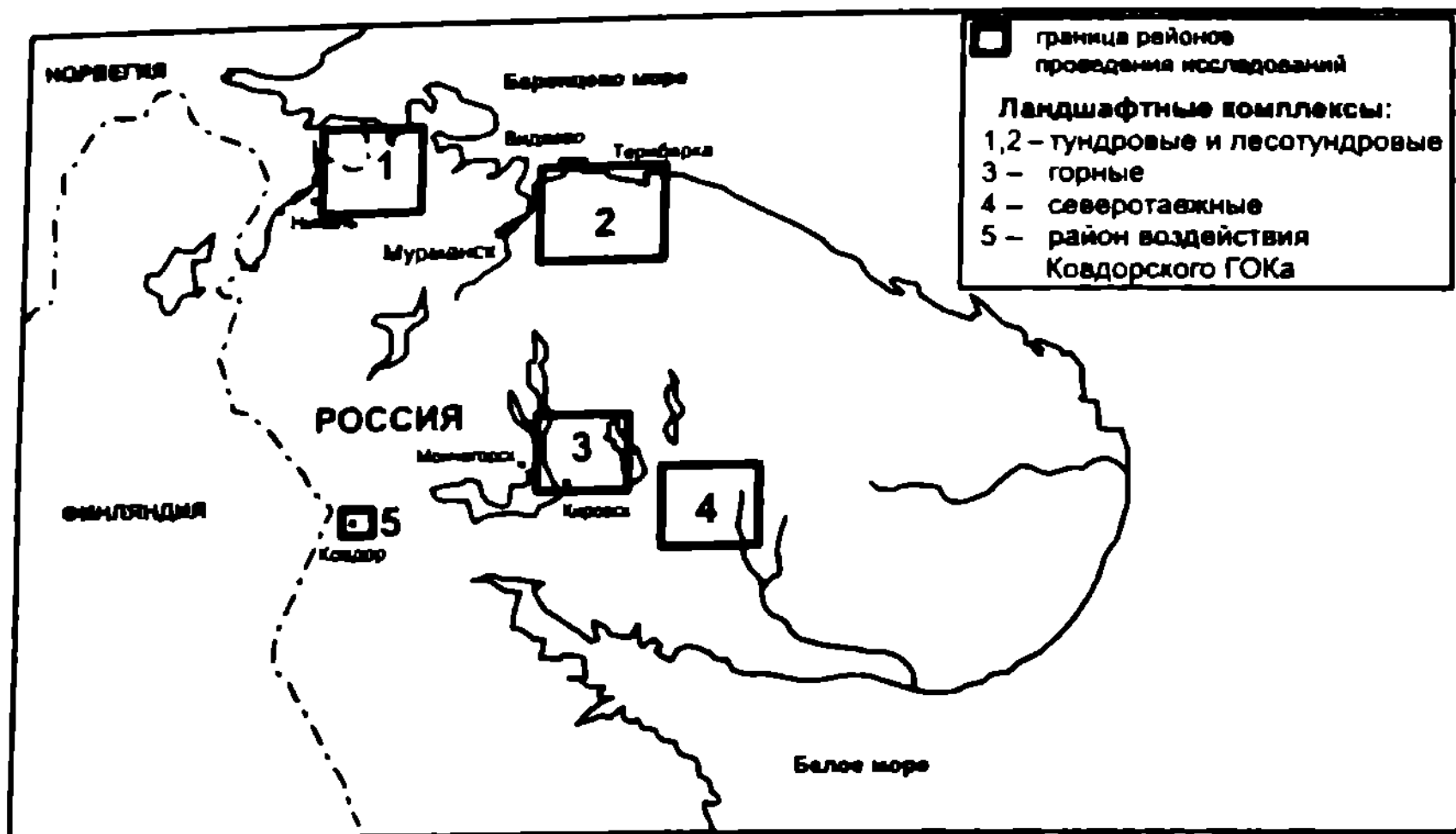


Рис. 1 Карта-схема районов проведения исследований

генные изменения..., 2009; APHA. Standard methods..., 1975; Руководство..., 1977).

Содержание хлорофиллов *a*, *b* и *c* в планктоне анализировали стандартными методами, адаптированными для условий Кольского Севера (Jeffrey, Humphrey, 1975; Антропогенные изменения..., 2009). Фитоперифитон был отобран с каменистых субстратов посредством скребка в литоральной зоне озер с глубины около 0.5 м, в водотоках – на перекатах, пробы анализировали, по возможности в нефиксированном состоянии или фиксировали раствором формалина. Подсчет и таксономическую идентификацию водорослей проводили на световых микроскопах “Leitz Biomed”, Motic BA 300 и “Carl Zeiss Jena NU 2E” с воздушным и иммерсионным объективами при увеличениях 400–1000.

Тундровые и лесотундровые ландшафтные комплексы побережья Баренцева моря (см. рис. 1, районы 1 и 2). Исследование видового состава и структуры сообществ фитопланктона, численности и биомассы показало, что все водоемы соответствуют олиготрофному трофическому статусу и относятся к типичным для горно-тундровой зоны Кольского полуострова с низким содержанием биогенных элементов (рис. 2). Фитоперифитон изученных озер отличался большими числом видов, численностью и биомассой по сравнению с фитопланктоном и вносил значительный вклад в общую биомассу, обратимую автотрофами в водоемах, что особенно характерно для мелководных тундровых озер.

Северотаяжные ландшафтные комплексы (Центральная часть полуострова) (см. рис. 1, район 4). Видовой состав и структура сообществ водорослей для исследованных водоемов были неодинаковы и специфичны для каждого из них, что свидетельствует о широком спектре условий для развития водорослей в озерах региона в этой зоне. Значительную долю (до 34%) во многих

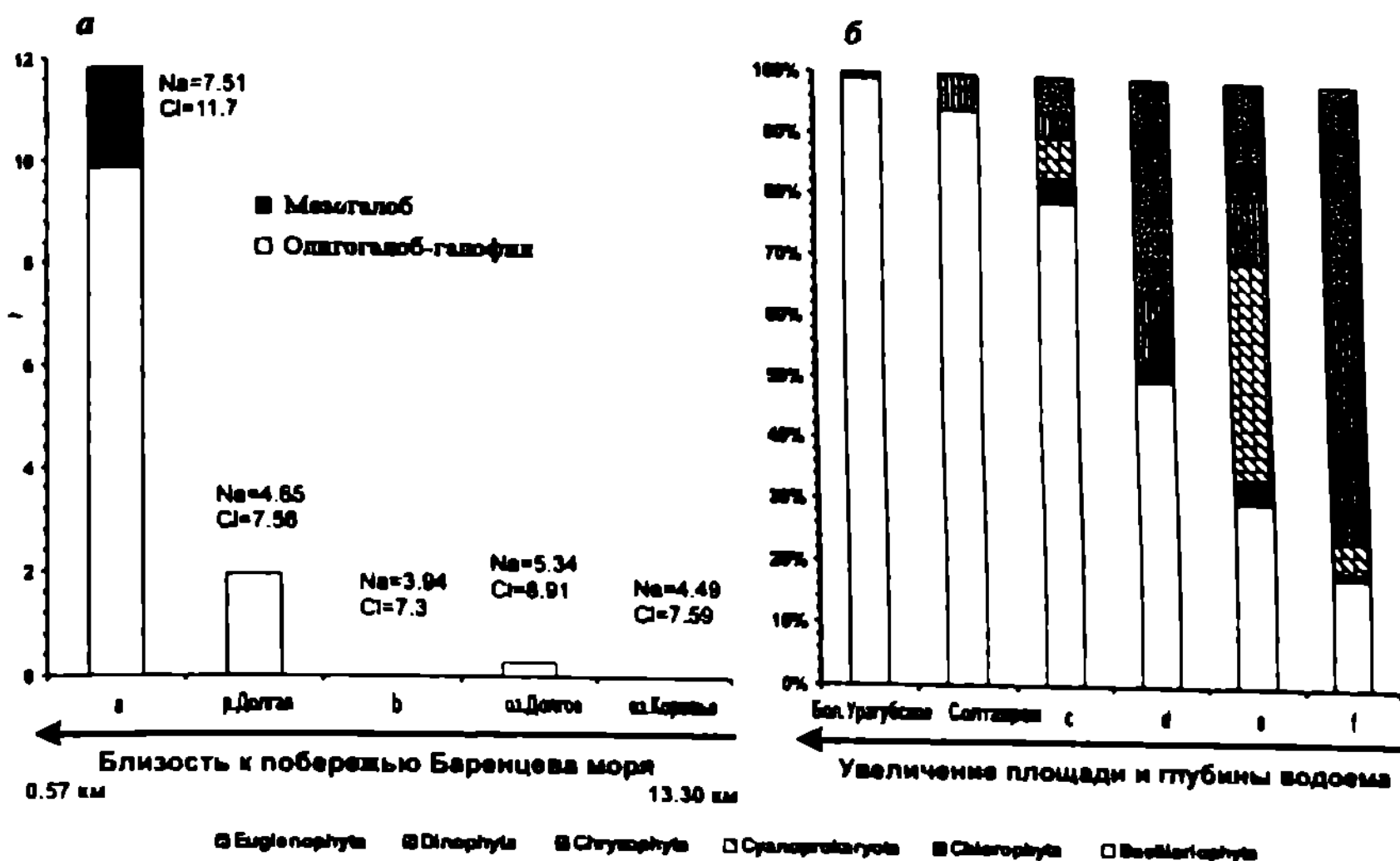


Рис. 2. Особенности структуры сообществ водорослей тундровых и лесотундровых пресноводных экосистем на побережье Баренцева моря:

a – увеличение доли (%) солоноватоводных видов в перифитоне и концентрации Na и Cl (мкг/л) в воде (район 2), *б* – увеличение доли диатомовых водорослей (%) в планктоне озер (район 1), 1–4 – малые озера без названия

водоемах составляли представители отделов Chrysophyta и Xanthophyta, типичные для субарктических озер. Водоросли перифитона водотоков характеризовались высоким обилием (покрытие субстрата 80–100% при толщине обрастаний до 8 см). В структуре сообществ доминировали (до 85%) красные водоросли рода *Batrachospermum*, типичные для незагрязненных водотоков. Происходило формирование большого количества фитобиомассы, играющей ведущую роль в круговоротах веществ и утилизации биогенных элементов, что может быть использовано для оценки потенциала и интенсивности самоочищения водных объектов региона при органическом загрязнении.

Система горных микроландшафтов (Хибинский горный массив) На примере водосбора оз. Большой Вудъявр проведен сравнительный анализ фитоперифитона и фитопланктона различных водоемов и водотоков и обнаружены различия в соотношении основных отделов водорослей и общей численности. Установлено, что наиболее интенсивно фитоперифитон развивается в водных объектах, загрязняемых фосфатами и стоками очистных сооружений г. Кировска, – уровень его развития напрямую зависит от прозрачности воды. Показано, что высокое содержание взвеси ингибирует развитие фитоперифитона, поэтому в интенсивно загрязняемых шахтными водами реках он не обнаружен или развит слабо. Также было отмечено, что на развитие фитоперифитона благотворно влияли воды из самоизливающихся скважин в Хибинском массиве, которые характеризуются сравнительно высокими общей минерализацией (47–62 мг/л) и значениями pH (до 9.7). Самыми бедными в отношении обрастаний оказались верховья рек и перевальные озера. В то же время

фитоперифитон способен развиваться в истоках горных рек (600–700 м над ур. м.) при полном отсутствии почвы и растительности и минимальных концентрациях биогенных элементов (преимущественно *Hydrurus foetidus* Kirchn.). Следовательно, для минерального питания водорослей большое значение имели процессы выветривания.

На примере модельной горной реки были установлены механизмы, регулирующие развитие перифитона в июле: наиболее интенсивно он развивался в пределах поймы реки на пологом участке, где развиты почвенный покров и растительность. Рост перифитона обеспечивали поступающие с этого участка водосбора биогенные элементы, а дополнительным источником были временные лужи с гниющими растительными остатками (листья и пр.). Дальнейшая разработка вопросов функционирования пойменных экосистем может помочь в оценке возможностей экосистем рек для процессов самоочищения (Денисов, Кашулин, 2007). Сезонные изменения в структуре сообществ перифитона проявлялись в увеличении общей численности и покрытия субстрата водорослями в конце лета и начале осени.

Эффекты массового развития водорослей отмечены на стоке горных озер в апреле, когда водоем покрыт льдом. В водоемах, не испытывающих загрязнения, наблюдалось массовое развитие золотистых водорослей (*H. foetidus*), в то время как в озерах, подверженных загрязнению биогенными элементами, активно развивались зеленые нитчатые водоросли рода *Ulothrix*, диатомовые рода *Fragilaria* (*F. capucina* var. *vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bert., *F. capucina* Desm. var. *capucina*) и *Melosira lineata* (Dillw.) Ag. var. *lineata*. Следовательно, в условиях фона массовое развитие водорослей происходит за счет наличия неиспользуемых биогенных элементов в озере, покрытом льдом, которые в то же время востребованы водорослями на стоке, где возникают благоприятные световые условия. Это подтверждает сезонная динамика азота и нитратов, максимальное содержание которых на стоке приходится на апрель – май.

Показано, что при интенсивном загрязнении водоемов рудничными водами апатитовой промышленности водоросли развивались при избытке доступных биогенных элементов. Концентрации хлорофилла *a* в фитопланктоне на порядки превышали его содержание в фоновых водоемах, наблюдалось «цветение» воды в отдельных участках акватории. Развитие доминирующих в течение всего сезона диатомовых водорослей находилось в зависимости от концентрации кремния, а также значений pH (Денисов, Кашулин, 2007; Антропогенные изменения..., 2009). Многолетняя динамика концентрации хлорофиллов показала, что в разные годы влияние гидрохимических факторов на развитие водорослевых сообществ неодинаково. В фоновых водоемах наблюдалась «классическая» картина зависимости развития водорослей от концентрации биогенных элементов, которые были в дефиците. При этом массового развития диатомовых водорослей не происходило, что подтверждается отсутствием зависимости от содержания кремния.

Установлено, что продолжительные атмосферные осадки вызывали перестройку видового состава водорослей, а также в этот период были зарегистрированы максимальные концентрации хлорофиллов *a* и *b*, в то время как содержание хлорофилла *c* в большей степени определялось температурой. Интенсивная прямая солнечная радиация угнетала развитие водорослей, что наблюдалось в период полярного дня.

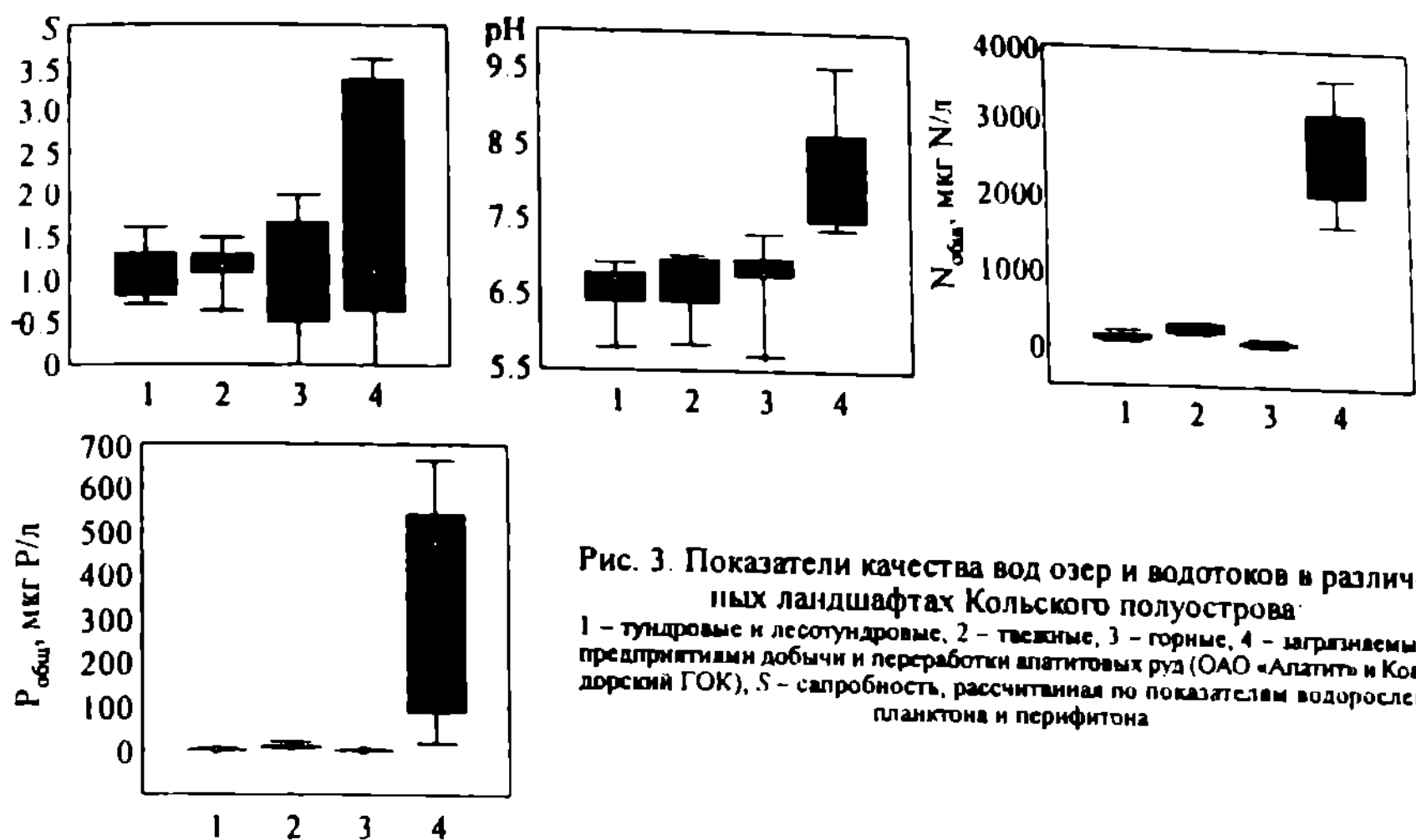


Рис. 3. Показатели качества вод озер и водотоков в различных ландшафтах Кольского полуострова: 1 – тундровые и лесотундровые, 2 – таежные, 3 – горные, 4 – загрязняемые предприятиями добычи и переработки апатитовых руд (ОАО «Апатит» и Ковдорский ГОК), S – сапробность, рассчитанная по показателям водорослей планктона и перифитона

Для водоемов и водотоков исследованных районов были рассчитаны индексы сапробности (S), проанализированы содержание биогенных элементов и величина водородного показателя (рис. 3). Оказалось, что наибольшими значениями S характеризуются водные объекты, испытывающие загрязнение предприятиями по добыче и переработке апатитовых руд (ОАО «Апатит» и Ковдорский ГОК), а также подверженные антропогенному эвтрофированию, что обусловлено экстремально высокими для вод Кольского Севера концентрациями N и P. Показано (Денисов, Кашулин, 2007), что повышенные значения pH также стимулируют развитие водорослей. В то же время водоемы, испытывающие токсическую нагрузку или характеризующиеся высоким содержанием минеральной взвеси, отличались сравнительно небольшими значениями S, на уровне олигосапробных вод, из-за угнетения развития водорослей – сапробионтов. Вероятно, для подобных случаев необходима корректировка сапробного индекса и его адаптация для оценки качества вод по принятым в РФ нормативам либо ограничения по его применению (ГОСТ 17.1 3.07-82). Для водных объектов, не подверженных загрязнению, наибольший разброс величин S был выявлен в горных озерах и водотоках, а наибольшие средние значения – для таежных; промежуточное положение занимали воды тундровой и лесотундровой зон. Все они находились в пределах лимносაპრობной категории вод – степень сапробности варьировала от ксеносапробной до бета-мезосапробной. Средние значения S хорошо коррелировали с содержанием биогенных элементов (см. рис. 3).

Исследование содержания хлорофилла в планктоне малых озер показало, что в эвтрофируемых водах их концентрации могут на порядки превосходить фоновые величины, особенно хлорофилла a (рис. 4). Трофический статус определялся как мезотрофный, отдельные водоемы достигали эвтрофного и гиперэвтрофного (по: Eutrophication..., 1982).

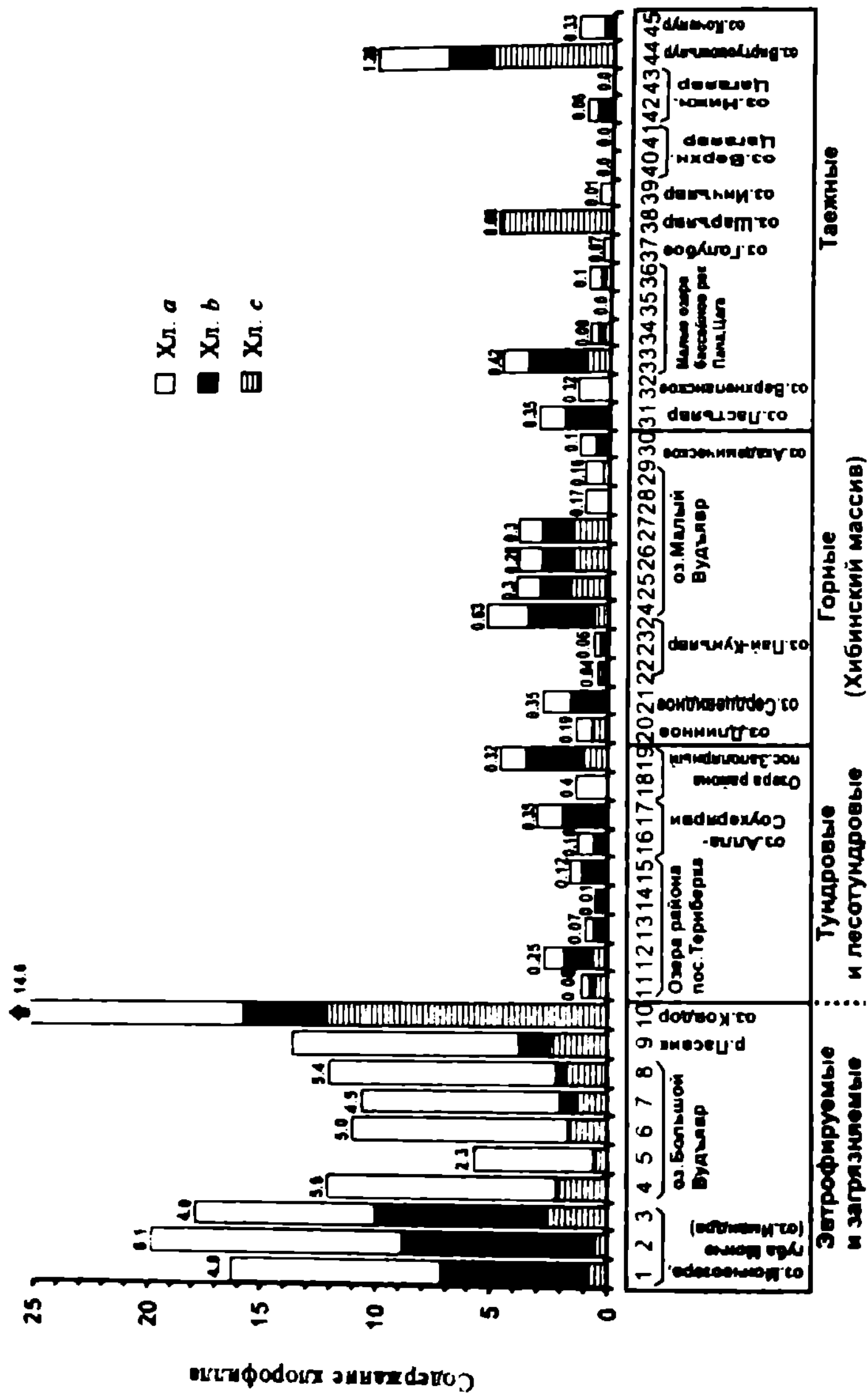


Рис 4 Среднее содержание хлорофиллов и уровень биомассы планктона (цифры над столбиками – г/м³) в малых озерах различных ландшафтов, а также в загрязняемых и эвтрофируемых водосмлах Кольского полуострова

Для озер фоновых районов характерно более высокое соотношение концентраций хлорофиллов *c/a*, чем для эвтрофируемых. Все они, за редким исключением, по содержанию хлорофилла *a* относились к олиготрофным и ультраолиготрофным. Водоемы таежной зоны наиболее сильно отличались по уровню биомассы и концентрации хлорофилла, что определялось наличием широкого спектра локальных условий, включая проточность, батиметрию, связь с болотами и др.

Таким образом, в ненарушенных антропогенной деятельностью водных объектах структурно-функциональная организация водорослевых сообществ определялась локальной дифференциацией условий в пределах ландшафтного комплекса. Все воды относились к лимносaproбной категории (*S* – от 0 до 2.0) и характеризовались ультраолиготрофным и олиготрофным трофическим статусом по содержанию хлорофилла *a*. Антропогенно-модифицированные водные экосистемы отличались экстремально высокими значениями *S* (до 3.5) и содержанием хлорофилла *a* (до 32 мг/м³), в то же время наличие токсического загрязнения и минеральной взвеси угнетало развитие водорослей. Полученные результаты показывают, что требуются дальнейшие исследования в области нормирования антропогенной нагрузки и оценки качества вод на основе показателей водорослевых сообществ.

SUMMARY

ALGAE COMMUNITIES FROM DIFFERENT LANDSCAPES OF THE KOLA NORTH IN THE FRESHWATERS STATE MONITORING

D.B. Denisov

The goal of the present study was to analyze the information about algae communities' structure and functions in water ecosystems of the different landscapes of the Kola Peninsula to use it in water quality monitoring system. In small tundra lakes, the development of algae depends on the chlorides concentrations, as well as the size and depth of the lakes. In taiga streams a lot of algae biomass is formed by the *Barrochosperrum* sp. The mountain water ecosystems are characterized by a wide diapason of algae habitats in a relatively small territory. Anthropogenic influences, including eutrophication and pollution, lead to extremely high saprobic index (*S*) values and plankton chlorophyll-*a* content. The data obtained can be used to assess the type and intensity of anthropogenic influences on different water objects.

СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ ВОДОРосЛЕЙ КАК ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ПОЧВ В РАЙОНАХ НЕФТЕДОБЫЧИ

М.Ф. Дорохова

МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва
E-mail: dorochova@mail.ru

История альгоиндикации состояния почв в районах нефтедобычи началась в середине 1970-х годов. Пионерами в этой области были альгологи Кировского сельскохозяйственного института (под руководством Эмили Адриановны Штина) и Башкирии.

Большое значение для разработки альгоиндикации имели результаты комплексных исследований влияния нефтедобывающего производства на почвы (включая почвенную биоту) в разных природных зонах бывшего СССР. Эти исследования показали, что в районах нефтепромыслов к основным направлениям трансформации почв относятся: механическое нарушение почвенного покрова, загрязнение почв нефтью и их засоление, а также заболачивание территории. Во всех случаях изменяются физико-химические свойства почвы, что вызывает перестройку сообществ почвенных водорослей. Их качественные характеристики (видовое разнообразие, состав доминирующих видов, соотношение экологических групп и жизненных форм) отражают направление и интенсивность техногенного преобразования почв в нефтедобывающих районах (Неганова и др., 1978; Бусыгина и др., 1982; Кабиров, Минибаев, 1982; Кузяхметов и др., 1985; Особенности альгофлоры..., 1985; Ельшина, 1986; Штина, Некрасова, 1988). Составлены списки видов водорослей-индикаторов для основных типов техногенного изменения почв в южной тайге (Ельшина, 1986; Штина, Некрасова, 1988) и на границе лесотундры и северной тайги (Зимонина, 1998).

Почвенно-геохимические исследования выявили большое число источников техногенного (ТГ) воздействия на почвы и разнообразие состава загрязнителей в районах добычи нефти, высокую пространственную неоднородность ТГ трансформации почв (Солнцева, 1998). Очевидно, что для дальнейшей разработки альгоиндикационного метода необходимо детальное изучение сообществ водорослей с «привязкой» к трансформированным почвам нефтедобывающих районов и их свойствам.

Индикационные возможности сообществ почвенных водорослей были изучены на нефтепромыслах Калининградской области. Район исследования находится в подзоне южной тайги и характеризуется умеренно-континентальным климатом и хорошей влагообеспеченностью почв. Исследования охватывали основные типы ТГ трансформированных почв, а также включали моделирование процессов загрязнения нефтью и самоочищения почв в полевых экспериментах. В работе использованы общепринятые в почвенной альгологии методы (Голлербах, Штина, 1969). Численность определяли методом прямого счета в фиксированных 4%-ным формалином пробах. При обсуждении результатов модельных экспериментов принимали во внимание представления микробиологов о типах биологических ответов почвенных микроорганизмов на возрастающие концентрации поллютанта (Диагностические..., 1989; Роль почвенной..., 1989, Гузев, Левин, 1991). Характеристика почв дана на основе материалов лаборатории почвенно-геохимических исследований географического факультета МГУ.

Ненарушенные почвы (агродерново-подзолистые, дерново-подзолистые глееватые, дерново-глеевые слабоподзоленные и дерново-подзолистые глееватые остаточнокarbonатные) характеризовались кислой, слабокислой или нейтральной реакцией (рН 5.0–7.0), низким содержанием водорастворимых солей (менее 0.068%) и нефтепродуктов (менее 0.06 г/кг). Для сообществ водорослей всех ненарушенных почв отмечены довольно высокое видовое разнообразие, представленность четырех основных отделов водорослей (рис. 1), преобладание типично почвенных видов (доля амфибиальных и гидрофильных видов не превышала 10%) и многокомпонентный комплекс доминирующих видов – в

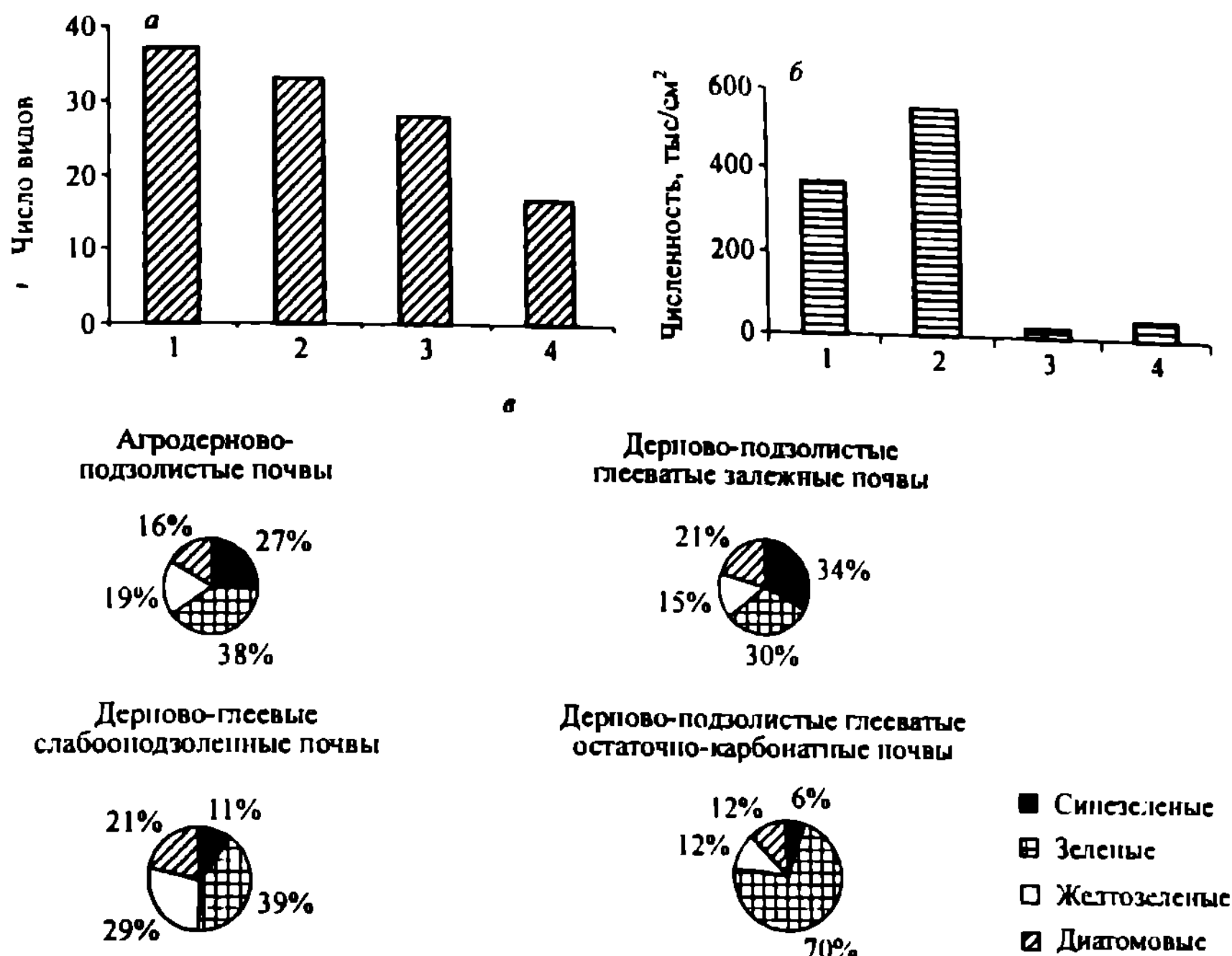


Рис. 1. Основные характеристики сообществ водорослей ненарушенных почв
 а – число видов; б – численность; в – структура сообществ на уровне отделов, 1–4 – почвы 1 – агродерново-подзолистая, 2 – дерново-подзолистая глееватая, 3 – дерново-глеевая слабоподзоленная, 4 – дерново-подзолистая глееватая остаточнокarbonатная

него входили представители всех четырех отделов водорослей, обычных для ненарушенных почв района исследования.

На территории нефтепромыслов наблюдалось существенное изменение физико-химических свойств почв, подвергающихся воздействию ТГ потоков вещества от буровых установок, кустовых площадок, пунктов первичной подготовки нефти и других технических объектов.

В состав ТГ потоков входили соли (преимущественно Cl-Na состава) и нефтепродукты. Это определяло широкое распространение засоленных разностей почв и грунтов, их слабое или умеренное загрязнение нефтепродуктами и подщелачивание (Солнцева, 1998). Наиболее высокие содержания солей (до 2.5%) и нефтепродуктов (до 2 г/кг) обнаружены в ТГ грунтах кустовых площадок, как и максимальные значения pH (до 8.2). Часто происходило заболачивание территории. Вблизи источников загрязнения злаково-разнотравные луга и широколиственные с участием ели леса замещались разреженными пионерными группировками однолетних рудеральных и селетальных сорняков, лугово-солончаковыми сообществами или широколиственными (часто заболоченными) лесами (Неронов, 2008). Слабая конкуренция с высшими растениями и невысокие уровни загрязнения техноген-

ных субстратов и почв определяли интенсивное развитие водорослей на их поверхности.

Особенности ТГ местообитаний определяли характер сообществ почвенных водорослей в районах нефтепромыслов. Их специфика наиболее ярко проявлялась в альгоценозах кустовых площадок. Общее видовое разнообразие водорослей на их поверхности нередко достигало значений, характерных для сообществ водорослей ненарушенных дерново-подзолистых пахотных и залежных почв, но видовой состав коренным образом изменялся. Резко преобладали резистентные к водорастворимым солям и нефтепродуктам виды. Ведущей группой становились синезеленые водоросли, наиболее устойчивые не только к действию приоритетных загрязнителей, но и к высокой инсоляции и иссушению субстрата. Резко сокращалась представленность зеленых и желтозеленых водорослей, отмечались случаи их полного исчезновения (рис. 2, в). Появлялись галофильные виды, отсутствующие в ненарушенных почвах, возрастало число алкалифильных видов. В зависимости от влажности субстрата доля амфибиальных и гидрофильных видов колебалась от 7% до 26%. Высокой была численность водорослей: она на 1–2 порядка превышала максимальные показатели, зарегистрированные для ненарушенных почв (рис. 2, б). В отличие от ненарушенных почв доминировали один или два резистентных вида синезеленых водорослей: *Leptolyngbya nostocorum* (Born. ex Gom.) Anagn. et Kom., *Phormidium paulsenianum* B.-Pet. f. *takyricum* Novitschk., *Ph. ambiguum* Gom., *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur., *Schizothrix arenaria* (Berkley) Gom., *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Leibm. ex Gom. Доля видов, общих с почвами прилежащих к кустовым площадкам территорий, обычно не превышала 35%. Формировались сообщества водорослей, близкие к таковым засоленных аридных почв, которым нет аналогов в природных условиях южной тайги.

Сообщества водорослей почв, загрязненных ТГ потоками от технических объектов, по составу были схожи с альгоценозами ТГ грунтов кустовых площадок, что обусловлено сходством приоритетных загрязнителей. Они также характеризовались ведущей ролью синезеленых водорослей, появлением галофилов, увеличением доли алкалифилов, а на вторично заболачивающихся участках – возрастанием разнообразия амфибиальных и гидрофильных видов, доля которых могла достигать 27% от общего числа видов в сообществе.

Подобный состав имели и сообщества водорослей загрязненных (вследствие аварийных разливов) сырой нефтью почв в краевых частях ореолов загрязнения, где содержания нефтепродуктов в ТГ потоках были невелики.

Во всех случаях на изменения физико-химических свойств почв и грунтов чутко реагировали диатомовые водоросли, что можно использовать при индикаторных исследованиях. На нефтепромыслах Калининградской области в засоленных ТГ местообитаниях разнообразие диатомовых могло достигать более 30% от общего числа видов. Появление галофильных и увеличение доли индифферентных по отношению к солям видов диатомовых (по сравнению с ненарушенными почвами) индицирует не только современный, но и недавний процесс засоления субстрата.

В последнем случае наблюдается диссонанс между довольно высоким разнообразием индикаторной группы диатомовых и содержанием солей в субстрате (0.2–0.3%). В районе исследования на процессы ТГ засоления-рассоления субстратов указывает наличие следующих видов: *Luticola nivalis* (Ehr.) Mann,

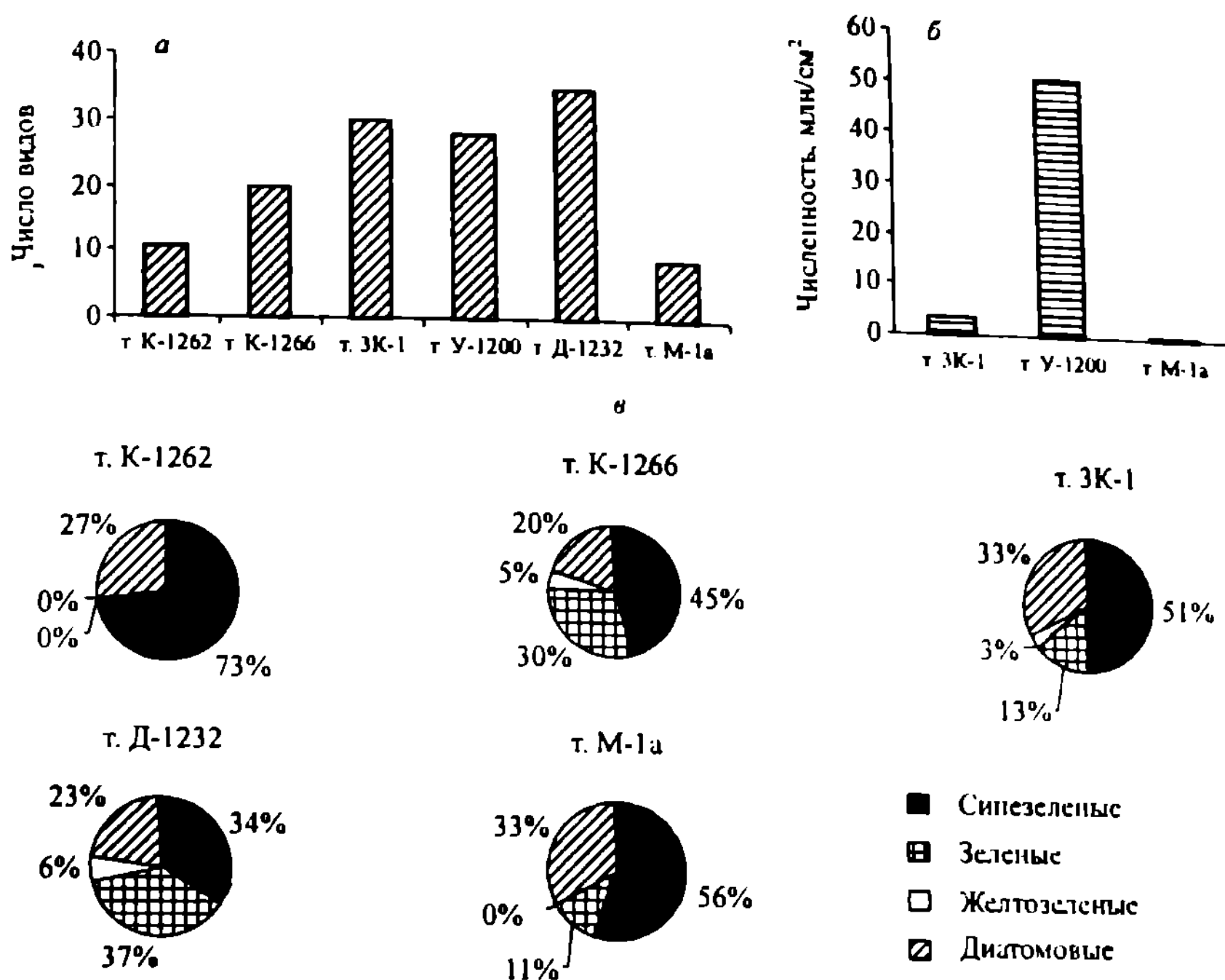


Рис. 2. Основные характеристики альгоценозов техногенных группов
 а – число видов, б – численность, в – структура сообщества на уровне отделов, т. К-1262 и др. – точки отбора проб

Navicula veneta Klütz., *Nitzschia frustulum* var. *perminutum* Grun., *Staurosirella pinnata* (Ehr.) Williams et Round, *Tryblionella debilis* Arn. ex O'Meara, *T. levidensis* W. Sm.

Моделирование процессов загрязнения-самоочищения почвы от нефти в полевых условиях позволяет получить информацию о глубине ее повреждающего действия на водоросли в зависимости от первичного уровня ТГ нагрузки и продолжительности периода острого токсического действия поллютанта.

В первой серии полевых экспериментов изучали влияние высокой дозы нефти (100 л/м²) на сообщества водорослей дерново-подзолистых и дерново-глебовых почв, влияние на фототрофный компонент микробного сообщества как обессоленной (товарной), так и сырой нефти. Изменения физико-химических свойств были максимальны при загрязнении почвы сырой нефтью. Внесение высокой дозы нефти во всех случаях вызывало резкое ингибирование почвенных водорослей. Через 7 дней после начала эксперимента численность водорослей составила менее 7% от фонового уровня. В условиях гумидного климата Калининградской области период острого токсического действия нефти на водоросли относительно непродолжительный: уже через год после эксперимен-

тальной заливки нефти в изученных почвах начиналось формирование альгогруппировок, главным образом за счет развития зеленых водорослей. Их численность в дерново-глеевых почвах достигала 58 тыс/см², что более чем вдвое превышало численность водорослей в незагрязненных почвах.

Дополнение флористического подхода анализом характера ответной реакции сообщества водорослей на загрязнение расширяет индикационные возможности почвенных водорослей. Результаты полевых и лабораторных экспериментов с разными типами почв и изучение микробиоты в почвах районов нефтепромыслов свидетельствуют о наличии четырех типов биологических ответов почвенных микроорганизмов на загрязнение почв нефтью в градиенте ее концентрации (Роль почвенной микробиоты..., 1989; Гузев, Левин, 1991). Этот подход дает возможность определить границы устойчивого функционирования (зона гомеостаза), критические уровни (вызывающие необратимые качественные изменения – зона резистентности) и пределы развития (зона репрессии) микробных сообществ в нефтезагрязненных почвах.

Во второй серии полевых экспериментов изучали ответную реакцию альгосообществ основных типов почв Калининградской обл. на разную первичную нагрузку (использовали обессоленную нефть). Выявление ответных реакций сообществ водорослей на градиент концентрации нефти осуществлялось на основании данных количественного учета применительно к разным эколого-морфологическим группам. Рассматривали представленность следующих эколого-морфологических групп: зеленые и желтозеленые одноклеточные, зеленые колониальные, зеленые и желтозеленые нитчатые, синезеленые колониальные, синезеленые нитчатые и диатомовые. Это позволило определить особенности изменения структуры сообществ водорослей, одновременно получив данные о доминирующих группах и численности. Доминирующей считалась группа, численность которой была выше 20% от общей численности водорослей в данном сообществе (Роль почвенной микробиоты..., 1989). Параллельно общепринятыми методами определяли видовой состав водорослей в сообществе.

Установлено, что реакция сообществ водорослей на возрастающие первичные нагрузки в изученных почвах (см. таблицу) определялась уровнем остаточного содержания нефти в корнеобитаемом слое почвы. Для большинства почв области диапазон содержания нефти в корнеобитаемом слое, равный 15–50 г/кг, является критическим: даже при однократном загрязнении происходили необратимые качественные изменения сообществ водорослей (зона резистентности). Такой уровень загрязнения в этих почвах достигался уже при минимальной первичной нагрузке (дозе нефти 12.5 л/м²). Для намывных агродерново-глеевых почв нижних частей склонов моренных холмов удалось определить предел устойчивого функционирования сообществ водорослей – содержание нефти в корнеобитаемом слое, равное 10 г/кг.

Таким образом, с помощью почвенных водорослей, являющихся одной из самых чувствительных к действию нефти групп почвенных микроорганизмов, можно решать разнообразные задачи, связанные с мониторингом состояния почв и грунтов в районах нефтепромыслов: изучать характер ТГ изменения свойств почв и грунтов, определять длительность острого токсического действия нефти на микробиоту, выявлять пределы устойчивого функционирования и критические уровни ТГ нагрузки на почву.

Ответная реакция сообществ водорослей на загрязнение почв нефтью

Почвы	Дозы внесенной нефти, л/м ²					
	12.5	25.0	50.0	100.0		
Намытые агродерново-глеевые нижних частей склонов	Небольшое увеличение численности (зона гомеостаза)					
Дерново-глеевые высоких пойм малых водотоков					Изменение степени доминирования видов, появление новых (устойчивых) видов, увеличение численности (зона стресса)	
Агродерново-подзолистые вершин моренных холмов						
Агродерново-подзолистые средних и нижних частей склонов Дерново-глеевые средних пойм малых водотоков	Обеднение видового состава, резкое доминирование устойчивых к нефти видов, уменьшение численности (зона резистентности)					
Перегнойно-глеевые днищ крупных логов	Резкое уменьшение численности и видового разнообразия (зона репрессии)					

Изучение сообществ почвенных водорослей в нефтедобывающих районах целесообразно проводить параллельно с изучением физико-химических параметров почвы.

SUMMARY

SOIL ALGAE COMMUNITIES AS INDICATORS OF SOIL CONDITIONS IN REGIONS OF OIL PRODUCTION

M. F. Dorokhova

A research into indicative capacities of soil algae was carried out in one of the oil-producing areas in the European part of Russia. It has been shown that the composition of algae communities affected by technical objects is in accordance with major tendencies of geochemical transformation of soils and grounds. The dynamics of variations in species diversity and that of the ratio between different ecological and morphological groups of soil algae helps to establish duration of the period of toxic effects on microbiota and to reveal a critical level of soil contamination.

СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АЛЬГОГРУППИРОВОК ВТОРИЧНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ НА КРАЙНЕМ СЕВЕРЕ

Н.М. Зимонина

Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров
E-mail: ecolab@vshu.kirov.ru

В связи с интенсивным освоением природных ресурсов Крайнего Севера остро встает проблема восстановления природного потенциала на нарушенных территориях. В тундровой зоне восстановление механически нарушенного почвенно-растительного покрова проходит стадию травянистых сообществ лугового типа (Матвеева, 1989; Сумина, 1992). Ведущим механизмом восстановительной сукцессии является оборот органического вещества (Штина, 1991). Высокая скорость создания и утилизации органического вещества водорослей обуславливает их активное участие в функционировании вторичных биогеоценозов. Поэтому количественные характеристики альгогруппировок являются важной частью эколого-ценотических исследований и могут быть использованы в оценке эффективности рекультивационных мероприятий.

Цель настоящей работы – выявление количественных характеристик альгогруппировок вторичных травянистых сообществ Крайнего Севера и их изменений в ходе сукцессии. Исследовали альгогруппировки самозарастающих техногенных грунтов (суглинков, аргиллитовый щебень) на отвалах закрытой шахты «Юнь-Яга» и лисохвостно-мятликовый многолетний (посев 1958 г.) сеяный луг. Объекты расположены на территории Воркутинского промышленного района в подзоне южных гипоарктических тундр.

Естественное зарастание отвалов шахты протекает медленно. На нарушенных территориях Юньягинского месторождения выявлены три стадии восстановления растительности: нулевая, пионерная и стадия разнотравно-злаковых сообществ лугового типа (Кулюгина и др., 2005). Обследованы альгогруппировки пионерных разнотравных сообществ (ОПП 7–15%) с доминированием смолевки, иван-чая узколистного, мятлика альпийского и альгогруппировки разнотравно-злаковых сообществ (ОПП 100%) с господством мятлика лугового, овсяницы красной и хвоща полевого. Флора водорослей Юньягинского месторождения изучена Е.Н. Патовой и М.Ф. Дороховой (2005), состав зеленых водорослей выявлен В.М. Андреевой (2006). Мы ограничились выявлением доминантных видов.

На многолетнем сеянном лугу альгологические пробы были отобраны в июле-августе 2009 г., т.е. в начале второго десятилетия после прекращения агроухода и вступления луга в «ассимиляционную» стадию восстановления зонального биоценоза (Котелина и др., 1998; Панюков и др., 2005). Изучение физико-химических параметров грунтов и примитивных дерново-глеевых почв угольных отвалов выполнены М.Ф. Дороховой (2005) и С.В. Деневой (2005). О почвах многолетнего сеяного луга имеются подробные сведения (Котелина и др., 1979; Панюков и др., 2005).

Отбор проб проводился по общепринятой в почвенной альгологии методике с соблюдением принципов получения респрезентативной выборки (Хазиев,

Кабилов, 1986). Среднюю пробу составляли из пяти индивидуальных объемом $25 \text{ см}^3 (5 \times 5 \times 1)$, отобранных в шахматном порядке с учетных площадок. Численность водорослей определяли методом прямого счета, биомассу объемно-расчетным методом (Голлербах, Штина, 1969), продукцию водорослей – как сумму достоверных приростов биомассы за время наблюдений (Домрачева, 1974). В подготовке образцов к счету использовалась методика, рекомендованная Г.Н. Перминовой (1980) для целинных и освоенных тундровых почв.

~ Для сравнения полученных нами результатов и литературных данных биомасса водорослей представлена в мг/г почвы, продукция – в кг/га. Математическая обработка результатов выполнена по общепринятой методике (Плохинский, 1970; Шмидт, 1984). В таблицах и на графиках представлены средние величины. Значимость данных составила 0.05%.

Альгогруппировки травянистых сообществ на техногенных грунтах и их количественные характеристики

Пионерные разнотравные сообщества на суглинке и аргиллитовом щебне. На техногенных грунтах наибольшая численность клеток водорослей выявлена на суглинистых субстратах под пионерными разнотравными группировками. Ведущее положение в структуре численности и биомассы занимали нитчатые синезеленые водоросли (рис. 1): численность колебалась в пределах 173–2864 тыс. кл/г, биомасса – в пределах 0.01–0.12 мг/г грунта. Основу численности создавали синезеленые водоросли с шириной трихомов 2–3.3 мкм (*Phormidium foveolarum* (Mont) Gom., *Ph. animale* (Ag. ex Gom.) Anagn. et. Kom., *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. et Kom.), основу биомассы – синезеленые с шириной трихомов 5.5–6.5 мкм (*Phormidium autumnale* Ag. ex Gom., *Ph. lividum* Näg.). Наличие свободных от высших растений пространств и щелочная реакция суглинка создавали благоприятные условия для развития данной группы водорослей.

На слабозадернованном суглинке доля зеленых и диатомовых водорослей в численности и биомассе была незначительной (см. рис. 1): средняя численность зеленых составила 11 тыс. кл/г, диатомовых – 6 тыс. кл/г грунта, средняя биомасса – 0.005 и 0.003 мг/г соответственно.

Техногенные грунты Юньягинского месторождения слабо обеспечены азотом. В связи с этим особый интерес представляют обнаруженные на суглинках азотофиксирующие водоросли. Наиболее интенсивное их развитие характерно для суглинистых субстратов по сравнению с другими обследованными участками. Средняя биомасса азотфиксаторов в данном местообитании составила 0.006 мг/г – это в основном представители родов *Anabaena* и *Nostoc*.

В альгогруппировках пионерных сообществ на аргиллитовом щебне отмечена наименьшая численность водорослей среди исследованных экотопов (табл. 1), что связано как с преобладанием одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей, так и экстремальными экотопическими условиями. К факторам, ограничивающим развитие водорослей на слабозадернованном щебне, очевидно, можно отнести сильную солнечную инсоляцию (цвет породы темно-серый до черного), неустойчивое увлажнение и высокую температуру на поверхности грунта (до 55°C)

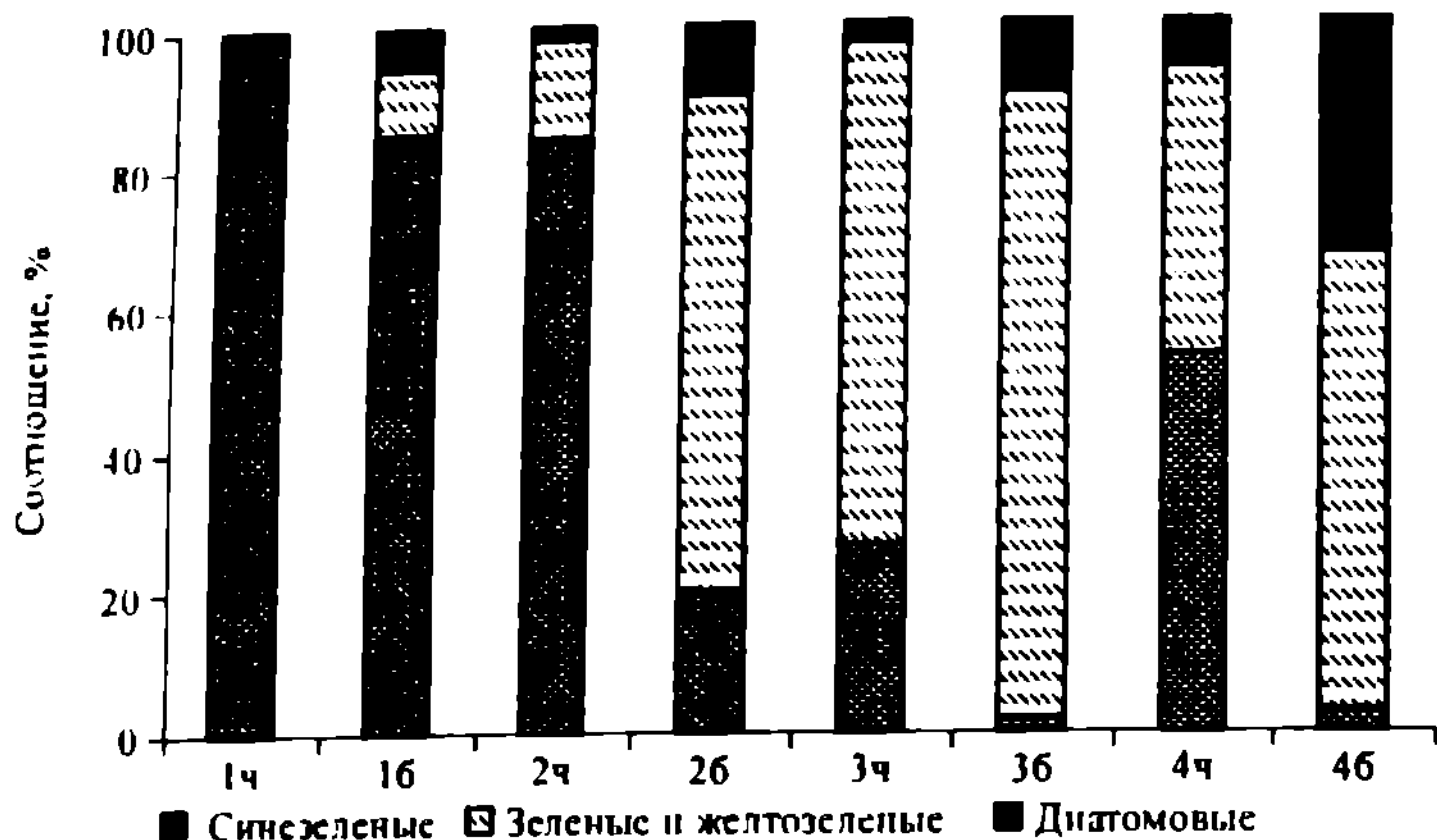


Рис 1 Соотношения численности (ч) и биомассы (б) в ходе сукцессии. Пионерные разнотравные сообщества: 1 – на суглинке, 3 – на щебне; разнотравно-злаковые сообщества лугового типа: 2 – на суглинке, 4 – на щебне

В данном местообитании основу численности и биомассы составляли одноклеточные зеленые водоросли, представители Ch-жизненной формы, устойчивые к экстремальным условиям влажности и температуры. Численность их клеток колебалась в пределах 27 – 124 тыс. кл/г, биомасса – 0.01–0.06 мг/г грунта. Следующими по значимости в структуре биомассы были диатомовые водоросли (см. рис. 1) – их средняя биомасса составила 0.003 мг/г грунта, а основу биомассы составили *Pinnularia borealis* Ehr. var. *borealis* и *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. со средним объемом клеток 2340 мкм³. Благоприятным условием для развития крупноклеточных диатомовых водорослей может считаться высокое содержание кремния в горных породах грунта (Красавин, Катаева, 2003). Данный тип сингенеза с активным участием одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей впервые был описан М.Ф. Дороховой (1989) для нарушенных в процессе угледобычи почв южной тайги и лесостепи. Таким образом, на начальных этапах сингенеза величина и структура количественных показателей водорослевых сообществ были разнообразными и определялись характером грунта.

Разнотравно-злаковые сообщества лугового типа. Для этих сообществ на суглинке по сравнению с пионерными фитоценозами характерно снижение интенсивности развития водорослей (см. табл. 1). Сингенез водорослевых сообществ сопровождался изменением соотношения синезеленых и зеленых водорослей в структуре количественных показателей (рис. 1). Увеличение роли зеленых водорослей в структуре биомассы альгогруппировок задернованного суглинка по сравнению со слабозадернованным связано с увеличением общего количества клеток зеленых водорослей более чем в 2 раза (29 тыс. кл/г), ростом участия в создании биомассы крупноклеточных форм зеленых водорослей и исчезновением широкотрихомных видов нитчатых синезеленых водорослей. Имеются данные о снижении участия нитчатых синезеленых водорослей в структуре альгогруппировок при образовании плотной дернины (Голлербах, Штина, 1969, Шушуева, 1977)

Количественные показатели травянистых сообществ на техногенных грунтах

Показатели	Суглинок		Аргиллитовый щебень	
	Пионерное разнотравное сообщество	Разнотравно- злаковое сообщество	Пионерное разнотравное сообщество	Разнотравно- злаковое сообщество
Численность, тыс. клеток в 1 г грунта	1135	210	75	102
Биомасса, мг/г грунта	0.05	0.02	0.034	0.06
Продукция за 10 дней, кг/га	32.8	9.5	26.45	15.5
Продукция за месяц, кг/га (экстраполяция)	98	28	79	43

На задернованном щебне по сравнению со слабоздернованным наблюдалось увеличение численности и биомассы почвенных водорослей (см. табл. 1), что, вероятно, связано со стабилизацией гидротермического режима почвогрунта под высшей растительностью. Под разнотравно-злаковой растительностью на аргиллитовом щебне сохранялось господство одноклеточных зеленых водорослей убиквистов: численность составляла 41 тыс. кл/г, биомасса колебалась в пределах 0.03–0.07 мг/г грунта. Существенную роль в структуре биомассы задернованного щебня продолжали играть крупноклеточные диатомовые водоросли (см. рис. 1) – их биомасса по сравнению с биомассой водорослей пионерных сообществ увеличилась на порядок и составила 0.03 мг/г. Синезеленые водоросли играли второстепенную роль.

В целом количество органического вещества водорослей в сингенетических травянистых сообществах колебалось в пределах 0.02–0.06 мг/г грунта.

Продукция водорослей. Наиболее полную роль водорослей как продуцентов в функционировании экосистем характеризует количество создаваемого ими органического вещества. Ежедневные наблюдения в течение 10 суток за динамикой биомассы водорослей подтверждают выводы Г.Н. Перминовой (1980) о пульсационном характере изменений численности и биомассы водорослей и их значительных колебаниях в целинных и освоенных тундровых почвах. Альгогруппировки разных стадий зарастания отличались размахом колебаний и частотой достоверных прибавок биомассы. Под пионерными разнотравными сообществами за период наблюдений отмечены четыре случая достоверного возрастания биомассы водорослей. Максимальный суточный прирост составил 0.07 мг/г (суглинок) и 0.04 мг/г (щебень). В эти же сроки под разнотравно-злаковыми сообществами отмечены только два достоверных подъема биомассы. В обоих случаях прирост биомассы имел близкие значения: 0.02 мг/г (суглинок) и 0.03 мг/г (щебень). Данные о особенностях сказались на размерах продукции. Наибольшая продуктивность была характерна для водорослей пионерных разнотравных сообществ (см. табл. 1).

Таким образом, почвенные водоросли вносили определенный вклад в создание первичной продукции сингенетических травянистых сообществ и активно участвовали в процессах почвообразования на техногенных грунтах (Зимошина, 2008). В сингенетических травянистых сообществах существенное влияние на величину и структуру количественных показателей альго-

группировок оказывали характер грунта и степень зарастания высшей растительностью.

Альгогруппировки сеяных лугов

В июле 2009 г. был проведен отбор альгологических проб на многолетнем сеянном лугу под Воркутой (Хантимер, 1974). Специальные агротехника и агро-режим позволили поддерживать производственную продуктивность луга на протяжении 40 лет. Мониторинг состояния луга проводили сотрудники Отдела геоботаники и проблем природовосстановления Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Биогеоэкологические исследования..., 1979; Котелина и др., 1998; Панюков и др., 2005). Альгофлора луга изучена М.В. Гецен и Г.Н. Перминовой (Перминова, Гецен, 1979; Перминова и др., 1982). В 1977–1979 гг. Г.Н. Перминовой (1980) получены первые сведения о продукции водорослей луговых агроценозов. В 1998 г. агроуход был прекращен, луг вступил «в постаграрную» стадию развития по механизму вторичной восстановительной сукцессии. Результаты количественного анализа водорослей приводятся в сравнении с этими данными.

Минимальная интенсивность развития водорослей характерна для новоосвоенных тундровых почв – однолетний луг (табл. 2). На пятилетнем лугу (стадия становления агроценоза) по сравнению с однолетним численность и биомасса водорослей увеличивались, а в их структуре начинают активно участвовать синезеленые водоросли – до 70% численности (Арчегова и др., 1977). Максимальная интенсивность развития водорослей была отмечена на этапе стабильного функционирования лугового агроценоза – многолетний луг. Численность, биомасса и продукция водорослей в почвах пятилетнего луга (пробы 2009 г.) по сравнению со стадией стабильного функционирования заметно снижалась. Вероятно, это связано с ухудшением светового и водно-воздушного режимов почвы вследствие накопления мощного слоя опада на поверхности почвы после снятия агрорежима (Панюков и др., 2005). Так, в альгологических пробах количество клеток водорослей колебалось в пределах 340–904 тыс/г почвы,

Таблица 2

Количественные показатели альгогруппировок сеяных лугов Воркутинской тундры

Показатели	Местообитание (год посева трав)						
	Однолетний луг (1974)	Пятилетний луг (1970)	Многолетний луг (1958)				
			Год наблюдений				
			1975 [*]	1977 ^{**}	1978 ^{**}	1979 ^{**}	2009 ^{**}
Численность тыс. к/г почвы	375	1290	713	1300	2420	2400	619
Биомасса мг/г	0.08	0.12	0.17	0.30	0.30	0.54	0.29
Продукция за месяц к/га (экстраполяция)		–	–	–	288	549	200

Примечание. Проверка означает отсутствие данных: * – по Перминова, Гецен, 1979, ** – Перминова и др., 1982, — – наши данные

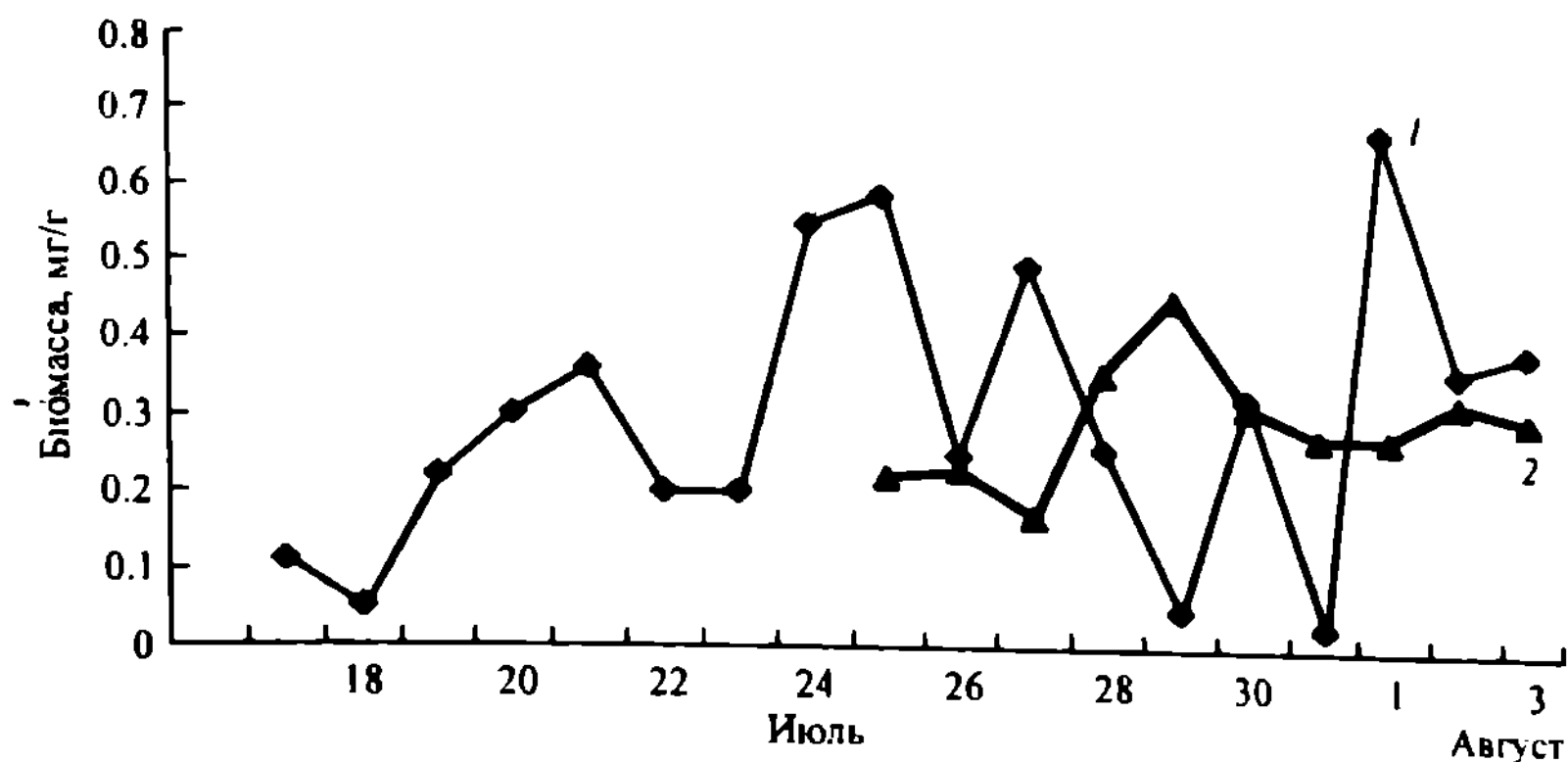


Рис. 2. Ежесуточная динамика общей биомассы водорослей многолетнего сеяного луга. 1 – 1978 г., данные Г.Н. Перминовой (1980), 2 – 2009 г., наши данные

биомасса – в пределах 0.20–0.46 мг/г почвы. В структуре количественных показателей ведущая роль принадлежала одноклеточным зеленым водорослям – на их долю приходилось более 80% численности и биомассы, синезеленые составляли 17% численности и 5% биомассы, а диатомовые – 2 и 10% соответственно. В создании органического вещества лугового фитоценоза принимали участие и азотфиксирующие синезеленые водоросли.

В 2009 г. представители рода *Nostoc* встречались более чем в половине количественных проб, средняя биомасса их клеток составила 0.015 мг/г почвы, что на порядок ниже по сравнению с почвами Воркутинского многолетнего луга (0.18 мг/г) на стадии его стабильного развития (Перминова и др., 1982). Снижение интенсивности развития этих водорослей может быть связано как с накоплением на поверхности почвы мощного слоя слабо разложившихся растительных остатков, так и ненормированным вывозом навоза с близлежащих ферм. Отрицательное влияние на почвенные водоросли дерново-подзолистых почв свежего органического вещества животноводческих стоков с высоким содержанием азота выявлено О.А. Малышевой (1992).

В постаграрный период развития агроценоза по сравнению со стадией стабильного функционирования снизилась и продукция водорослей (см. табл. 2). Это может быть связано как с ухудшением экотопических условий, так и уменьшением суточной амплитуды колебаний и сокращением частоты достоверных подъемов биомассы (рис. 2). Данное явление вполне согласуется с общеэкологической закономерностью стабилизации функциональных показателей экосистем на поздних этапах сукцессии (Одум, 1975). За 10-дневный период наблюдений отмечены три достоверных случая возрастания биомассы, максимальный прирост составил 0.19 мг/г, или 37 кг/га.

Таким образом, изменения величины и структуры количественных показателей алытогруппировок свидетельствуют об активно идущих сукцессионных процессах в луговых сообществах тундры. Почвенные водоросли вносят определенный вклад в создание продукции вторичных травянистых фитоценозов на Крайнем Севере. Численность, биомасса и продукция почвенных водорослей сеяных

лугов почти на порядок выше по сравнению с количественными показателями альгогруппировок сингенетических травянистых сообществ техногенных грунтов, что позволяет положительно оценить биологическую рекультивацию техногенно нарушенных территорий тундры с использованием местных видов трав.

Работа выполнена на базе Республиканского экологического центра по изучению и охране восточноевропейских тундр как часть комплексных мониторинговых исследований, проводимых под руководством д.б.н. М.В. Гецен.

SUMMARY

QUANTITATIVE PARAMETERS SUCCESSIONAL CHANGES IN ALGAE GROUPS OF SECONDARY HERBACEOUS COMMUNITIES IN THE EXTREME NORTH

N.M. Zimonina

Quantitative characteristics of algal groups in secondary grassland communities and their changes during succession were investigated.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ ДЛЯ БИОКОНТРОЛЯ СОСТОЯНИЯ ПОЧВЫ ПРИ ЕЕ ХИМИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

Л.В. Кондакова, Л.И. Домрачева

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар
Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров
E-mail: ecolab@vshu.kirov.ru

Поллютанты, попадающие в почву в результате деятельности людей, оказывают сильное воздействие на ее микробную составляющую, в том числе на фототрофный компонент – эу- и прокариотные водоросли (цианобактерии). Проблема взаимодействия поллютантов и микрофототрофов исследуется в нескольких направлениях. Так, в чистых культурах изучают изменение морфологических, физиологических и биохимических свойств клеток водорослей при их контакте с токсикантами (Гапочка, 1999; Гайсина и др., 2008). Показано, что токсическое действие таких поллютантов, как тяжелые металлы, пестициды, удобрения, проявляется в ингибировании процессов фотосинтеза, азотфиксации, кинетики роста и т. п. Другое важное направление исследований связано с вопросами диагностики и индикации состояния почвы при ее загрязнении по изменению качественного и количественного состава альгогруппировок. Доказано, например, что загрязнение почвы приводит к снижению видового разнообразия, монофикации альгоценозов, выходу на лидирующие позиции при разных типах загрязнения отдельных видов или группировок водорослей (Кабилов, 1995; Штина и др., 1998; Домрачева, 2005; Кондакова, Домрачева, 2007).

Наличие четких ответных реакций фототрофов на возрастающие концентрации ксенобиотиков позволяет использовать данные виды водорослей в каче-

стве тест-организмов (Применение..., 2008), а также применять групповой анализ поверхностных разрастаний при «цветении» почвы для ее экологической экспертизы. В последние годы круг поллютантов, попадающих в почву, практически не снижается, наоборот, к числу загрязнителей окружающей среды (ОС) присоединяются все новые вещества, степень токсичности которых в жизни почвенной микробиоты и требуется определить.

В данной работе исследовалось влияние на почвенную альгофлору таких соединений, как ацетат свинца (в дальнейшем – свинец), пирофосфат натрия (ПФН) и азид натрия (азид). Выбор данных поллютантов определяется следующим: свинец как представитель тяжелых металлов является одним из очень опасных, традиционных и повсеместно распространенных загрязнителей; ПФН как форма техногенного фосфора может потенциально оказаться в ОС при уничтожении фосфорорганических отравляющих веществ (ФОВ). Вопрос о циркуляции данного соединения в ОС чрезвычайно актуален для Кировской области, где с 2006 г. действует объект по уничтожению химического оружия.

Азид натрия в сухом виде используется при производстве взрывчатых веществ. Для решения проблемы конверсии данного вещества в мирное время пытаются отыскать реальные пути его утилизации, безопасные для ОС. В последние годы возникла идея дезинфекции газонов и других городских территорий с помощью азидата натрия против яиц гельминтов, распространяемых с экскрементами домашних и бродячих плотоядных (Возможность применения..., 2008). Однако применению данного препарата в качестве дезинфеканта в определенной концентрации должна предшествовать его оценка безопасности.

Все опыты были заложены на дерново-подзолистой почве: действие свинца изучали на пахотной почве под посевами яровой пшеницы, ПФН – на участке под лугом, азид натрия – в городской среде под посевом газонных трав. Поллютанты вносили на делянки в двух концентрациях. Дозы вносимого свинца составляли 600 и 1200 мг/кг почвы. Доза внесения ПФН (расчетная доза – РД) соответствовала уровню его предельного выпадения на поверхность почвы, который рассчитывался исходя из предположения, что весь фосфор, входящий в состав ФОВ, при сжигании продуктов детоксикации будет выброшен в атмосферу в форме ПФН: 1 РД для дерново-подзолистой почвы составила 4.5 г/м², соответственно при 10 РД доза внесения ПФН – 45 г/м². Концентрация азидата натрия, которым поверхностно обрабатывали почву микроделянок, составляла 0.1 и 0.3%. Пробы почвы для качественного и количественного анализа альгофлоры отбирали через 3 мес. после закладки опыта. Видовой состав водорослей определяли в водных и чашечных культурах, численность клеток подсчитывали на мазках под микроскопом.

Влияние поллютантов на видовой состав водорослей

Свинец в изученных концентрациях оказывает негативное влияние на качественный состав альгофлоры, способствуя упрощению его структуры (табл. 1). Доминантами контрольной дерново-подзолистой почвы были цианобактерии и диатомовые водоросли, выявленные как при прямом микроскопировании почвы, так и при культивировании в чашечных культурах: *Cylindrocapsa licheniforme* (Bory) Kütz. ex Born. et Flah., *C. muscicola* Kütz. ex Born. et Flah.,

Влияние свинца на видовой состав водорослей в дерново-подзолистой почве

Концентрация свинца, мг/кг	Число видов				
	Cyanophyta	Bacillariophyta	Xanthophyta	Chlorophyta	Всего
Контроль	16	5	1	6	28
600	6	3	1	5	15
1200	6	3	0	4	13

Таблица 2

Группы фототрофов дерново-подзолистой почвы и их изменение под влиянием пирофосфата натрия

Вариант	Число видов				
	Cyanophyta	Bacillariophyta	Xanthophyta	Chlorophyta	Всего
Контроль	5	5	7	13	30
1 РД	6	4	7	19	36
10 РД	6	4	3	12	25

Nostoc linckia f. *muscorum* (Ag.) Elenk., *Trichormus variabilis* (Kütz. ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn., *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. ex Gom., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Luticola mutica* (Kütz.) Mann, *Navicula pelliculosa* (Bréb. ex Kütz.) Hise. В почве, подверженной загрязнению свинцом в концентрации 600 мг/кг, произошло упрощение структуры альгоценоза, а концентрация 1200 мг/кг оказывала более негативное действие на видовой состав альгофлоры.

Действие пирофосфата натрия на видовой состав альгофлоры проявлялось поразному. При внесении 1 РД увеличивалось видовое разнообразие альгофлоры, а при 10 РД проявлялось токсическое действие поллютанта (табл. 2). Устойчивыми к действию пирофосфата натрия оказались виды: *Cylindrospermum licheniforme*, *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot, *Lyngbya boryana* (Kütz.) Kirch. ex Hansg., *Phormidium formosum* (Bory. ex Gom.) Anagn. et Kom., *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. et Kom., *L. frigida* (Fritsch) Anagn. et Kom., *Chlamydomonas gloeogama* Korsch. f. *gloeogama*, *Chlorella vulgaris* Beijer., *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) Silva et al.

Влияние азиды натрия на альгофлору изучено на городской почве. В контрольной пробе почвы выявлено 24 вида водорослей и цианобактерий. Доминантами сообществ являлись *Phormidium formosum*, *Microcoleus vaginatus*, *Hantzschia amphioxys*, *Stichococcus chodatii* Heering. После обработки почвы азидом наблюдали длительную задержку развития водорослей. Однако через 2 мес. после обработки почвы видовой состав альгофлоры восстанавливался до уровня контрольного варианта и выше.

Влияние поллютантов на численность водорослей в почве

При загрязнении почвы свинцом обнаружены достоверные изменения количественных характеристик альгоценозов. При любой применяемой концентрации численности фототрофов в почве резко (в 4 раза) снижались (табл. 3), в

Таблица 3

Влияние свинца на численность водорослей в дерново-подзолистой почве, тыс. кл/г

Концентрация свинца, мг/кг	Группы водорослей					
	Одноклеточные зеленые	Нитчатые зеленые	Диатомей	Безгетероцист-ные синезеленые	Гетероцистные синезеленые	Всего
0 (контроль)	1470±185	89±18	155±19	878±103	1130±145	3722±470
600	230±13	0	20±4	530±40	120±24	900±81
1200	130±9	0	10±3	600±77	200±46	940±135

Таблица 4

Влияние ПФН на численность водорослей в дерново-подзолистой почве, тыс. кл/г

Вариант	Группы водорослей			
	Зеленые	Диатомовые	Синезеленые	Всего
Контроль	900±173	130±5	2100±107	3130±285
1 РД	230±6	270±15	2900±500	3400±521
10 РД	200±10	100	730±115	1030±125

первую очередь за счет группировок одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей, а также азотфиксирующих гетероцистных цианобактерий (синезеленых водорослей). Полностью исчезали из структуры популяций нитчатые зеленые водоросли. Наибольшую устойчивость проявили безгетероцистные синезеленые – их популяция при загрязнении свинцом практически оставалась на уровне контроля. В отличие от свинца ПФН в концентрации 1 РД не был токсичен для синезеленых водорослей, а подавлял развитие только представителей Chlorophyta, тогда как при 10 РД происходило ингибирование размножения всех групп водорослей (табл. 4).

Опыты с азидом натрия были заложены на участке, выделенном для декоративного оформления территории вокруг учебного корпуса сельскохозяйственной академии. Пробные делянки за две недели до обработки азидом засевали смесью газонных трав. При количественном учете водорослей через два месяца было установлено, что применение данного препарата привело к резкой стимуляции размножения синезеленых водорослей и возрастанию общей численности фототрофов в 3.4 раза при концентрации азиды 0.1% и в 4.3 раза – при концентрации 0.3% (табл. 5).

Реакция эукариотных водорослей не столь однозначна. Угнетение зеленых водорослей наблюдалось только при концентрации азиды 0.3%, в то время как для диатомей он выступал в роли стимулятора их размножения (численность клеток диатомовых водорослей возрастала в 9 раз при обработке почвы 0.3%-ным раствором).

Сравнение репрессивной активности трех изучаемых поллютантов показало, что в случае, когда токсикантом является свинец, подавление размножения водорослей в почве происходит независимо от концентрации применяемого соединения. Пирофосфат натрия ингибирует размножение фототрофов при высокой концентрации, а азид натрия, наоборот, выступает как стимулятор размножения почвенных водорослей.

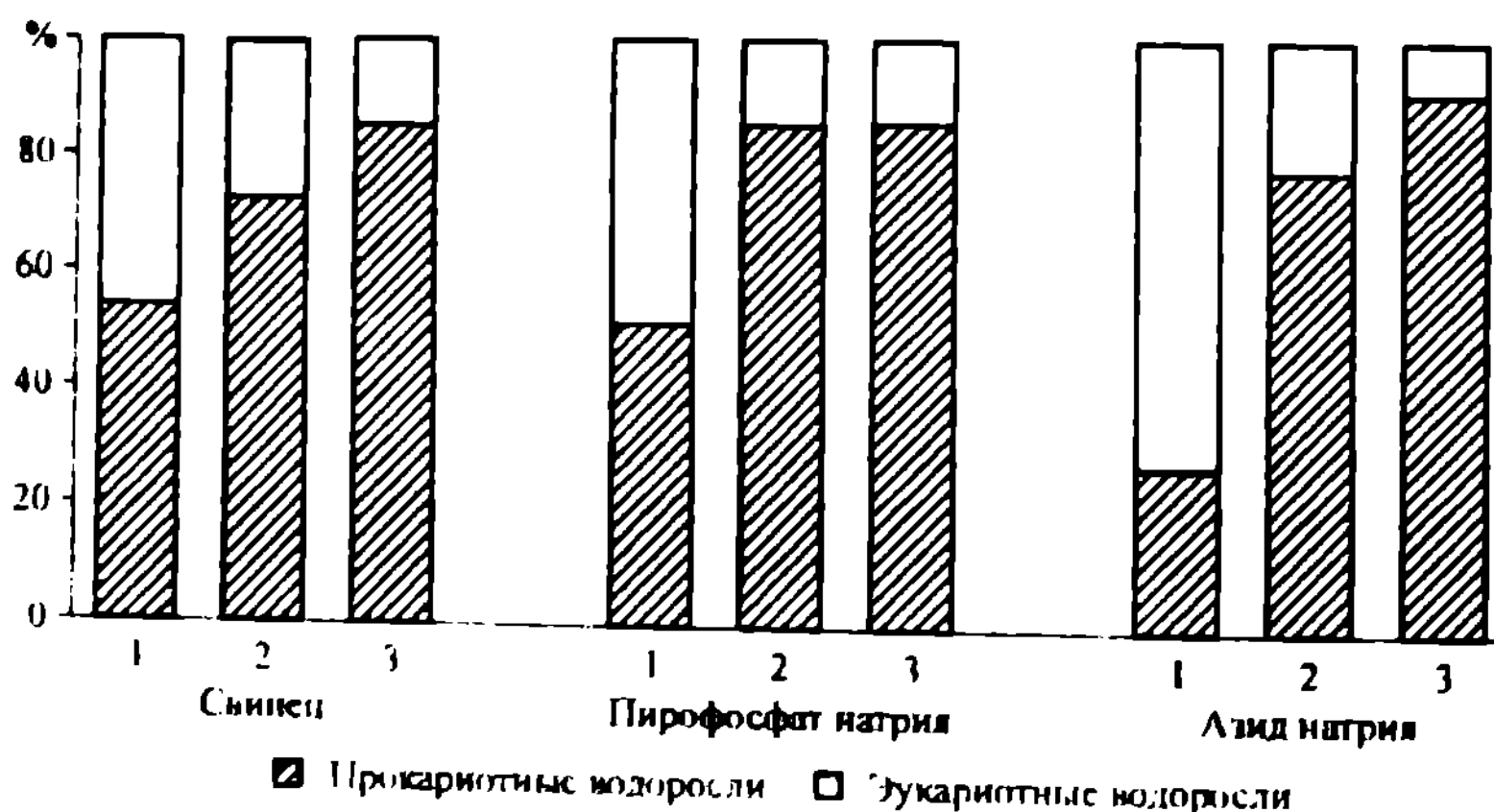
Влияние азида натрия на численность водорослей в дерново-подзолистой почве, тыс. кл/г

Концентрация азиды, %	Группы водорослей			
	Зеленые	Диазомовые	Синезеленые	Всего
Контроль	670±100	30	266±80	966±180
0.1	770±100	66	2470±60	3306±160
0.3	100±10	270±50	3770±150	4140±210

Наблюдаемые явления, вероятно, можно объяснить химической природой поллютантов. Так, свинец, как и другие ТМ, оказывает ингибирующее действие на большинство почвенных микроорганизмов вследствие подавления биохимических функций клетки (Тяжелые металлы..., 1989; Киреева и др., 2003). Хотя в различных систематических группах микробов имеются представители, обладающие способностью к детоксикации данного элемента (Микробная..., 2008), однако в определенных почвенных системах эти организмы могут отсутствовать или присутствовать в незначительном количестве. И пиррофосфат натрия, и азид натрия – соединения, которые подвергаются гидролизу благодаря активности почвенных ферментов. Вероятно, поэтому, за 2–3 летних месяца большая часть этих веществ превращается в ионы, нетоксичные для фототрофов.

Общим в действии всех испытанных поллютантов стала их регулирующая роль в формировании почвенных альгоценозов (см. рисунок). Под их влиянием в структуре популяций фототрофов усиливались лидирующие позиции синезеленых водорослей.

В качестве общих закономерностей действия изучаемых поллютантов (свинца, пиррофосфата натрия и азиды натрия) можно отметить следующее: снижение видового разнообразия почвенных водорослей; изменение общей числен-



Влияние поллютантов на структуру популяции фототрофов

Символ 1 – контроль, 2 – 0.1%, 3 – 0.3% пиррофосфат натрия, 1 – контроль, 2 – 1 РД, 3 – 10 РД, азид натрия, 1 – контроль, 2 – 0.1%, 3 – 0.3%

ности водорослей как в сторону резкого снижения (при действии свинца и высоких концентраций ПФН), так и в сторону активного размножения (при действии азиды натрия); изменение структуры альгоценозов, связанное с усилением доминирования синезеленых водорослей (цианобактерий) при одновременном снижении роли их эукариотных форм.

Таким образом, цианофикация почвенных альгоценозов является неспецифической ответной реакцией фототрофных популяций на загрязнение почвы.

SUMMARY

ALGAE AS A MEANS OF BIOCONTROL OVER THE STATE OF CHEMICALLY POLLUTED SOIL

L. V. Kondakova, L. I. Domracheva

The article deals with species and quantity structure changeability of algal coenoses that develop in sod-podzol soil under the influence of such pollutants as lead acetate, sodium pyrophosphate, sodium azide. It is shown that the pollutants stimulate Cyanophyta domination, the quantity of other algae is being reduced at the same time.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОЕМА-ОХЛАДИТЕЛЯ ТЕПЛОВОЙ СТАНЦИИ (БЕРЕЗОВСКАЯ ГРЭС-1, КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

В.А. Набатова, Н.А. Гаевский, Н.А. Кожевникова

Сибирский государственный университет, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, г. Красноярск
E-mail: nabatova1985@mail.ru

Водоемы-охладители тепловых и атомных станций – это особый тип водных экосистем, в которых значительная часть факторов связана с деятельностью человека. Водоем Березовской ГРЭС-1 (Красноярский край, г. Шарыпово) образован в 1986 г. путем зарегулирования стока р. Береш (бассейн Верхнего Чулыма) в районе впадения в нее рек Базыр и Кадат (рис. 1). При заполнении водохранилища были затоплены растительные остатки и торфяное месторождение «Сосняк-Казрак». В 1993 г. на водохранилище была сооружена дамба длиной 3.6 км, отсекающая часть водоема площадью 9.7 км² вместе с основным торфяным месторождением. В зимнее время сток теплой воды приводит к появлению в юго-восточной части водоема незамерзающей полыньи площадью до 5 км². Площадь зеркала водоема-охладителя при нормальном подпорном уровне – 35.7 км², средняя глубина водоема – 5.97 м, максимальная – 15 м, площадь мелководий с глубиной менее 3 м – 19 км². Характер регулирования стока – сезонный. Берега водохранилища имеют значительные по протяженности низкие заболоченные участки и лишь левый берег в приплотинной части крутой, обрывистый и сложен коренной породой. Воды гидрокарбонатного класса кальциевой группы средней минерализации. Забор воды из водоема тепло-

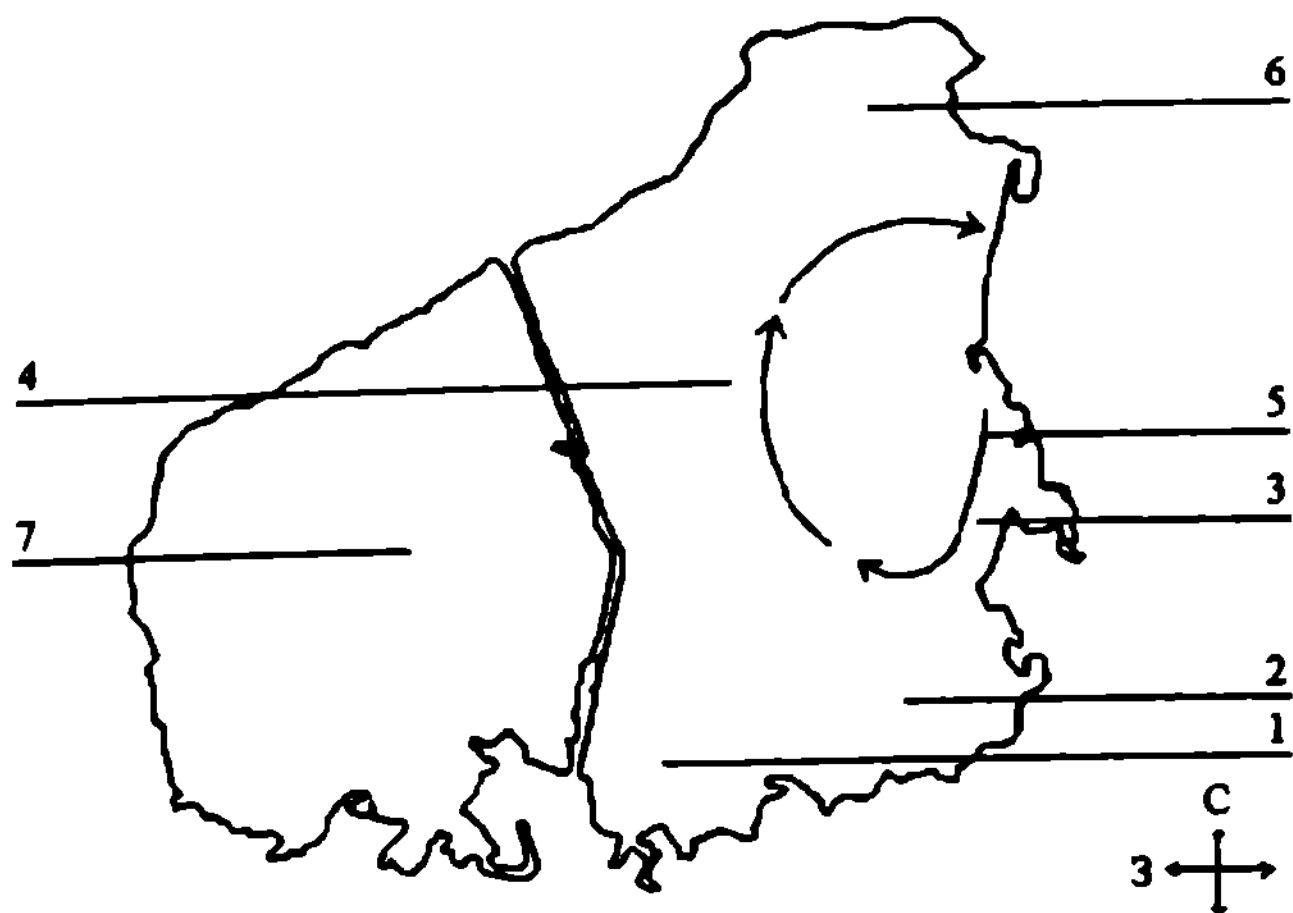


Рис. 1. Схема водоема-охладителя БГРЭС-1.

Точки отбора проб 1 – устье р. Базыр, 2 – устье р. Берещ, 3 – устье р. Калат, 4 – середина водохранилища, 5 – сбросной канал станции, 6 – у плотины, 7 – за дамбой

вой станцией в среднем составляет $200 \text{ м}^3/\text{с}$. В июле-августе в центральной части водоема температура может достигать $25\text{--}27^\circ\text{C}$.

Флуоресцентный метод при изучении фитопланктона водоема-охладителя БГРЭС-1 стали применять с 1989 г. В это время в водоеме преобладали диатомовые водоросли, за ними шли зеленые водоросли, а синезеленые выявлены в его верховьях и приплотинной части. В июле 1996 г. на всех станциях на первое место вышли зеленые водоросли, на второе – диатомовые и синезеленые. В 1999 г. доминирующее положение в поверхностном горизонте заняли синезеленые водоросли.

Известно, что «цветение» синезеленых водорослей приурочено к поверхностному слою, где они образуют пленку из колоний. В водоемах, подобных водоему-охладителю БГРЭС-1, гидрометеорологические факторы активно влияют на гидрологические и гидрофизические процессы. Поэтому можно ожидать влияние метеорологических факторов на гетерогенное распределение фитопланктона по акватории водоема.

В видовом составе фитопланктона за вегетационный сезон (апрель – октябрь) 2004 г. зарегистрировано 47 видов и форм водорослей, относящихся к 6 таксонам ранга отдела: Bacillariophyta – 10 видов, Cyanophyta – 8, Chlorophyta – 24, Chrysophyta – 1, Dynophyta – 3, Euglenophyta – 1. Большинство видов – космополиты. Видовое разнообразие закономерно увеличивалось от апреля (6 видов) к июлю (26) и в дальнейшем снижалось к августу (22) в период «цветения» синезеленых водорослей и до октября (16). К постоянно встречающимся видам относятся *Cyclotella radiosa* и *Synedra acus*. В апреле значительную долю численности и биомассы фитопланктона составляли *Stephanodiscus hantzschii* и *Asterionella formosa*. С июня их дополнили *Coelastrum microporum*, *Pediastrum tetras* и *Tetraedron minimum*. В июле появились *Aulacosira granulata*, *Scenedesmus quadricauda*, *Gomphosphaeria lacustris* и *Anabaena flos-aquae*, а со второй поло-

вины июля отмечено массовое развитие *Aphanizomenon flos-aquae*. В отдельные периоды в пробах встречали *Microcystis aeruginosa* (до 10%). В августе процесс «цветения» в пробах регистрировали клетки пиррофитовых – *Ceratium hirundinella*, диатомовых – *Cyclotella radiosa* и зеленых – роды *Scenedesmus* и *Pediastrum*.

В 2005 г. отмечали сокращение видового разнообразия по сравнению с 2004 г. Массовое развитие синезеленых регистрировали с начала июня, в комплексе доминантов до второй половины августа входили *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Интервал развития синезеленых увеличился по сравнению с 2004 г. и включал начало июня – середину августа. Из состава доминантов выпала *Gomphosphaeria lacustris*.

Для фитопланктонного сообщества в 2006 г. были характерны следующие особенности: на протяжении сезона не регистрировали золотистых водорослей, в июле-августе в пробах присутствовали эвгленовые. Доминирующий комплекс составили: в мае – *Asterionella formosa*, в июле-августе *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*. Из состава доминирующих видов выпали *Microcystis aeruginosa* и *Gomphosphaeria lacustris* – встречались лишь их единичные колонии.

Сбор информации о структурных и функциональных характеристиках фитопланктона выполнен на основе регистрации прижизненной флуоресценции хлорофилла *a*. Используя эти данные, производили расчет концентрации хлорофилла у представителей трех таксономических отделов (рис. 2).

Наиболее показательным по «цветению» оказался 2005 г. Периоды наиболее интенсивного развития фитопланктона в различных участках водоема-охладителя не совпадали. Так, в 2005 г. максимум активности хлорофилла *a* в сбросном канале и в устье р. Кадат наблюдали 6 июля (183 мг/м³ и 271 мг/м³ соответственно), у плотины – 15 июля (324 мг/м³) и 18 августа (293 мг/м³), в устье р. Базыр – 22 июля (189 мг/м³) и т. д. Для оценки сходства (различия) динамики «цветения» водорослей в различных участках водоема применили кластерный анализ.

В среднем за период наблюдений в 2005 г. различия между точками отбора проб по величине евклидова расстояния составляли 0.34 ± 0.04 (коэффициент вариации – 3.9%). Различия в концентрации фитопланктона по точкам рассматривались на уровне от 15%. Наиболее часто встречалось сочетание «Береш – Плотина», затем следовало сочетание «Кадат – Плотина», что, скорее всего, является следствием переноса воды течением водотока, сбрасываемого станцией (см. рис. 1). Обозначенные точки 2 и 3 находятся вблизи устьев рек Кадат и Береш, являющихся входом водохранилища, а точка 6 – на выходе, и сходство могут определять естественные течения водоема. На уровне половины сочетаний встречались «Канал – Базыр», «Канал – Плотина», «Кадат – Береш», «Кадат – Базыр», «Базыр – Середина», «Базыр – Плотина», что может быть обусловлено близким расположением станций, а также связано с ветровыми факторами. Наименее встречаемые сочетания «Канал – Середина». В трети случаев «Дамба» образовывала собственный кластер, так как полностью отсечена от основной части водоема и имеет собственные характеристики.

Для определения возможного влияния химических факторов на гетерогенность распределения водорослей был проведен кластерный анализ гидрохи-

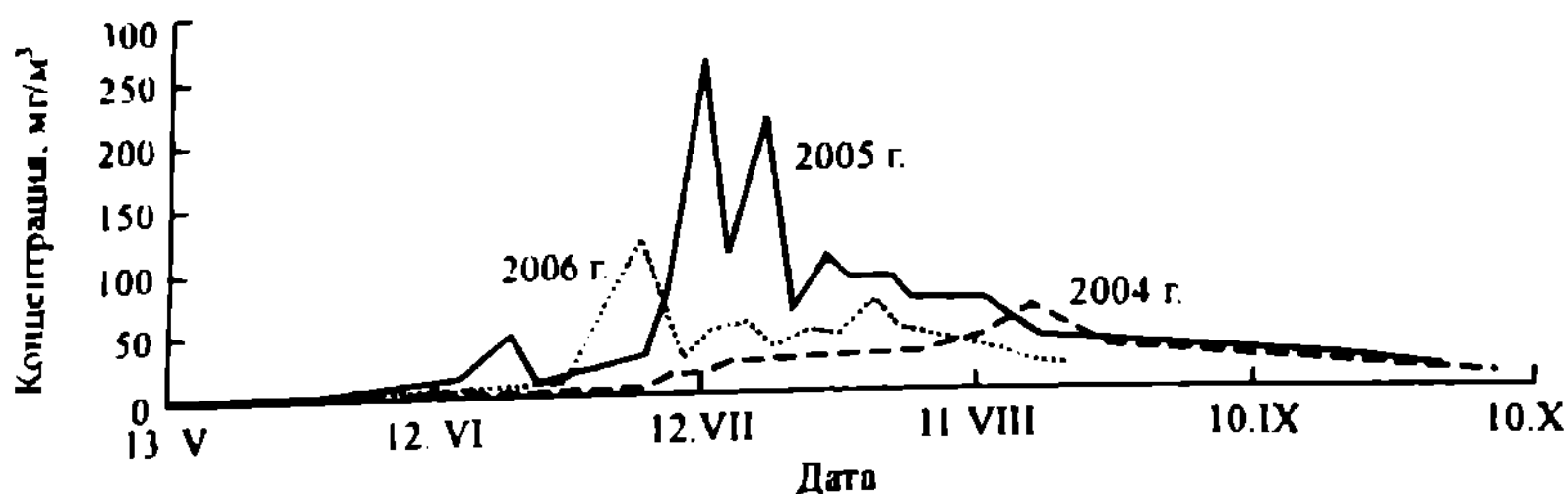


Рис. 2 Общая концентрация хлорофилла а для у представителей трех таксономических отделов (Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanophyta) за 2004–2006 гг.

мни водоема. Как известно, синезеленые способны оказывать воздействие на химический состав воды (они являются азотфиксаторами). На 15%-ном уровне различий практически не выявлено. Исключение составляет август 2004 г., когда образовались два кластера: 1) Базыр – Кадат – Дамба; 2) Береш – Середина. Состав воды станций сравнивался по показателям pH, содержание кислорода, температура воды, ионы нитрата и аммония. Затем провели сравнение по датам кластеров для хлорофилла с кластерами по гидрохимии. Сходства по образуемым кластерам не выявлено.

На составляющую фитопланктона горизонтальной поверхности и его распределение по акватории водоема также существенное влияние оказывают направление и сила ветра. Как правило, структура течений под действием ветра изменяется в верхнем слое (перемешивание воды), что необходимо учитывать при определении динамики распределения фитопланктона по водоему. Нами были изучены направление и сила ветров за исследуемый период по данному региону.

В итоге роза ветров в мае и в летние месяцы (июнь – август) 2005–2008 гг. имела следующий вид: май – западные ветры силой в среднем 3–5 м/с; июнь – ветры также западного направления (от 2 до 5 м/с) и редкие восточные; в июле происходит смена доминирующего направления с западного на северо-восточное и юго-восточное (3 м/с) (исключая 2008 г. – смена западного направления происходит в августе); август – определенной динамики не наблюдается, ветра западного, северного и восточного направлений со скоростью в среднем 3–4 м/с. В 2005 г. наибольшая сила ветра была в июне и августе, что усилило перемешивание воды в эти месяцы. В 2006 г. сильный ветер (5 м/с) наблюдался только в мае, в остальные месяцы – незначительный. В 2007 г. наибольшая сила ветров пришлась на май, июнь, в 2008 г. – апрель, май. В наиболее благоприятный для цветения месяц – июль – перемешивание воды ветром за четыре исследуемых года незначительное.

Таким образом, смена основного направления ветра в июле с восточного на западное может способствовать сносу поверхностной пленки синезеленых с 1, 2, 3 станций и тем самым обуславливать высокую концентрацию этих водорослей на 5-й и 6-й станциях (см. рис. 1). Поскольку в августе доминирующее направление ветра отсутствовало, то и значительного влияния на концентрацию фитопланктона он, скорее всего, не оказывает.

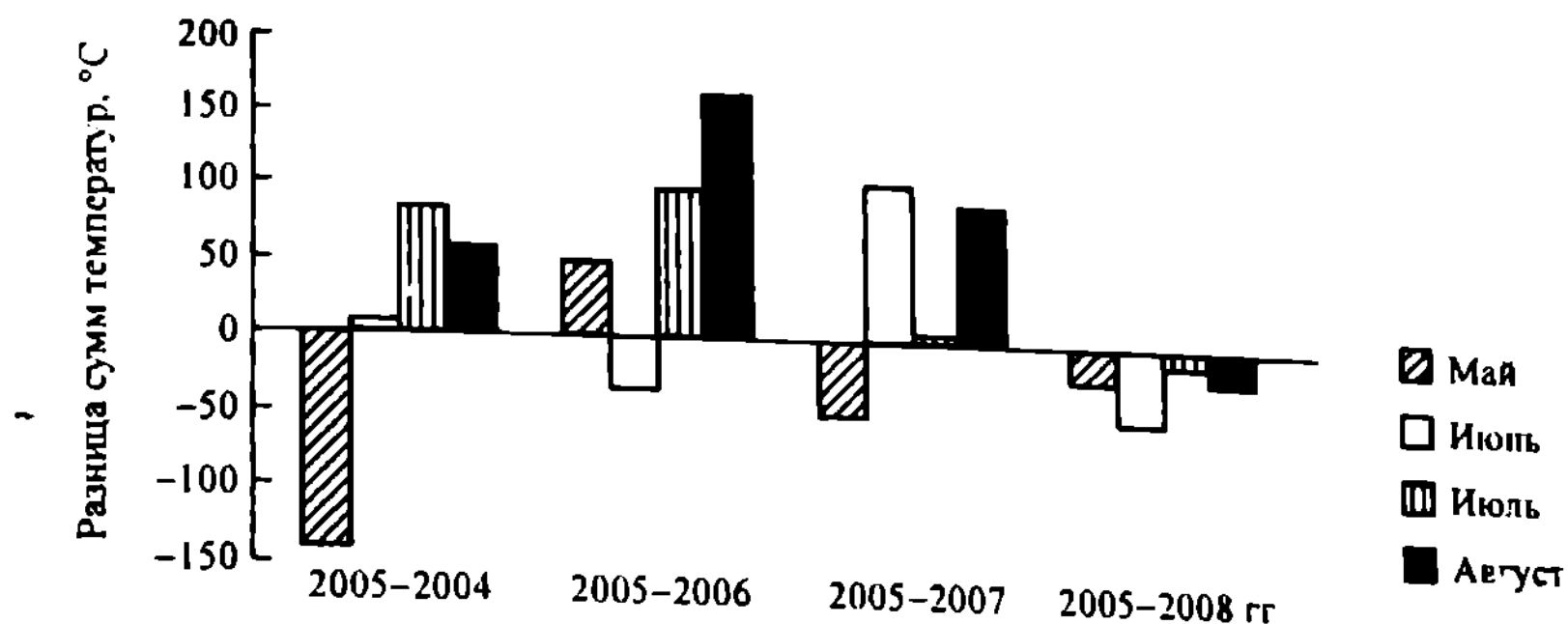


Рис. 3. Среднесуточная температура воздуха за вегетационный период 2004–2008 гг. по сравнению с 2005 г.

Анализ сезонных колебаний метеорологических показателей позволил предположить, что время начала массового развития синезеленых водорослей определяется суммой среднесуточных положительных температур (ССПТ) воздуха от даты установления температуры выше 0°C . В 2004–2006 гг. синезеленые водоросли стали доминировать в июне, когда ССПТ составила $500\text{--}550^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). На основе этих данных было рассмотрено влияние такого фактора, как среднесуточная температура воздуха, который считается одним из основных факторов, определяющих начало цветения. Поскольку в 2005 г. наблюдали наиболее сильное цветение, он был взят за основу. В 2004 г. май был значительно теплее, но остальные месяцы холоднее, хотя они наиболее значимы для развития цветения, 2006 г. был холоднее за исключением июня; май 2007 г. был теплее по сравнению с 2005 г., но температура в июне и августе значительно ниже. Наиболее теплый – 2008 г.

Такой фактор, как влияние среднесуточной температуры воздуха, необходимо рассматривать в совокупности с активностью солнца (освещенностью). Освещенность оценивали по 5-балльной шкале: 1 – пасмурно, 5 – ясно. Сравнение освещенности за сезон начиная с 2005 г. (рис. 4) показало, что более солнечным из исследуемых оказался 2007 г., но, как уже известно, по температуре в месяцы наибольшего цветения он был холоднее. Предшествующий ему 2006 г. был более холодным и пасмурным, и, как следствие, синезеленые не получили большого распространения. Практически схожими по освещенности были 2004 и 2005 гг., а май и июнь 2004 г. даже более теплыми, чем в 2005 г., но затем происходит значительное снижение температуры. Этим можно объяснить более низкую концентрацию синезеленых в 2004 г., но эти благоприятные для цветения факторы в совокупности за два года могли кумулятивно обусловить их высокую концентрацию в 2005 г. Наиболее солнечным и теплым был 2008 г., но сильного цветения не наблюдалось, возможно, это можно объяснить неблагоприятной погодой предыдущих лет.

Проведенный мониторинг видового состава фитопланктона водоема-охладителя Березовской ГРЭС-1, показал, что в период с 2004 по 2005 г. отмечены доминирующее положение синезеленых водорослей и «цветение» водоема. К концу периода наблюдалась тенденция к снижению видового разнообразия фитопланктона, а также увеличению интервала развития синезеленых водорослей.

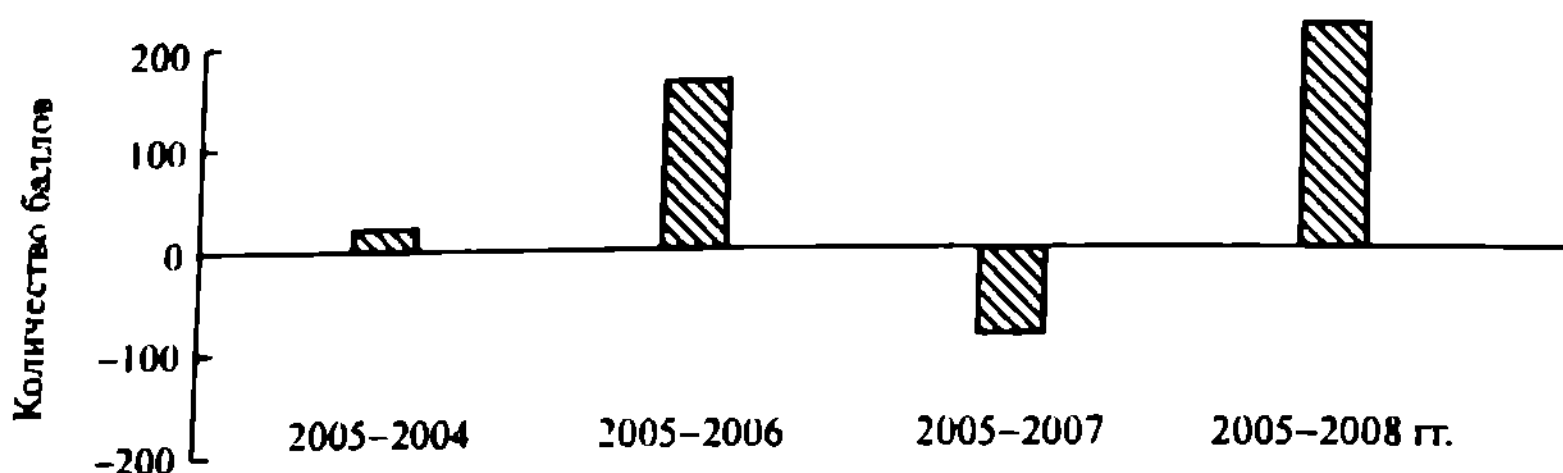


Рис 4 Различия в освещенности 2004–2008 гг. по сравнению с 2005 г в виде суммы баллов за вегетационный сезон (с мая по август)

По распределению хлорофилла *a* между водорослями отделов Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanophyta в период цветения наиболее сходны участки водоема у плотины и в месте впадения р. Береш, наименее – центр водоема и участок у сбросного канала станции. Участок за дамбой на протяжении всего сезона имел собственные характеристики развития водорослей. Установлена зависимость массового развития синезеленых водорослей от таких факторов, как среднесуточная температура воздуха и освещенность.

SUMMARY

SEASONAL FEATURES OF PHYTOPLANKTON DEVELOPMENT IN THE COOLER RESERVOIR OF THE HEAT POWER STATION (BEREZOVSKY SDPS-1, KRASNOYARSK REGION)

V.A. Nabatova, N.A. Gaevsky, N.A. Kojevnikova

This paper is devoted to the peculiarities of phytoplankton in the cooler reservoir thermal power station (Sharypovo, Krasnoyarsk Territory). Run-spring maximum of diatoms is followed by a maximum of blue-green algae. Their composition includes a potentially toxic species *Microcystis aeruginosa*. According to the 2004–2007 the possible abiogenic causes of interannual differences in phytoplankton growth were analyzed. The most probable factors of blue-green algae bloom are the sum of positive temperatures (during the beginning of bloom) and the level of solar radiation (the phase of intense bloom).

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА НЕКОТОРЫХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

О.А. Павлова, А.Л. Афанасьева

Институт озераводства РАН, г. Санкт-Петербург
E-mail: oksana_pavlova@orochia.ru

На территории Московского парка Победы, расположенного в южной части Санкт-Петербурга, находятся 9 мелководных ландшафтных водоемов, испытывающих интенсивное антропогенное воздействие, в первую очередь рекреаци-

онное. Адмиралтейский, Корабельный, Капитанский, Детский и Матросский пруды соединены между собой протоками и образуют единую водную систему; Фонтанный, Пейзажный, Командорский и Квадратные пруды являются бессточными. Степень зарастания водной растительностью составляет от 35 до 95% от площади акватории, во всех прудах отмечается массовое развитие ряски малой и нитчатых водорослей. По гидрохимическим показателям трофический статус водоемов оценивается как эвтрофный для системы прудов, гиперэвтрофный – для Фонтанного, Командорского и Квадратных, дистрофный – для Пейзажного (Теория и практика..., 2007).

Исследование фитопланктона прудов, включающее изучение видового состава и структурообразующих таксонов и групп, определение количественных показателей водорослей (численности, биомассы), содержания хлорофилла *a* в воде, а также расчет индексов сапробности и характеристику трофического статуса проводили в мае – октябре 2006–2008 гг.; кроме того, на Пейзажном, Командорском и Квадратных прудах – в мае – сентябре 2009 г. Отбор и обработку материалов осуществляли по стандартным методикам: количественные пробы фитопланктона объемом 0.5 л отбирали с поверхностного горизонта (на трех последних прудах – и с придонного), фиксировали раствором Люголя и концентрировали отстойным методом (Руководство по методам..., 1983). Биомассу водорослей рассчитывали по объемам массовых видов. Содержание хлорофилла *a* (Хл *a*) в планктоне измеряли стандартным спектрофотометрическим методом в смешанном ацетоновом экстракте (UNESCO, 1966). Сапробиологическое состояние водоемов определяли на основании индексов по Пантле и Буку в модификации Сладечека, индикаторную значимость отдельных видов водорослей оценивали по спискам сапробных организмов (Водоросли, 1989; Барина и др., 2006; и др.).

Видовой состав фитопланктона. В планктоне прудов было обнаружено 195 таксонов водорослей рангом ниже рода (без детального анализа состава диатомей в постоянных препаратах). Наиболее разнообразны были зеленые водоросли – 75 таксонов (39% общего числа встреченных форм), синезеленые (19%), диатомовые (15%) и эвгленовые (10%). Самыми разнообразными были сообщества фитопланктона в Детском, Адмиралтейском и Командорском прудах. Наименьшее число видов обычно отмечалось в Пейзажном пруду.

Состав массовых видов, определяющих биомассу фитопланктона, типичен для альгофлоры озер Северо-Запада и достаточно однороден. Наибольшей численности достигали *Cryptomonas marssonii* Skuja, *C. erosa* Ehr., *C. curvata* Ehr., *Chroomonas acuta* Uterm., *Aphanocapsa delicatissima* W. et G. S. West, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenk., *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Schrank, *Peridinium cinctum* (Müll.) Ehr., *Cyclotella* spp., *Dinobryon divergens* Imh., *Chrysococcus rufescens* Klebs, *Botryococcus braunii* Kütz., *Chlamydomonas* spp., *Chlorella* spp., *Pandorina morum* (O. Müll.) Bory, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., *Volvax globator* (L.) Ehr., *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein emend. Defl., *T. volvocina* Ehr., *Euglena acus* Ehr. и др.

Количественные показатели. Весной наиболее высокая биомасса фитопланктона отмечалась в Пейзажном пруду (до 20 мг/л), в остальных прудах она не превышала 4.3 мг/л. В прудах с максимальным содержанием биогенов – Командорском, Пейзажном, Квадратных – доминировали криптомонады

(*Chroomonas acuta*, виды рода *Cryptomonas*); здесь же наблюдались и максимальные концентрации Хл *a* – 13.5–42.7 мкг/л. В остальных, как правило, лидировал динофитовый *Ceratium hirundinella* (до 80%). В прудах с наименьшим содержанием фосфора – Матросском и Детском – вновь преобладали Cryptophyta при участии динофлагеллят и золотистых (*Dinobryon divergens*); концентрация хлорофилла составляла 0.7–2.1 мкг/л.

В летний период развитие планктонных водорослей лимитируется макрофитами, преимущественно плавающими формами (Теория и практика..., 2007). Тем не менее количественные показатели фитопланктона могут достигать значительных величин: биомасса – до 20.7 мг/л, содержание хлорофилла *a* – до 57.4 мкг/л. В 2006 г. наиболее высокие значения биомассы наблюдались в системе сообщающихся прудов – в среднем 14.1 мг/л, концентрация хлорофилла изменялась от 13.5 до 21.2 мкг/л; в остальных водоемах 0.4–5.4 мг/л и 19.3–34.1 мкг/л соответственно. В 2007–2008 гг. среднее количество водорослей сократилось: для системы прудов не превышало 5.3 мг/л, а в Командорском и Квадратных прудах достигало 9.9–10.3 мг/л. Основными доминантами в Пейзажном, Командорском и Квадратных прудах были криптофитовые и эвгленовые водоросли из родов *Cryptomonas* и *Trachelomonas*, достигавшие здесь высокой численности. К числу сопутствующих относились *Oscillatoria princeps* Vauch., вольвоксовые *Pandorina morum*, *Volvox globator* и др., динофлагелляты встречались в незначительных количествах. Для сообщающихся прудов в первую половину лета было характерно массовое развитие крупноклеточных и колониальных форм – *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*, *Volvox globator*, *Botryococcus braunii*. Субдоминантами обычно выступали разнообразные хлорококковые, криптомонады и синезеленые из родов *Woronichinia* и *Microcystis*. В большинстве этих прудов в августе наблюдалась активная вегетация нитчатых Cyanophyta – *Aphanizomenon flos-aquae*, *A. klebanhii* (Elenk.) Pechar et Kalina, *Oscillatoria princeps* и видов рода *Anabaena*. Самое массовое развитие *Aphanizomenon*, приближающееся к стадии цветения, было отмечено в Матросском пруду летом 2006 г. в период максимального прогрева водной толщи.

В середине осени количество водорослей и содержание хлорофилла *a* в прудах может достигать экстремально высоких значений (до 200 мг/л и 547 мкг/л соответственно) за счет цветения криптомонад (Квадратные пруды) и различных эвгленовых – *Euglena acus*, *E. spathyrhyncha* Skuja, *E. texta* (Duj.) Hubner, *Phacus pyrum* (Ehr.) Stein и видов *Trachelomonas* (Командорский). Интенсивная вегетация водорослей была обусловлена очень высокими концентрациями биогенных элементов, в первую очередь фосфора (до 1.25 мг/л). В остальных водоемах количественные показатели существенно снижались, биомасса не превышала 1.1 мг/л, содержание хлорофилла *a* – 3.7 мкг/л, основными доминантами были Cryptophyta, вольвоксовые и хлорококковые водоросли.

Характеристика уровня сапробности. Вычисление индексов сапробности было проведено по численности форм-индикаторов на основе количественных проб. В прудах Московского парка Победы обнаружены 124 таксона, имеющие индикаторное значение (64% от общего числа). Анализ видового состава показал, что большинство форм относится к β-мезосапробам и β-мезо-олигосапробам, характеризующим условия средней степени загрязнения. Ксеносапробные водоросли, являющиеся показателями чистых вод, в планктоне отсут-

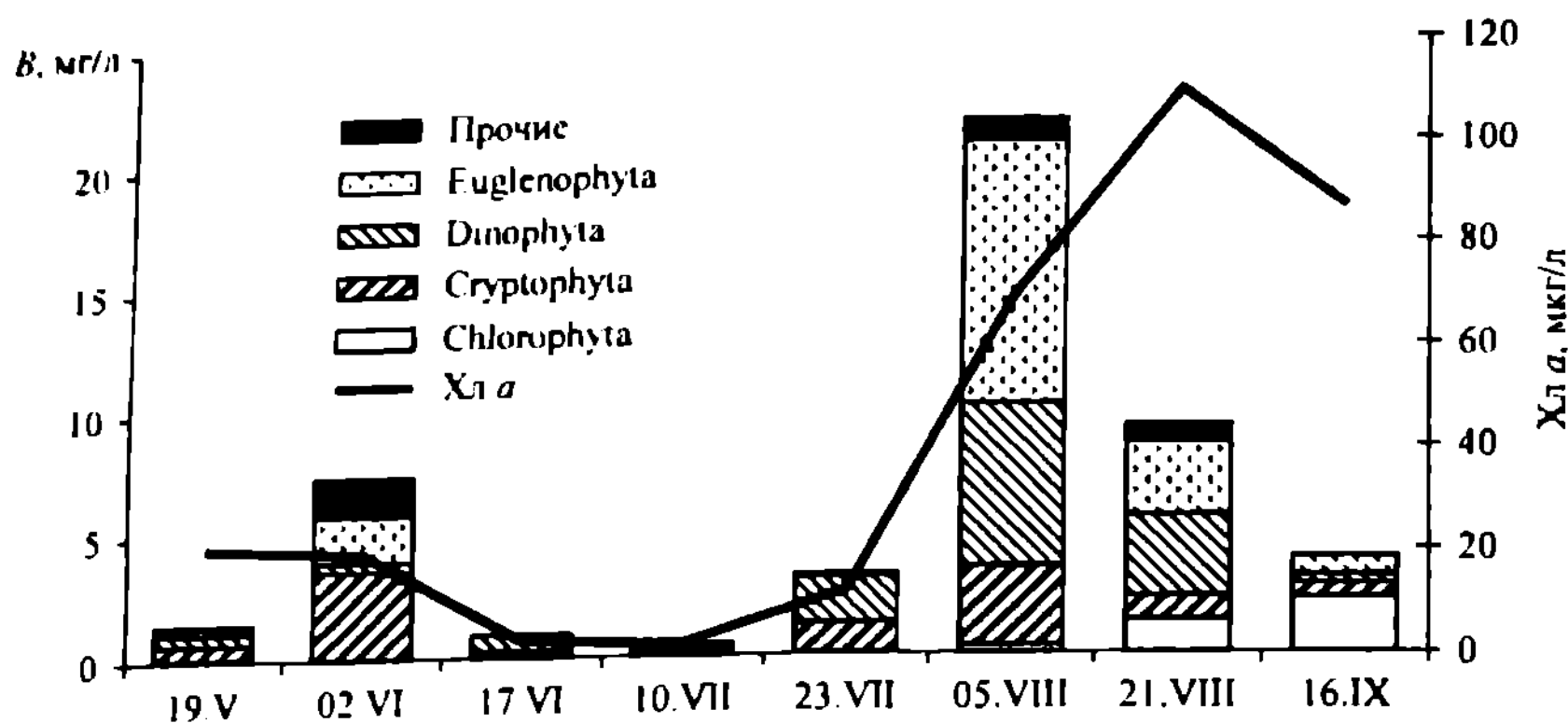
ствовавали. Индикаторные виды относились в основном к зеленым, диатомовым, эвгленовым и синезеленым водорослям.

В мае степень сапробности прудов колебалась от олигосапробной до β -мезосапробной – индексы составляли 1.63–2.20. Наиболее низкие величины были получены для Фонтанного пруда, что определяется массовым развитием олиго-весенней сѐмки являются олиго- α -мезосапробными (Баринова и др., 2006). В июне-июле, согласно рассчитанным индексам (1.59–2.46), степень сапробности варьировала от олигосапробной до β - α -мезосапробной. Наиболее низкие индексы обычно отмечались для Фонтанного пруда за счет вегетации *Ceratium*, максимальные – для Пейзажного, Квадратных и Командорского вследствие массового развития α -мезосапробных криптоноад (*Cryptomonas erosa*), а также β -мезосапробных эвгленовых из родов *Trachelomonas* и *Euglena*. Как правило, летом исследованные водоемы были олиго- β -мезосапробными со значениями индексов в пределах 1.80–1.99. При благоприятных погодных условиях и достаточном прогреве водной толщи уровень сапробности снижался, так как в планктоне большинства прудов наблюдалось цветение синезеленых водорослей, в основном β -олиго-мезосапробных *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*.

Осенью индексы сапробности в прудах московского парка Победы заметно возрастали (1.87–2.39) в результате массового развития видов-индикаторов высокого загрязнения органическим веществом – ρ - α - и β - α -мезосапробных *Euglena spathyrhyncha*, *E. texta* (только в Командорском), α -мезосапробного *Cryptomonas erosa* и β -мезосапробных показателей умеренного загрязнения – различных зеленых и эвгленовых водорослей: *Scenedesmus quadricauda*, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Pandorina morum*, *Trachelomonas volvocina*, *Euglena acus*, а также синезеленых *Woronichinia naegeliana*, *W. compacta*. Перечисленные виды наибольшей численности достигали в Квадратных, Командорском, Адмиралтейском и Корабельном прудах. В результате первый водоем характеризовался как β - α -мезосапробный, три следующих и Матросский – как β -мезосапробный, остальные – как олиго- α -мезосапробные (Баринова и др., 2006).

В целом все исследованные пруды по степени сапробности относятся к III классу чистоты вод и могут считаться умеренно загрязненными. В то же время оценка качества воды и степени загрязнения водоемов с использованием метода расчета индексов сапробности не является абсолютно точной. Для некоторых видов водорослей сапробные валентности еще не определены, и они не учитываются при общей характеристике уровня возможного загрязнения.

Оценка трофического статуса исследованных водоемов по показателям фитопланктона. Анализ динамики биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла *a* и содержания общего и минерального фосфора в воде девяти внутригородских водоемов в течение сезонов 2006–2008 гг. показало четкую зависимость количественных показателей водорослей планктона от фона биогенных элементов (Трифенова, 1990). В целом по результатам трех лет исследований к мезотрофным по фитопланктону относились Матросский, Капитанский, Корабельный и Детский пруды, Командорский – высокоэвтрофный, остальные пруды можно считать эвтрофными. По среднему содержанию хлорофилла *a* большинство водоемов были мезотрофными, Пейзажный – эвтрофным, Квадратные – высокоэвтрофными, а Командорский – гиперэвтрофным (Павлова, Афанасьева, 2009).



Биомасса фитопланктона (B) и содержание хлорофилла a ($Хл\ a$) в поверхностном слое Квадратных прудов в мае – сентябре 2009 г.

В мае – сентябре 2009 г. проводилось подробное изучение сообществ фитопланктона Командорского, Пейзажного и Квадратных прудов в рамках комплексных работ Института озераводства РАН по экспериментальному исследованию влияния биопрепарата Микрозим™ Понд Трит на экологическое состояние малых загрязненных озер. Производитель предлагает использовать этот препарат, состоящий из 12 штаммов безопасных строго сапрофитных аэробных и факультативных микроорганизмов, для восстановления биологического баланса водоемов и очистки их от органических веществ и биогенных элементов, а также сокращения уровня донных отложений. При этом предполагаются контроль за размножением фитопланктона и ряски и ликвидация благоприятных условий для размножения синезеленых водорослей.

Пейзажный и Квадратные пруды были выбраны в качестве опытных, Командорский – являлся контрольным водоемом. Пробы для определения уровня развития фитопланктона и других сообществ, содержания хлорофилла a в воде, основных гидрохимических показателей отбирали из поверхностного и придонного горизонтов непосредственно перед внесением препарата, всего было проведено 8 съемок.

В целом по результатам сезонного исследования сообществ фитопланктона трех опытных прудов заметного альгицидного воздействия препарата Микрозим™ не обнаружено. Полученные предварительные данные не выявили заявленного существенного снижения уровня планктонных водорослей в водоемах, ранее характеризовавшихся как высокопродуктивные по средней за сезон биомассе и/или содержанию хлорофилла a . Наоборот, в ряде случаев отмечалось резкое увеличение количества фитопланктона и содержания растительных пигментов. Сравнение степени зарастания ряской в период пика вегетации высшей водной растительности также не выявило значительных различий между опытными и контрольным прудами: площадь покрытия поверхности исследованных водоемов достигала 90–95% (Русанов, 2009). В Квадратных прудах биомасса фитопланктона в поверхностном слое достигала 0.46–21.60 (в среднем 6.00) мг/л, в придонном – 3.87–31.69 (15.57) мг/л; концентрация хлорофилла a – 230–109.46 (40.60) и 49.12–671.79 (412.00) мкг/л соответственно (см. рисунок).

В Пейзажном пруду биомасса в поверхностном слое составляла 0.22–3.30 (в среднем 1.39) мг/л, в придонном – 0.36–5.55 (2.50) мг/л; концентрация хлорофилла *a* – 1.4–17.52 (6.06) и 5.33–282.22 (75.93) мкг/л соответственно. Кроме того, здесь была зарегистрирована максимальная за четырехлетний период наводений численность *Aphanizomenon flos-aquae*, одного из наиболее обычных возбудителей «цветения» воды.

В целом состав и сезонная динамика доминирующих групп и массовых видов не изменились. Во всех исследованных водоемах отмечалось увеличение количества подвижных жгутиковых форм из разных таксономических отделов (Euglenophyta, Cryptophyta и др.), большинство из которых являются миксотрофами (используют смешанный тип питания) и считаются хорошими индикаторами сапробности, т. е. показателями зон повышенного загрязнения органическим веществом.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-01544).

SUMMARY

PHYTOPLANKTON ASSESSEMENT OF SOME SMALL URBAN WATER-BODIES OF ST. PETERSBURG

O.A. Pavlova, A.L. Afanasieva

The study of the phytoplankton communities in park urban water-bodies (St. Petersburg) were carried out during the season of open water (May – October) in 2006–2009. 195 taxa of algae in a rank below a genus were revealed. More than half of them (124) were well-known as indicators of saprobic value, mainly β -mesosaprobies with corresponding conditions of an average degree of organic pollution. In the majority of ponds maximal biomass didn't exceeded 20 mg/l, concentration of chlorophyll *a* – 40 mkg/l; the extremely high values were registered in hypertrophic ponds – up to 200 mg/l and 600 mkg/l, especially in near bottom layer.

МОДИФИКАЦИЯ ДИАТОМОВОГО ИНДЕКСА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ РЕК ЛАДОЖСКОГО БАССЕЙНА

А.Г. Русанов, Е.В. Станиславская

Институт озераедения РАН, г. Санкт-Петербург
E-mail: a_rusanov@yahoo.com

Диатовым водорослям перифитона отдается предпочтение в биологическом мониторинге состояния водных объектов из-за их высокой чувствительности к изменению качества водной среды. В настоящее время в Западной и Средней Европе на основе диатомовых водорослей перифитона разработано большое количество индексов, широко используемых для оценки экологического состояния водотоков, в том числе трофические диатомовые индексы (Kelly, Whitton, 1995; Indikationslisten..., 1999), которые основаны на чувствительнос-

ти диатомовых водорослей перифитона к изменению концентрации биогенных элементов в водной среде. Водоросли, благодаря их широкому географическому распространению и достаточно хорошей изученности экологических потребностей, могут рассматриваться в качестве универсальных индикаторных организмов (Баранова и др., 2000). Однако известно, что индикационные показатели диатомовых водорослей, установленные в одном географическом регионе, а также индексы на их основе не всегда применимы в других районах (Potapova, Charles, 2007). Межрегиональные различия в таксономическом составе альгофлор, а также влияние региональных факторов, существенно изменяющих индикаторную значимость видов по отношению к качеству водной среды, приводят к необходимости разработки индексов, учитывающих особенности конкретных географических регионов (Recommendations..., 1998).

Цель настоящей работы – разработка индекса для оценки качества воды в водотоках, основанного на использовании диатомовых водорослей перифитона и учитывающего региональные особенности Ладожского бассейна. Необходимо было решить следующие задачи: модифицировать список индикаторных таксонов уровня загрязненности воды и сравнить степень связи полученного индекса и широко используемых в Европе трофических диатомовых индексов с изменением концентрации фосфора в притоках Ладоги и р. Неве.

Количественные пробы перифитона (всего 135) отбирали в устьях 18 притоков Ладоги и в истоке Невы в мае, июле и сентябре 2000–2001 гг. Обработку диатомовых водорослей проводили по методу холодного сжигания хромовой смесью (Балонов, 1975). Параллельно отбирали пробы воды для определения концентрации общего фосфора ($P_{\text{общ}}$), удельной электропроводности и цветности воды.

Биоиндикационные показатели (оптимумы и границы толерантности) таксонов определяли по отношению к композиционной переменной загрязнения водной среды, включающей значения двух гидрохимических параметров – $P_{\text{общ}}$ и удельной электропроводности. Значение загрязнения в каждой пробе рассчитывали суммированием значений $P_{\text{общ}}$ и удельной электропроводности, каждое из которых предварительно стандартизировали путем деления на стандартное отклонение соответствующей гидрохимической переменной.

Численные значения оптимумов и границ толерантности таксонов в отношении загрязненности воды рассчитывали методом взвешенного усреднения (ter Braak, van Dam, 1989). Оптимум (u_i) вида, отражающий чувствительность вида к загрязнению, вычисляли как среднее арифметическое значений переменной загрязнения во всех пробах, где встречался вид, взвешенное на относительное обилие вида:

$$u_i = \sum_{k=1}^n y_{ik} x_k / \sum_{k=1}^n y_{ik},$$

где y_{ik} – относительное обилие (доля биомассы) i -го вида в k -й пробе; x_k – значение переменной загрязнения в k -й пробе; n – общее число проб перифитона. Границы толерантности вида, являющиеся мерой точности индикации уровня загрязнения по обилию вида, рассчитывали как взвешенное стандартное отклонение оптимума.

Для расчета модифицированного индекса качества I для 60 наиболее массовых таксонов диатомовых водорослей были установлены индикаторные валентности и веса в баллах, ориентиром для которых служили численные значения

экологических оптимумов и диапазонов толерантности. Значения видовых оптимумов были ранжированы по возрастанию и разделены на пять интервалов, каждый из которых включал 12 видов. Значения индикаторной валентности задавали по принадлежности вида к одному из интервалов видовых оптимумов по 5-балльной шкале, варьирующей от 1 (чистые воды) до 5 (сильно загрязненные воды). Значения индикаторного веса, являющегося мерой разброса по шкале загрязненности, задавали по 3-балльной шкале: 1 балл – виды, диапазон толерантности которых охватывал 4–5 интервалов видовых оптимумов; 2 балла – виды с диапазоном толерантности, охватывающим 2–3 интервала оптимумов, и 3 балла – виды, если их диапазон толерантности не превышал одного интервала оптимумов. Далее, используя установленные значения индикаторных валентностей и весов, для каждой пробы рассчитывали средневзвешенное значение модифицированного индекса I по формуле Зелинки и Марвана (Zelinka, Marvan, 1961):

$$I = \frac{\sum_{i=1}^m y_i s_i v_i}{\sum_{i=1}^m y_i s_i},$$

где y_i – относительная доля биомассы i -го вида в пробе; v_i – индикаторная валентность i -го вида; s_i – индикаторный вес i -го вида.

Параллельно была проведена оценка качества речных вод при помощи двух трофических диатомовых индексов – индекса TDI (Kelly, Whitton, 1995), разработанного в Англии, и австрийского индекса TDI_A (Indikationslisten..., 1999), которые рассчитывали с использованием соответствующих списков индикаторных таксонов по формуле Зелинки и Марвана (Zelinka, Marvan, 1961). Все индексы (I , TDI и TDI_A) были приведены к единой шкале от 0 (чистые воды) до 100 (сильно загрязненные воды) для последующего их сравнения. Значения I и TDI , изменяющиеся от 1 до 5, пересчитывали по формуле $I_{0-100} = 25 I_{1-5} - 25$; значения TDI_A , варьирующие от 0 до 4, умножали на 25.

Применение метода взвешенного усреднения (ter Braak, van Dam, 1989) позволило установить индивидуальные индикаторные значения для 60 наиболее массовых таксонов диатомовых водорослей. Показателями загрязненных вод в реках Ладожского бассейна были *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Kütz., *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehrenb.) Grun., *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bert., *Navicula capitatoradiata* Germain, *N. pupula* Kütz., *N. elginensis* (Gregory) Ralfs и *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm., индикаторами чистых вод – *Eunotia tenella* (Grun.) Hust., *E. pectinalis* var. *undulata* (Ralfs) Rabenh., *Fragilaria capucina* var. *rumpens* (Kütz.) Lange-Bert. и *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. Полученные нами значения индикаторной валентности для этих видов совпадали с литературными данными (van Dam et al., 1994). Однако значительная часть видов из нашего списка не совпадала с европейским списком видов-индикаторов (van Dam et al., 1994). Максимальные расхождения наблюдались для видов рода *Eunotia* (*E. praerupta* Ehrenb., *E. bilunaris* (Ehrenb.) Mills, *E. exigua* (Breb.) Rabenh.) и *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) De Toni, которые в европейском списке индикаторов рассматриваются как показатели олиготрофных условий (van Dam et al., 1994; Kelly, Whitton, 1995), а согласно нашим результатам, являются индикаторами эвтрофирования, доминируя в гумифицированных водотоках (цветность воды 180–275 град.) с высоким содержанием фосфора.

Коэффициенты линейной корреляции Пирсона индексов качества воды, удельной электропроводности (УЭП) и содержания $P_{\text{общ}}$

Индекс	УЭП	$P_{\text{общ}}$	I	TDI
I	0.80***	0.71***		
TDI	0.74***	0.21	0.61**	
TDI_A	0.86***	0.57*	0.86***	0.67**

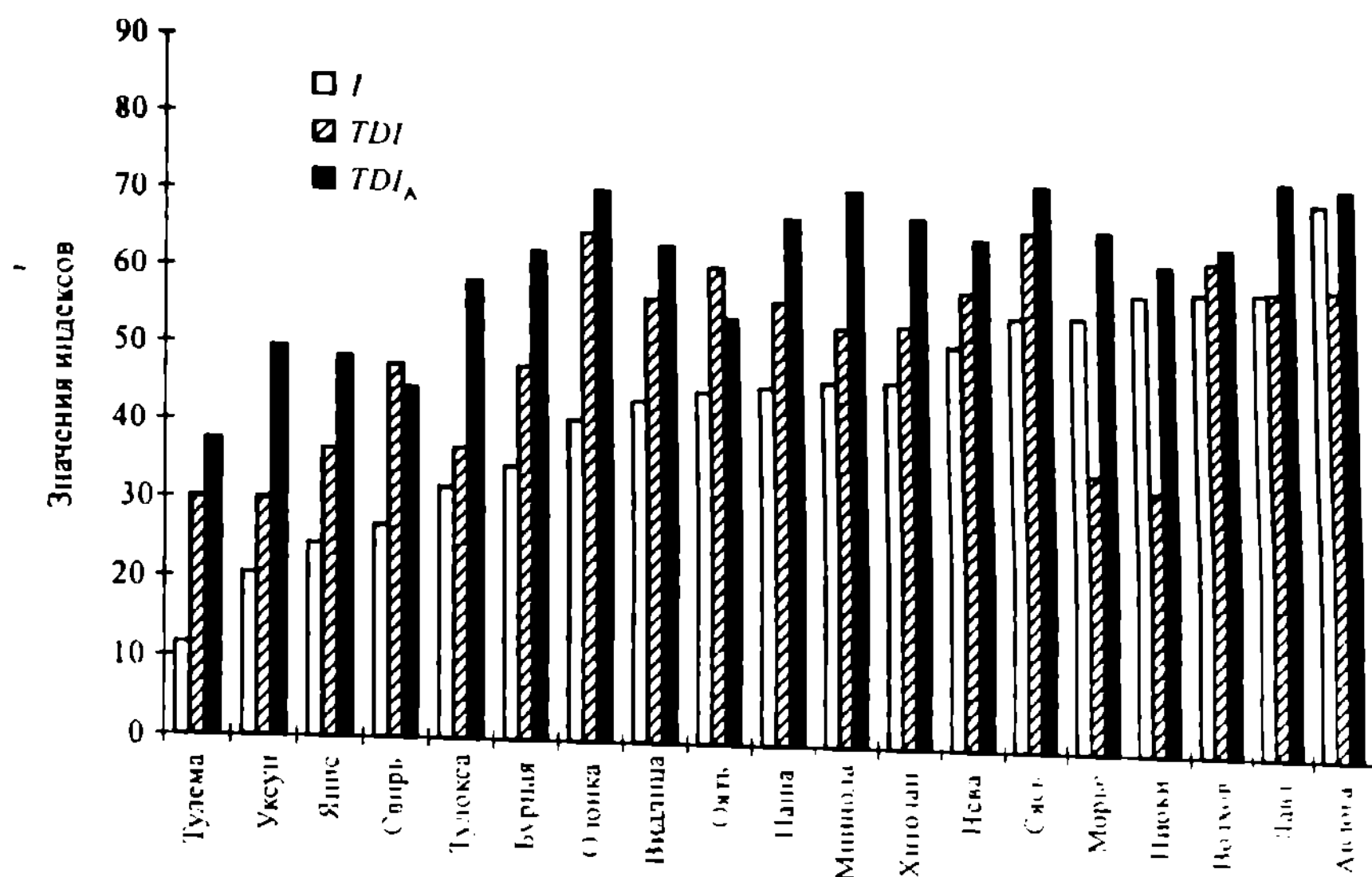
Примечание. Коэффициенты корреляции значимы *** при $p < 0.001$, ** при $p < 0.01$, * при $p < 0.05$.

Различия в индикаторной значимости видов между нашим и европейским списками индикаторов связаны со специфическими условиями, характерными для сильно гумифицированных рек. Известно, что в водоемах с высокой цветностью вод большая часть минерального фосфора находится в химически связанном состоянии с растворенными в воде гуминовыми веществами (Jones et al., 1988; Jones, 1990). Очевидно, связывание фосфатов с гуминовыми веществами приводит к снижению доступности фосфора для водорослей и тем самым благоприятствует развитию нетребовательных к высокому содержанию биогенных соединений видов.

Значения модифицированного индекса I отрицательно коррелировали с географической широтой станций отбора проб перифитона ($r = -0.55$, $p < 0.05$), указывая на снижение качества вод в реках Ладожского бассейна с севера на юг. Зональное изменение качества воды в водотоках отражает более высокий уровень сельскохозяйственной освоенности водосборной территории в южной части Ладожского бассейна (Расплетина, Сусарева, 2006). Однако эта градиация оказалась неодинаковой для водотоков разного размера. В крупных реках зональное изменение качества вод было выражено заметно слабее ($r = -0.50$, $p < 0.05$), чем в средних ($r = -0.63$, $p < 0.01$) и малых ($r = -0.68$, $p < 0.01$), более тесно связанных с локальной обстановкой на водосборе.

Корреляционный анализ показал, что между значениями модифицированного индекса I и уровнем $P_{\text{общ}}$ в исследованных реках существует тесная связь на высоком уровне статистической значимости (см. таблицу). Корреляция модифицированного индекса I с удельной электропроводностью была несколько выше таковой с концентрацией $P_{\text{общ}}$. Удельная электропроводность является показателем геологического строения водосборов рек, а также зависит от степени хозяйственной освоенности водосборных бассейнов (Biggs, 1995). В реках Ладожского бассейна она увеличивается с севера на юг, указывая на рост антропогенной нагрузки в южной части бассейна. Тесная связь модифицированного индекса I с удельной электропроводностью отражает зональный характер изменения качества воды в водотоках, вызванный различиями в сельскохозяйственной освоенности южной и северной частей бассейна Ладоги.

Из индексов только TDI_A достоверно коррелировал с $P_{\text{общ}}$, а корреляция TDI с концентрацией $P_{\text{общ}}$ была статистически незначимой (см. таблицу). Однако оба индекса оказались положительно связаны с изменением удельной электропроводности. Результаты оценок загрязненности водотоков с применением индексов TDI и TDI_A для многих рек существенно отличались от значений модифицированного индекса I . Например, оценка качества вод с использованием индекса TDI была сильно завышена в таких гумифицированных реках с высоким содержанием фосфора, как Ийоки и Морье (см. рису-



Средние значения индексов качества воды в реках Ладожского бассейна (*I* – модифицированный диатомовый индекс, *TDI* и *TDI_A* – трофические диатомовые индексы). Реки расположены в порядке увеличения значения индекса *I*.

нок). Напротив, индекс *TDI_A* занижал качество воды в таких гумифицированных водотоках с умеренным содержанием фосфора, как Паша, Видлица, Мийнола (см. рисунок).

Таким образом, европейские трофические диатомовые индексы *TDI* и *TDI_A*, хотя и позволяют выявить увеличение загрязненности рек Ладожского бассейна с севера на юг, слабо чувствительны к изменению степени эвтрофирования гумифицированных водотоков. Причина этого заключается в том, что для целого ряда таксонов индикаторные значения, используемые в *TDI* и *TDI_A*, в условиях водотоков Ладожского бассейна явно не соответствуют действительности. В частности, явно занижены индикаторные значения видов рода *Frustulia* и большинства видов рода *Eunotia*. Все это свидетельствует о неэффективности использования трофических диатомовых индексов, разработанных в Европе, для оценки трофического статуса водотоков бассейна Ладоги.

В целом разработанная модификация диатомового индекса является достаточно эффективным инструментом для оценки антропогенного загрязнения водотоков Ладожского бассейна. Тесная корреляционная связь значений модифицированного индекса с изменением содержания общего фосфора позволяет использовать его в оценке трофического статуса рек. Результаты нашей работы свидетельствуют о том, что для усовершенствования системы биоиндикации качества воды по диатомовым водорослям перифитона необходимо принимать во внимание региональную специфичность диатомовой флоры.

MODIFICATION OF DIATOM INDEX FOR ASSESSING RIVER POLLUTION IN THE LAKE LADOGA BASIN

A. G. Rusanov, E. V. Stanislavskaya

To assess water quality in rivers of the Ladoga Lake basin, modification of trophic diatom index was developed by using a weighted averaging technique. The developed diatom index showed a pronounced decrease in stream water quality from the north to the south, reflecting more intensive agricultural land use in the southern sub-basin of the Ladoga Lake. Compared with other trophic diatom indices, the developed index showed higher correlation with total phosphorus and provided an accurate characterization of river impairment in study watersheds. It means that the developed diatom index is a useful tool for river biomonitoring and that it can account for ecoregional specificities.

УСТОЙЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *EUSTIGMATOS MAGNUS* (J.B. Petersen) D.J. Hibberd (EUSTIGMATOPHYTA) К ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Л. М. Сафиуллина

Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы, г. Уфа
E-mail: saflilya@mail.ru

Вид *Eustigmatos magnus* (J.B. Petersen) D.J. Hibberd относится к числу наиболее распространенных из отдела Eustigmatophyta и характеризуется широким географическим распространением (Сафиуллина, 2009), что свидетельствует об его экологической пластичности. Морфологические изменения вида могут наблюдаться не только при генетических мутациях, но и под воздействием экологических факторов, а также при изменении условий культивирования (Полянский, 1958).

Широкое географическое распространение *E. magnus* позволяет предположить устойчивость вида к экстремальным значениям экологических факторов. Однако специальные исследования, посвященные изучению этого вопроса, единичны.

В ходе проведенных исследований были выделены в культуру и изучены изоляты водорослей из местообитаний, характеризующихся различными экологическими условиями: Республика Башкортостан, Челябинская область, Республика Бурятия и Франция. Названия изолятов даны по названию местности, откуда они выделены: «Байкал» – проба почвы с территории Фролихинского государственного охотничьего заказника (Республики Бурятия); «Аркаим» – проба почвы, отобранная на горе Грачиная сопка заповедника «Аркаим» (Челябинская область); «Гадельша» – проба почвы с территории Баймакского района РБ, «Агробиостанция» – проба с территории агробиостанции БГПУ им. М. Акмуллы Чишминского района РБ; «Франция» – изолят П. Романенко, выделенный им из почв Франции. В процессе работы использовали общепринятые методы почвенно-альгологических исследований: отбор проб почвы, определение видового состава водорослей методом чашечных куль-

тур, выделение культур водорослей, получение альгологически чистых культур. При исследовании морфологии изолятов применяли методы световой микроскопии.

Достоверность результатов исследований определяли с помощью критерия Стьюдента (Урбах, 1963; Лакин, 1990). Статистическую обработку результатов проводили в программном продукте базового пакета Statistica 6.0 for Windows.

В экспериментах по влиянию экологических факторов использовали изолят «Байкал». Было изучено влияние на морфологические признаки *E. magnus* таких экологических факторов, как температура (в диапазоне 24–66 °C с интервалом в 2 °C) и тяжелые металлы (нитраты меди, железа, кадмия, никеля и кобальта). Расчет концентраций тяжелых металлов производили по действующему веществу. Испытывали концентрации 1×10^{-10} – 1 моль металла /л. Растворы солей разливали в пробирки, куда вносили по 0.01 мл культуры водоросли.

В экспериментах на выявление полиморфизма в клетках *E. magnus* использовали все имеющиеся изоляты. Водоросли выращивали на жидкой питательной среде Болда в модификации Голлербаха (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976).

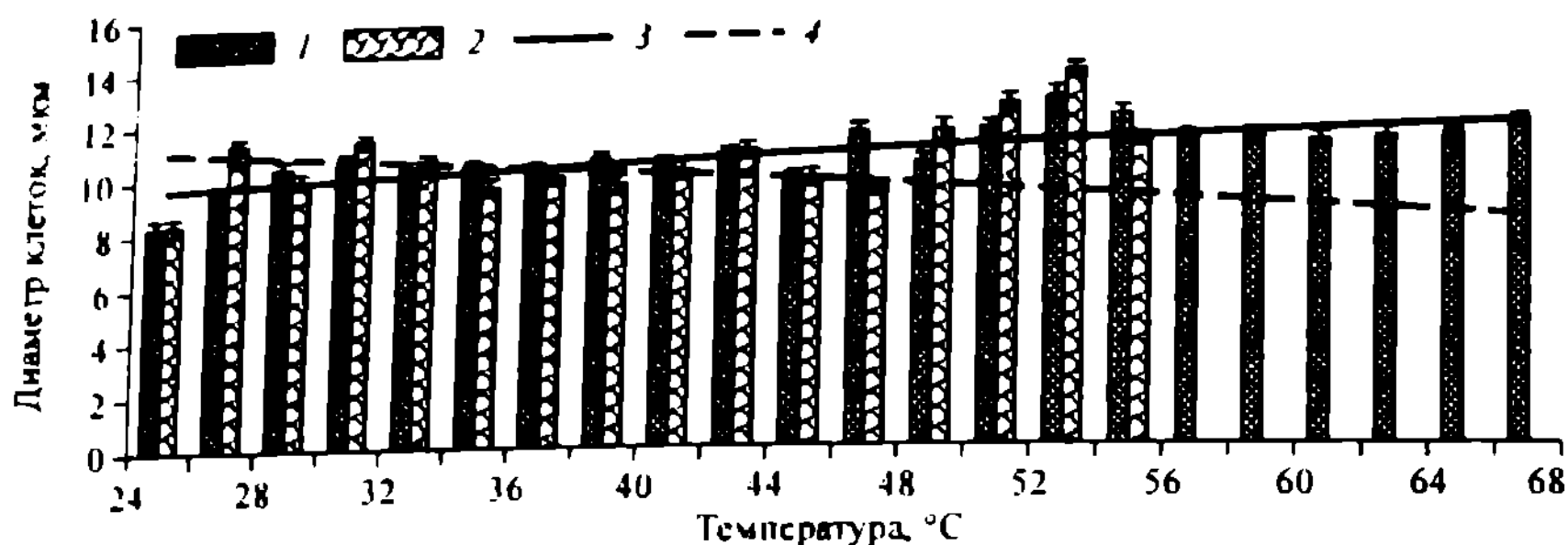
При длительном (свыше 2 мес.) культивировании 5 различных изолятов *E. magnus* наблюдалась их морфологическая изменчивость, которая выглядела следующим образом: шаровидные клетки приобретали выступы и становились похожими на клетки *Vischeria*, другие клетки вытягивались в длину и приобретали вид клеток *Ellipsoidion*. Перечисленные выше видоизменения были характерны для всех изолятов *E. magnus*.

Результаты молекулярно-генетических исследований подтверждают высокую степень родства *Eustigmatos* и *Vischeria* (Andersen et al., 1998). В связи с тем, что эти роды имеют к тому же большое сходство морфологических признаков (наличие как сферических клеток, так и клеток неправильной формы), а также очень похожи на всех стадиях жизненного цикла, возможно их объединение в один общий. Эту же точку зрения разделяют и другие исследователи (Neustupa, Němcová, 2001). Однако для этого необходимо дальнейшее изучение родов *Eustigmatos* и *Vischeria* на морфологическом, цитологическом и молекулярно-генетическом уровнях.

После окончания эксперимента водоросли пересеяли в свежую питательную среду и выращивали в обычных условиях в течение двух недель. В дальнейшем в наблюдаемых культурах были обнаружены только типичные для *E. magnus* клетки.

Эксперимент показал, что в одном изоляте могут встречаться клетки всех статусов одновременно, и создается впечатление о наличии в культуре трех разных видов. Поэтому исследователи, ведущие альгологические наблюдения, должны учитывать время культивирования, так как есть вероятность ошибочного определения *Eustigmatos magnus* как представителей родов *Vischeria* и *Ellipsoidion*.

Несомненно, что на изменчивость морфологических признаков у водорослей в природных популяциях может оказать влияние и воздействие внешних условий среды. В связи с тем, что в естественных условиях наблюдается взаимодействие многих факторов, оценить влияние отдельного фактора на фенотип практически невозможно, однако это можно сделать в условиях лаборатории (Кабиров, 1995).



Влияние температуры на диаметр клеток *E. magnus*.

1 - 6-е сутки, 2 - 14-е сутки, 3, 4 - линейный рост на 6-е и 14-е сутки соответственно

В экспериментальных условиях нами было изучено влияние температуры на почвенную водоросль *E. magnus* в целях определения границ устойчивости вида к данному фактору, а также выявление его действия на морфологические показатели водоросли. Суспензию культуры в пробирках подвергали 20-минутной экспозиции в термостате U-2 (GDR) при 24–66 °C с интервалом 2 °C, просмотр проводили на 6-е и 14-е сутки.

Проведенные эксперименты показали, что *E. magnus* мог выдерживать высокие положительные температуры – до 54 °C включительно, однако лишь в интервале от 24 до 34 °C морфология клеток не изменялась. С ростом температуры отмечались различные нарушения в морфологии клеток: при 52 °C происходило образование очень крупных клеток (до 23,8 мкм), в интервале температур от 42 до 48 °C встречались атипичные клетки *E. magnus*, при 36–40 °C наблюдалось расчленение хлоропласта, как и у видов рода *Botrydiopsis*. На 6-е сутки при 50 °C отмечался массовый выход зооспор.

На основании значений средней арифметической диаметра клеток *E. magnus* и ее ошибки была построена гистограмма влияния температуры на морфометрические показатели водоросли на 6-е и 14-е сутки, где по осям откладываются размерные показатели водоросли (см. рисунок). Так, на 6-е сутки диаметр клеток водорослей в целом увеличивался с повышением температуры, на 14-е сутки при температурах 50–52 °C наблюдали небольшое увеличение клеток.

Таким образом, результаты данного эксперимента позволили определить границы устойчивости почвенной водоросли *E. magnus* к воздействию температуры, а также пронаблюдать изменение морфологических признаков. Установлено влияние температуры 50 °C на процесс размножения водоросли.

Из пяти исследованных металлов наиболее токсичной была медь: гибель клеток *E. magnus* наблюдалась при концентрациях 1×10^{-1} моль/л и выше. Токсическое воздействие железа было менее выражено – клетки погибали при концентрациях выше 1×10^{-2} моль/л. Следующим был кадмий – гибель клеток наступала при концентрациях от 1×10^{-1} моль/л и более. Наименьшее токсическое воздействие на почвенную водоросль *E. magnus* оказали ионы никеля и кобальта – элиминация водоросли произошла при концентрации 1 моль/л.

**Влияние тяжелых металлов на статистические показатели размерных признаков
E. тагпиз на 7-е сутки просмотра**

Концентрация, моль/л	X_{\min}	X_{\max}	$X \pm S_x$	σ	Me	CV, %	$t_{\text{крит}}$
Контроль	7.5	22.5	12.75±0.53	3.75	12.5	29.41	—
<i>Медь</i>							
1×10^{-9}	7.5	15	11.35±0.25	1.76	12.5	15.51	3.83
1×10^{-7}	7.5	15	11.35±0.22	1.53	12.5	13.48	3.76
1×10^{-5}	10	15	11.65±0.20	1.39	12.5	11.93	2.67
1×10^{-4}	7.5	15	11.45±0.23	1.6	12.5	13.97	3.31
<i>Железо</i>							
1×10^{-9}	7.5	22.5	12.35±0.36	2.55	12.5	20.65	1.43*
1×10^{-7}	5	25	12.7±0.42	2.94	12.5	23.15	0.17*
1×10^{-5}	10	17.5	12.6±0.30	2.14	12.5	17.17	0.50*
1×10^{-4}	7.5	12.5	10.5±0.17	1.24	10	11.81	5.73
1×10^{-3}	7.5	20	12.45±0.35	2.5	12.5	20.08	1.03*
<i>Кадмий</i>							
1×10^{-9}	10	17.5	12.75±0.37	2.64	12.5	20.71	0*
1×10^{-7}	10	22.5	12.25±0.42	2.96	12.5	24.16	3.13
1×10^{-5}	7.5	25	13.55±0.57	4.04	12.5	29.82	4.11
1×10^{-4}	10	20	13.75±0.40	2.82	12.5	20.51	3.74
1×10^{-3}	10	25	13.85±0.37	2.64	12.5	19.06	3.96
1×10^{-2}	10	22.5	13.7±0.38	2.69	12.5	19.64	3.71
<i>Кобальт</i>							
1×10^{-9}	10	22.5	13.2±0.40	2.81	12.5	21.29	1.93*
1×10^{-7}	10	17.5	12.4±0.31	2.2	12.5	17.74	1.23*
1×10^{-5}	7.5	22.5	12.15±0.37	2.63	12.5	21.65	2.28
1×10^{-4}	10	22.5	14.65±0.56	3.98	15	27.17	8.6
1×10^{-3}	7.5	20	14.4±0.43	3.01	15	20.9	6.26
1×10^{-2}	10	25	15.1±0.50	3.46	15	22.91	10.73
1×10^{-1}	10	22.5	14.85±0.43	3.05	15	20.54	8.36
<i>Никель</i>							
1×10^{-9}	10	22.5	13.65±0.51	3.58	12.5	26.23	5.29
1×10^{-7}	10	22.5	13.30±0.44	3.13	12.5	23.53	2.85
1×10^{-5}	10	22.5	12.95±0.47	3.3	12.5	25.48	1.16*
1×10^{-4}	7.5	20	13.20±0.41	2.9	12.5	21.97	2.02
1×10^{-3}	7.5	25	14.70±0.53	3.73	15	25.37	10.89
1×10^{-2}	10	25	14.30±0.47	3.31	12.5	23.15	7.73
1×10^{-1}	10	22.5	13.6±0.40	2.82	12.5	20.74	3.65

Примечание. X_{\min} – минимальное значение признака, X_{\max} – максимальное значение признака, $X \pm S_x$ – средняя арифметическая и ее ошибка, Me – медиана, σ – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, $t_{\text{крит}}$ – критический коэффициент Стьюдента при $P = 0.05$, * – недостоверные значения критерия Стьюдента

Морфологические нарушения *E. magnus* при воздействии токсикантов имели общую тенденцию, которая выражалась в деформации хлоропласта, плазмоллизе и грануляции внутреннего содержимого, а также в образовании бурых и темных пятен, состоящих из капель масла. Кроме того, концентрации меди 1×10^{-8} – 1×10^{-10} моль/л приводили к автоспорообразованию, при всех концентрациях железа в среде наблюдали изменение окраски клеток с желто-зеленой на насыщенно зеленую, все концентрации кадмия приводили к образованию крупных вакуолей внутри вегетативных клеток. С понижением концентраций в присутствии никеля наблюдалась уродливость, а в присутствии кобальта – гигантизм вегетативных клеток, которые были нестабильны и быстро разрушались.

Внесение меди приводило к уменьшению диаметра клеток водоросли, а ионов кобальта и никеля – к увеличению размерных показателей; остальные металлы не вызывали особых изменений размеров *E. magnus* (см. таблицу).

Результаты наших исследований показали, что по влиянию на морфометрические показатели *E. magnus* исследованные металлы располагаются в следующем порядке: $\text{Cu} > \text{Fe} > \text{Cd} > \text{Ni}, \text{Co}$. В целом действие ТМ негативно влияло на морфологические характеристики клеток *E. magnus*, что выражалось в обесцвечивании и изменении окраски клеток, уменьшении размерных признаков водорослей, деформации и грануляции клеток.

Таким образом, в ходе экспериментов установлено, что при длительном культивировании *E. magnus* появлялись атипичные клетки, схожие по морфологии с клетками родов *Vischeria* и *Ellipsoidion*. Это обстоятельство необходимо учитывать при определении видовой принадлежности водорослей и внести полученные данные в диагноз вида *E. magnus*. Определены границы устойчивости водоросли к температуре (20–54 °C) и тяжелым металлам (медь – 1×10^{-3} моль/л; железо – 1×10^{-2} моль/л; кадмий – 1×10^{-1} моль/л; никель и кобальт – 1 моль/л). Ряд токсичности исследованных металлов имеет следующий вид: $\text{Cu} > \text{Fe} > \text{Cd} > \text{Ni}, \text{Co}$.

Экстремальные значения экологических факторов вызывали разнообразные морфологические нарушения *E. magnus*, выражающиеся в грануляции и обесцвечивании цитоплазмы, появлении атипичных и бесформенных клеток, разрушении клеточного содержимого. Анализ размерных признаков позволяет выявить даже небольшие изменения условий существования вида.

SUMMARY

RESISTANCE OF MORPHOLOGICAL FEATURES OF *EUSTIGMATOS MAGNUS* (B. PETERSEN) HIBBERD (EUSTIGMATOPHYTA) TO ECOLOGICAL FACTORS

L. M. Safiullina

The morphological variability of the *Eustigmatos magnus* (B. Petersen) Hibberd (Eustigmatophyta) under the influence of ecological factors was investigated. The cultivation time influenced algae and caused the appearance of atypical cells which were morphologically similar to species from the genera *Vischeria* and *Ellipsoidion*. The borders of stability of this alga were determined for temperature (20–54 °C) and heavy metals ($\text{Cu} - 1 \times 10^{-3}$ M/l, $\text{Fe} - 1 \times 10^{-2}$ M/l, $\text{Cd} - 1 \times 10^{-1}$ M/l; Ni and $\text{Co} - 1$ M/l). The following row of toxicity of the investigated metals is established: $\text{Cu} > \text{Fe} > \text{Cd} > \text{Ni}, \text{Co}$.

ЦИАНОПРОКАРИОТА В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Л.В. Снитко

Природоохранное научно-исследовательское государственное учреждение
«Ильменский заповедник» УрО РАН, г. Миасс
E-mail: snitkol@ilmeny.ac.ru

Исследованию цианопрокариотического «цветения» водоемов – фундаментальной проблеме и острой практической задаче, посвящено множество публикаций (Белякова, Яковлева, 2006; Водоросли..., 2006). Мониторинг развития этого явления, ставшего повсеместным в пресноводных экосистемах в последние десятилетия, требует стационарных исследований. Массовое развитие *Cyanoprokaryota* (*Cyanophyta*, *Cyanobacteria*) отмечено не только в водоемах, подвергаемых антропогенному загрязнению, но и в заповедных озерах (Белякова, Яковлева, 2006), а также тундровых водоемах (Патова, 2004). Обследование в 1998–2008 гг. озер особо охраняемых природных территорий – заповедников, памятников природы – выявило в них массовое развитие цианопрокариот.

Развитие цианопрокариот в сезонной динамике исследовали в период 1998–2008 гг., который пришелся на годы резкого поднятия гидрологического уровня поверхностных вод во всех природно-географических зонах региона, независимо от выделенных районов синфазности циклических колебаний увлажнения и преобладающих типов атмосферно-климатической циркуляции (Андреева, 1973). Фазы подъема и спада уровня воды, влияющие на смену облика биоты водоема, в том числе и фитопланктона, соответствуют особенностям циркуляции атмосферы. Периодичность данного процесса измеряется циклами длиной в столетия и десятилетия. Последний подъем водности озер Южного Урала, сравнимый по величине с наблюдаемым нами в начале XXI в., регистрировался в 1940-е годы: в 1948 г. глубина воды в затопленных лесах предгорного Зауралья достигла 0.5–2.0 м, далее последовал спад.

Резкий подъем водности на территории Урала и Зауралья прогнозировали с 1986 по 1996 г. и связывали с увеличением влияния западной климатической циркуляции (Андреева, 1973), обусловленной в свою очередь одиннадцатилетним циклом солнечной активности, составляющей половину периода цикличности водного уровня. Прогнозируемый период оказался маловодным. Многоводный цикл наблюдался на 12 лет позже прогнозируемого – в 1998–2008 гг. и достиг максимума к 2007 г. Связь поднятия гидрологического уровня с цикличностью атмосферных процессов была очевидна лишь в начальный период современного многоводного цикла. Данные о развитии *Cyanoprokaryota* в предыдущий многоводный период в водоемах региона отсутствуют или носят описательный характер, по которым можно констатировать присутствие массового развития данной группы организмов в водоемах.

Таким образом, сведения о развитии цианопрокариот в фитопланктоне относятся к первому в наступившем столетии многоводному циклу озер, характеризующемуся высоким поверхностным стоком с водосборных площадей в условиях высокого промышленного глобального воздействия, произошедшего за последние 50 лет со времени прошлого многоводного цикла

Исследования проводили в разнотипных водоемах замедленного стока горно-лесной и лесостепной зон Южного Урала: глубоких и мелких пресноводных озерах, водохранилищах и прудах, равнинных минерализованных водоемах (солончатководные, карстовые, техногенные, болотные) – всего 31. Пробы фитопланктона отбирали общепринятыми гидробиологическими методами (Методическ..., 1984) в период открытой воды на протяжении нескольких сезонов (от 1 до 8), преимущественно ежемесячно. Применяли отстойный и сетевой методы отбора проб с использованием полиамидного сита. Виды идентифицировали по общепринятым определителям, учитывая современные представления о классификации таксонов. Биомассу рассчитывали по геометрическим формулам объема клеток, принимая удельный вес равным единице. Процесс расчета был автоматизирован с помощью табличного процессора Microsoft Excel 7.0.

Синезеленые водоросли обнаружены в составе фитопланктона всех обследованных водоемов замедленного стока. Их массовое развитие в период исследований было отмечено в пресноводных озерах горно-лесной зоны – как подверженных антропогенному воздействию, так и заповедных, а также в прудах и водохранилищах рек Обского бассейна, равнинных эвтрофированных солончатководных озерах.

Массового развития цианопрокариот не обнаружено в прудах верховьев рек Волго-Камского бассейна – Миньярском и Симском, отсутствует массовое развитие цианобактерий в водоемах, подверженных интенсивному техногенному загрязнению – пруды Карабашской техногенной аномалии и верхний створ Аргазинского водохранилища, а также в карстовом озере.

За период исследований в многоводный гидрологический цикл нами было идентифицировано 104 вида и разновидности (97 видов) Cyanoprokaryota из 2 классов, 3 порядков, 15 семейств, 34 родов.

Класс Chroococcophyceae Geitler, 1932

Порядок Crococcales Geitler, 1925

Семейство Synechococcaceae Starmach, 1966

Rhabdogloea smithii (R. et F. Chod) Kom. (= *Dactylococcopsis smithii* R. et F. Chod., *D. raphidioides* Hansg. f. *raphidioides*); *R. lineare* Schmidle et Laut. emend. Hollerb.; *Synechococcus aeruginosus* Näg. (= *S. major* f. *crassus* (Arch.) Elenk., *Cyanothece aeruginosa* Ag.); *S. elegantus* Näg.; *Synechocystis aquatilis* Sauv.; *S. endobiotica* Elenk. et Hollerb.; *S. parvula* Perfil.

Семейство Holopediaceae Elenkin, 1933

Holopedia geminata Lagerh., *H. irregularis* Lagerh.

Семейство Merismopediaceae Elenkin, 1933

Merismopedia glauca (Ehr.) Kütz.; *M. tenuissima* Lemm., *Pseudogolopedia convoluta* (Bréb.) Elenk.

Семейство Microcystidaceae Elenkin, 1933

Aphanothece clathrata W. et G.S. West f. *clathrata*, *A. stagnina* (Spreng.) Boye-Pet. et Geitl., *Aphanocapsa conferta* (W. et G.S. West) Kom.-Legn. et Cronb. (= *Microcystis pulverea* f. *conferta* (W. et G.S. West) Elenk., *A. delicatissima* W. et G.S. West (= *M. pulverea* f. *delicatissima* (W. et G.S. West) Elenk.); *A. elachista* W. et G.S. West (= *M. pulverea* f. *elachista* (W. et G.S. West) Elenk.); *A. holsatica* (Lemm.)

Cronb. et Kom. (= *M. pulverea* f. *holsatica* (Lemm.) Elenk.); *A. incerta* (Lemm.) Cronb. et Kom. (= *M. pulverea* f. *incerta* (Lemm.) Elenk.); *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (= *M. aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. f. *aeruginosa*); *M. flos-aquae* (Witt.) Elenk. (= *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Witt.) Elenk. emend. Kom.); *M. viridis* (A. Br.) Elenk. (= *M. aeruginosa* f. *viridis* (A. Br.) Elenk. emend. Kondrat.); *M. firma* (Breb. et Lenorm.) Schmid.; *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk. f. *pulverea*; *M. pulverea* f. *parasitica* (Kütz.) Elenk. (= *M. parasitica* Kütz.); *M. pulverea* f. *pulchra* (Lemm.) Elenk. (= *M. stagnalis* var. *pulchra* Lemm.); *M. ichtyoblabe* Kütz.; *M. wesenbergii* Kom. in Kondrat

Семейство **Gloeocapsaceae** Elenkin et Hollerbach, 1938

Gloeocapsa limnetica Lemm. (Hollerb.); *G. minuta* (Kütz.) Hollerb. ampl. f. *minuta*; *G. tenax* (Kirchn.) Hollerb.; *G. turgida* (Kütz.) Hollerb. emend. f. *turgida*; *Eucapsis minor* (Skuja) Hollerb.

Семейство **Coelosphaeriaceae** Elenkin, 1936

Coelosphaerium kuetzingianum Näg.; *C. minutissimum* Lemm.; *Marssoniella elegans* Lemm.

Семейство **Gomphosphaeriaceae** Elenkin, 1933

Gomphosphaeria aponina f. *delicatula* (Vir.) Elenk.; *G. lacustris* f. *lacustris* Chod. (= *Snowella lacustris* (Chod.) Kom.); *G. pusilla* (Van Goor.) Kom.; *Snowella arachnoidea* Kom. et Hindak.; *S. rosea* (Snow.) Elenk.; *S. septentrionales* Kom. et Hind.

Семейство **Woronichiniaceae** Elenkin, 1933

Woronichinia compacta (Lemm.) Kom. et Kom.-Legn. (= *Gomphosphaeria lacustris* f. *compacta* (Lemm.) Elenk.); *W. elorantae* Kom. et Kom.-Legn.; *W. naegeliana* (Ung.) Elenk.

Класс **Hormogoniophyceae**

Порядок **Oscillatoriales** Elenkin emend. Kondratieva

Семейство **Oscillatoriaceae** (Kirchner) Elenkin, 1934

Lyngbya aestuarii (Mert.) Liebm.; *L. birgei* G. Sm.; *L. contorta* Lemm.; *L. intermedia* Gardn.; *L. limnetica* Lemm.; *L. splendens* Tschern.; *L. truncicola* Ghose; *Oscillatoria agardhii* Gom. f. *agardhii*; *O. amphibia* Ag.; *O. geminata* (Menegh.) Gom.; *O. granulata* Gardn.; *O. lacustris* (Kleb.) Geitl.; *O. limnetica* Lemm. (= *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom.); *O. limosa* Ag. f. *limosa*; *O. planctonica* Wolosz.; *O. tenuis* Ag. ex Gom. f. *tenuis*; *O. tenuis* f. *levis* (Gardn.) Kondrat.; *O. terebriformis* (Ag.) Elenk. f. *terebriformis*; *O. woronichinii* Anissim.; *Phormidium ambiguum* Gom. f. *ambiguum*; *P. autumnale* (Ag.) Gom.; *P. cincinnatum* var. *incisum* Itzigs.; *P. mucicola* Hub.-Pest. et Naum.; *Spirulina jennerii* (Stizenb.) Geitl.; *S. laxa* Smith.; *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom.

Порядок **Nostocales** (Geitler) Elenkin, 1934

Семейство **Nostocaceae** Elenkin, 1934

Nostoc commune f. *sphaericum* (Vauch.) Elenk.; *N. entophytum* Born. et Flah.; *N. kihlmani* Lemm.; *N. linckia* (Roth) Born. et Flah. sensu Elenk. f. *linckia*; *N. pruniforme* Ag.; *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot

Семейство *Anabaenaceae* Elenkin, 1934

Cylindrospermum catenatum Ralfs; *C. fluviaticum* Schkorb.; *C. stagnale* (Kütz.) Born. et Flah.; *Anabaena aequalis* Borg.; *A. circinalis* (Kütz.) Hansg.; *A. constricta* (Szaf.) Geitl.; *A. contorta* Bachm.; *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb.; *A. hassalii* (Kütz.) Wittt. f. *hassalii*; *A. hassalii* f. *cyrtospora* (Wittt.) Elenk.; *A. lemmermannii* P. Richt.; *A. scheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi*; *A. spiroides* Kleb. f. *spiroides*; *A. spiroides* f. *crassa* (Lemm.) Elenk.; *A. variabilis* Kütz.

Семейство *Aphanizomenonaceae* Elenkin, 1934

Aphanizomenon flos-aquae (Lemm.) Ralf., *A. klebahnii* (Elenk.) Pechar et Kalina (= *A. flos-aquae* f. *klebahnii* Elenk.)

Семейство *Aulosiraceae* Elenkin, 1938

Aulosira laxa Kirchn.; *Nodularia harveyana* (Thwait) Thur. f. *harveyana*; *N. harveyana* f. *sphaerocapsa* (Born. et Flah.) Elenk.

Семейство *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenkin, 1916

Gloeotrichia echinulata (J.S. Smith) P. Richt.; *G. natans* (Hedw.) Rabenh. f. *natans*; *Calothrix fusca* (Kütz.) Born. et Flah. f. *fusca*; *Gomontiella subtubulosa* Teod.; *Tolypothrix tenuis* Kütz.

Порядок *Stigonematales* Geitler, 1925

Семейство *Stigonemataceae* (Hass) Kirchner

Hapalosiphon fontinalis f. *fontinalis* (Ag.) Born emend Elenk.; *H. fontinalis* f. *drepanocladii* (Stef.) Kondrat.

Таксономическим разнообразием отличались представители порядка *Chroococcales* – выявлено 43 вида из 16 родов. Среди водорослей отдела *Cyanoprokaryota* одним видом представлены 10 родов. Пропорции выявленной нами в период многоводного цикла планктонной флоры синезеленых водорослей следующие: насыщенность семейств родами – 2.2 при относительно высокой насыщенности семейств видами – 6.5; насыщенность семейств видами с разновидностями – 6.9; насыщенность родов *Cyanoprokaryota* видами и разновидностями – 3.1. Таксоны синезеленых водорослей входят в десять ведущих семейств и родов выявленной альгофлоры: семейство *Oscillatoriaceae* занимает 4-е место по числу видов и разновидностей – 25 (26). Обнаружена высокая видовая насыщенность. Больше всего видов и разновидностей отмечено в родах *Anabaena*, *Oscillatoria* – 11 (12). Эти же роды отмечены как ведущие в фитопланктоне других регионов и обычно являются лидирующими по числу видов на многих хорошо изученных в альгологическом отношении территориях (Анисимова, 1998, Анисимова и др., 2000).

Индекс отношения *Nostocales*: *Oscillatoriales* больше единицы (1.2) свидетельствует о незначительном преобладании водорослей порядка *Nostocales*. Такая величина показателя может быть характерна для южной границы таежного горного пояса, где расположено большинство обследованных водоемов. Преобладание порядка *Oscillatoriales* наблюдается на более южных территориях. Индекс отношения *Chlorophyta*: *Cyanoprokaryota*, характеризующий особенности альгофлор, составил 2.4 (2.45 с учетом внутривидовых таксонов), что показывает ее близость к альгофлорам северных широт (Гецен, 1985; Патова,

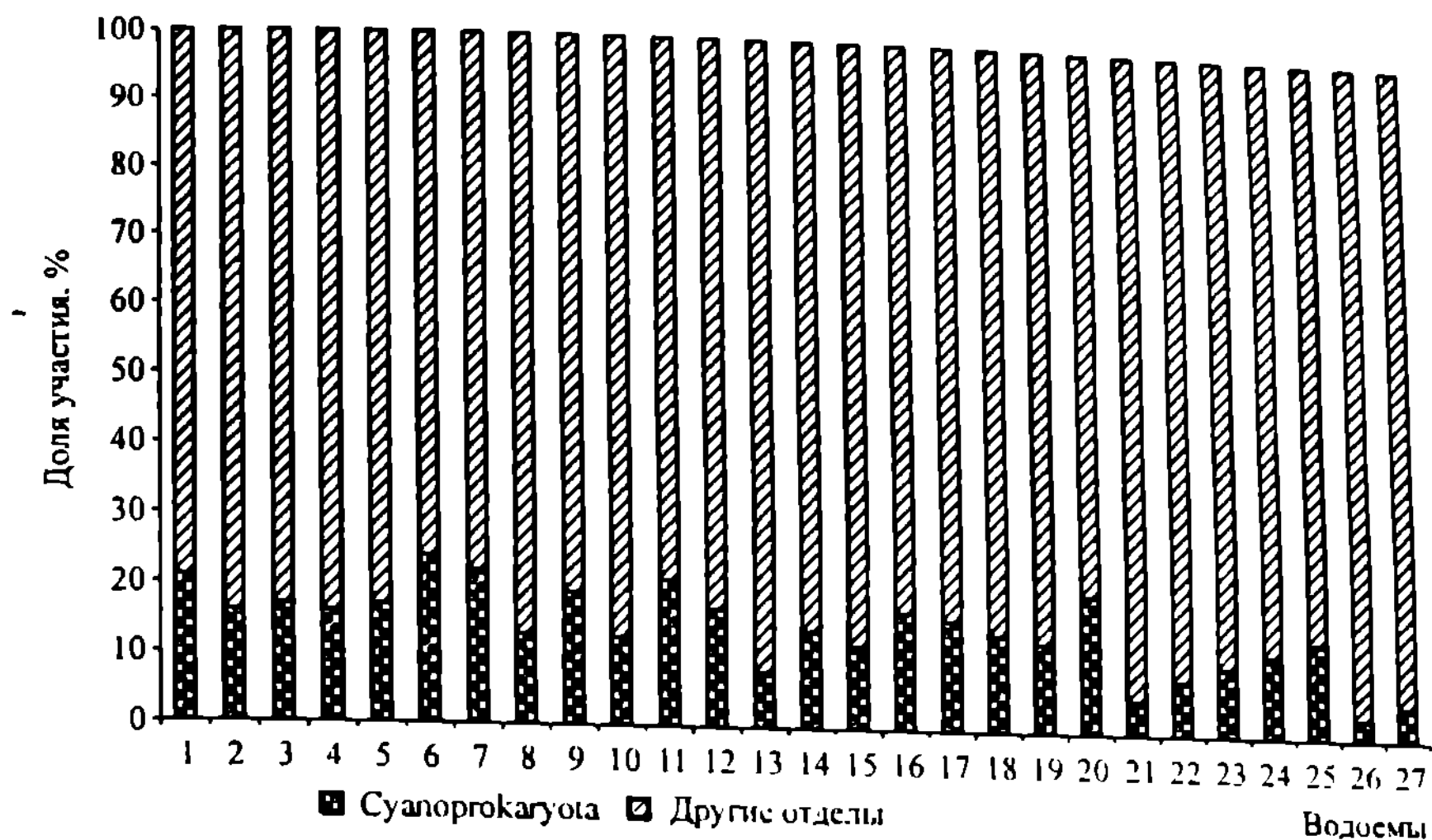


Рис. 1. Доли участия *Cyanoprokaryota* в сложении видового разнообразия фитопланктона в разнотипных водоемах

1–9 – мелкие озера горно-лесной зоны, 10–17 – глубокие озера горно-лесной зоны, 18–20 – водохранилища на реках Обского бассейна, 21, 22 – пруды верховьев рек Волго-Камского бассейна, 23–24 – солончатоводные равнинные озера, 25 – зарывшееся озеро, 26 – техногенные пруды, 27 – болотный водоем

Демина, 2008), а также горным районам умеренных широт (Медведева, 1999), где данный показатель не превышает 3.0.

Доли участия *Cyanoprokaryota* в сложении видового разнообразия фитопланктона в разнотипных водоемах (рис. 1) менялись от минимальной 3% в водоемах техногенной зоны, загрязненных токсичными соединениями металлов, до 24% в малом пресноводном озере горно-лесной зоны Табанкуль, находящемся под многолетним воздействием канализационных бытовых стоков.

Токсифицирующее влияние техногенных вод на развитие синезеленых водорослей описано ранее (Снитко, 2008); благоприятное влияние повышенных концентраций фосфорных соединений бытовых стоков на развитие многих видов цианобактерий общеизвестно. Наименьшее видовое разнообразие цианопрокариот отмечено, кроме техногенных, в болотных водоемах – 5%, а также в прудах Миньярском и Симском – верховья рек Волго-Камского бассейна. В озерах с повышенной минерализацией различного происхождения доля синезеленых водорослей в сложении альгофлоры также сравнительно меньше.

Массового развития в фитопланктоне достигали следующие виды. *Anabaena flos-aquae*, *A. hassalii*, *A. scheremetievi*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii*, *M. flos-aquae*, *M. viridis*, *Gloeotrichia echinulata*, *Oscillatoria limnetica*, *Planktothrix agardhii*, *Snowella rosea*, *Woronichima naegeliiana*

В глубоких стратифицированных озерах летний максимум общей биомассы фитопланктона, превышающий по абсолютной величине другие максимумы в сезоне, определяло массовое развитие *Anabaena flos-aquae* и *Gloeotrichia echinulata*. В одном из наиболее глубоких озер горно-лесной зоны – Тургояк, сезонная динамика биомассы фитопланктона в начальный период многоводно-

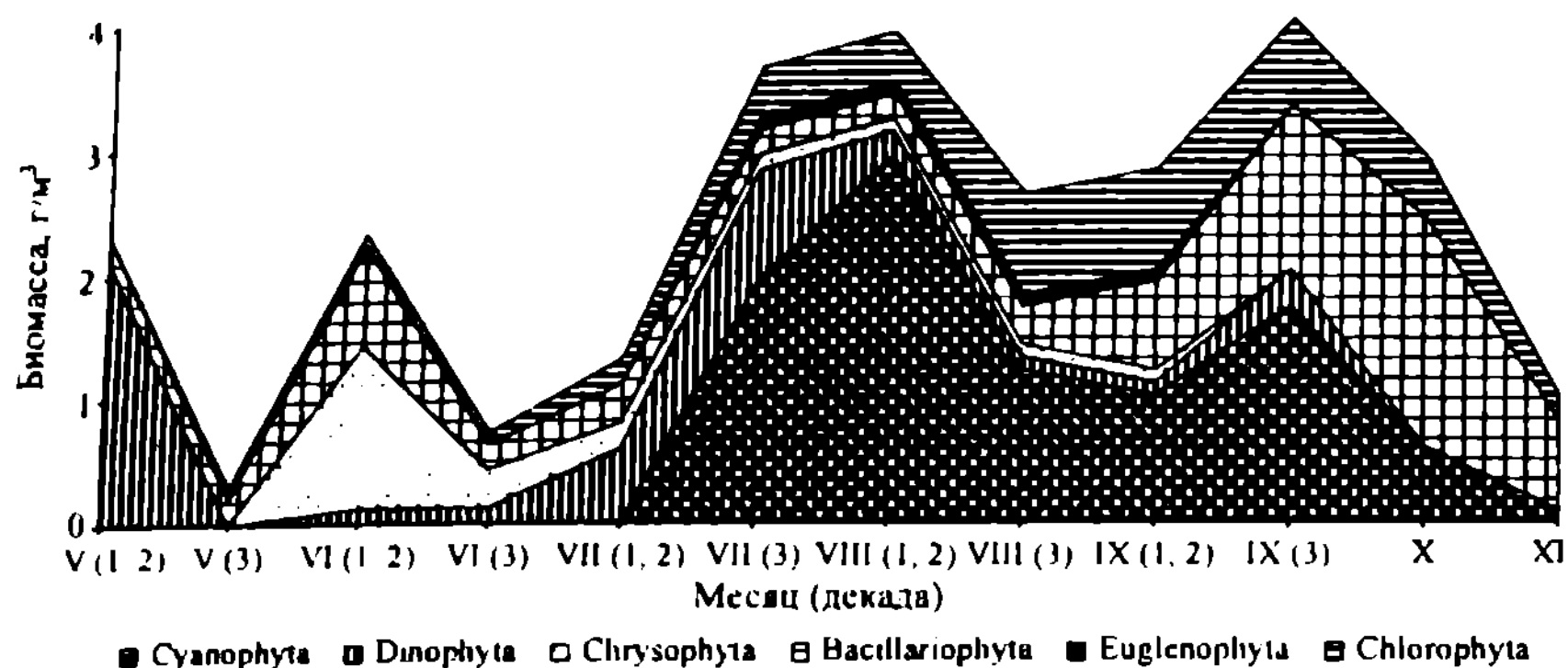


Рис 2 Среднесезонная динамика биомассы фитопланктона и вклад цианопрокариот, определяемый *Anabaena flos-aquae*, в типе глубоких пресных озер горно-лесной зоны (оз. Тургойак, 1999–2003 гг.)

го цикла имела мезотрофный вид с четырьмя пиками развития и наибольший летний максимум, обусловленный монодоминантным «цветением» *Anabaena flos-aquae* (рис. 2)

Вид *Anabaena flos-aquae* массово развивался в большинстве водоемов в период исследований, но сезонный ход динамики биомассы фитопланктона определял только в двух глубоких озерах горно-лесной зоны – Тургойак и Еловое.

Глеотрихиевый тип фитопланктона – присутствие летнего максимума, определяемого массовым развитием *Gloeotrichia echinulata*, отмечен в глубоких стратифицированных озерах горно-лесной зоны Большое Миассово, Большой Кисегач, Большой Ишкуль, Иткуль. Сезонная динамика биомассы фитопланктона имеет максимальный пик в июле и определяется преимущественно видом *G. echinulata* (рис. 3).

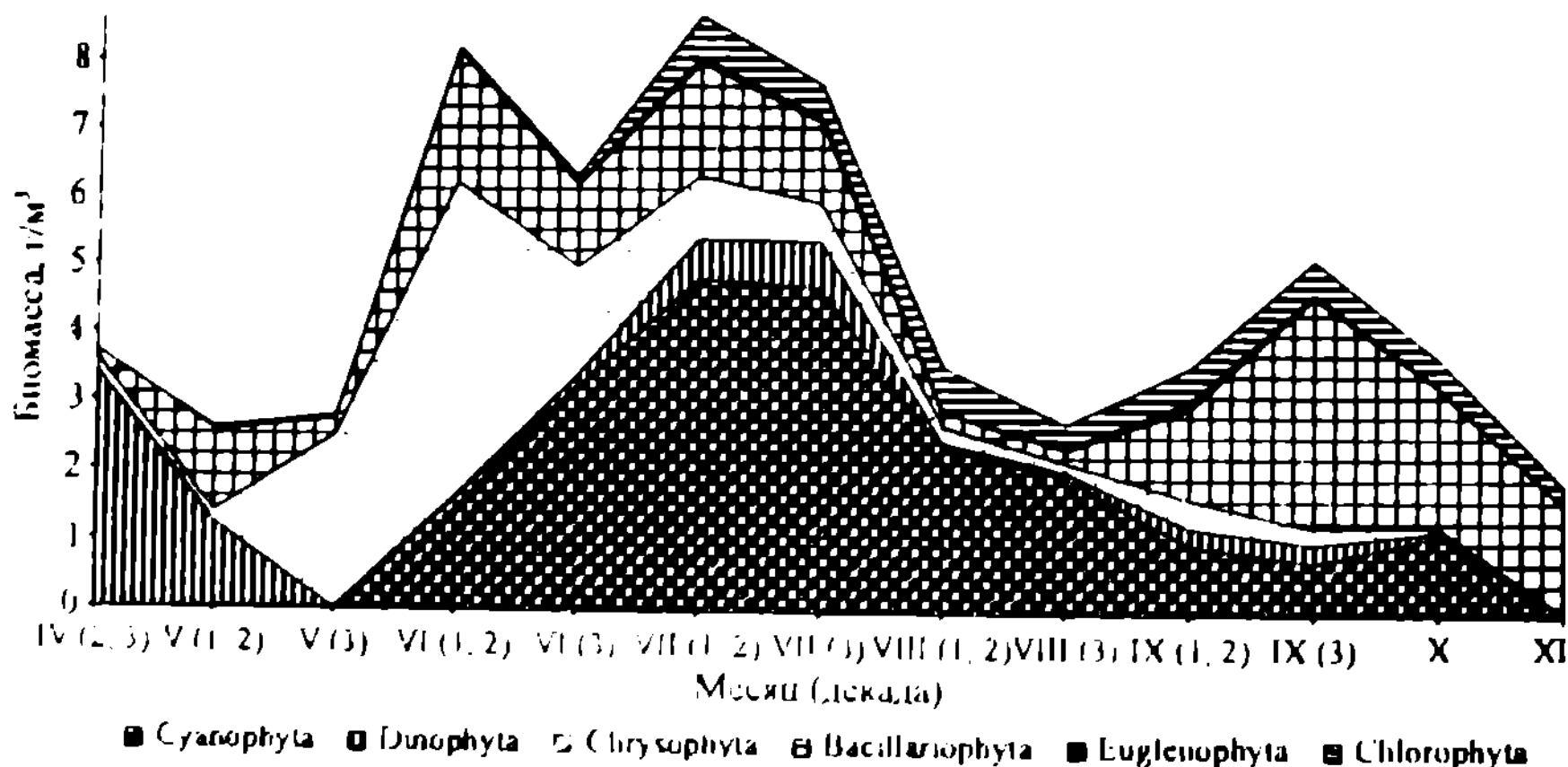


Рис 3 Сезонная биомасса фитопланктона и вклад цианопрокариот, определяемый *Gloeotrichia echinulata*, в типе глубоких пресных озер горно-лесной зоны (оз. Б. Миассово, 1999–2003 гг.)

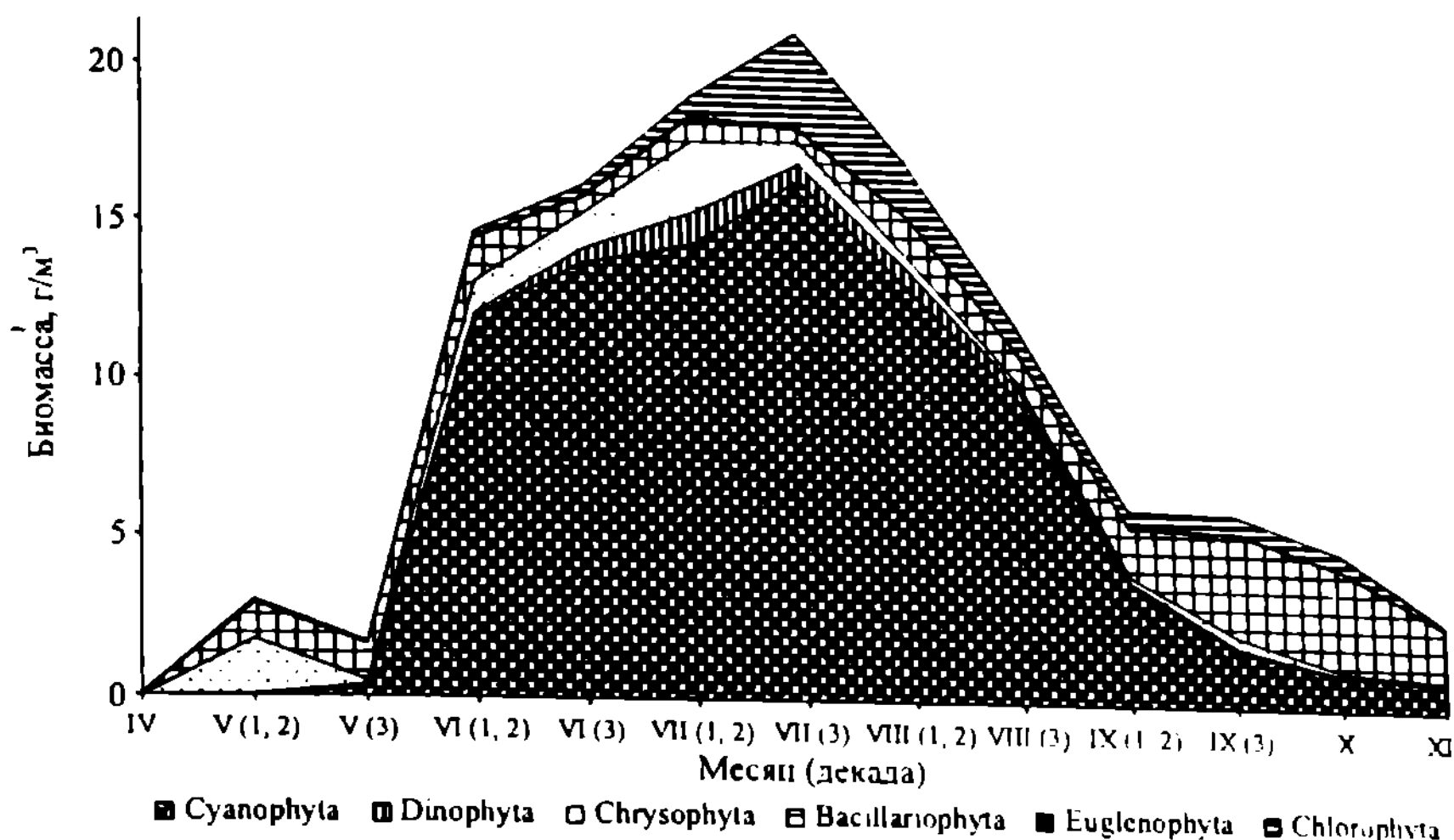


Рис. 4. Сезонная биомасса фитопланктона и вклад цианопрокариот, определяемый видами *Microcystis aeruginosa*, *M. flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata*, в типе мелководных пресных озер горно-лесной зоны (оз. Ильменское, 2000–2003 гг.)

Эвтрофный вид сезонной динамики (рис. 4) фитопланктона преобладает в мелких пресноводных озерах, водохранилищах рек Обского бассейна (за исключением Аргазинского), характеризуется одним растянутым максимумом биомассы, определяемым различными видами, сменяющимися в сезоне и межгоду (*Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*, *Gloeotrichia*, *Woronichinia* – смешанный тип).

Исследованные равнинные солоноватоводные и карстовые озера имеют невысокую минерализацию (около 1000 мг/л), не препятствующую развитию синезеленых водорослей. Для динамики биомассы фитопланктона солоноватоводных равнинных озер Смолино и Сугояк, подверженных антропогенному загрязнению, характерны два пика за сезон. Определяющий вклад в максимальный пик вносили Цианопрокариота, в оз. Смолино наблюдали монодоминантное массовое развитие вида *Microcystis aeruginosa*, в оз. Сугояк осеннее визуальное «цветение» определялось *Anabaena flos-aquae* (рис. 5), сопутствовали виды рода *Microcystis* (*M. aeruginosa*, *M. viridis*, *M. wesenbergii*).

Сравнительный анализ сезонной динамики биомассы фитопланктона в разнотипных водоемах позволил выделить два ее вида: эвтрофный – с одним растянутым максимумом, определяемым синезелеными, и мезотрофный – с несколькими пиками, определяемыми водорослями различных отделов.

Эвтрофный и мезотрофный виды динамики биомассы обусловлены различным типом фитопланктона. Как преобладающий отмечен глеотрихийевый тип фитопланктона, кроме того, наблюдали анабеновый и смешанный типы, а также планктотрихетовый в одном из озер. Некоторые авторы (Towards a functional..., 2002) озера с преобладанием видов *Plankthotrix agardhii* (= *Oscillatoria agardhii*), *Oscillatoria limnetica* (= *Pseudanabaena limnetica*),

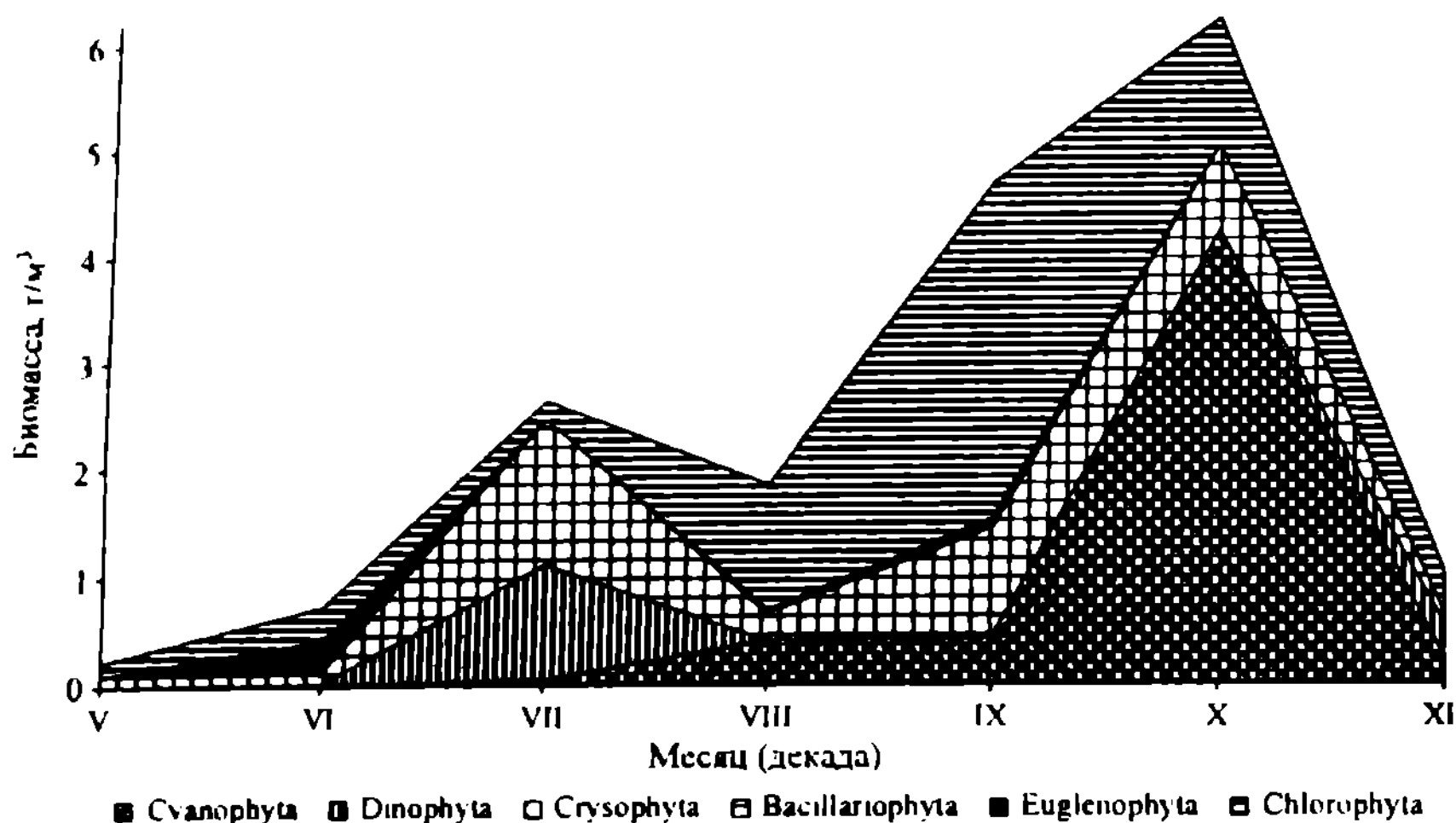


Рис. 5. Сезонная биомасса фитопланктона и вклад цианопрокариот в максимум, определяемый развитием *Microcystis aeruginosa*, в типе минерализованных равнинных озер (оз. Смолино, 2006 г.)

Limnothrix redekei, *Aphanizomenon* spp. обозначают как планктотрихетовый S1-тип, отмечая прогрессивную экспансию данного типа фитопланктона в озерах и водохранилищах умеренной зоны. В пресноводном горном оз. Малый Теренкуль, подверженном интенсивному антропогенному загрязнению бытовыми стоками, обнаружен планктотрихетовый тип фитопланктона (за исключением вида *Limnothrix redekei*). Массовое развитие синезеленых водорослей планктотрихетового типа приурочено преимущественно к высокоэвтрофным, мелководным, полимиктическим, малопрозрачным, олигощелочным водоемам с высоким отношением N/P. Большинство исследователей считает, что появление S1-типа связано с процессом эвтрофирования и обогащения водоема не только фосфором, но и азотом; планктотрихетовый комплекс характеризуется как теневыносливый (Towards afunctional..., 2002). Присутствие S1-типа фитопланктона характеризует водоем как находящийся на конечной стадии сукцессии планктонных сообществ. Обнаруженный нами тип фитопланктона развивался в условиях избыточного поступления фосфора и азота в мономиктическом озере со слабощелочной реакцией и слабым проникновением света в толщу воды, обусловленным низкой прозрачностью и строением котловины. Экспансия S1-типа не отмечена за период исследования, но отдельные виды, входящие в планктотрихетовый комплекс, обнаруживают высокую активность и определяют осеннее «цветение» во многих обследованных водоемах.

Исследования фитопланктона в период многоводного гидрологического цикла в южноуральском регионе показали высокое видовое разнообразие и определяющий вклад Цианопрокариота в развитие фитопланктона большинства типов водоемов.

CYANOPROKARYOTA IN RESERVOIRS OF SOUTH URAL

L. V. Snitko

The researches of different types of lakes and reservoirs of South Ural have revealed a diversity of Cyanoprocaryota and its determining contribution in phytoplankton. Seasonal dynamics of phytoplankton biomass is found out of two water bodies' types: eutrophical and mesotrophical. There are different types of phytoplankton: a gloeotrichia type, an anabaena, and the mixed one. The presence of plankthotrix type in one lake was marked. The expansion of a S1-type phytoplankton was not observed for the period of research, but some species of S1 complex have high activity

СТРУКТУРНЫЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ АЛЬГО-ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СЕРОЙ ЛЕСНОЙ ПОЧВЫ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ АЦЕТАТОМ СВИНЦА

А.Д. Темралеева¹, Д.Л. Пинский¹, Е.Н. Патова²

¹ Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

E-mail: temraleeva_anna@mail.ru

В последние годы в результате многочисленных исследований установлено, что для достоверной, научно обоснованной и объективной оценки степени загрязнения почв тяжелыми металлами необходимо использование ответной реакции почвенных микроорганизмов на воздействие загрязнителей. Перспективность использования цианобактерий и водорослей в биодиагностике почв показана в ряде альгологических работ (Кабилов и др., 1997; Кузьяметов, 1998; Пароменская и др., 2001; Штина и др., 1998).

Альго-цианобактериальные сообщества (АЦС) составляют неотъемлемую часть почвенной биоты, имеют многочисленные трофические и топические связи, участвуют в почвообразовательном процессе, обладают специфической чувствительностью к различным видам антропогенного воздействия и быстрой реакцией в ответ на изменение экологической ситуации. Кроме того, почвенные водоросли и цианобактерии хорошо растут в лабораторных условиях и удобны в работе (Кабилов, 2007). Наряду с этим все большим признанием при оценке степени неблагополучия почв пользуется применение нескольких показателей естественных сообществ, отражающих нерархические уровни биологической организации: экосистемный, популяционный, организменный и суборганизменный.

Цель настоящего исследования – оценить уровни загрязнения свинцом серой лесной почвы по характеристикам естественных сообществ цианобактерий и водорослей в модельном эксперименте.

В качестве объекта использовалась серая лесная почва (содержание ила – 13%, физической глины – 37%, $C_{орг}$ – 2.97%, $N_{обм}$ – 0.23%, сумма обменных оснований – 12.1 мг-экв/100 г, $pH_{вод}$ 4.95), отобранная общепринятыми в альгологических исследованиях методами (Кузьяметов, Дубовик, 2001; Хазиев, Ка-

бирова, 1986) на стационарной площадке во вторичном мелколиственно-широколиственном разнотравном лесу. Действие свинца на характеристики природных сообществ цианобактерий и водорослей изучали в водно-почвенной культуре («почва-вода» в соотношении 1:3). Свинец вносили однократно в ацетатной форме в концентрации 300, 750, 1500 мг/кг почвы в пересчете на катион. Контроль оставался чистым (без внесения соли). Фоновое содержание свинца в образцах составляло 14.23 ± 2.97 мг/кг почвы. Далее культуры инкубировали при температуре 23–25 °C и круглосуточном освещении 2500 лк. Спустя 2 мес образовавшееся на поверхности воды АЦС отделяли путем осаждения его на мембранном фильтре при фильтровании жидкой фазы системы под вакуумом. Повторность опытов трехкратная.

Изучали следующие показатели, отражающие реакцию организмов на определенном уровне организации живых систем: содержание общего хлорофилла – клеточный уровень; морфологические изменения – организменный уровень; общее и таксономическое обилие, количество видов и видовой состав – ценотический уровень. Контроль пигментного комплекса цианобактерий и водорослей осуществляли по изменению содержания общего хлорофилла (сумма хлорофиллов *a*, *b*, *c*) спектрофотометрическим методом. Хлорофилл извлекали 90%-ной ацетоновой экстракцией (ГОСТ 17.1.4.02-90). Используя содержание хлорофилла, рассчитали индекс токсичности ацетата свинца (Кабиров, Черненко, 1995):

$$ИТ = T_0/T_*,$$

где *ИТ* – индекс токсичности оцениваемого фактора; *T*₀ – значение регистрируемой тест-функции (в данном случае содержание общего хлорофилла) в опыте; *T*_{*} – значение регистрируемой тест-функции в контроле.

При определении видов водорослей использовали отечественные и зарубежные источники (Голлербах и др., 1953; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Komárek, Fott, 1983; Васильева, 1987; Андреева, 1998; Царенко, 1990; Komárek, Anagnostidis, 1998). Общее и таксономическое обилие водорослей оценивали по шестибалльной шкале (Гецен и др., 1994).

В результате анализа в исследуемых сообществах было выявлено семь видов цианобактерий и шесть видов водорослей. Доминировали во всех опытах цианобактерии-пленкообразователи: *Nostoc muscorum* C. Ag. ex Born. et Flah., *Cylindrospermum minutissimum* Collins и *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot. С ростом концентрации металла от 300 до 1500 мг/кг почвы и в контроле, и опытах уменьшалось видовое разнообразие, одновременно снижалось общее обилие видов. При концентрации свинца 1500 мг/кг наблюдалось минимальное количество видов зеленых водорослей в составе сообщества (табл. 1).

Выявленные виды почвенных цианобактерий и водорослей были классифицированы по устойчивости к влиянию тяжелого металла на основании присутствия/отсутствия вида, обилия и наличия морфологических изменений. К видам-толерантам средней устойчивости относятся зеленые водоросли *Chlamydomonas cf. reinhardtii* P.A. Dangeard и *Chlorella vulgaris* Beijer., к высокоустойчивым видам – цианобактерии *Nostoc muscorum*, *Cylindrospermum minutissimum*, *Aphanothece saxicola* Näg., а также зеленая водоросль *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova.

Общее и таксономическое обилие и количество видов цианобактерий и водорослей

Опыт	Количество видов	Обилие, баллы
Контроль	9(Cyan ₆ Chloro ₃)	32(Cyan ₁₉ Chloro ₁₁)
300 Pb(Ac) ₂	9(Cyan ₃ Chloro ₄)	26(Cyan ₁₂ Chloro ₁₀)
750 Pb(Ac) ₂	8(Cyan ₄ Chloro ₃ Xant ₁)	24(Cyan ₁₀ Chloro ₁₁ Xant ₁)
1500 Pb(Ac) ₂	6(Cyan ₄ Chloro ₂)	18(Cyan ₁₄ Chloro ₄)

Примечание Cyan – Cyanobacteria, Chloro – Chlorophyta, Xant – Xanthophyta.

К чувствительным видам принадлежат цианобактерия *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg. и зеленая водоросль *Characium* sp. Цианобактерия *Nostoc punctiforme* встречается при низкой концентрации свинца, а с ростом токсической нагрузки исчезает из состава сообщества. Не выявлено четкой реакции на загрязнение у видов *Anabaena cylindrica* Lemm., *Plectonema gracillimum* Zopf ex Hansg., *Tetracystis excentrica* R.M. Brown et Bold и *Vaucheria* sp.

Полученные нами результаты согласуются с данными других авторов. Так, во многих работах (Евдокимова и др., 1997; Кузяхметов, 1998; Новаковская, Патова, 2007) показана устойчивость одноклеточных зеленых водорослей к разным видам антропогенного воздействия, в том числе и к влиянию металлов. Толерантность зеленых водорослей к токсическому воздействию может быть связана со способностью их клеточных оболочек к временному ослизнению при неблагоприятных условиях, а также с эффективными системами детоксикации загрязнителей и физиолого-биохимическими особенностями протоплазмы (Зенова, Штина, 1990), что и наблюдалось в эксперименте. Кроме того, резистентность зеленых водорослей к металлам может быть связана с их ацидофильностью, что объясняется участием в устойчивости общих механизмов: развитием гиперактивности АТФазы, изменением общего мембранного потенциала и проницаемости мембран (Nalewaiko, Olaveson, 1995).

По данным световой микроскопии, талломы водорослей и цианобактерий в опыте с добавлением свинца в дозе 1500 мг/кг почвы визуально отличались от контроля более светлой окраской. Известно, что свинец усиливает пероксидазную активность и перекисное окисление липидов, которое способствует угнетению биосинтеза хлорофилла и фотосинтетической активности, вызывает разрушение хлоропластов (Саванина и др., 2001), визуально выражающееся в виде хлороза. Эти видимые наблюдения были подтверждены данными о содержании общего хлорофилла (табл. 2). Так, внесение ацетата свинца в концентрациях 750 и 1500 мг/кг вызывает уменьшение этого показателя, очевидно, вследствие и угнетения фотосинтетической активности, и уменьшения количества фотосинтезирующих клеток. Последнее предположение подкрепляется присутствием большого количества старых и отмирающих клеток в составе сообщества.

При добавлении свинца в концентрации 300 мг/кг почвы содержание общего хлорофилла превысило соответствующий показатель в контроле. Это, очевидно, объясняется положительным эффектом анионной части соли. Ацетат может использоваться бактериями в качестве источника углерода с последующим выделением углекислого газа, стимулирующего фотосинтез. Кроме того, для многих видов цианобактерий и водорослей характерен фотогетеротроф-

Содержание общего хлорофилла цианобактерий и водорослей (среднее значение \pm стандартное отклонение) и индекс токсичности ацетата свинца

Опыт	Содержание общего хлорофилла, мг/л	Индекс токсичности	Эффект
Контроль	2.25±0.32	1	Норма
300 Pb (Ac) ₂	7.97±2.80	3.55	Стимуляция
750 Pb (Ac) ₂	0.61±0.35	0.27	Токсичность
1500 Pb (Ac) ₂	1.21±0.71	0.54	

ный тип питания (Костяев, 2001). Таким образом, анионная часть играет важную роль в общем токсикологическом эффекте соли тяжелого металла. В данном случае ацетат, вероятно, снижает токсическое действие свинца на АЦС серой лесной почвы и стимулирует его развитие за счет дополнительного поступления энергетического субстрата. Это подтверждает и рассчитанный индекс токсичности ацетата свинца. Исходя из статистически значимых различий ($p < 0.05$) между индексами токсичности в разных опытах, были выделены следующие эффекты разных доз свинца: норма, стимуляция и токсичность. Из табл. 2 видно, что внесение свинца в концентрации 750 и 1500 мг/кг оказало токсическое воздействие, в то время как доза 300 мг/кг стимулировала рост и развитие цианобактерий и водорослей.

Кроме прямого и косвенного действия ацетат-иона, наблюдаемые явления объясняются протекторными свойствами почв, и прежде всего детоксикацией свинца за счет адсорбции значительной его части почвенным поглощающим комплексом. Известно, что при низких уровнях загрязнения почв тяжелыми металлами образуются прочные адсорбционные соединения, труднодоступные для живых организмов (Черных и др., 2001). С ростом токсической нагрузки на почву образуются менее прочные комплексы, вследствие чего растут подвижность свинца, его биодоступность и токсичность для АЦС, что отражается в изменении видового состава сообщества, уменьшении видового разнообразия и общего обилия, снижении содержания суммарного хлорофилла, а также в морфологических изменениях водорослей и цианобактерий.

Таким образом, загрязнение серой лесной почвы ацетатом свинца в дозах 750 и 1500 мг/кг вызывает структурные и морфофизиологические изменения АЦС, которые выражаются в уменьшении видового разнообразия и обилия цианобактерий и водорослей, снижении содержания общего хлорофилла и морфологических изменениях особей. Однако при дозе свинца 300 мг/кг почвы наблюдается улучшение всех исследуемых показателей сообщества по сравнению с контролем. В целом анализ показателей АЦС на клеточном, организменном и ценоотическом уровнях биологической организации при оценке уровней загрязнения почв свинцом дает более объективную и полную оценку состояния экосистемы, чем формальное применение действующих нормативов – ПДК для почв.

Исследования выполнены при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (проект № 2.1.1/3819) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-00652)

**STRUCTURAL AND MORPHOPHYSIOLOGICAL CHANGES
OF ALGAE-CYANOBACTERIAL COMMUNITIES OF GREY FOREST
SOIL BY LEAD ACETATE CONTAMINATION**

A.D. Temraleeva, D.L. Plnsky, E.N. Patova

The influence of lead contamination of grey forest soil on the characteristics of natural algae-cyanobacterial communities has been studied in model experiment. The lead-tolerant and lead-sensitive species of cyanobacteria and algae were found. It was shown that lead application in form of acetate in dose of 750 and 1500 mg per soil kg results in a decrease of species diversity and abundance of cyanobacteria and algae, decrease of total chlorophyll content, and morphological changes of individuals, whereas the dose of 300 mg per soil kg induces the growth of algae-cyanobacterial communities. It should be concluded that a simultaneous use of a complex of different indices on cellular, organismic and community levels of organization to assess the lead influence on soil biota can give us objective and complete estimation of toxic effect.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.
- Андреева В.М. Почвенные неподвижные зеленые водоросли (Chlorophyta) в зоне промышленного загрязнения г. Воркуты (Республика Коми) // Новости систематики высш. раст., 2006. Т. 40. С. 13–18.
- Андреева М.А. Озера Среднего и Южного Урала. Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1973. 235 с.
- Анисимова О.В. Материалы к флоре зеленых водорослей (Chlorophyta) Телецкого озера (Республика Алтай) // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. М., 1998. С. 309–310.
- Анисимова О.В., Баранова С.С., Медведева Л.А. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М.: ВНИИ природы, 2000. С. 60–150.
- Антропогенные изменения водных систем Хибинского массива (Мурманская обл.) / Н.А. Кашулин, Д.Б. Денисов, С.С. Сандимиров и др. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2009. 282 с.
- Арчегова И.Б., Гецен М.В., Котелина Н.С., Перминова Г.Н. Изменение свойств почвы и ее альгофлоры под влиянием длительных посевов многолетних трав в Восточно-Европейской тундре // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Мат-лы межвуз. конф. Пермь, 1977. С. 6–9.
- Балочев И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 87–90.
- Баранова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М.: ВНИИ природы, 2000. 150 с.
- Баранова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.
- Белякова Р.Н., Яковлева О.Ю. Таксономический и эколого-географический обзор Cyanoprokaryota, вызывающих «цветение» водоемов особо охраняемых территорий Северо-Запада России // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее. Уфа, 2006. С. 17–19.
- Биогеоценологические исследования на сенокосных лугах в Восточно-Европейской тундре / Под ред. И.Б. Арчеговой, Н.С. Котелиной. Л.: Наука, 1979. 192 с.
- Бусыгина Е.А., Некрасова К.А., Носкова Т.С. Фитоценологический подход к изучению альгофлоры почв, загрязненных при нефтедобыче // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза: Мат-лы Всесоюз. симпозиума. Алма-Ата: Изд-во КазГУ, 1982. С. 121–122.
- Васильев В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 273 с.
- Васильева И.И. Эвгленовые и желтозеленые водоросли Якутии. Л.: Наука, 1987. 366 с.
- Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Водоросли, вызывающие «цветение» в водоемах Северо-Запада России / Р.Н. Белякова, Л.Н. Волошко, О.В. Гаврилова и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 367 с.
- Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабиров Р.Р. Популяционная альгология. Уфа: Гилем, 2008. 152 с.
- Галочка Л.Д. Популяционные аспекты устойчивости цианобактерий и микроводорослей к токсическому фактору: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 64 с.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 168 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 148 с.
- Галлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М.: Сов. наука, 1953. 651 с.
- Галлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- ГОСТ 171307-82 Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды, водоемов и водотоков.

Громов Б.В., Мамкаева К.А., Валошко Л.Н. К изучению токсичных «цветений» в озерах Северо-Запада России // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 22.

Гузев В.С., Левин С.В. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях // Почвоведение, 1991. № 9. С. 50–62.

Дедусенко-Щеголева Н.Т., Галлербах М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 273 с.

Денева С.В. Физико-химические свойства почв западной части месторождения под воздействием карьера // Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения). Сыктывкар, 2005. С. 126–143.

Денисов Д.Б., Кашулин Н.А. Экологические особенности функционирования разнотипных субарктических водоемов. 2007. URL: http://www.kolasc.net.ru/russian/sever07/sever07_1.pdf.

Диагностические признаки различных уровней загрязнения почвы нефтью / Д.Г. Залгинцев, В.С. Гузев, С.В. Левин и др. // Почвоведение, 1989. № 1. С. 72–78.

Дамрачева Л.И. Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук МГУ. М., 1974.

Дамрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. 336 с.

Дорохова М.Ф. Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. МГУ. М., 1989.

Дорохова М.Ф. Физико-химические свойства почв восточной части месторождения под воздействием шахтного комплекса // Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения). Сыктывкар, 2005. С. 91–102.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Штина Э.А. Загрязнение почв фтором и оценка состояния микробного компонента в зоне действия алюминиевого завода // Почвоведение, 1997. № 7. С. 898–905.

Ельшина Т.А. Почвенные водоросли как индикаторы некоторых видов техногенного загрязнения почвы (на примере загрязнений, связанных с нефтедобычей): Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1986.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 183 с.

Зенова Г.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли: Учеб. пособ. М.: Изд-во МГУ, 1990. 80 с.

Зимонина Н.М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель (на примере Возейского месторождения Усинского района Республики Коми). Киров: Вятский гос. пед ин-т, 1998. 170 с.

Зимонина Н.М. Развитие почвенных водорослей на отвалах Юньягинского угольного месторождения и их роль в почвообразовании // Современное состояние, антропогенная трансформация и эволюция ландшафтов Востока Русской равнины и Урала в позднем кайнозое: Мат-лы межрегион. конф. Киров, 2008. С. 128–129.

Кабилов Р.Р. Альтотестирование и альгоиндикация. Уфа: БГПИ, 1995. 125 с.

Кабилов Р.Р. Использование альгологических критериев при экологическом прогнозировании антропогенной нагрузки на наземные экосистемы // Успехи современного естествознания. 2007. № 3. [Электронный ресурс: http://www.gae.ru/usc/pdf/2007/03/2007_03_01.pdf].

Кабилов Р.Р., Минибаев Р.Г. Влияние нефти на почвенные водоросли // Почвоведение, 1982. № 1. С. 86–91.

Кабилов Р.Р., Сагитова А.Р., Суханова Н.В. Разработка и использование многокомпонентной тест-системы для оценки токсичности почвенного покрова городской территории // Экология, 1997. № 6. С. 408–411.

Кабилов Р.Р., Чернышова Т.В. Фитотестирование // Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова / Под общ. ред. В.В. Сычева. СПб., 1995. 252 с.

Киреева Н.А., Кузнецова Г.Г., Мифтяхова А.М., Водольянов В.В. Фитотоксичность антропогенно загрязненных почв. Уфа: Гилем, 2003. 266 с.

Кондакова Л.В., Дамрачева Л.И. Флора Вятского края. Ч.2. Водоросли (Видовой состав, численность, специфика водных и почвенных биоценозов). Киров. ОАО Кировская областная типография, 2007. 192 с.

Кондратьев С.А., Гронская Т.П. Водосмы Санкт-Петербурга – общие сведения // Водные объекты Санкт-Петербурга. СПб. Символ, 2002. С. 88–93.

Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2001. 163 с.

Костяев В.Я. Синезеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов. М.: Наука, 2001. 126 с.

Котелина Н.С., Арчезова И.Б., Мартыненко В.А. Структура, продуктивность травостоев и свойства почв на разновозрастных сенокосных лугах // Биогеоэкологические исследования на сенокосных лугах в Восточно-Европейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 20–54.

Котелина Н.С., Арчезова И.Б., Романов Г.Г., Турубанова Л.П. Особенности природопользования и перспективы природовосстановления на Крайнем Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 147 с.

Красавин А.П., Катаева И.В. Восстановление растительного покрова на отработанных землях угольной промышленности // Город в Заполярье и окружающая среда: Тр. III Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 179–184.

Кузнецов Г.Г. Альгологическая оценка токсичности препаратов меди в серой лесной почве и черноземе выщелоченном // Почвоведение, 1998. № 8. С. 968–973.

Кузнецов Г.Г., Дубовик И.В. Методы изучения почвенных водорослей. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та, 2001. 60 с.

Кузнецов Г.Г., Минибаяев Р.Г., Гимаев Р.Н. Биологический мониторинг нефтяных загрязнений и экологические проблемы рекультивации нефтезагрязненных земель // Мониторинг нефти и нефтепродуктов в окружающей среде. Уфа, 1985. С. 62–65.

Кулюгина Е.Е., Патова Е.Н., Дорохова М.Ф. Процессы самозарастания нарушенных территорий // Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения). Сыктывкар, 2005. С. 167–179.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

Малышева О.А. Развитие водорослей в почвах, подверженных действию животноводческих стоков. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ГСПбУ. СПб., 1992.

Матвеева Н.В. Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны // Ботан. журн., 1989. Т. 74, № 3. С. 426–431.

Медведева Л.А. Обзор альгологических исследований в заповедниках Приморского края // Ботан. журн., 1999. Т. 84, № 1. С. 136–144.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах / Под ред. Г.Г. Винберга. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 31 с.

Микробная детоксикация тяжелых металлов (обзор) / А.И. Фокина, Л.И. Домрачева, И.Г. Широких и др. // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 1. С. 4–10.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.

Неганова Л.Б., Шилова И.И., Штина Э.А. Альгофлора техногенных песков нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья и влияние на нее нефтяного загрязнения // Экология, 1978. № 3. С. 29–34.

Неронов В. Ответная реакция растительности на воздействие нефтедобывающего производства // Нефть и окружающая среда Калининградской области. Калининград: Янтарный Сказ, 2008. С. 225–241.

Новохолевская И.В., Патова Е.Н. Изменение сообществ почвенных водорослей словых фитоценозов под влиянием аэротехногенного загрязнения // Почвоведение, 2007. № 5. С. 635–642.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.

Особенности альгофлоры в условиях техногенного загрязнения / Э.А. Штина, Л.Б. Неганова, Т.А. Ельшина и др. // Почвоведение, 1985. № 10. С. 97–106.

Павлова О.А., Афанасьева А.Л. Состав и сапробиологическая характеристика фитопланктона некоторых внутригородских водоемов Санкт-Петербурга // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Мат-лы II Всерос. конф. [Электронный ресурс]. Сыктывкар. Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 293–296. Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный.

Панюков А.Н., Котелина Н.С., Арчезова И.Б., Хабибуллина Ф.Н. Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 120 с.

Пароменская Л.П., Гаранькина Н.Г., Моисеева И.Г., Круглов Ю.В. Альгологический метод определения фитотоксичности почв // Почвоведение, 2001. № 6. С. 708–712.

Патова Е.Н. Суапорхута в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Ботан. журн., 2004. Т. 89, № 9. С. 1403–1419.

Патова Е.Н., Демина И.В. Водоросли водосмов Полярного Урала, не подверженных антропогенному воздействию // Биол. внутр. вод, 2008. № 1. С. 58–67.

Патова Е.Н., Дорохова М.Ф. Почвенные водоросли // Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения). Сыктывкар, 2005. С. 126–143.

Перминова Г.Н. Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах // Ботан. журн., 1980. Т. 65, № 5. С. 859–863.

Перминова Г.Н., Гецен М.В. Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв // Биогеоэкологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 54–64.

Перминова Г.Н., Кабиров Р.Р., Кирпичанов В.М. Водоросли как продуценты тундровых биоценозов // Спорные растения тундровых биогеоценозов: Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1982. № 49. С. 81–94.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Плахинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Полянский В.И. Проблема вида в ботанике. Т.1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 316 с.

Применение тетразольно-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязненных средах / Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова, Т.Я. Ашихмина и др. // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 2. С. 23–28.

Расплетина Г.Ф., Сусарева О.М. Физико-географическая и экономико-географическая характеристика водосборного бассейна Ладожского озера // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. СПб.: Лемма, 2006. С. 6–11.

Роль почвенной микробиоты в рекультивации нефтезагрязненных почв / В.С. Гузев, С.В. Левин, Г.И. Селецкий и др. // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 129–150.

Руководство по методам химического анализа морских вод. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 208 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992а. 320 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992б. 239 с.

Русанов А.Г. Заращение ряской малой (*Lemna minor* L.) // Экспериментальное исследование влияния биопрепарата Микрозим™ Поид Трит на экологическое состояние малых озер. Отчет ИНОЗ РАН. СПб., 2009.

Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Гусев М.В. Микроводоросли и цианобактерии: устойчивость к действию тяжелых металлов // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 2001. № 3. С. 14–24.

Сафиулина Л.М. Морфологическая изменчивость почвенной водоросли *Eustigmatos magnus* (В. Petersen) Hibberd (*Eustigmatophyta*) под влиянием экологических факторов. Дис. ... канд. биол. наук. Баш. гос. пед. ун-т. Уфа, 2009.

Сиренко Л.А., Кирпенко Ю.А., Кирпенко И.И. Биологически активные метаболиты синезеленых водорослей и их роль в эпидемиологии // Гидробиол. журн., 1997. Т. 33, № 3. С. 51–62.

Снитко Л.В. Влияние техногенной аномалии на развитие токсичных видов водорослей в равнинных водохранилищах лесостепной зоны Южного Урала // Современные проблемы альгологии. Ростов-на-Дону, 2008. С. 332–335.

Солнцева Н.П. Добыча нефти и геохимия природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1998. 376 с.

Сумина О.И. Техногенные воздействия на тундровые экосистемы и рекультивация нарушенных территорий. СПб.: Наука, 1992. 43 с.

Теория и практика восстановления внутренних водоемов / Под ред. В.А. Румянцев, С.А. Кондратьева. СПб.: Лемма, 2007. 394 с.

Трифорова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.

Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту / С.В. Левин, В.С. Гузев, И.В. Асеева и др. // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5–46.

- Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 324 с.
- Усачев П.И. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона: Сб. науч. тр. Всесоюзн гидробиол о-ва Л., 1961. № 11. С. 411–415.
- Хазиев Ф.Х., Кабиров Р.Р. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: БФАН СССР, 1986. 172 с.
- Хантимер И.С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 227 с.
- Хатчинсон Д. Лимнология. М.: Прогресс, 1969. 592 с.
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.
- Черных И.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф. Экотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. 148 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1984. 288 с.
- Штина Э.А. Роль водорослей в биогеоценозах суши // Альгология, 1991. Т. 1, № 1. С. 23–34.
- Штина Э.А., Галербох М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.
- Штина Э.А., Зенова Г.М., Манучарова Н.А. Альгологический мониторинг почв // Почвоведение, 1998. № 12. С. 1449–1461.
- Штина Э.А., Некрасова К.А. Водоросли загрязненных нефтью почв // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 57–81.
- Шумуева М.Г. Распространение азотофиксирующих синезеленых водорослей на отвалах угольных разработок в Кузбассе // Восстановление техногенных ландшафтов Сибири (теория и технология). Новосибирск, 1977. С. 56–64.
- Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты / В.Д. Романенко, О.П. Окснюк, В.Н. Жуковский и др. Киев: Наук. думка, 1990. 256 с.
- Andersen R.A., Brett R.W., Potter D., Saxon J. P. Phylogeny of the Eustigmatophyceae based upon 18S rDNA, with emphasis on *Nannochloropsis* // Protist, 1998. V. 149. P. 61–74.
- APHA. Standard methods for examination for water and waste water. 14th edition. USA, N.Y., 1975. 1193 p.
- Barinova S.S., Tavassi M., Nevo E. Algal indicator system of environmental variables in the Hadera River basin, central Israel // Plant Biosystems, 2006. V. 140 (1). P. 65–79.
- Barinova S.S., Medvedeva L., Nevo E. Regional influences on algal biodiversity in two polluted rivers of Eurasia (Rudnaya River, Russia, and Qishon River, Israel) by bio-indication and Canonical Correspondence Analysis (CCA) // Applied Ecology and Environmental Research, 2008. V. 6 (4). P. 29–55.
- Barinova S.S., Bragina T.M., Nevo E. Algal species diversity of arid region lakes in Kazakhstan and Israel // Community Ecology, 2009a. V. 10 (1). P. 7–16.
- Barinova S., Tavassi M., Glassman H. Diversity and ecology of algae from the Lower Jordan River, Israel // Plant Biosystems, 2009b. V. 143 (2). P. 340–360.
- Barinova S.S., Tavassi M., Nevo E. Seasonal influences on algal biodiversity in the Yarkon River (central Israel) by bio-indication and Canonical Correspondence Analysis (CCA) // Turkish Journal of Botany, 2009a. V. 33. P. 353–372.
- Barinova S.S., Yehuda G., Nevo E. Comparative analysis of algal communities of northern and southern Israel as bearing on ecological consequences of climate change // J. of Arid Environments, 2009. V. 74. P. 675–776.
- Biggs B.J.F. The contribution of flood disturbance, catchment geology and land use to the habitat template of periphyton in stream ecosystems // Freshwater Biology, 1995. V. 33. P. 419–438.
- Carmichael W.W. Health effects of toxins – producing cyanobacteria: “the cyanobacteria” // Hum. Ecol. Risk Assess., 2001. V. 7. P. 1393–1407.
- Common implementation strategy for the Water Framework Directive (2000/60/EC). Guidance document № 9. Implementing the geographical information system elements (GIS) of the Water Framework Directive. Luxembourg: European Communities, 2003a. (<http://europa.eu.int>).
- Common implementation strategy for the Water Framework Directive (2000/60/EC). Guidance document № 7. Monitoring under the Water Framework Directive. Luxembourg: European Communities, 2003b. (<http://europa.eu.int>).
- Eutrophication of waters. monitoring assessment and control. OECD / Ed. R.A. Vollenweider, J.J. Kerekes. Paris, 1982. 154 p.
- Falconer I.R. An overview of problems caused by toxic blue-green algae (cyanobacteria) in drinking and recreational water // Environ. Toxicol., 1999. No. 14. P. 5–12.

Indikationslisten für Aufwuchsalgen in österreichischen Fließgewässern / E. Rott, H. van Dam, K. Pall, E. Pipp et al. Teil 2: Trophieindikation sowie geochemische Präferenz. Wien: Forstwirtschaft, 1999. 248 S.

Jeffrey W., Humphrey G. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c and O₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol.*, 1975. V. 167. P. 191–194.

Jones R.T. Phosphorus transformations in the epilimnion of humic lakes: biological uptake of phosphate // *Freshwater Biology*, 1990. V. 23. P. 323–337.

Jones R.T., Salonen K., De Hann H. Phosphorus transformations in the epilimnion of humic lakes: abiotic interactions between dissolved humic materials and phosphate // *Freshwater Biology*, 1988. V. 19. P. 357–369.

Kelly M.G., Whitton B.A. The Trophic Diatom Index: a new index for monitoring eutrophication in rivers // *J. of Applied Phycology*, 1995. V. 7. P. 433–444.

Kolbe R. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser Diatomeen // *Pflanzenforschung*, 1927. V. 7. P. 1–146.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. Teil 1.: Chroococcales // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/1. Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm, 1998. 548 p.

Komárek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Chlorococcales // *Das phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie*. Stuttgart, 1983. Bd XVI. Teil 7. Ht 1. 1044 p.

Nalewaiko C., Olaveson M.M. Differential responses of growth, photosynthesis, respiration phosphate uptake to copper in copper-tolerant and copper-in-tolerant strains of *Scenedesmus aquatus* (Chlorophyceae) // *Canad. J. Bot.*, 1995. V. 73, No. 8. P. 1295–1303.

Neustupa J., Němcová Y. Morphological and taxonomical study of three terrestrial eustigmatophycean species // *Nova Hedwigia*, 2001. Beih. 123. P. 373–386.

Pawlic-Skowronska B., Skowronski T., Pirszel J., Adamczyk A. Relationship between cyanobacterial bloom composition and anatoxin-a and microcystin occurrence in the eutrophic Dam reservoir (Poland) // *Pol. J. Ecol.*, 2004. P. 479–490.

Polapova M., Charles D.F. Diatom metrics for monitoring eutrophication in rivers of the United States // *Ecological Indicators*, 2007. V. 7. P. 48–70.

Recommendations for the routine sampling of diatoms for water quality assessments in Europe / M.G. Kelly, A. Cazaubon, E. Coring et al. // *J. of Applied Phycology*, 1998. V. 10. P. 215–224.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.*, 1973. V. 7. P. 1–218.

STATISTICA 6.0 (<http://www.statsoftinc.com/>).

Svrcek C., Smith D.W. Cyanobacteria toxins and the current state of knowledge on water treatment options: a review // *J. Environ. Eng. Sci.*, 2004. V. 3. P. 155–185.

Survey of cyanotoxins in New Zealand waterbodies between 2001 and 2004 / S.A. Wood, D.J. Stirling, L.R. Briggs et al. // *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 2006. V. 40. P. 585–587.

ter Braak C.J.F. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis // *Vegetatio*, 1987. V. 69. P. 69–77.

ter Braak C.J.F. Interpreting canonical correlation analysis through biplots of structural correlations and weights // *Psychometrika*, 1990. V. 55. P. 519–531.

ter Braak C.J.F., van Dam H. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods // *Hydrobiologia*, 1989. V. 178. P. 209–223.

Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds, V. Huszar, C. Kruk et al. // *J. of Plankton Research*, 2002. V. 24, No. 5. P. 417–428.

UNESCO working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in seawater. Paris, 1966. 69 p.

van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // *Netherlands J. of Aquatic Ecology*, 1994. V. 28. P. 117–133.

Watanabe T., Kanechika M. Application of DAipo (Diatom Assemblage Index to Organic Water Pollution) to Lentic Environment to the Muroo Reservoir in Nara Prefecture // *Diatom. the Jap. J. of Diatomology*, 1986. V. 2. December. P. 153–162. (in Jap.).

Zelinka M., Marvan P. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation des Reinheit fließender Gewässer // *Archiv fuer Hydrobiol.*, 1961. Bd 57. S. 389–407.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты фундаментальных и прикладных альгологических исследований, доложенные на II Всероссийской научно-практической конференции «Водоросли: проблемы таксономии, экологии, использование в мониторинге» (Сыктывкар, 5–9 октября 2009 г.) в целом отражают современный уровень развития альгологических исследований в России. В основном это работы флористической, ценотической, продукционной и биоиндикационной направленности.

В резолюции конференции отмечено, что к настоящему времени на территории России учеными-альгологами из разных организаций и регионов проведена колоссальная работа по инвентаризации региональных альгофлор. В связи с этим назрела насущная необходимость в обобщении накопившихся материалов, проведении ревизии видовых списков с учетом последних систематических изменений и оформлении полученных материалов в виде серии отечественных определителей по современной пресноводной и наземной флоре водорослей России. И хотя сегодня во многих наших научных учреждениях активно развиваются исследования, связанные с изучением структуры и функционирования альгоценозов, а также использованием водорослей в оценке качества водной и наземной среды, несмотря на богатые научные традиции, российская альгология утратила многие приоритеты на международном уровне. Наблюдается значительное сокращение научных исследований по систематике и таксономии водорослей, мало используются электронно-микроскопические, молекулярно-генетические и филогенетические методы и подходы. В связи с этим необходимо развитие финансовой поддержки таксономического и молекулярно-генетического направления в альгологии, формирование опорных центров для осуществления консультаций по идентификации отдельных групп водорослей, проведение школ, мастер-классов по теоретическим и методическим проблемам.

Предисловие	3
Страницы истории	5
Дамрачева Л.И., Кондакова Л.В. К 100-летию со дня рождения Э.А. Штина	5
Гецен М.В. Арктическая альгология в Коми: история, развитие, приоритеты, перспективы	8
Колотилова Н.Н. Из истории альгологических исследований Е.Е. Успенского в районе Рублевской водопроводной станции	17
Список литературы	21

Часть I

Современная номенклатура водорослей (морфологические, функциональные, молекулярно-генетические аспекты). Разнообразие таксономических групп, экология и география водорослей

Волошко Л.Н. Золотистые водоросли в экосистеме северных широт: новые подходы к изучению биоразнообразия	22
Анненкова Н.В., Беликов С.И., Белых О.И. Обнаружение динофлагеллят рода <i>Gyrodinium</i> в фитопланктоне и губках озера Байкал путем анализа нуклеотидных последовательностей	28
Болдина О.Н. Принципы классификации пиреноидов у зеленых монад	34
Лукницкая А.Ф. К флоре пресноводных зеленых водорослей класса <i>Zygnemathyceae</i> Северо-Запада России	41
Орлеанский В.К., Колотилова Н.Н., Жегалов Е.А., Тембрел Е.И., Карпов Г.А., Брянская А.В. Морфологические структуры осцилляторневых водорослей (<i>Cyanoprokaryota</i> , <i>Cyanophyta</i> , <i>Cyanobacteria</i>). Полевые и лабораторные наблюдения	47
Патова Е.Н. Видовое разнообразие цианопрокариот восточноевропейских тундр России	52
Стенина А.С. Состав диатомовых водорослей в озерах бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал)	57
Теренько Л.М. Системы динофлагеллят. Методология изучения	62
Шабалина Ю.Н. Водоросли отдела <i>Chlorophyta</i> в стоячих водоемах среднего Тимана (бассейн реки Ижмы)	70
Список литературы	75

Часть 2

Флора пресноводных и почвенных водорослей

Анисимова О.В., Дмитриева А.И. Зигнемовые водоросли Шараловского болота (Московская обл.)	82
Бакиева Г.Р. Специфика альгофлоры различных участков лесных экосистем Башкирского государственного природного заповедника (Южный Урал)	87
Бришкайте Р., Патова Е.Н. Десмидиевые водоросли водосмов комплексного заказника «Хребтовый» (Полярный Урал)	90
Габышев В.А., Иванова А.П., Габышева О.И. К изучению фитопланктона малых рек бассейна Средней Лены	95

<i>Егорова И.Н., Судакова Е.А.</i> Водоросли в наземных экосистемах Байкальской Сибири	100
<i>Еремкина Г.В., Ярушина М.И.</i> Степень изученности видового состава водорослей некоторых водоемов Среднего и Южного Урала	104
<i>Пшенинкова Е.В.</i> Изучение почвенных водорослей Якутии	110
<i>Чемерис Е.В., Бобров А.А.</i> Макроскопические водоросли в реках на севере Европейской России	116
Список литературы	123

Часть 3

Структура и функционирование альгоценозов

<i>Комулайнен С.Ф.</i> Экологические группировки водорослей в водных экосистемах и проблемы классификации	128
<i>Корнева Л.Г.</i> Экологические классификации планктонных водорослей	135
<i>Сызарева Л.Е.</i> Современные методы изучения содержания растительных пигментов в водоемах	140
<i>Абдуллин Ш.Р.</i> Сравнительный анализ цианобактериально-водорослевых ценозов некоторых пещер России	147
<i>Бабаназарова О.В., Р. Кармайер, Сиделев С.И., Зубишина А.А., Шишелева С.В., Сахарова Е.Г., Размангулов Р.А., Александрина Е.М.</i> Анализ токсичности фитопланктона гипертрофного озера Неро	150
<i>Гавоколенова Т.Б.</i> Структурно-функциональные характеристики фитопланктона Цимлянского водохранилища	155
<i>Гусев Е.С.</i> Вертикальное распределение фитопланктона в небольших карстовых озерах Центральной России	160
<i>Духовная Н.И., Гаврилова Е.В., Савочкина А.Ю., Мезенцева Е.А., Прякин Е.А.</i> Токсичность цианобактерий Шершневского водохранилища. Влияние экологических факторов. Продукция микроцистина	167
<i>Зубишина А.А., Бабаназарова О.В.</i> Изменение структуры микрофитобентоса вдоль градиента освещенности	172
<i>Комиссаров А.Б.</i> Сравнительная характеристика фитопланктона рек-притоков Верхней Волги	177
<i>Макаревич Т.А., Мостицкий С.Э., Савич И.В.</i> Перифитон на раковинах чужеродного моллюска <i>Dreissena polymorpha</i> Pallas: продукционные характеристики, вклад в бентификацию реципиентной экосистемы	181
<i>Новаковский А.Б., Новаковская И.В.</i> Использование современных методов математической обработки данных в альгологических исследованиях (на примере анализа альгогруппировок словых лесов)	186
<i>Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г.</i> Организация альгогруппировок олиготрофного осушенного болота (Плесецкий район Архангельской области)	192
<i>Романов Р.Е.</i> Репрезентативность таксономического состава речного фитопланктона в разные гидрологические сезоны (на примере малых равнинных рек бассейна Верхней Оби)	196
<i>Рябова А.А., Старцева Н.А.</i> Фитопланктон малого озера Юрьевское (Нижегородская область)	201
<i>Сызарева Л.Е., Тимофеева Н.А.</i> Оценка роли фитопланктона в формировании продуктивности донных отложений в Горьковском водохранилище по растительным пигментам	207
<i>Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.</i> Экология и сукцессия фитопланктона в озерах планктотрихетового типа (на примере озера Неро, Ярославская область, Россия)	212
<i>Сластина Ю.Л., Комулайнен С.Ф.</i> Особенности видовой структуры и пигментных характеристик фитопланктона реки Лижмы	217
<i>Станиславская Е.В.</i> Сезонная динамика структуры и уровня биомассы фитоперифитона в разнотипных озерах	222

<i>Старцева Н.А., Воденеева Е.Л., Охалкин А.Г.</i> Состав массовых видов фитопланктона разнотипных водоемов в условиях урбанизированного и заболоченного ландшафтов (Нижегородская область)	226
<i>Тарасова Н.Г.</i> Фитопланктон встланда Солодовка (Самарская область)	232
<i>Унковская Е.Н., Палагушкина О.В.</i> Характеристика планктонных альгоценозов разнотипных озер Волжско-Камского заповедника	238
Список литературы	245

Часть 4

Использование альгоиндикации в оценке качества водной и наземной среды

<i>Баринаова С.С.</i> Интегральные методы выделения мониторинговых групп и таксонов водорослей	258
<i>Воякина Е.Ю., Жаковская З.А., Мишман Б.Л., Русских Я.В., Целикова Л.В.</i> Сезонная динамика фитопланктона и цианотоксинов, определяемых методом жидкостной хроматографии – тандемной масс-спектрометрии высокого разрешения в оз. Сестрорецкий Разлив (2008 г.)	270
<i>Денисов Д.Б.</i> Водорослевые сообщества различных ландшафтов Кольского Севера в оценке состояния водных экосистем	275
<i>Дорохова М.Ф.</i> Сообщества почвенных водорослей как индикаторы состояния почв в районах нефтедобычи	281
<i>Зимонина Н.М.</i> Сукцессионные изменения количественных показателей альгогруппировок вторичных травянистых сообществ на Крайнем Севере	288
<i>Кондакова Л.В., Дамрачева Л.И.</i> Использование водорослей для биоконтроля состояния почвы при ее химическом загрязнении	294
<i>Набатова В.А., Гаевский Н.А., Кожеевникова Н.А.</i> Сезонные особенности развития фитопланктона водоема-охладителя тепловой станции (Березовская ГРЭС-1, Красноярский край)	299
<i>Павлова О.А., Афанасьева А.Л.</i> Оценка состояния фитопланктона некоторых малых водоемов г. Санкт-Петербурга	304
<i>Русанов А.Г., Станиславская Е.В.</i> Модификация диатомового индекса для оценки загрязнения рек Ладожского бассейна	309
<i>Сафиуллина Л.М.</i> Устойчивость морфологических признаков <i>Eustigmatos magnus</i> (J.B. Petersen) D.J. Hibberd (Eustigmatophyta) к экологическим факторам	314
<i>Снитко Л.В.</i> Суалпортокагуога в водоемах Южного Урала	319
<i>Темралеева А.Д., Пинский Д.Л., Патова Е.Н.</i> Структурные и морфофизиологические изменения альго-цианобактериальных сообществ серой лесной почвы при загрязнении ацетатом свинца	327
Список литературы	332
Заключение	338

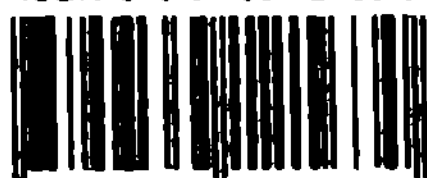
Научное издание

**ВОДОРΟΣЛИ: ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ,
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОНИТОРИНГЕ**

Рекомендовано к изданию
ученым советом
Института биологии Коми ИЦ и НИСО УрО РАН

Редактор К.И. Ушакова
Технический редактор Е.М. Бородулина
Корректор Н.В. Каткова
Компьютерная верстка Н.С. Глушковой
Фото на обложке Е.Н. Патовой

ISBN 978-5-7691-2163-0



9 785769 121630

НИСО УрО РАН № 43(10) – 5. Сдано в набор 21.12.10
Подписано в печать 21.04.11. Формат 70×100 1/16
Бумага типографская. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 27,7. Уч. изд. л. 31. Тираж 250 экз. Заказ № 59

Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН
620990, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91

Отпечатано в типографии
«Уральский центр академического обслуживания»
620990, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91