

Орф
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД

БИОЛОГИЯ НИЗШИХ ОРГАНИЗМОВ

Труды, вып. 40 (43)
•

РЫБИНСК
1978

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

Труды, вып. 40(43)

БИОЛОГИЯ НИЗШИХ ОРГАНИЗМОВ

Книга содержит результаты полевых и экспериментальных исследований по биологии, морфологии, физиологии и систематике низших водных организмов, преимущественно планктонных водорослей и бесцветных жгутиконосцев. Книга рассчитана на специалистов гидробиологов и исследователей, занимающихся проблемами мониторинга.

Редакционная коллегия:

М.М.Камшилов (ответственный редактор)

Б.Ф.Жуков, Г.В.Кузьмин

Институт биологии внутренних вод, 1978

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА В ИВАНЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1973–1974 гг.

Пигменты фитопланктона – хлорофиллы и каротиноиды – определялись в Иваньковском водохранилище в 1958 и 1970 гг. [4,6]. Концентрации хлорофилла в те годы были близкими и типичными для мезотрофных водоемов [1]. Лишь в Шосинском плесе в 1970 г. отмечено увеличение содержания хлорофилла до значений, характерных для эвтрофных водоемов. Настоящая работа проводилась с целью проследить за дальнейшим изменением содержания растительных пигментов в водохранилище. Специальное внимание уделялось сопоставлению по этому показателю русловой зоны с пойменными, заостровными и прибрежно-мелководными участками, составляющими значительную долю всей акватории.

Работа выполнялась в 1973–1974 гг. Материал для анализов собирался ежемесячно с мая по октябрь на 30 станциях в 1973 г. и 16 – в 1974 г. (рис.1). Пробы брались интегрально с 0–2 м (эвфо-

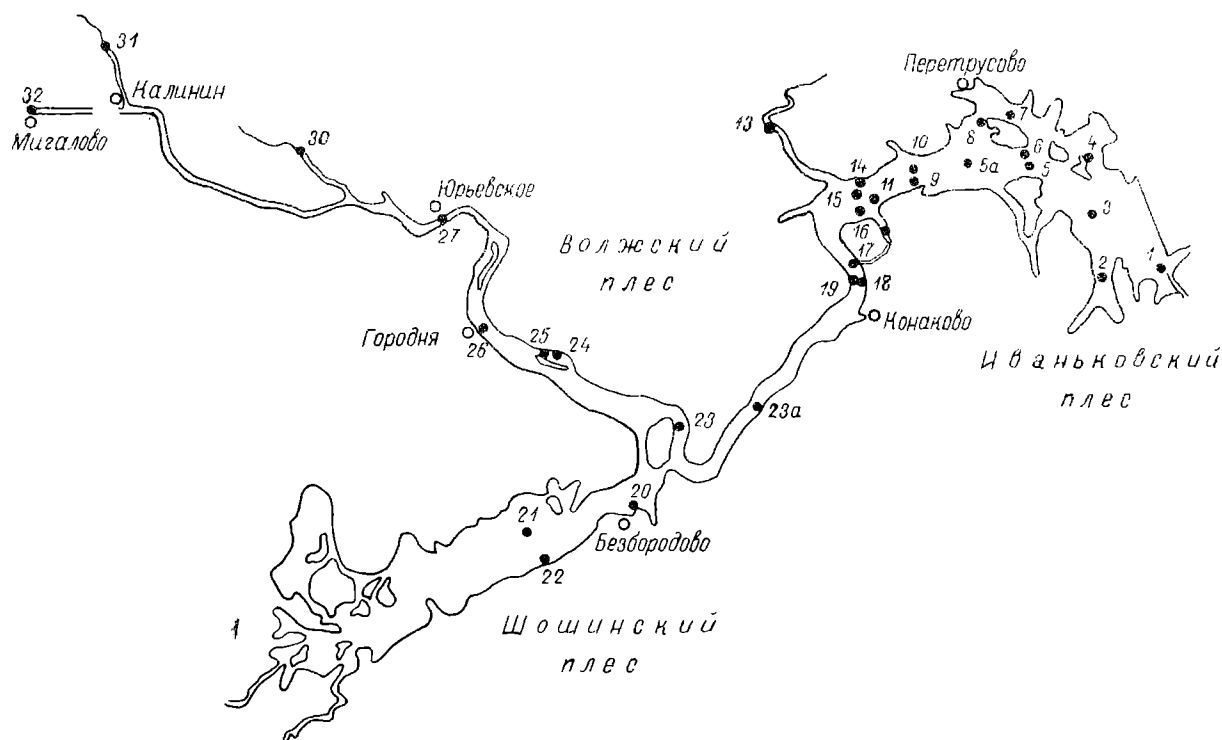


Рис.1. Схема расположения станций.

тическая зона) плексигласовым батометром Элгморка длиной 1 м, а на неглубоких станциях – батометром Руттнера. Фитопланктон отфильтровывался из 0.5–1.0 л воды вакуумным насосом при 0.5–1.0 атм. на мембранный фильтр № 6 с подложкой из мела и толченого стекла. Высушенные на воздухе фильтры с планктоном хранились около 1 месяца в эксикаторе с силикагелем в темноте при температуре от 1° до 4° выше нуля. Определялись хлорофиллы "а", "б", "с", феопигменты (продукты распада хлорофилла), суммарные растительные каротиноиды в общем экстракте. Водоросли разрушались растиранием в фарфоровой ступке с небольшим количеством растворителя (90%-ый ацетон) в течение 3 минут, что способствовало более полному извлечению пигментов из фитопланктона Иваньковского водохранилища с повышенным количеством зеленых водорослей [8]. Осветление экстракта достигалось центрифугированием при 9000 об/минуту в течение 15 мин. Для определения хлорофиллов и феопигментов использовался один и тот же экстракт, который вторично спектрофотометрировался после подкисления (5 капель 0.5 н НСl на 8–9 мл экстракта). Концентрации хлорофиллов рассчитывались по формулам стандартного метода [12], феопигментов и "чистого" хлорофилла "а" – по формуле Лоренцена [10], каротиноидов – по формуле Парсонса и Стрикленда [11].

Состав фитопланктона в 1973 г. заметно изменился по сравнению с 1970 г. В 1970 г. [4] в основной части акватории (Волжский и Иваньковский плесы) преобладали диатомовые водоросли (*Stephanodiscus hantzschii*, *S. astrae*, *Melosira ambigua*) в сочетании с относительно небольшим количеством зеленых и пиррофитовых при общей биомассе не более 5 мг/л, только в Шошинском плесе в массе развивались синезеленые (*Anabaena lemmermanii*, *A. scheremetievi*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium*) с биомассой до 7 мг/л. В 1973 г. в Волжском и Иваньковском плесах диатомовые (при таком же в общих чертах составе доминирующих видов) занимали господствующее положение только в весенний и осенний периоды. Летом, наряду с ними, существенную долю биомассы составляли синезеленые (*Coelosphaerium dubium*, *Microcystis aeruginosa*). В Шошинском плесе по-прежнему превалировали синезеленые (те же виды и кроме них *Microcystis viridis*, *Aphanizomenon flos-aquae*). Общая биомасса в Иваньковском и Волжском плесах достигала 12–13 мг/л,

* / Хлорофилл "а" без феопигментов.

а в Шошинском - 29 мг/л [6].

Концентрации пигментов фитопланктона в оба года наблюдений варьировали значительно. В 1973 г. их величины для хлорофилла "а" колебались от 1.9 до 103.6, хлорофилла "б" - от 0 до 5.4, хлорофилла "с" - от 0.3 до 16.7, феопигментов - от 0.8 до 18.6 мкг/л, каротиноидов - от 1.4 до 69.6 мкг SPU /л^{ж/}, а в 1974 - в пределах 1.6-68.6, 0.4-5.8, 0.7-17.0, 0.4-25.3, 1.9-46.2, соответственно.

Содержание всех пигментов, за исключением хлорофилла "б", в 1973-1974 гг. выше, чем в 1970 г. [4]. Хлорофилла "б" сравнительно мало и отношение его концентраций к концентрациям хлорофилла "а" ("б/а") невелико - в большинстве случаев не более 0.1. Отношение хлорофиллов "с" и "а" ("с/а") значительно выше - чаще всего 0.2-0.3 (рис.2). Концентрации хлорофиллов "б" и "с" не всегда изменялись соответственно хлорофиллу "а". В пробах с наибольшим количеством хлорофилла "а" дополнительных хлорофиллов, как правило, мало и их отношения ("б/а", "с/а") минимальны. Это может быть показателем преимущественного развития в таких случаях синезеленых, содержащих только хлорофилл "а".

Каротиноидов обычно меньше, чем хлорофилла "а". Отношение этих пигментов (к/хл), по которому судят о физиологическом состоянии фитопланктона, колеблется от 0.5 до 1.4 при наиболее частых величинах 0.6-0.7 (в 1973 г.) и 0.7-0.8 (в 1974 г.). Повышенные величины к/хл (0.9-1.3), как правило, соответствуют низкому уровню развития фитопланктона и наибольшим концентрациям хлорофилла "а" - до 10 мкг/л. При концентрациях хлорофилла 20-40 мкг/л, типичных для водохранилища, отношение к/хл составляет 0.6-0.7 (рис.2). Аналогичная зависимость отношения к/хл от степени развития фитопланктона (содержания хлорофилла) отмечалось В.А.Елизаровой, по мнению которой соотношение между хлорофиллом и каротиноидами отражает обеспеченность фитопланктона биогенными элементами [3].

В большинстве проб обнаруживались продукты распада хлорофилла - феопигменты. Их абсолютное содержание достигало 25 мкг/л, а относительное (по отношению к сумме с чистым хлорофиллом "а") -

^{ж/} SPU - специфическая единица веса пигментов, близкая к 1 г.

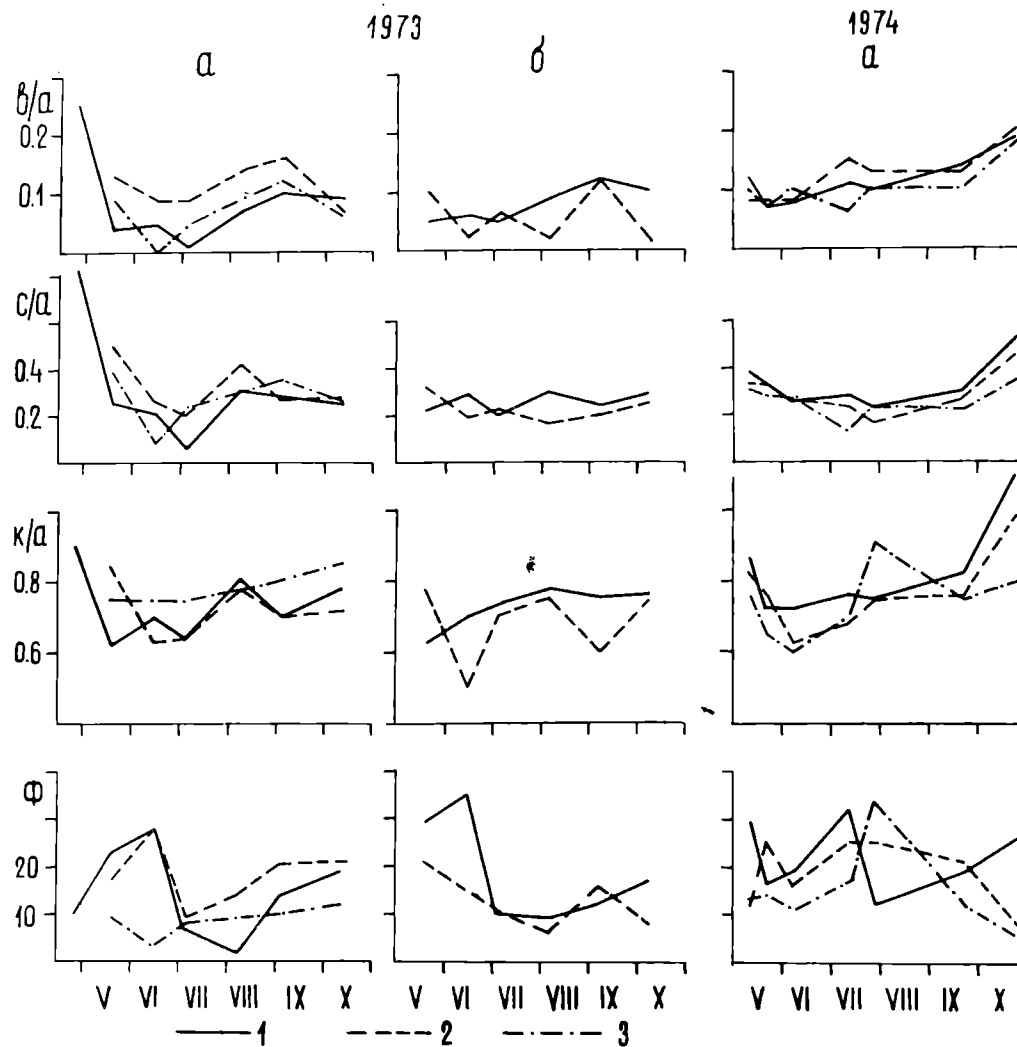


Рис.2. Средние значения отношения хлорофиллов "б", "с", каротиноидов к хлорофиллу "а" (" b/a ", " c/a ", k/a), соответственно) и процентное содержание феопигментов (Φ) в разных участках водохранилища.

а - русловая зона, б - пойменные и прибрежно-мелководные участки. 1 - Ивановский плес, 2 - Волжский плес, 3 - Шешинский плес. По оси ординат - отношения " b/a ", " c/a ", k/a в относительных единицах и феопигменты в % от их суммы с чистым хлорофиллом "а", по оси абсцисс - месяцы.

53%. В среднем для плесов оно составляло обычно 5-25% (рис.2), что несколько ниже, чем в 1970 г. [4].

Считается [2], что основным источником феопигментов в неглубоких интенсивно перемешиваемых водоемах являются не столько от-

мирающие клетки фитопланктона, сколько взмученные донные отложения, детрит и другие частицы с растительными остатками. Однако в Иваньковском водохранилище, несмотря на значительную проточность, решающая роль фактора перемешивания, по нашим данным, не прослеживается (рис.2). Так, уровень содержания феопигментов в наиболее проточном Волжском плесе не выше, чем в остальных. Вместе с тем часто отмечалась определенная зависимость количества феопигментов от содержания хлорофилла "а": при высоких концентрациях хлорофилла "а" обычно больше и его дериватов. Только при массовом развитии синезеленых в Шошинском и Иваньковском плесах в 1973 г. максимальному содержанию хлорофилла соответствовали низкие концентрации феопигментов. На это обращалось внимание и в других работах [2,4]. В таких случаях феопигменты, по-видимому, не накапливаются, поскольку в собирающихся у поверхности синезеленых водорослях они быстро разрушаются светом, к которому неустойчивы [13].

На мелководных станциях при несколько более высоком по сравнению с русловой зоной содержании феопигментов, зависимость их от хлорофилла "а" выражена хуже. Очевидно, здесь основную роль в образовании феопигментов играют другие факторы. Из них самым существенным представляется растительный зоопланктон, более обильный в прибрежно-мелководной зоне водохранилища, чем в русловой [9].

В то же время в Шошинском плесе (ст.20,21,22), в целом представляющем собой огромное мелководье, содержание феопигментов, как упоминалось, незначительно, несмотря на то, что зоопланктон в нем довольно богатый [7]. Таким же низким оно было здесь и в 1970 г. [4]. Причина этого, по-видимому, связана со слабым выеданием массовых представителей фитопланктона Шошинского плеса — синезеленых водорослей.

Сезонная динамика пигментов в 1973 и 1974 гг. была сходной (рис.3), но отличалась от наблюдавшейся в 1970 г. [4] отсутствием четко выраженных пиков и минимумов между ними. Достигнутый ранней весной (начало мая) достаточно высокий уровень концентраций пигментов — около 20 мкг/л хлорофилла "а" — поддерживался при сравнительно небольших колебаниях до глубокой осени. Только в апреле, сразу же после таяния льда, и в конце октября, неза-

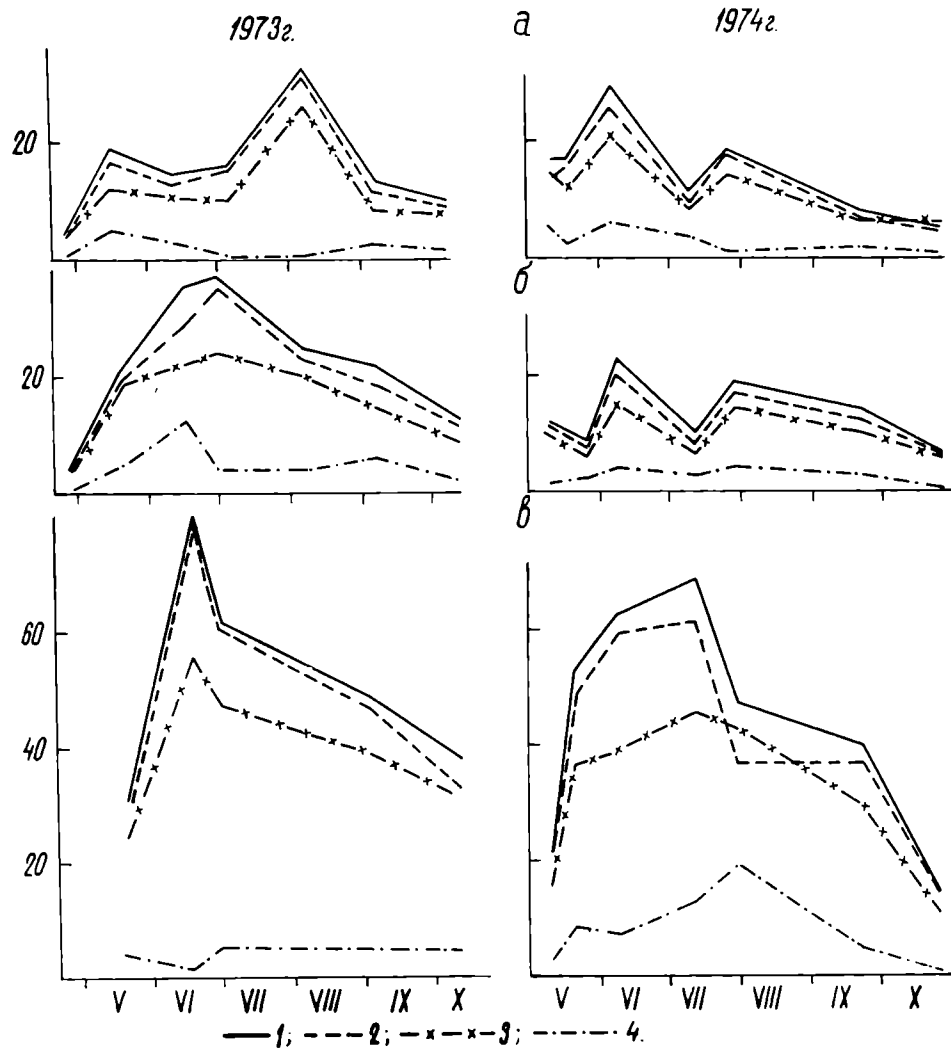


Рис.3. Сезонные колебания концентраций хлорофилла и каротиноидов. а - в Иваньковском плесе, в среднем для ст.3,5,14; б - в Волжском плесе - для ст.17,23,26,27; в - в Шосинском плесе - для ст.20,21. 1 - хлорофилл "а", 2 - чистый хлорофилл "а", 3 - каротиноиды, 4 - феопигменты. По оси ординат - концентрации хлорофилла и феопигментов в мкг/л и каротиноидов в мкг СПУ/л, по оси абсцисс - месяцы.

олго до ледостава, концентрации хлорофилла в водохранилище составляли не более 10 мкг/л. Не обнаружено существенных отклонений от этих величин и при неоднократных наблюдениях, проводившихся на некоторых станциях в июле 1973 г. Небольшие весенний и осенний пики наблюдались только в Иваньковском плесе, а также в

Волжском в 1974 г. было там не обоим годам кониюлю и их севкривой. Примный пики пигментов совместно, ихчинами [4].

Измерения ветствовал чина наблюдались планктона, кмирающих или

Колебания ли таковым хл (рис.3).

Аналогичн сезонная дина (табл.3). Не признаку мелководных (ст.2,4) мелководье в иской ГРЭС (ст. поздней осенью ского плеса.

Распределение ризуется значи в отдельные ср период наблюделовые станции го пигмента -ях, в заливах, ких-либо закон содержания хло Иваньковском п ко мелководье

Волжском в 1974 г., когда количество фитопланктона (хлорофилла) было там невелико. В богатом фитопланктоном Шошинском плесе в оба года концентрации пигментов постепенно нарастали к июню-июлю и их сезонная динамика характеризовалась одновершинной кривой. Примечательно, что и в 1970 г., когда весенний и осенний пики пигментов проявлялись отчетливее и прослеживались повсеместно, их концентрации измерялись значительно меньшими величинами [4].

Измеренный стандартным методом хлорофилл "а" обычно соответствовал чистому хлорофиллу без феопигментов. Расхождения наблюдались только в некоторые периоды массового развития фитопланктона, когда повышалось содержание феопигментов за счет отмирающих или съеденных зоопланктерами клеток водорослей (рис.3).

Колебания концентраций каротиноидов, обычно, соответствовали таковым хлорофилла, но параллелизма между ними не наблюдалось (рис.3).

Аналогичный характер – без резких подъемов и спадов – имела сезонная динамика пигментов на прибрежно-мелководных участках (табл.3). Не удалось выявить и закономерных различий по этому признаку мелководий разного типа – защищенных (ст.25), полузащищенных (ст.2,4), открытых (ст.19). Несколько выделяется только мелководье в пределах зоны распространения теплых вод Конаковской ГРЭС (ст.16), где концентрации пигментов ранней весной и поздней осенью обычно выше, чем на остальных станциях Иваньковского плеса.

Распределение пигментов по акватории водохранилища характеризуется значительной неравномерностью. Это видно как по данным в отдельные сроки (табл.1-3), так и по средним величинам за весь период наблюдений (табл.4). В пределах каждого плеса только русловые станции выделяются близкими величинами содержания основного пигмента – хлорофилла "а". На пойменных и заостровных станциях, в заливах, в прибрежье оно значительно варьирует. Однако каких-либо закономерных различий между этими участками по уровню содержания хлорофилла обнаружить не удалось (табл.3). Так, в Иваньковском плесе, несмотря на его большую расчлененность, только мелководье около Мошковичского залива (ст.16), принимающего

Концентрация хлорофилла "а" (мкг/л) на русловых станциях

Сроки наблю- дений	Стан- ции	I	3	5	9	I4	I7	I8	23	23а	20	2I	26	27
<u>1973 г.</u>														
25-27 IY		-	4.1	5.0	5.7	4.5	4.1	-	-	-	-	-	-	-
I5-2I Y		I2.6	I6.2	20.0	I6.3	2I.4	2I.2	2I.8	34.5	-	38.5	23.2	I4.6	I6.3
I2-I8 YI		3.1	7.1	I7.5	I7.0	I9.4	-	26.3	38.2	-	I03.6	56.0	33.6	-
29 YI-I2 YII	УП	24.9	I2.6*	I0.7	2I.3*	24.8	30.0	28.0	58.9	-	62.4	61.0	43.7	I5.2
4-9 YIII		50.3	39.3	31.0	30.0	27.1	26.2	39.6	28.4	-	-	-	27.1	I8.2
2-9 IX		I4.6	I4.7	I2.7	I1.9	-	I9.0	I6.7	-	-	49.2	-	25.1	-
6-I2 X		5.0	6.6	9.4	I1.3	I4.9	33.6	32.2	I1.4	-	38.0	38.3	4.8	I.9
<u>1974 г.</u>														
9-II Y		I6.7	I6.7	I8.7	I4.5	I5.0	21.0	-	I3.4	I6.1	27.0	I6.1	8.1	5.3
I7-2I Y		I4.6	I4.6	I7.2	I7.2	I9.5	I8.6	-	6.1	I2.3	55.5	50.2	5.9	4.8
5-9 YI		21.1	25.3	36.6	39.8	26.0	39.6	-	I9.1	45.7	63.0	62.2	I3.5	I8.6
I0-I3 YII	УП	5.7	I0.0	I2.9	I8.6	I1.5	I5.9	-	I4.1	-	-	68.6	6.8	3.7
24-3I YII	УП	9.2	I1.9	I2.0	22.6	30.7	36.7	-	I8.5	I8.8	49.4	46.0	I5.3	6.2
20-24 IX		2.5	5.0	I0.3	I3.7	8.9	I6.4	-	I8.3	20.4	-	39.3	I1.3	I0.0
23-27 X		4.1	3.5	-	6.4	7.3	I1.0	-	8.4	I3.5	I5.1	I4.2	3.2	2.8

Примечание: звездочкой отмечены средние по 2-3 наблюдениям за срок,
прочерк - нет данных

Концентрации хлорофилла "а" на пойменных и прибрежно-мелководных
станциях в 1973 г.

№ станции	Характеристика станций	I5-24 У	I2-16 У1	29 У1-10 УП	4-9 УШ	3-10 IX	6-13 X
2	Коровинский залив, середина	21.5	7.0	26.2	-	20.4	6.8
4	Омутнинское мелководье, за островом	15.4	8.7	10.6	25.6	5.2	3.8
6	Мелководная пойма, открытая	14.8	18.2	6.9	-	-	6.0
7	Перетрусовское мелководье, за островом	23.3	6.6	6.1	-	-	2.5
8	Перетрусовское мелководье, полуза- щищенный участок	26.5	14.8	13.3	-	12.4	6.7
10	Мелководная пойма, открытая	20.6	20.8	46.0	23.8	-	10.0
11	Русло Мошквичского ручья, открытый участок	24.6	-	20.4	-	16.8	14.0
15	Мелководная пойма, открытая	24.8	17.8	30.8	36.3	-	14.0
16	Мелководье у Мошквичского залива	28.5	19.2	36.0	-	-	23.7
19	Прибрежное мелководье, открытое	34.0	17.7	26.0	30.4	19.9	39.9
24, 25	Заостровное мелководье у бывшего оз. Видогощь	8.7	-	29.9	47.4	22.0	44.4
22	Прибрежье в Шошинском плесе, открытое	28.7	-	61.2	-	-	-

Концентрация хлорофилла "а" на некоторых
мелководных станциях в 1974 г.

Станции	I7-I9 У	5-7 УI	24-3 УШ	20-2I IX	23-25 X
2	I7.6	22.2	I7.3	-	3.5
4	I2.8	28.3	3.3	4.2	-
8	22.4	32.6	I9.2	11.1	6.6
11	I9.3	28.9	I8.1	I6.6	9.9

Среднее за период наблюдений содержание хлорофилла
"а" (в мкг/л) на разных станциях

Плес	Станция	I5 У-I4 X I973 г.	11 У-27 X I974 г.
Иваньковский	I	22.2	8.8
	2	I8.8	I8.2
	3	I4.2	11.4
	4	I2.6	-
	5	I7.5	I3.9
	8	I3.4	I8.5
	9	I9.4	20.2
	10	27.7	-
	11	20.4	I7.4
	I4	22.0	I7.5
	I5	25.9	-
Волжский	I7	25.6	24.1
	I8	27.7	-
	23а	-	23.7
	23	31.9	I5.6
	26	26.2	I0.4
	27	-	8.3
Шошинский	20	57.8	46.6
	21	48.4	46.6

Прочерк (-) означает, что измерения не проводились
или были нерегулярными

теплые воды Конаковской ГРЭС, отличается повышенной концентрацией пигментов. Можно отметить ст.6 и 7, находящиеся на заросших мелководьях, где количество пигментов несколько ниже. В Волжском плесе на станциях, расположенных как в русловой зоне, так и за ее пределами, концентрации хлорофилла оказались достаточно сходными, несмотря на то, что некоторые из них (ст. 25 и 26) значительно различались по составу фитопланктона: на ст.26 постоянно преобладали диатомовые водоросли, а на ст.25 летом в массе развивались синезеленые. Прибрежная станция (ст.22) Шошинского плеса оказалась близкой с русловыми по уровню содержания хлорофилла "а". В 1974 г. можно было отметить некоторое увеличение содержания хлорофилла в нижней части Волжского плеса (ст.23, 23а, 19) и примыкающем к нему участке Иваньковского (ст.14, 11, 9, 8 – табл.4). В целом, станции Волжского и особенно Шошинского плесов отличаются более высоким содержанием хлорофилла, чем станции, расположенные в Иваньковском плесе (табл.4).

Пониженными концентрациями пигментов характеризуются основные реки, питающие водохранилище: Волга выше Калинина, Тверца, Орша. Высокие концентрации отмечены только в р.Созь (табл.5).

Т а б л и ц а 5

Концентрации пигментов фитопланктона в некоторых реках, впадающих в Иваньковское водохранилище (1973 г.)

Река	Дата наблюдений	Хлорофиллы, мкг/л			Феопигменты, мкг/л	Каротиноиды мкг/л
		"а"	"б"	"с"		
I	2	3	4	5	6	7
Волга выше	22 У	5.6	0.3	0.9	1.9	3.4
Калинина	28 УІ	9.0	0.9	3.0	1.4	7.0
(ст.32)	6 УШ	5.4	0.0	1.6	0.0	4.4
	4 ІХ	4.1	1.0	2.6	1.2	3.7
Тверца	22 У	15.5	0.8	2.7	2.5	8.9
(ст.31)	28 УІ	4.6	1.2	1.4	1.0	4.0
	6 УШ	5.2	0.2	1.7	1.5	4.4
	4 ІХ	27.8	3.7	9.9	2.2	20.0

Продолжение табл.5

I	2	3	4	5	6	7
Орша	22 У	4.9	0.9	2.1	1.6	3.2
(ст.30)	18 УІ	5.1	0.5	1.6	2.0	4.3
	28 УІ	3.0	1.0	2.4	0.1	2.9
	5 ІХ	12.8	2.0	5.4	4.4	9.6
	14 Х	2.1	0.3	1.2	0.5	1.2
Созь	26 ІУ	3.7	0.3	1.8	2.1	2.9
(ст.13)	18 У	16.2	1.0	6.5	2.2	12.7
	15 УІ	12.2	1.9	4.0	4.0	10.2
	3 УП	14.4	1.3	2.7	2.8	9.9
	5 УШ	33.2	0.0	2.6	0.0	23.1
	6 ІХ	36.6	2.3	8.8	1.9	25.7
	10 Х	35.2	1.9	7.9	4.0	36.0

Чтобы сравнить между собой отдельные плесы водохранилища по содержанию пигментов фитопланктона, были высчитаны средние за период исследований величины концентраций хлорофилла "а". Для этого использовались данные только русловых станций, наиболее сходные и регулярно собранные. Полученные величины оказались самыми низкими в Иваньковском плесе, несколько выше в Волжском и максимальными – в Шошинском (табл.6). Аналогичное соотношение среднего для плесов содержания хлорофилла имело место и в 1970 г. [4]. В 1958 г. таких различий между плесами не наблюдалось [6].

Т а б л и ц а 6

Среднее содержание хлорофилла "а" в плесах водохранилища
(в мкг/л, по данным русловых станций)

Сроки наблюдений	Волжский плес	Иваньковский плес	Шошинский плес
I	2	3	4
1973 г.			
25-27 ІУ	4.1	4.8	—
15-24 У	21.7	18.8	30.8
12-18 УІ	32.7	12.8	79.8

Продолжение табл.6

I	2	3	4
29 УІ-І2 УП	35.2	19.1	61.7
4-9 УШ	27.9	33.6	-
2-10 ІХ	20.2	14.1	49.2
6-14 Х	16.8	10.2	38.2
в среднем			
с 25 ІУ по 14 Х	24.4	18.2	53.5
1974 г.			
9-11 У	12.8	16.3	21.6
17-22 У	9.6	17.1	52.8
5-9 УІ	27.3	29.6	62.6
10-13 УП	10.1	11.6	68.6
24 УП- 3 УШ	19.1	17.4	47.7
20-24 ІХ	15.3	9.5	40.0
23-27 Х	7.8	6.2	14.7
в среднем			
с 9 У по 27 Х	15.9	15.2	47.8

Обращает на себя внимание значительное повышение общего уровня содержания хлорофилла в водохранилище в последние годы (табл.7). В 1970 г. содержание хлорофилла было лишь немногим выше по сравнению с 1958 г., причем, главным образом, за счет Шошинского плеса. В 1973 г. оно существенно повысилось во всех плесах; в 1974 г. в Иваньковском и Волжском плесах - несколько уменьшилось, но в Шошинском плесе оставалось на том же уровне.

Связано это с усилившимся развитием фитопланктона, особенно синезеленых водорослей. Признаком нарастания общей биомассы фитопланктона за счет преимущественного размножения синезеленых является незначительное количество дополнительных хлорофиллов при максимальных концентрациях пигментов.

Поскольку повышение уровня содержания хлорофилла прослеживается, главным образом, в Шошинском и Волжском плесах и менее заметно в Иваньковском, основное количество биогенных элементов,

Содержание хлорофилла в Иваньковском
водохранилище в разные годы

Год	Период работ	Глубина отбора проб, м	Хлорофилл, мкг/л				Ссылка на источ- ник
			Волж- ский плес	Ивань- ковский плес	Шошин- ский плес	Водохра- нилище в целом	
1958	17 V-15 IX	0-3	10.9	13.6	12.2	12.5	Пырина, 1966
1970	6 V- 2 XI	0-2	9.0	7.8	23.0	13.3	Елизаров 1976
1973	25 IV-14 X	0-2	24.4	18.2	53.5	31.8	Настоящи данные
1974	9 V- 27 X	0-2	15.9	15.2	47.8	26.7	то же

Примечание. В 1958 г. - суммарный хлорофилл, в среднем за безлед-
ный период (май-октябрь) при допущении нулевых значе-
ний концентраций пигмента в начале и конце срока, с
учетом соотношения площадей плесов; в остальные годы
- хлорофилл "а", в среднем за период работ, с учетом
соотношения объемов верхнего 2-метрового слоя воды в
плесах.

стимулирующих размножение водорослей, поступает, по-видимому, с ка-
нализированными бытовыми и промышленными стоками. Поступление био-
генных веществ с береговым стоком представляется незначительным
или ограниченным вследствие потребления окаймляющими берега высши-
ми водными растениями, на что указывает отсутствие существенных
различий концентраций хлорофилла в русловой зоне и изолированных
от нее прибрежно-мелководных участках.

Л и т е р а т у р а

1. В и н б е р г Г . Г . Первичная продукция водоемов.
Минск, 1960, 329 с.
2. Е л и з а р о в а В.А. Предварительные данные о содержании
некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского
водохранилища.- Информ. бюлл. "Биол. внутр. вод", 1971, № 12,
с. 9-14.

3. Е л и з а р о в а В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа.- Автореф.канд.дисс., М., 1975, 23 с.
4. Е л и з а р о в а В.А. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище по наблюдениям 1970 г. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с.82-90.
5. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов.- В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1966, с.249-270.
6. П ы р и н а И.Л., Е л и з а р о в а В.А., С и г а р ё в а Л.Е. Признаки эвтрофирования Иваньковского водохранилища по показателям продуктивности фитопланктона.- Тез.докл. II Всес. сов. по антропогенному эвтрофированию природных вод. Черно-головка, 1977, ч. II, с.238-244.
7. Р и в ь е р И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища и воздействие на него антропогенных факторов.- Тез.докл. III Съезда ВГБО, Рига, 1976, т.2, с.41-43.
8. С и г а р ё в а Л.Е. О влиянии характера механического разрушения фитопланктона на степень экстрагирования его пигментов.- Информ.бюлл. "Биол.внутр.вод", 1974, № 24, с.8-11.
9. С т о л б у н о в а В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971-1974 гг.- В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с.170-212.
10. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations.- Limnol. & Oceanogr., 1967, v.12, N 2, p.343-346.
11. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids.- J.Mar.Res., 1963, v.21, N 3, p.155-163.
12. S C O R - U N E S C O working group. N 17. Determination of photosynthetic pigments.- In: Monographs on oceanographic methodology, 1. Paris, 1966, p.9-18.
13. Y e n t s c h C.S. Distribution of chlorophyll and phaeo-phytin in the open ocean.- Deep-Sea Res., 1965, v.12, N 5, p.653-666.

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОГО ЗАТЕМНЕНИЯ НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ
И ПИГМЕНТЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ПЛАНКТОННЫХ ДИАТОМЕЙ

В результате вертикального перемешивания или оседания после пика численности фитопланктеры опускаются из эвфотической зоны и попадают в условия крайне слабого освещения или полного отсутствия света. В условиях, непригодных для фотосинтеза и продолжающихся в водоемах умеренной полосы 150 и более дней, находятся и водоросли, зимующие на дне. Как долго во всех этих случаях микроводоросли сохраняют жизнеспособность – вопрос экологического значения. Он особенно интересен в отношении видов, не образующих покоящиеся споры, которые позволяют переносить неблагоприятные периоды.

Вероятно, водоросли, способные к гетеротрофному росту, могут находиться без доступа света неопределенно долго. Так, в работе Верзилина с соавторами [3] приводятся данные Данжара [20] по выращиванию на агаризованной среде с глюкозой зеленой водоросли *Scenedesmus acutus* в течение 8 лет. Среди диатомовых к факультативной гетеротрофии способны многие бентосные и факультативно-планктонные виды [21,24,25,29,37]. Истиннопланктонные организмы являются, скорее всего, облигатными фототрофами и при переносе в темноту рано или поздно отмирают [18,19,33-36].

Помимо чисто теоретического значения, вопрос о влиянии продолжительного затемнения на водоросли имеет и практический смысл – поддержание их в культуре и определение интервалов пересева. Частые пересевы, как известно, кроме затрат труда, приводят к изменению морфологических и физиологических свойств водорослей. Диатомовые, к тому же, со временем мельчают.

Немногочисленные литературные сведения по потенциальной выживаемости в условиях длительного отсутствия света планктонных диатомей касаются исключительно морских видов. Настоящая работа выполнена на массовых пресноводных видах.

Материал и методика

Исследование проводилось на альгологически чистых культурах *Melosira italica* subsp. *subarctica* O.Müll., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. и *Synedra acus* var. *radians* Kütz., выделенных из планктона Рыбинского водохранилища на жидкую питательную среду Чу-10 и культивируемых при комнатной температуре и освещенности северного окна. Для использования в опытах они выращивались при этих условиях в 0.5 л химических плоскодонных колбах, содержащих 400 мл среды. Через 2 недели, когда нарастала достаточная масса водорослей, после смены среды, колбы затемнялись путем обертывания двойным слоем алюминиевой фольги и инкубировались при температуре 18–20° (все виды) и 1° (мелозира). Опыты с мелозирой длились 6 месяцев, а с диатомой и синедрой – 2.5 месяца. Анализы проводились через 3 и 7 дней после постановки опыта, затем в опыте при 18–20° еженедельно, а в опыте с температурой 1° – через 2 недели. Для этого бралась одна колба каждой культуры.

В качестве показателей состояния клеток в темноте использовались их численность, содержание фотосинтетических пигментов и продуктов распада хлорофилла "а" (феопигментов), количество отмерших клеток, способность расти и скорость деления на свету после темновой инкубации, микроскопическая картина. Все эти показатели учитывались и перед затемнением водорослей в каждой колбе.

Клетки подсчитывались в счетной камере типа Учинская объемом 0.01 мл.

Пигменты определялись спектрофотометрически на приборе СФ-4А после извлечения 90%-ным ацетоном. Содержание хлорофиллов "а" и "с" рассчитывалось по уравнению Джеффри и Хамфри [23], суммы каротиноидов – по формуле Парсонса Стрикленда [32], "чистого" хлорофилла "а" и феоопигментов – согласно Лоренцена [26].

Данные, характеризующие пигментный фонд одной клетки, получались, как рекомендует Я.П.Ляхнович [7–9], из расчета на 10 млн клеток, а не на сухой вес. Последний может значительно изменяться даже за сравнительно короткий срок темновой инкубации в условиях неорганической среды, поэтому цифровой материал даже при постоянном уровне пигментного фонда может быть завышен и, следовательно, дать несоответствующую действительности интерпре-

Материал и методика

Исследование проводилось на альгологически чистых культурах *Melosira italica* subsp. *subarctica* O.Müll., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. и *Synedra acus* var. *radians* Kütz., выделенных из планктона Рыбинского водохранилища на жидкую питательную среду Чу-10 и культивируемых при комнатной температуре и освещенности северного окна. Для использования в опытах они выращивались при этих условиях в 0.5 л химических плоскодонных колбах, содержащих 400 мл среды. Через 2 недели, когда нарастала достаточная масса водорослей, после смены среды, колбы затемнялись путем обертывания двойным слоем алюминиевой фольги и инкубировались при температуре 18–20° (все виды) и 1° (мелозира). Опыты с мелозирой длились 6 месяцев, а с диатомой и синедрой – 2.5 месяца. Анализы проводились через 3 и 7 дней после постановки опыта, затем в опыте при 18–20° еженедельно, а в опыте с температурой 1° – через 2 недели. Для этого бралась одна колба каждой культуры.

В качестве показателей состояния клеток в темноте использовались их численность, содержание фотосинтетических пигментов и продуктов распада хлорофилла "а" (феопигментов), количество отмерших клеток, способность расти и скорость деления на свету после темновой инкубации, микроскопическая картина. Все эти показатели учитывались и перед затемнением водорослей в каждой колбе.

Клетки подсчитывались в счетной камере типа Учинская объемом 0.01 мл.

Пигменты определялись спектрофотометрически на приборе СФ-4А после извлечения 90%-ным ацетоном. Содержание хлорофиллов "а" и "с" рассчитывалось по уравнению Джеффри и Хамфри [23], суммы каротиноидов – по формуле Парсонса Стрикленда [32], "чистого" хлорофилла "а" и феофитов – согласно Лоренцена [26].

Данные, характеризующие пигментный фонд одной клетки, получались, как рекомендует Я.П.Ляхнович [7–9], из расчета на 10 млн клеток, а не на сухой вес. Последний может значительно изменяться даже за сравнительно короткий срок темновой инкубации в условиях неорганической среды, поэтому цифровой материал даже при постоянном уровне пигментного фонда может быть завышен и, следовательно, дать несоответствующую действительности интерпре-

тацию.

Численность живых и мертвых клеток контролировалась с помощью окрашивания метиленовой синей в фосфатном буфере по рецепту, предложенному Хоботьевым с соавторами [17] .

Выживаемость водорослей определялась по приросту затемнявшихся клеток в тест-колбах Эрленмейера (3 повторности) объемом 50 мл, содержащих 20 мл свежей среды и 2 мл опытной суспензии, помещенных в люминостат при 18-20⁰, освещенности около 8000 лк и световом периоде 9.5 часов в сутки. Концентрация клеток в тест-колбах подсчитывалась через 3,7 и 14 дней. В случае отсутствия прироста в эти сроки выращивание в люминостате удлинялось до 21 дня. Для периода с 7 по 14 день, когда популяция росла наиболее интенсивно, рассчитывалась мгновенная (среднесуточная) скорость деления клеток по формуле

$$\frac{\lg N_t - \lg N_0}{t \lg e}$$

где N_0 и N_t - численность клеток соответственно на 7 и 14 дни экспозиции,

t - продолжительность экспозиции в днях.

Результаты и их обсуждение

Согласно полученным результатам, время сохранения культурами жизнеспособности в отсутствие света при температуре среды 18-20⁰ колебалось от 3 суток до 8 недель. Самым продолжительным оно оказалось у мелозиры - 8 недель. Более длительное затемнение вызывало отмирание ее клеток, о чем можно судить по отсутствию их прироста и даже убыли по сравнению с посевным титром при повторном освещении (табл. I), а также по микроскопической картине, выявившей обросшие детритом хрупкие стенки и почти бесцветные гранулированные хроматофоры.

Раньше всех потеряла жизнеспособность диатома. Лишь после минимального в нашем опыте срока затемнения - 3 суток - в суспензии обнаруживались живые клетки. Но и тогда отмершие клетки составляли уже около 40% от общего количества.

Т а б л и ц а I

Прирост мелозиры (в люминостате) после различной темновой экспозиции при 18-20°

Численность, тыс.кл./мл	Недели затемнения										
	0.5	I	2	4	5	6	7	8	9	10	12
Исходная	26	25	47	50	42	50	64	57	34	38	57
Через 14 дней	490	490	204*	263	167	210	280	75	23	35	18

* - подсчет произведен через 7 дней.

Промежуточное положение занимала синедра. Она оставалась жизнеспособной 3 недели. Однако к этому времени на долю живых клеток приходилось только 20%.

Причину видовой дифференцировки выживания исследованных водорослей в темноте трудно объяснить с точки зрения их экологии. Все они, судя по литературным данным [14,27,28], - организмы короткого дня. И в Рыбинском водохранилище, откуда эти водоросли выделены нами в культуру, их четкий максимум в сезонном цикле приходится также на весну, на одно и то же время. По-видимому, разные сроки сохранения ими жизнеспособности обусловлены биохимическими особенностями отдельных видов.

При низкой температуре среды жизнеспособность мелозиры сохранялась 6 месяцев, т.е. до конца эксперимента, что видно по приросту плотности затемнявшихся клеток в люминостате (табл.2).

Т а б л и ц а 2

Прирост мелозиры (в люминостате) после различной темновой экспозиции при 1°

Численность, тыс.кл./мл	Недели затемнения										
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	22	24
Исходная	42	33	58	49	49	36	44	60	49	78	46
Через 14 дней	376*	318	87	412	644	407	193	81*	232	94	422**

* - подсчет произведен через 7 дней, ** - через 21 день.

В этом варианте опыта обращает на себя внимание слабый прирост культуры на 14-е сутки после 6 и 22 недель пребывания в темноте. В первом случае он, очевидно, связан с чрезмерным развитием в среде бактерий, а во втором — со снижением к этому времени числа жизнеспособных клеток, которым для наращивания значительной биомассы 14-ти дней не достаточно. Последнее подтверждается довольно высокой численностью клеток на 21 день культивирования в люминостате даже после 24-недельного затемнения водоросли.

Полученные нами сроки выживания водорослей в условиях длительного лишения света укладываются в пределы, отмеченные в литературе для морских планктонных диатомей: от 1 до 13 недель при 15-20° [22,34], 3-4 месяца при 5° [36] и до 6 месяцев (продолжительность опыта) при 2-1° и ниже [19,34].

Из всех этих сведений с очевидностью следует, что потенциальная выживаемость водорослей в темноте обратно-пропорциональна температуре. При низких ее значениях длительное выживание обеспечивается сильным уменьшением дыхательного потребления кислорода и, как показали опыты Моргана и Калфа [30] с пиррофитовой *Cryptomonas erosa*, медленным расходом запасенных углеводов на обменные процессы.

Время сохранения жизнеспособности планктонными диатомовыми в полной темноте, очевидно, нельзя считать специфичным для водорослей данного отдела. Так, планктонные бесспоровые синезеленые *Microcystis aeruginosa* и *Coelosphaerium dubium*, по данным Н.В.Трухина [16], полностью утрачивали фотосинтетическую способность также через 4 и 2 недели (соответственно) их пребывания в темноте при комнатной температуре.

Жизнеспособность водорослей уменьшалась с увеличением срока затемнения. Это проявлялось в снижении скорости деления затемнявшейся популяции при последующем освещении. Так, уже после недельного пребывания мелозир без света при 18-20° скорость деления сократилась почти втрое против исходной (табл.3). Однако кратковременное помещение культуры в темноту не отразилось на величине этого показателя. При низкой температуре среды во время затемнения первоначальный темп размножения этой культуры при повторном освещении поддерживался намного дольше — 10 недель, но

затем тоже начал падать, достигнув к концу эксперимента значения 0.04-0.05 (табл.3).

Т а б л и ц а 3

Скорость роста мелозиры (в люминостате) после различной экспозиции при $18-20^{\circ}$ и 1°

Темпе- ратура среды	Недели затемнения												
	0	0.5	1	4	6	7	8	10	12	14	18	20	22
$18-20^{\circ}$	0.3	0.35	0.13	0.16	0.11	0.22	-	Распад клеток					
1°	0.3	-	-	-	-	-	0.32	0.30	0.14	0.19	0.22	0.04	0.05

Исследование показало, что культуры в темноте не росли (табл.4). Правда, у мелозиры и синедры в первые 3 суток затемнения при $18-20^{\circ}$ содержание клеток в 1 мл суспензии увеличивалось

Т а б л и ц а 4

Численность живых клеток (в % от исходной) после различной темновой экспозиции при $18-20^{\circ}$

Вид водо- рослей	Недели затемнения								
	0.5	1	2	3	4	5	6	7	8
Диатома	82	-	-	-	-	-	-	-	-
Синедра	171	193	133	22	-	-	-	-	-
Мелозира	138	95	108	71	132	66	100	65	116

(табл.4), что подтверждается и данными по концентрации хлорофилла (рис.1 а,б). Этот прирост произошел, надо полагать, за счет запасенной ранее энергии. В дальнейшем клетки с окрашенными и имеющими более или менее характерную для вида форму хроматофоров встречались у каждой культуры до тех пор, пока она оставалась жизнеспособной. Колебание численности таких клеток в эти сроки не обнаруживало определенной закономерности, но, в целом, численность была ниже исходной. Большой разброс данных, по-видимому, является след-

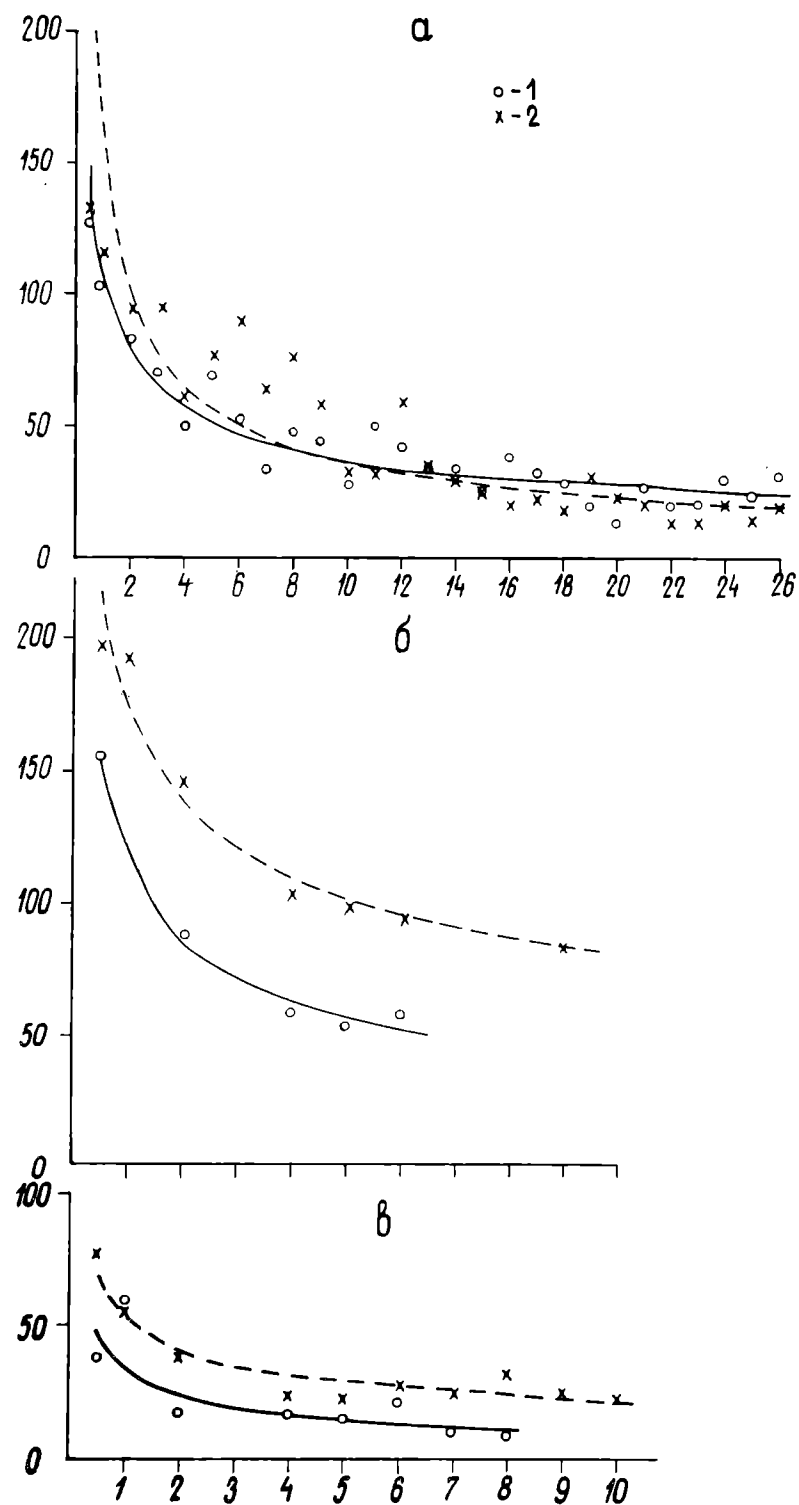


Рис. I. Динамика содержания пигментов у исследованных культур водорослей при выдерживании в темноте при 18-20°

а - *Melosira italica* subsp. subarctica; б - *Synedra acus*. var. radians; в - *Diatoma elongatum*. 1 - "чистый" хлорофилл "а"; 2 - каротиноиды.

По оси ординат - содержание пигментов, в % к исходным; по оси абсцисс - продолжительность затемнения, в неделях.

ствием ошибок подсчета, поскольку трудность узнавания живых клеток возрастает по мере удлинения периода темноты.

В опыте при температуре 1° , когда состояние клеток в течение всех 6 месяцев было лучше и стабильнее, чем при $18-20^{\circ}$, по численности получились более однородные данные (табл.5). Как и в опыте при $18-20^{\circ}$, они ниже исходных, но незначительно, в среднем на 9%.

Т а б л и ц а 5

Численность живых клеток (в % от исходной) у мелозиры после темновой экспозиции при 1°

Недели затемнения	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
Численность клеток	110	95	79	87	96	97	103	76	83	90	86	89

Тенденция к снижению численности клеток, надолго помещенных в темноту как при комнатной, так и при низкой температуре, отмечена в литературе и для других водорослей [5,11,19].

Изменение содержания пигментов ("чистого" хлорофилла "а" и суммы каротиноидов) в опыте при $18-20^{\circ}$, выраженное в процентах от их концентрации в исходной культуре, приведено на рис.1. Характер кривых, отражающих это изменение, свидетельствует о том, что, в целом, в темноте шел процесс разрушения и хлорофилла, и каротиноидов. Прирост, обусловленный увеличением числа клеток у мелозиры и синедры, отмечался только при трехдневном затемнении. Причем он был значительнее для желтых пигментов, что можно считать реакцией организмов на кратковременное воздействие неблагоприятного фактора среды, выразившейся в усилении каротиногенеза [10]. В дальнейшем содержание пигментов убывало: резко в первые две недели затемнения и значительно медленнее в последующие. К моменту полной гибели культур для хлорофилла оно составляло 40-60% от первоначального уровня. Концентрация хлорофилла, хотя и очень медленно, продолжала снижаться и позднее. Однако анализировался, по-видимому, уже не активный хлорофилл, а один из продуктов его распада-хлорофиллид, который по методике Лоренцена

определяется вместе с "чистым" хлорофиллом.

Скорость деструкции желтых пигментов уступала таковой хлорофилла "а". Отчетливее всего эта разница проявилась у синедры. Содержание каротиноидов у нее к концу эксперимента все еще составляло 80% от исходного.

Из-за большого разброса данных не удалось получить четкой картины изменения концентрации специфического пигмента диатомовых - хлорофилла "с". В целом же, его количество убывало, но гораздо медленнее, чем концентрация основного хлорофилла.

Характер изменения относительной концентрации пигментов (в % от исходной) в опыте при температуре 1° оказался различным для хлорофилла "а" и каротиноидов (рис.2). Содержание первого убывало, а второго - почти не менялось. Следует отметить, однако, что и убыль хлорофилла была сравнительно небольшой, так что даже к концу эксперимента, через 6 месяцев, сохранилось около 70% исходного количества.

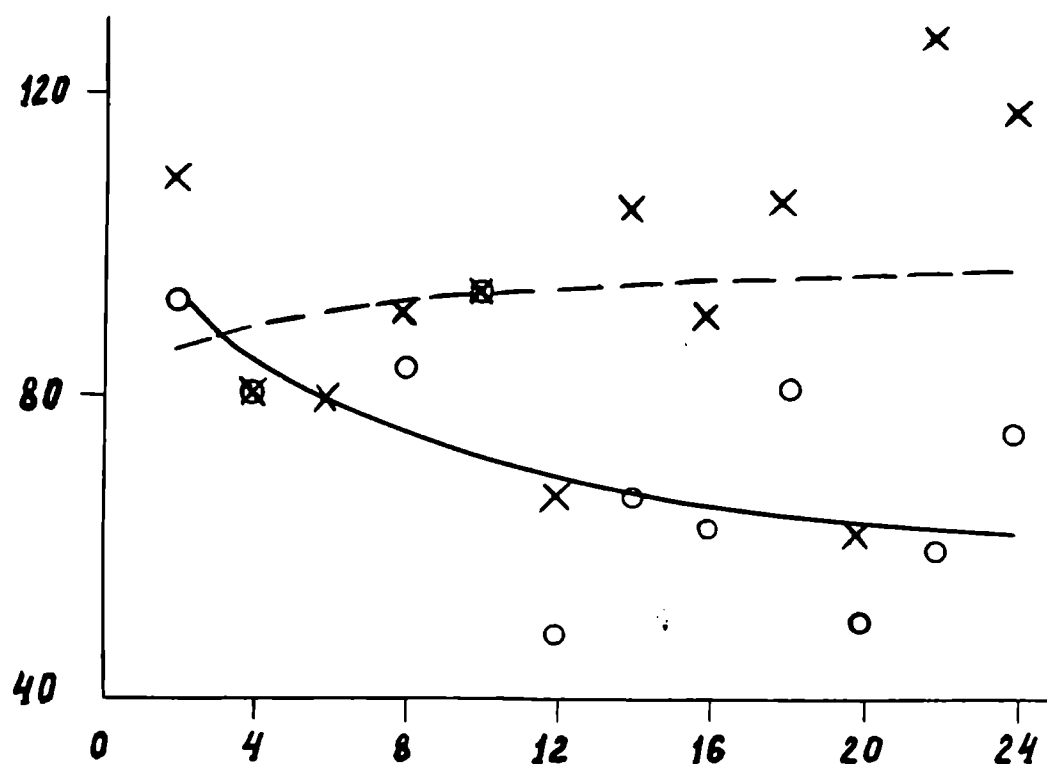


Рис.2. Динамика содержания пигментов у мелозиры при выдерживании в темноте при 1° .

Обозначения те же, что на рис.1

Убыль пигментов в темноте происходила не только вследствие отмирания части популяции, но и за счет постепенного их разрушения во всех клетках (рис.3). Так, у мелозиры через 8 недель пребывания без света при 18-20° (срок сохранения этим видом жизнеспособности) содержание хлорофилла и каротиноидов на клетку сократилось примерно вдвое: с 5.3×10^{-7} до 2.3×10^{-7} мкг и с 2.6×10^{-7} до 1.2×10^{-7} мкср^{*} соответственно (рис.3 а). При температуре среды 1° за время опыта разрушался только хлорофилл (рис.3 б).

Микроскопическая картина перенесших затемнение клеток также указывает на происходящие в них со временем изменения: хроматофоры бледнеют и снижаются, увеличивается пространство, занимаемое вакуолью.

Необходимость учета при спектрофотометрическом методе определения хлорофилла его дериватов - феопигментов - не вызывает сомнения, так как они завышают содержание хлорофилла из-за спектрального с ним сходства. В данной работе такой контроль особенно необходим, поскольку затемнение, по Енчу [38,39], способствует феофитинизации хлорофилла. К тому же, в условиях культур относительное содержание дериватов можно использовать в качестве одного из показателей физиологического состояния популяции организмов.

В исходных культурах исследованных водорослей феопигментов обнаружено мало: у диатомы - следы, у мелозиры - до 4%, у синедры - либо следы, либо в отдельных колбах 13-26% от их суммы с "чистым" хлорофиллом. На темновую экспозицию при 18-20° водоросли реагировали по-разному. У мелозиры, пока она сохраняла жизнеспособность, содержание феопигментов почти не изменилось, а у двух других видов за этот период сильно увеличилось и в дальнейшем уже практически не менялось (табл.6).

* - специфическая единица измерения каротиноидов, близкая к 1 мкг.

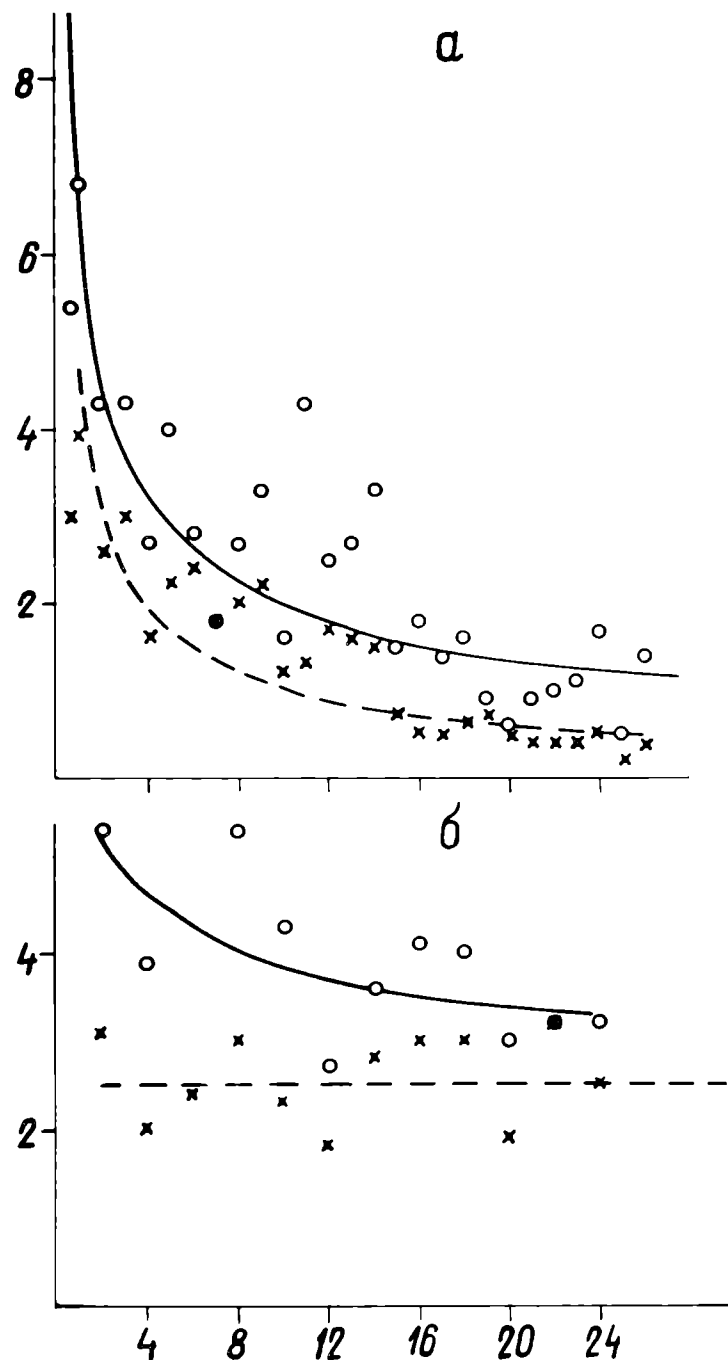


Рис.3. Динамика содержания пигментов в расчете на 1 клетку у мелозиры при выдерживании в темноте при разных температурах среды.

а - при 18-20⁰; б - при 1⁰. Обозначения пигментов те же, что на рис.1.

По оси ординат - содержание пигментов, в 10⁻⁷ мкг и мк SPU на клетку; по оси абсцисс - продолжительность затемнения, в неделях.

Процентное содержание феопигментов (Ф), отношение каротиноидов к хлорофиллу "а" (к/хл) и хлорофилла "с" к хлорофиллу "а" ("с/а") у исследованных культур после различной темновой экспозиции при 18-20°

Недели за- темнения	Melosira			Synedra			Diatoma		
	Ф	к/хл	"с/а"	Ф	к/хл	"с/а"	Ф	к/хл	"с/а"
0	до 4	0.5	0.03	13-26	0.8	0.2	следы	0.8	0.1
0.5	0	0.6	0.04	40	1.1	0.1	70	1.7	0.2
1	0	0.6	0.05	41	1.1	0.1	45	0.8	0.4
2	1	0.6	0.03	59	1.4	0.2	78	1.6	0.1
3	7	0.7	0.03	85	3.2	0.6	61	0.9	0.5
4	8	0.5	0.03	70	1.5	0.3	77	1.2	0.5
5	0	0.6	0.04	70	1.3	0.1	80	1.4	0.3
6	30	0.7	0.06	60	1.1	0.5	68	1.0	0.6
7	34	0.7	0.09	91	4.7	0.8	85	2.1	1.0
8	7	0.7	0.08	-	-	-	84	2.6	-
9	0	0.7	0.15	-	-	-	-	-	-
10	0	0.7	0.14	-	-	-	-	-	-

О физиологическом состоянии клеток можно судить не только по количеству дериватов, но и по соотношению пигментов, в частности каротиноидов и хлорофилла "а" (к/хл), хлорофилла "с" и хлорофилла "а" ("с/а"). Повышение этих показателей свидетельствует о замедлении процессов метаболизма и ухудшении физиологического состояния.

Исходное значение к/хл у мелозиры равнялось 0.5, у синедры и диатомы – 0.8. В отсутствие света оно возросло: у первого вида до 0.6–0.7, а у остальных даже стало превышать единицу (табл.6). Аналогичное явление отмечено и для величины "с/а" (табл.6). Если первоначально она составляла у мелозиры 0.03, у синедры – 0.2, у диатомы – 0.1, то к моменту их гибели достигла соответственно 0.09, 0.6 и 0.2. При этом наметилась тенденция к нарастанию значения "с/а" с увеличением времени затемнения, особенно отчетливо выраженная у мелозиры, поскольку она дольше других оставалась жизнеспособной.

Величины к/хл и "с/а" в опыте с мелозирой при I^0 , как и в предыдущем эксперименте, возросли (особенно во второй половине срока затемнения) по сравнению с исходными значениями. Относительное содержание феопигментов увеличивалось лишь в отдельные сроки затемнения, но тоже к концу опыта (табл.7). Бант и Ли [19] также не отметили заметного влияния на величину к/хл у двух диатомей, выделенных из антарктического льда, затемнявшихся только 3 месяца при -1.8^0 .

Т а б л и ц а 7

Процентное содержание феопигментов (ф), отношение каротиноидов к хлорофиллу "а" (к/хл) и хлорофилла "с" к хлорофиллу "а" ("с/а") у мелозиры после различной темновой экспозиции при I^0

Показатели	Недели затемнения												
	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
ф	до 4	1.7	0	–	0	0	13.2	7.7	0	0	28.6	14.1	0
к/хл	0.5	0.6	0.5	0.5	0.6	0.7	0.6	0.7	0.8	0.8	0.5	0.9	0
"с/а"	0.03	0.02	0.09	0.06	0.05	0.14	0.02	0.05	0.13	0.08	0.09	0.04	0

Увеличение в нашем опыте значений к/хл и "с/а" связано с разной скоростью разрушения хлорофиллов "а" и "с" и хлорофилла "а" и каротиноидов. Как известно, наименее устойчивый из этих пигментов — хлорофилл "а" [31] .

Устойчивость к длительному затемнению пигментных фондов диатомовых интересно сравнить с таковой зеленых и синезеленых водорослей, поскольку их представители обычны для планктона внутренних водоемов.

В отношении зеленых литературные сведения довольно обширны [1-4, 8, 9, 15] . Пигментные системы этих водорослей обнаруживают значительную стойкость к воздействию продолжительной темноты. У протокковых, например, за год пребывания без доступа света при 18-20° остается до 60% хлорофилла "а" [1]. Пигментный фонд планктонных диатомовых при этих условиях оказался менее стойким. Это можно связать с экологической спецификой обитания зеленых и диатомовых водорослей. Большинство исследованных видов зеленых входит в состав почвенной альгофлоры, у которой устойчивость к длительному отсутствию света, вероятно, закреплена генетически.

О реакции на пребывание в темноте пигментного аппарата синезеленых водорослей существуют единичные сообщения [6, 12, 13]. Среди них в плане сравнения с нашими данными можно сослаться лишь на работу Сиренко и Проценко [13] , выполненную на планктонной *Microcystis aeruginosa*. Содержание хлорофилла "а" и каротиноидов у этой водоросли не менялось на протяжении 30 дней затемнения при 18-20°. У диатомовых же распад пигментов начинается гораздо раньше. Эта разница, очевидно, обусловлена более продолжительным временем нахождения *Microcystis aeruginosa* в отсутствие света в водоеме, поскольку ее массовая вегетация приурочена к летнему периоду.

Заключение

Потенциальная выживаемость планктонных диатомей в условиях продолжительного отсутствия света 1) варьирует в зависимости от видовой принадлежности; 2) зависит от температуры среды, как показал опыт с *Melosira italica* subsp. *subarctica*; 3) снижается с увеличением срока затемнения, судя по соотношению пигментов и скорости деления затемнявшейся популяции при повторном освещении.

Фотосинтетические пигменты водорослей при длительном затемнении разрушаются, причем скорость деструкции хлорофилла опережает таковую каротиноидов. К моменту полной гибели у исследованных культур остается 40-60% хлорофилла "а" от первоначальной концентрации, а содержание его в расчете на клетку снижается примерно вдвое.

Способность мелозиры сохранять длительное время жизнеспособность без доступа света при низкой температуре может быть использована для ее сохранения в этих условиях в коллекции, что сократит время посева с 12-24 до 2 раз в год.

Л и т е р а т у р а

1. А н а н ь е в а Т.И., В е р з и л и н Н.Н., П и н е в и ч В.В. Исследование обмена веществ у хлореллы при длительном нахождении в темноте.- В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972, с.131-138.
2. В а р а с о в а Н.Н., В а с и л ь е в а В.Е., П и н е в и ч В.В. Фотосинтетически активные пигменты протококковых водорослей и влияние на них условий выращивания.- Вестник ЛГУ, сер.биол., 1965, в.3, с.97-104.
3. В е р з и л и н Н.Н., А н а н ь е в а Т.И., М у х и н а К.М. Воздействие длительного затемнения на обмен веществ и жизнеспособность *Chlorella* sp.К. - Вестник ЛГУ, 1970, № 21, с.121-129.
4. В е р з и л и н Н.Н., А н а н ь е в а Т.И. Действие длительного затемнения на пигментный аппарат *Chlorella* sp.- В кн.: Управление биосинтезом микроорганизмов. Красноярск, 1973, с.109-110.
5. В о с к о б о й н и к о в Г.М., А н а н ь е в а Т.И., М а ш а н с к и й В.Ф., В е р з и л и н Н.Н. П и н е в и ч В.В. Сравнительное исследование морфофункциональных изменений *Euglena gracilis*, находящейся в условиях длительной темноты. - В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск, 1974, с.46-48.
6. Г у с е в М.В., Н и к и т и н а К.А. Изучение темнового отмирания синезеленых водорослей.- Микробиология, 1974, т.43, № 2, с.333-337.

7. Л я х н о в и ч Я.П. Влияние полного затемнения на пигментный аппарат некоторых одноклеточных зеленых водорослей.- В кн.: Проблемы биосинтеза хлорофиллов. Минск, 1971, с.227-246.
8. Л я х н о в и ч Я.П. Состояние фотосинтезирующих пигментов при длительном функционировании клеток хлореллы в полной темноте.- В кн.: Фотосинтез и устойчивость растений. Минск, 1973, с.58-68.
9. Л я х н о в и ч Я.П., Г о н т а р е в а Т.В. О состоянии пигментов в автоспорах хлореллы при полном затемнении.- В кн.: Физиолого-биохимические аспекты роста и развития растений. Минск, "Наука и техника", 1975, с.44-49.
10. О з о л и н а И.А., М о ч а л к и н А.И. Роль пигментов в защитно-приспособительных реакциях растений.- Изв.АН СССР, сер.биол., 1972, № 1, с.96-102.
11. Р о щ и н А.М. Влияние условий освещения на образование ауксоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough.- Физиол.раст., 1972, т.19, № 1, с.180-185.
12. С и р е н к о Л.А. Влияние темноты на фотоассимилирующие пигменты некоторых синезеленых водорослей.- Гидробиол.ж., 1966, № 3, с.73-74.
13. С и р е н к о Л.А., П р о ц е н к о Д.Ф. Фотосинтетическая активность *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Elenk. в зависимости от условий выращивания.- В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Респ.межвед. сб., Киев, 1967, с.134-141.
14. С к а б и ч е в с к и й А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Изд-во Московского университета, 1960. 349 с.
15. Т и т л я н о в Э.А., М а ш а н с к и й В.Ф., В о с к о - б о й н и к о в Г.М. Продолжительное действие полной темноты на ультраструктуру хлоропластов и ассимиляционную способность талломов *Ulva fenestrata* P.et R.- В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск, 1974, с.190-192.
16. Т р у х и н Н.В. Реакция планктонных видов синезеленых водорослей на длительное затенение.- Бюлл.Ин-та биол.водоохранилищ, 1960, № 7, с.10-13.

17. Х о б о т ь е в В.Г., И л л а р и о н о в В.И., Ю н а с о -
в а Т.Н. Методика определения живых и мертвых клеток сине-
зеленых и зеленых водорослей с помощью красителей.- В кн.:
Методики биологических исследований по водной токсикологии.
М., 1971, с.181-183.
18. A n t i a N.I., C h e n g I.Y. The survival of axenic cul-
tures of marine planktonic algae from prolonged exposure to
darkness at 20°C.- *Phycologia*, 1970, v.9, N 2, p.179-183.
19. B u n t J.S., L e e C.C. Data on the composition and dark
survival of four sea-ice microalgae.- *Limnol. Oceanogr.*,
1972, v.17, N 3, p.458-461.
20. D a n g e a r d A.P. Observations sur une Algue cultivée à
l'obscurité depuis huit ans.- *Comp.Rend.*, 1921, t.172, p.254.
21. H e l l e b u s t J.A., G u i l l a r d R.R.L. Uptake spe-
cificity for organic substrates by the marine diatom *Melosira*
nummuloides.- *J.Phycol.*, 1967, v.3, p.132-136.
22. I g n a t i a d e s L., S m a y d a T.J. Autecological stu-
dies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon.
II. Enrichement and dark viability experiments.- *J.Phycol.*,
1970, v.6, p.357-364.
23. J e f f r e y S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric
equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in
higher plants, algae and natural phytoplankton.- *Biochem.*
Physiol. Pflanzen, 1975, N 167, p.191-194.
24. L e w i n J., H e l l e b u s t J.A. Heterotrophic nutrition
of the marine pennate diatom, *Cylindrotheca fusiformis*.- *Can.*
J.Microbiol. 1970, v.16, p.1123-1129.
25. L e w i n J., H e l l e b u s t J.A. Heterotrophic nutrition
of the marine pennate diatom *Navicula pavillardii* Hustedt.-
Can.J.Microbiol., 1975, v.21, N 9, p.1335-1342.
26. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and phae-
- pigments: spectrophotometric equations.- *Limnol. Oceanogr.*,
1967, v.12, N 2, p.343-346.
27. L u n d J.W.G. The seasonal cycle of the plankton diatom,
Melosira italica (Ehr.) Kütz.subsp.subarctica O.Müll.- *J.*
Ecol., 1954, v.42, N 1, p.151-179.

28. L u n d J.W.G. Further observations on the seasonal cycle of *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. subarctica O.Müll.- J.Ecol., 1955, v.43, N 1, p.90-102.
29. L y l i s I.C., T r a i n o r F.R. The heterotrophic capabilities of *Cyclotella meneghiniana*.- J.Phycol., 1973, v.9, N 4, p.365-369.
30. M o r g a n K. , K a l l f J. The winter dark survival of an algal flagellate - *Cryptomonas erosa* (Skuja).- Verh. Int.Ver.theoret. und angew. Limnol., 1975, v.19, N 4, p.2734-2740.
31. M o s s B. Studies on the degradation of chlorophyll "a" and carotenoids in fresh - waters.- New Phytologist, 1968, v.67, N 1, p.49-59.
32. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine - plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids.- J.Marine Res., 1963, v.21, N 3, p.155-163.
33. S l o a n P.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Heterotrophy of four marine phytoplankters at low substrate concentrations.- J.Phycol., 1966, v.2, N 1, p.29-32.
34. S m a y d a T.J., M i t h e l l - I n n e s B. Dark survival of autotrophic, planktonic marine diatoms.- Mar.Biol., 1974, v.25, N 3, p.195-202.
35. T a k a n o H. Diatom culture in artificial sea water. I.- Bull.Tokai reg. Fish.res Lab., 1963, N 37, p.17-25.
36. U m e b a y a s h i O. Preservation of some culture diatoms.- Aquatic sciences, Fish. abstracts, 1973, v.3, N 5, 3 Q 471 M.
37. W h i t e A.W. Growth of two facultatively heterotrophic marine centric diatoms.- J.Phycol., 1974, v.10, N 3, p.292-300.
38. Y e n t s c h C.S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean.- Deep-Sea Res., 1965, v.12, N 5, p.653-666.
39. Y e n t s c h C.S. The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments.- Mem.Ist.Ital.Idrobiol., 1965, v.18, Suppl., p.323-346.

ФИТОПЛАНКТОН КАК ИНДИКАТОР САПРОБНОСТИ ВОД
ГЛАВНОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище, занимая второе место по площади и полезному объему и третье по общему объему среди водохранилищ Волжско-Камского каскада [3], является огромным резервуаром практически чистой воды, имеет важнейшее значение для целей водоснабжения крупных городов, расположенных на его побережье и служит потенциальным источником водоснабжения всего центрально-промышленного района Европейской территории СССР [5]. Водохранилище имеет сложную конфигурацию и состоит из четырех плесов: Волжского, Моложского, Шекснинского и Главного, где формируются основные водные массы [16]. Главный плес, занимающий ведущее место по площади (67.7% при НПУ) и объему (76.8% при НПУ) [1], является наиболее обособленным и менее подверженным антропогенному воздействию. Характер течений в водохранилище, обусловленный его морфологическими особенностями, определяет незначительную проточность Главного плеса.

Сведения о фитопланктоне водохранилища в первые годы его существования крайне скудны [8,14]. В работе К.А.Гусевой [4] приводятся материалы двухлетних наблюдений (1952-1953 гг.). В дальнейшем Г.В.Кузьмин и К.А.Гусева [12] обобщили материал по фитопланктону водоема, дали подробную характеристику видового состава альгофлоры, распределения биомассы водорослей по плесам, выявили сезонные закономерности смены руководящих форм. Систематические наблюдения за фитопланктоном Рыбинского водохранилища ведутся по настоящее время.

В работах предыдущих исследователей вопрос об оценке качества воды водохранилища по биологическим показателям или не освещался вовсе, или эти данные носили фрагментарный характер. Оценка по бактериальным и некоторым химическим показателям [5] характеризует водохранилище, особенно его Главный плес, как практически незагрязненный водоем. Об этом же свидетельствуют и

данные альгологического анализа зимнего фитопланктона в Волжском плесе [13], и летнего - в Моложском [2].

Данные, посвященные количественной оценке сапробности Главного плеса водохранилища, отсутствуют. В связи с этим, нами были изучены многолетние колебания уровня сапробности Главного плеса и его сезонные изменения, а также структура показательных сообществ фитопланктона.

Пробы фитопланктона отбирались в период открытой воды в среднем через 20 дней на 5 станциях Главного плеса. Исследования проводились с 1954 по 1973 гг. Методы сбора и обработки проб фитопланктона и вычисления индексов сапробности общепринятые [6,7,10,17,18]. Списки показательных организмов заимствованы из работ [15,18]. Математическая обработка полученных данных проведена на ЭВМ "Минск-22".

В планктоне Главного плеса за период исследования был отмечен 321 вид, разновидность и форма водорослей, являющихся показателями сапробности, что составляет 41.5% общего числа видов, найденных в водохранилище [9,11]. Из них Cyanophyta - 45, Chrysophyta - 41, Bacillariophyta - 126, Xanthophyta - 6, Pyrrophyta - 8, Euglenophyta - 27, Chlorophyta - 68. Распределение индикаторных видов по зонам сапробности приведено в табл. I, из которой следует, что большинство таксонов относится к олиго- и β -мезосапробным формам.

Т а б л и ц а I

Распределение индикаторных видов водорослей по зонам сапробности

Число видов и процентное отношение	χ	$\chi - o$ $o - \chi$	o	$o - \beta$ $\beta - o$	β	$\beta - \alpha$ $\alpha - \beta$	α	$\alpha - \rho$ $\rho - \alpha$	Всего видов
Число видов	14	13	47	60	140	19	23	5	321
% от общего числа видов	4	4	15	19	44	6	7	1	100

Примечание. (χ) - ксеносапробные; ($\chi - o$) - ксено-олигосапробные; ($o - \chi$) - олиго-ксеносапробные; (o) - олигосапробные; ($o - \beta$) - олиго- β -мезосапробные, ($\beta - o$) - β -олигомезосапробные; (β) - β -мезосапробные; ($\beta - \alpha$) - $\beta - \alpha$ -мезосапробные, ($\alpha - \beta$) - $\alpha - \beta$ -мезосапробные; (α) - α -мезосапробные; ($\alpha - \rho$) - α -мезо-полисапробные, ($\rho - \alpha$) - поли- α -мезосапробные.

Показатели очень чистых и высокосапробных вод представлены значительно меньшим числом таксонов (табл. I).

Численное развитие индикаторных видов не оставалось постоянным как в разные годы, так и по сезонам. Максимальные величины сапробности, в среднем за 20 лет наблюдений (табл. 2), приходились на весну. Накопление органических веществ в зимний период и поступление их с водами половодья и весеннего паводка приводили к развитию β -мезосапробных, а на отдельных станциях и α -мезосапробных группировок (рис. I).

Т а б л и ц а 2

Средние из 5 станций индексы сапробности Главного плеса
(в числителе-по численности, в знаменателе-по биомассе
индикаторных видов)

Годы наблюдений	У	У I	У II	У III	IX	X	XI
I	2	3	4	5	6	7	8
1954	<u>1.70</u>	<u>1.54</u>	<u>1.72</u>	<u>1.79</u>	<u>1.78</u>	<u>1.81</u>	<u>1.78</u>
	1.89	1.69	1.69	1.78	1.82	1.86	1.88
1955	<u>1.76</u>	<u>1.59</u>	<u>1.70</u>	<u>1.76</u>	<u>1.76</u>	<u>1.73</u>	<u>1.75</u>
	1.85	1.63	1.65	1.72	1.73	1.66	1.76
1956	<u>1.67</u>	<u>1.53</u>	<u>1.70</u>	<u>1.78</u>	<u>1.78</u>	<u>1.77</u>	—
	1.67	1.55	1.67	1.69	1.78	1.70	—
1957	<u>1.69</u>	<u>1.66</u>	<u>1.74</u>	<u>1.73</u>	<u>1.76</u>	<u>1.76</u>	—
	1.79	1.66	1.74	1.72	1.75	1.75	—
1958	<u>1.62</u>	<u>1.62</u>	<u>1.79</u>	—	<u>1.77</u>	<u>1.73</u>	—
	1.63	1.60	1.74	—	1.74	1.66	—
1959	<u>1.66</u>	<u>1.65</u>	<u>1.74</u>	—	<u>1.71</u>	<u>1.77</u>	—
	1.62	1.67	1.71	—	1.63	1.58	—
1960	<u>1.76</u>	<u>1.76</u>	<u>1.74</u>	<u>1.77</u>	<u>1.78</u>	<u>1.75</u>	—
	1.91	1.77	1.71	1.75	1.81	1.81	—
1961	<u>2.03</u>	<u>1.70</u>	—	<u>1.73</u>	<u>1.87</u>	<u>1.78</u>	—
	2.01	1.60	—	1.71	1.79	1.79	—

Таблица 2 (продолжение)

I	2	3	4	5	6	7	8
1962	<u>1.71</u>	<u>1.67</u>	<u>1.75</u>	<u>1.79</u>	<u>1.74</u>	—	—
	1.79	1.65	1.74	1.71	1.69		
1963	<u>1.65</u>	<u>1.50</u>	<u>1.80</u>	<u>1.74</u>	<u>1.73</u>	<u>1.71</u>	—
	1.69	1.53	1.80	1.76	1.72	1.62	
1964	<u>1.90</u>	<u>1.66</u>	<u>1.74</u>	<u>1.79</u>	<u>1.90</u>	<u>1.89</u>	—
	1.92	1.84	1.74	1.83	1.95	1.98	
1965	<u>1.78</u>	<u>1.62</u>	<u>1.73</u>	<u>1.76</u>	<u>1.80</u>	<u>1.73</u>	—
	1.90	1.69	1.68	1.83	1.83	1.83	
1966	<u>1.89</u>	<u>1.57</u>	<u>1.76</u>	<u>1.77</u>	<u>1.78</u>	<u>1.71</u>	—
	1.95	1.56	1.74	1.78	1.79	1.76	
1967	<u>1.94</u>	<u>1.72</u>	<u>1.72</u>	<u>1.76</u>	<u>1.79</u>	<u>1.73</u>	<u>1.78</u>
	1.95	1.61	1.66	1.71	1.79	1.78	1.87
1968	<u>1.83</u>	<u>1.57</u>	<u>1.70</u>	<u>1.85</u>	<u>1.75</u>	<u>1.74</u>	<u>1.71</u>
	1.77	1.48	1.67	1.92	1.72	1.74	1.84
1969	<u>1.97</u>	<u>1.66</u>	<u>1.66</u>	<u>1.70</u>	<u>1.74</u>	<u>1.72</u>	—
	2.00	1.70	1.58	1.71	1.79	1.87	
1970	<u>1.83</u>	<u>1.69</u>	<u>1.78</u>	<u>1.78</u>	<u>1.79</u>	<u>1.65</u>	—
	1.93	1.76	1.69	1.83	1.79	1.75	
1971	<u>2.16</u>	<u>1.76</u>	<u>1.79</u>	<u>1.76</u>	<u>1.78</u>	<u>1.78</u>	—
	2.01	1.94	1.87	1.82	1.89	1.89	
1972	<u>2.21</u>	<u>1.87</u>	<u>1.77</u>	<u>1.82</u>	<u>1.91</u>	<u>1.80</u>	<u>1.72</u>
	2.01	1.77	1.77	1.76	1.87	1.82	1.90
1973	<u>2.27</u>	<u>1.88</u>	<u>1.77</u>	<u>1.80</u>	<u>1.71</u>	<u>1.74</u>	—
	2.10	1.88	1.83	1.85	1.83	1.86	
Среднее за 20 лет	<u>1.85</u>	<u>1.66</u>	<u>1.74</u>	<u>1.77</u>	<u>1.78</u>	<u>1.75</u>	<u>1.75</u>
	1.87	1.68	1.72	1.77	1.79	1.77	1.85

В среднем же для плеса основную долю биомассы растительного планктона составляли индикаторы β -мезосапробной зоны (57%), представители чистой воды в период максимальной сапробности акватории занимали подчиненное положение (рис.2). Характер сезонных изменений

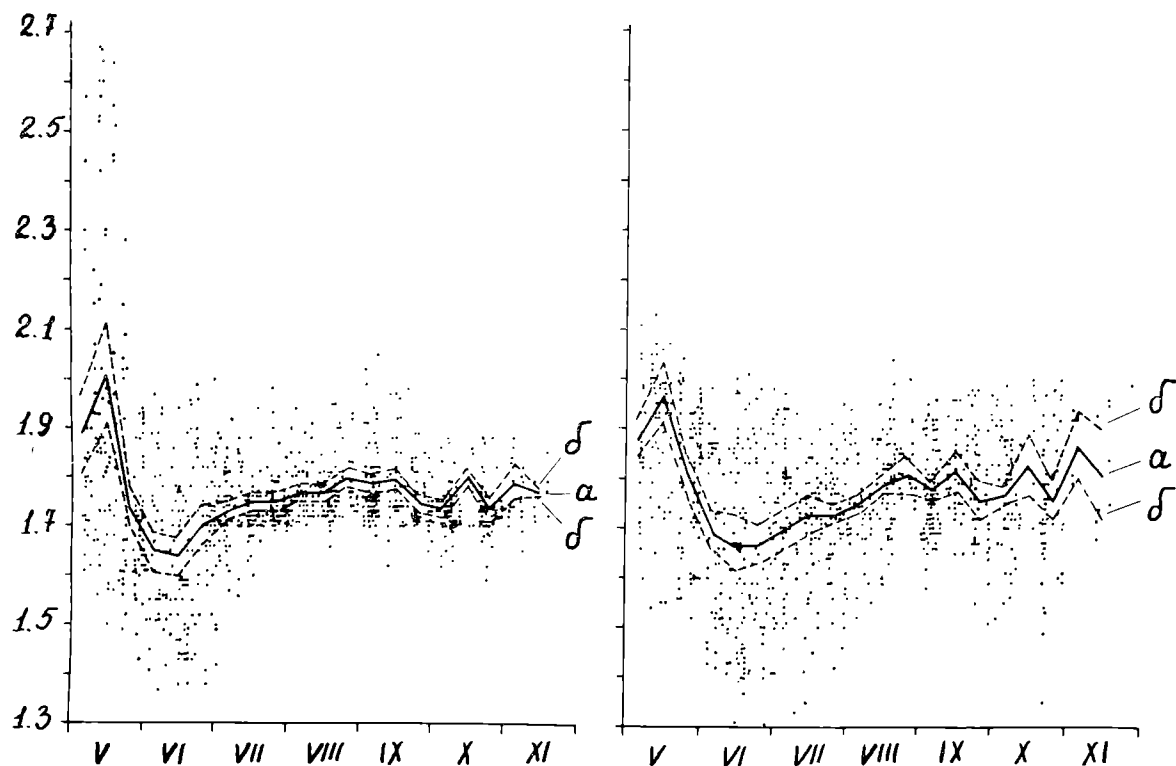


Рис. I. Сезонная динамика сапробности Главного плеса Рыбинского водохранилища (1954–1973 гг.)

I – индексы сапробности, рассчитанные по численности индикаторных видов, II – то же по биомассе. а – средняя арифметическая, б – доверительный интервал средней арифметической при $p = 0.005$. По оси ординат – индексы сапробности; по оси абсцисс – месяцы.

структуры индикаторных группировок фитопланктона примерно одинаков на всех станциях Главного плеса (рис. 3), поэтому характеристику сообществ мы будем проводить на основании осредненных данных по всем обследованным станциям.

Во время весеннего максимума развития растительного планктона, отмечаемого обычно в последней декаде мая – первой половине июня, в разные годы исследований господствовали различные виды диатомовых водорослей. В майском планктоне обычно доминировала β -мезо-

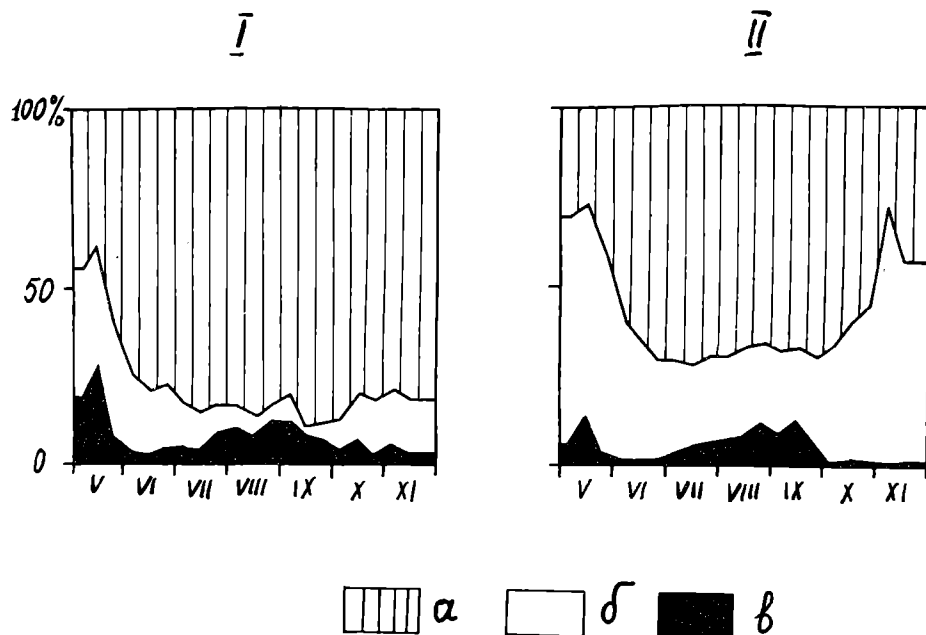


Рис.2. Сезонные изменения соотношения индикаторных видов фитопланктона (I – по численности, II – по биомассе) Главного плеса Рыбинского водохранилища.

а – виды с индексом сапробности меньше 2.0; б – то же равным 2.0; в – то же, больше 2.0.

сапробная *Melosira islandica* (0.2–7.6 млн кл./л) в сопровождении олиго- β -мезосапробных *Melosira italica* et subsp. *subarctica* (0.2–7.2 млн кл./л), *Asterionella formosa* (0.2–3.7 млн кл./л), β -олигомезосапробной *Diatoma elongatum* (0.1–2.0 млн кл./л). В последние годы (1965–1966 гг.) в майском планктоне заметно усилилась роль β -мезосапробного *Stephanodiscus binderanus* (0.5–2.3 млн кл./л) и α -мезосапробного *S. hantzschii* var. *pusillus* (0.5–22.4 млн кл./л) и наметилась тенденция к снижению участия в фитопланктоне представителей более чистых вод (*Melosira distans*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*).

Постепенное усиление вегетации фитопланктона по мере прогревания водной толщи (12.4–17.0°) и возрастание интенсивности процессов самоочищения приводили к снижению общего уровня сапробности плеса и во второй декаде июня наблюдались минимальные за вегетационный период показатели сапробности, характерные для β -олигомезосапробных.

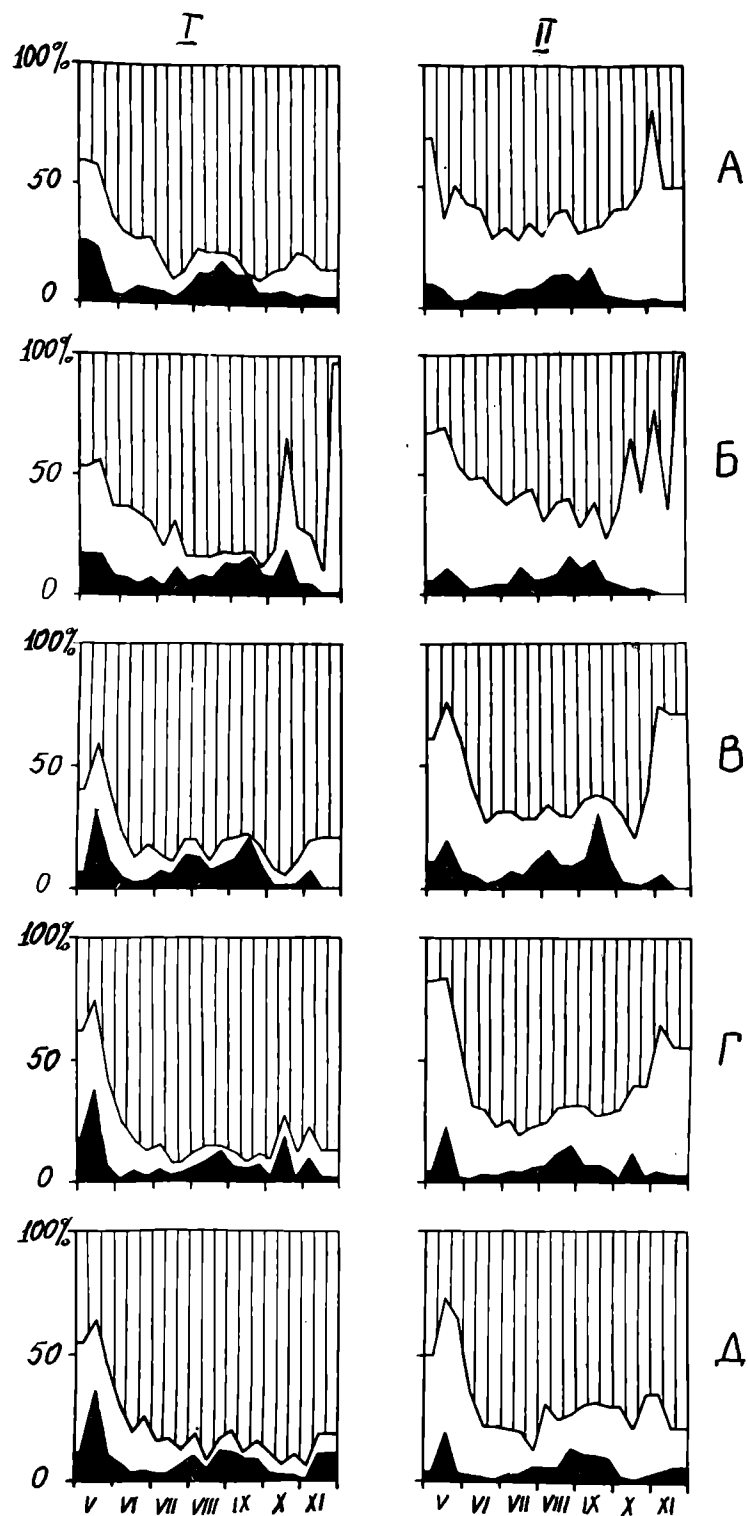


Рис. 3. Соотношение индикаторных видов фитопланктона (I – по численности, II – по биомассе) на станциях Главного плеса.

А – Брейтово; Б – Молога; В – Средний Двор; Г – Наволок;
Д – Измайлово.

Остальные обозначения те же, что и на рис.2

робной зоны (по численности 1.64 ± 0.02 , по биомассе 1.67 ± 0.02) (рис.1). Значительно снижалась доля показателей повышенных зон сапробности и β -мезосапробных организмов, увеличивалось участие чистоводных элементов планктона в сложении его структуры (рис.2). В составе растительного планктона преобладали олиго- β -мезосапробные диатомовые водоросли *Asterionella formosa* (0.1-8.6 млн кл./л), *Melosira italica et subsp. subarctica* (0.3-8.9 млн кл./л). С меньшим обилием развивались β -олигомезосапробная *Diatoma elongatum* (0.3-2.1 млн кл./л), ксено-олигосапробная *Melosira distans* (0.3-1.3 млн кл./л), β -олигомезосапробная *M.ambigua* (0.3-9.9 млн кл./л) и олиго- β -мезосапробная *Fragilaria crotonensis* (0.1-0.6 млн кл./л).

Усиление минерализационной деятельности микрофлоры с повышением температуры воды, отмирание и разложение весеннего планктона приводили к некоторому увеличению сапробности плеса в конце июня - начале июля (табл.2, рис.1). В июльских фитоценозах заметного обилия уже достигали синезеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* (1.9-37.5 млн кл./л), *Microcystis aeruginosa* (0.5-17.0 млн кл./л), *M.viridis* (0.6-2.6 млн кл./л), *Aphanothese clathrata* (0.6-42.0 млн кл./л) в сопровождении видов р. *Anabaena*. Заметно увеличивалось видовое разнообразие и численное развитие зеленых водорослей. Интенсивность развития диатомей в сравнении с маем резко снижалось, однако по биомассе они все еще продолжали преобладать над другими группами фитопланктона.

В середине летнего сезона (август) дальнейшее повышение температуры воды ($15-22^{\circ}$) благоприятствовало усиленной вегетации синезеленых водорослей, которые по численности начинали преобладать в планктоне. Состав доминантов летнего фитопланктона не претерпел существенных изменений за период двадцатилетних наблюдений, хотя можно отметить снижение участия в летнем планктоне *Woronichinia naegeliana*, *Microcystis pulvereae* и заметное усиление *M.aeruginosa et formae*. Количественное развитие доминирующих видов летнего фитопланктона в зависимости от конкретных условий года было неодинаковым. Ведущая роль принадлежала *Microcystis aeruginosa* (0.8-20.0 млн кл./л) и *Aphanizomenon flos-aquae* (0.8-28.2 млн кл./л) - показателям нижней границы β -мезосапробной зоны. В

разные годы исследований этим двум доминантам планктона сопутствовали β -мезосапробные *Coelosphaerium dubium* (0.4-9.0 млн кл./л) и *Aphanothese clathrata* (3.2-24.9 млн кл./л), а также β -олигомезосапробный *Microcystis viridis* (1.6-10.5 млн кл./л). Среди диатомовых водорослей развивалась олиго- β -мезосапробная *Melosira italica* (0.3-0.8 млн кл./л). Значительно реже, чем перечисленные виды, в качестве субдоминантов выступали *Stephanodiscus binderanus* (0.1-0.4 млн кл./л), *S. subtilis* (0.4-1.8 млн кл./л), *Gomphosphaeria lacustris* (1.8-2.0 млн кл./л) и *Lyngbya limnetica* (3.6-73.6 млн кл./л). Средние показатели сапробности акватории Главного плеса в августе колебались незначительно, составляя 1.70-1.80 по численности и 1.75-1.81 по биомассе индикаторных форм. В период летнего развития синезеленых водорослей заметно снижалось обилие показателей средних значений β -мезосапробной зоны (5-7% по численности и 21-24% по биомассе индикаторных видов) при сохранении высокого обилия показателей низких зон сапробности (рис.2). В этот же период отмечено и максимальное за летний сезон содержание видов, показателей повышенной сапробности (10-12% численности и 9-13% биомассы).

Конец лета-начало осени (сентябрь) характеризовался примерно таким же, как и в августе соотношением групп фитопланктона с различной сапробностью (рис.2). Преобладали показатели пониженной сапробности, а β -мезосапробные и виды-показатели высоких степеней сапробности представлены значительно слабее. Комплекс доминирующих форм фитопланктона в сравнении с августом изменился незначительно. По-прежнему высокой численности достигали *Aphanizomenon flos-aquae* (0.8-40.2 млн кл./л), *Microcystis aeruginosa* (1.2-26.4 млн кл./л), *Coelosphaerium dubium* (1.0-19.1 млн кл./л), *Microcystis viridis* (0.7-3.7 млн кл./л). Более заметно, чем в середине лета, развивались диатомовые водоросли: *Melosira islandica* (0.2-1.0 млн кл./л), *M. italica* (0.1-0.7 млн кл./л), *Stephanodiscus binderanus* (0.2-0.6 млн кл./л), *S. subtilis* (0.1-0.6 млн кл./л). Средние показатели сапробности акватории в конце лета-начале осени сохранялись примерно на том же уровне, что и в августе (рис.1).

Осенью (октябрь-ноябрь) резкое снижение температуры воды

лее сапробных сообществ фитопланктона, чем летом. Эта типичная картина сезонных изменений сапробного состояния водоема повторялась с небольшими отклонениями каждый год, хотя величина весеннего и осеннего подъемов сапробности была различна в зависимости от конкретных условий года. Например, в первые годы наблюдений (1954-1966 гг.) весенний пик сапробности плеса был ниже, чем летний и осенний. В последующие годы (1967-1973 гг.) отмечалась обратная картина, т.е. более мощным был весенний подъем уровня сапробности водоема (рис.4). Уровень сапробности плеса имеет тенденцию к повышению, причем эта картина прослеживается на всех обследованных станциях (табл.3, рис.5). Увеличение показателей сапробности водоема, по-видимому, обусловлено как автогенными процессами сукцессии сапробных планктонных сообществ (от ксеносапробных через олигосапробные до β -мезосапробных), так и аллогенными воздействиями. Наиболее заметное увеличение осредненных индексов сапробности характерно для весеннего сезона (рис.4, табл.3), что является отражением постепенных изменений, происходящих на площади водосбора водохранилища, а также подтверждает влияние антропогенных факторов, которые сказываются не только на Шекснинском и Волжском плесах [5], но начали проявляться и в Главном.

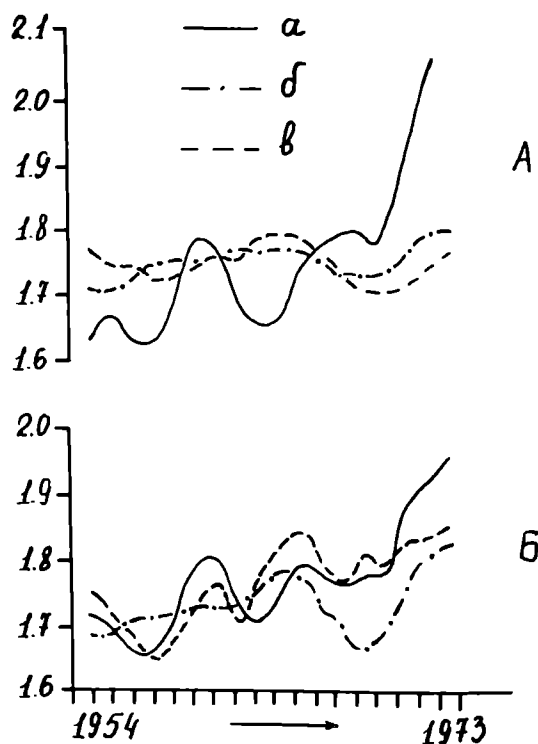


Рис.4. Сезонные изменения сапробности Главного плеса (скользящее осреднение $R=3$)

А - индексы сапробности, рассчитанные по численности индикаторных видов; Б - то же по биомассе.

а - весна; б - лето; в - осень

По оси ординат - индексы сапробности; по оси абсцисс - годы наблюдений.

Средние по годам индексы сапробности Главного плеса Рыбинского водохранилища (в числителе - по численности, в знаменателе - по биомассе индикаторных видов)

Индексы	1954	1955	1956	1957	1958
Средние за	1.61 ± 0.04	1.72 ± 0.05	1.61 ± 0.05	1.68 ± 0.02	1.62 ± 0.02
весенний	1.77 ± 0.04	1.74 ± 0.04	1.65 ± 0.05	1.73 ± 0.04	1.62 ± 0.02
сезон					
Средние за	1.74 ± 0.01	1.73 ± 0.02	1.68 ± 0.02	1.72 ± 0.01	1.72 ± 0.01
вегетацион-	1.78 ± 0.02	1.72 ± 0.02	1.66 ± 0.02	1.73 ± 0.02	1.68 ± 0.01
ный период					
Средние за			1.72 ± 0.007		
5 лет			1.72 ± 0.008		

Индексы	1959	1960	1961	1962	1963
Средние за	1.63 ± 0.03	1.76 ± 0.03	1.92 ± 0.09	1.69 ± 0.03	1.57 ± 0.03
весенний	1.66 ± 0.04	1.87 ± 0.03	1.89 ± 0.07	1.71 ± 0.04	1.60 ± 0.03
сезон					
Средние за	1.70 ± 0.01	1.77 ± 0.01	1.85 ± 0.04	1.73 ± 0.02	1.68 ± 0.02
вегетацион-	1.66 ± 0.02	1.80 ± 0.01	1.82 ± 0.04	1.71 ± 0.02	1.68 ± 0.02
ный период					
Средние за			1.74 ± 0.010		
5 лет			1.73 ± 0.010		

Таблица 3 (продолжение)

Индексы	1964	1965	1966	1967	1968
Средние за	1.74 ± 0.03	1.68 ± 0.04	1.73 ± 0.06	1.87 ± 0.05	1.76 ± 0.05
весенний	1.87 ± 0.02	1.76 ± 0.05	1.75 ± 0.06	1.83 ± 0.05	1.69 ± 0.04
сезон					
Средние за	1.80 ± 0.02	1.74 ± 0.02	1.75 ± 0.02	1.78 ± 0.02	1.73 ± 0.02
вегетацион-	1.86 ± 0.02	1.79 ± 0.02	1.76 ± 0.02	1.77 ± 0.02	1.71 ± 0.03
ный период					
Средние за			1.76 ± 0.008		
5 лет			1.78 ± 0.010		

Индексы	1969	1970	1971	1972	1973
Средние за	1.76 ± 0.05	1.78 ± 0.06	2.02 ± 0.10	2.03 ± 0.07	2.08 ± 0.08
весенний	1.80 ± 0.06	1.87 ± 0.04	1.99 ± 0.03	1.90 ± 0.04	1.99 ± 0.05
сезон					
Средние за	1.72 ± 0.02	1.76 ± 0.02	1.86 ± 0.04	1.87 ± 0.04	1.90 ± 0.02
5 лет	1.75 ± 0.02	1.80 ± 0.02	1.91 ± 0.02	1.83 ± 0.02	1.91 ± 0.02
ный период					
Средние за			1.82 ± 0.010		
5 лет			1.83 ± 0.010		

В начальный период наблюдений (1954–1958 гг.) все станции плеса характеризовались β -олигомезосапробным уровнем (табл.4). В последующие годы сапробность акватории постепенно повышалась, приближаясь к средним значениям для β -мезосапробной зоны, особенно в последние годы исследований (1971–1973 гг.) (табл.3,4).

Рассматривая многолетние колебания сапробности отдельных станций исследованной акватории (рис.5), можно отметить, что на станциях, расположенных в центральной части водоема и находящихся под

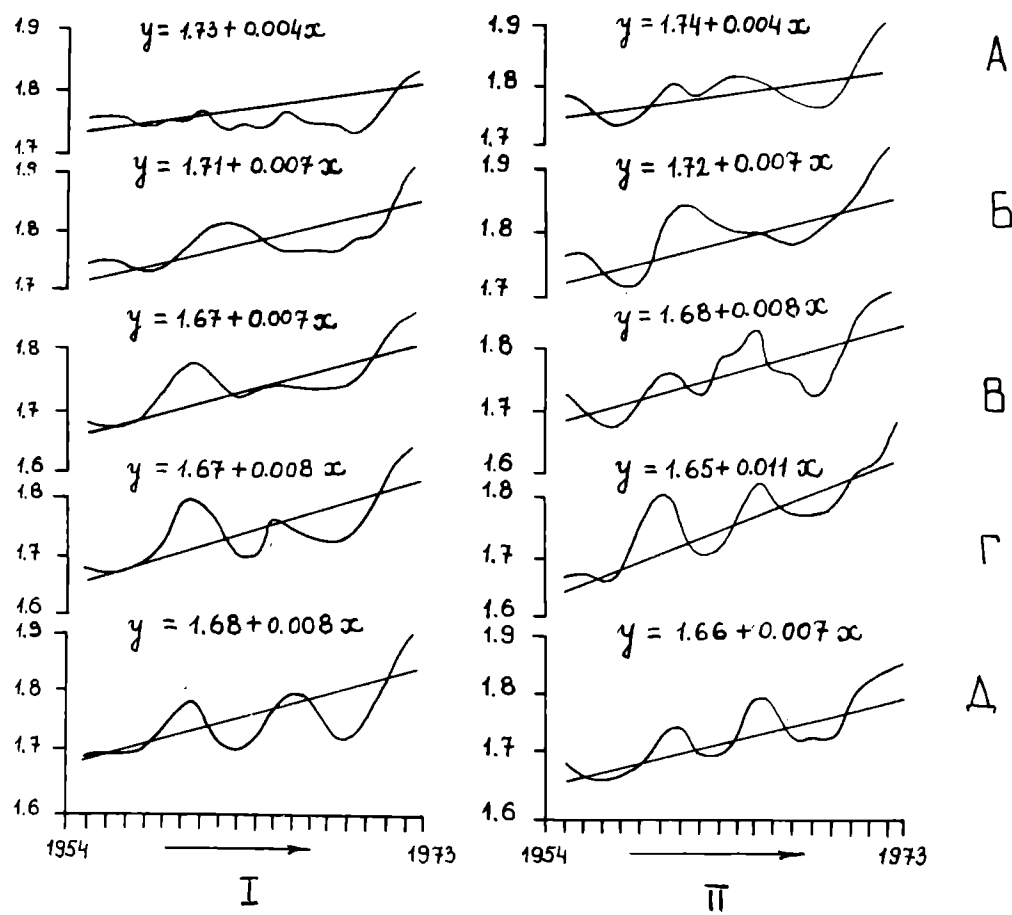


Рис.5. Годичные изменения средних за вегетационный период индексов сапробности на 5 станциях Главного плеса (скользящее осреднение $R = 3$).

I - индексы сапробности, рассчитанные по численности индикаторных видов; II - то же по биомассе.

A - Брейтово; Б - Молога; В - Средний Двор; Г - Наволок; Д - Измайлово.

По оси ординат - индексы сапробности; по оси абсцисс - годы наблюдений.

Влиянием Шекснинского плеса (Средний Двор, Наволок и Измайлово), наблюдались более сильные годичные флуктуации сапробности, чем на станциях, расположенных ближе к прибрежной зоне водохранилища и подверженных влиянию моложских вод (Брейтово, Молога). Это, по-видимому, свидетельствует о том, что фитоценозы прибрежных участков более адаптированы к влиянию внешних факторов. Скорость возраста-

Средние за пять лет индексы сапробности отдельных станций
 Главного плеса (в числителе-по численности, в знаменателе-по
 биомассе индикаторных видов)

Станции	1953-1954 гг.	1959-1963 гг.	1964-1968 гг.	1969-1973 гг.	I
Брейтово	<u>1.76</u> 1.76	<u>1.74</u> 1.76	<u>1.77</u> 1.78	<u>1.81</u> 1.82	
Молога	<u>1.73</u> 1.75	<u>1.78</u> 1.79	<u>1.76</u> 1.77	<u>1.84</u> 1.88	
Средний Двор	<u>1.69</u> 1.71	<u>1.74</u> 1.73	<u>1.75</u> 1.80	<u>1.81</u> 1.84	
Наволоч	<u>1.69</u> 1.71	<u>1.74</u> 1.73	<u>1.75</u> 1.79	<u>1.83</u> 1.85	
Измайлово	<u>1.71</u> 1.69	<u>1.72</u> 1.69	<u>1.78</u> 1.76	<u>1.82</u> 1.81	

ния сапробности на станциях, расположенных в центральной части водохранилища несколько выше, чем на станциях Молога и Брейтово, что следует из приведенных на рис.5 уравнений линейной регрессии, связывающих уровень сапробности водоема и год его исследования. Более сильные годовичные колебания средних за вегетационный период индексов сапробности акватории на центральных станциях, по-видимому, отражают постепенную перестройку планктонных фитоценозов от менее адаптированных и устойчивых в сторону группировок, более приспособленных к повышенным концентрациям органического вещества в воде

Другими словами, усилившееся в последние годы антропогенное воздействие, с одной стороны, привело к изменению структуры планктонных фитоценозов, что стало ощущаться уже в 1965-1966 гг. (замена чистоводных доминантов β и α - мезосапробными), а с другой - ухудшило сапробное состояние всего, довольно обособленного, Главного плеса. Особенно контрастно это проявилось на весенних пиках сапробности последних лет, которые выросли и по отношению к летним,

и по абсолютной величине. Это в свою очередь указывает на неблагоприятное состояние водосборной площади Рыбинского водохранилища и требует безотлагательных охранных мероприятий.

Л и т е р а т у р а

1. Б а к у л и н К.А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища.- В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968, с.72-86.
2. Б а л о н о в И.М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плеса Рыбинского водохранилища в 1968-1972 гг.- В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоема. Л., 1976, с.47-66.
3. В е н д р о в С.Л., Г а г а р д т Г.Г., Г е л л е р С.Ю., К о р е н и с т о в Д.В., С а р у х а н о в Г.Л. Проблема преобразования и использования водных ресурсов Волги и Каспия.- Матер. к IУ съезду Географ.о-ва СССР. Л., 1964, с.23-31.
4. Г у с е в а К.А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). - Тр. биол. ст. "Борок". М.-Л., 1956, вып.2, с.5-23.
5. Д р а ч е в С.М. Санитарное состояние и качество воды.- В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с.119-128.
6. И в а н о в А.И. К методике определения качества вод. - Тез. докл.пятой конф. по спорным раст.Средней Азии и Казахстана, Ашхабад, 1974, ч.1, с.137-138.
7. И в а н о в А.И. К методике исследования качества вод.- В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с.128-129.
8. К и с е л е в а Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища.- Тр. пробл.и тематич.совещ.Зоол.ин-та АН СССР. 1954, вып.2, с.22-31.
9. К у з ь м и н Г.В. Списки видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Водоросли. - В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с.304-311.
10. К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие.- В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с.73-87.

11. Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ.- В кн.: Биология морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с.3-60.
12. Кузьмин Г.В., Гусева К.А. Фитопланктон. - В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с.152-168.
13. Кузьмин Г.В., Балонов И.М. О подледном цветении воды Рыбинского водохранилища.- Информ.бюлл. "Биол. внутр.вод", 1974, № 21, с.21-25.
14. Ласточкин Д.А. Рыбинское водохранилище.- Природа, 1947, № 5, с.40-44.
15. Унифицированные методы исследования качества вод.-В кн.: Методы биологического анализа вод. М.,1975. 217 с.
16. Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища.- Тр. Дарвин.гос.зап.1974, вып.12, с.5-31.
17. Pantle R., Bueck H. Die biologische Uberwachung der Gewasser und die Darstellung der Ergebnisse.- Gas - und Wasserfach, 1955, Bd.96, N 18, S.604.
18. Sladecsek V. System of water quality from the biological point of view.- Arch.Hydrobiol.Beich.Ergebn. Limnol., 1973, H.7, p.1-218.

ХАРАКТЕРИСТИКА САПРОБНОСТИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Экологическая оценка последствий антропогенного воздействия на экосистемы внутренних водоемов и водотоков становится все более актуальной в связи с прогрессирующей урбанизацией, ростом и концентрацией промышленного производства в городах, расположенных на побережье водоемов, усилением освоенности площади водосбора, интенсификацией сельского хозяйства и животноводства. Сток в водоемы огромного количества веществ (как органических, так и минеральных), несвойственных данному типу водоемов или по своей природе, или по концентрациям, приводит к нежелательным сдвигам в продуктивности отдельных видов, усилению процессов эвтрофикации, ухудшению качества воды.

Оценка качественного состояния вод Куйбышевского водохранилища, самого большого по площади зеркала (6450 км^2) и объему (58.0 км^3) среди водохранилищ волжского каскада [1], основанная на изучении сапробных комплексов гидробионтов с количественным выражением результатов биологического анализа, никем не проводилась. В связи с этим, нами было предпринято изучение сапробного состояния вод водохранилища по материалам тринадцати съемок, проведенных в 1969, 1970, 1972 и 1975 гг. Сбор и обработка проб фитопланктона проводилась по принятой нами методике [9], индексы сапробности вычислялись по формуле Пантле и Букка [17] в модификации Сладечека [18] с применением новейших списков индикаторов сапробности [16]. При вычислении индексов использовались как численность показательных видов, так и их биомасса [7,8].

Биологической оценке сапробности Волги в районе Казани посвящена работа А.П.Пономарева [12], в которой дается характеристика качественного состояния волжских вод по результатам флористических исследований, проведенных за период с марта по сентябрь 1917 г. Автор приходит к выводу, что Волга в исследуемом районе являлась практически чистой, попадавшие в воду органические вещества быстро минерализовались, не оказывая заметного влияния на качество

воды. Свидетельством этого являлось массовое развитие представителей чистых вод: *Melosira distans* (ксено-олигосапроб), *Asterionella gracillima* (олигосапроб), *Tabellaria fenestrata* (олиго- β - мезосапроб), *Fragilaria crotonensis* (олиго- β - мезосапроб) и др. На основании приведенных в работе [12] флористических списков водорослей с указанием их обилия нами были рассчитаны индексы сапробности по принятой методике. Показатели сапробности колебались от 0.9I до I.63, составляя в среднем I.3I, и указывали на олигосапробную и β -олигомезосапробную зону, что подтверждает выводы автора, полученные лишь на основе флористических исследований.

В первые годы после сооружения Куйбышевской плотины (1956-1957 гг.) сапробность вновь созданного водоема несколько возросла. Рассчитанные на основании данных по видовому составу и средней численности клеток фитопланктона, приведенных в работе А.Д.Приймаченко [13], индексы сапробности Волги на участке от Камского устья до Тольятти колебались от I.67 до I.72, составляя в среднем за вегетационный период I.69, (β -олигомезосапробная зона). Параллельно с увеличением сапробности вод водохранилища от олигосапробной до β -олигомезосапробной зоны произошло увеличение содержания аммонийного азота (более чем в 10 раз), нитратов и фосфора (приблизительно в 1.5-2 раза) [3,5], что связано с процессами, вызванными зарегулированием реки и поступлением значительного количества органических и биогенных веществ из почв затопленного ложа.

Современные данные о сапробности вод Куйбышевского водохранилища отсутствуют, кроме работы Л.М.Маркузовой [10], посвященной санитарно-биологическому обследованию его портов. На основании анализа видового состава зоопланктона автор приходит к заключению о преобладании в районе портов β -мезосапробов, а в открытых частях водохранилища-олигосапробов.

Основываясь на литературных источниках [13], а также на результатах собственных исследований, нами в составе индикаторных видов фитопланктона отмечено 107 видов, разновидностей и форм водорослей. Из них Cyanophyta - 14; Chrysophyta - 3; Bacillariophyta - 32, Xanthophyta - 1, Pyrrophyta - 4, Euglenophyta - 7,

Chlorophyta - 46. Распределение видов по зонам сапробности приведено в табл. I, из которой следует, что большинство видов являются представителями β - мезосапробной зоны (61.7%); показателей других зон сапробности значительно меньше.

Т а б л и ц а I

Распределение индикаторных видов Куйбышевского водохранилища по зонам сапробности

Число видов и процентное отношение	Сапробность							Всего видов
	$\chi-O^*$	O	$O-\beta$	β	$\beta-\alpha$	α	$\alpha-\rho$	
	$O-\chi$		$\beta-O$		$\alpha-\beta$		$\rho-\alpha$	
Число видов	I	10	16	66	7	6	1	107
% от общего числа видов	0.9	9.4	15.4	61.7	6.5	5.6	0.9	100

*($\chi-O$) - ксено-олигосапробы, ($O-\chi$) - олиго-ксеносапробы, (O) - олигосапробы, ($O-\beta$) - олиго - β - мезосапробы, ($\beta-O$) - β - олигомезосапробы, (β) - β - мезосапробы, ($\beta-\alpha$) - β - α - мезосапробы, ($\alpha-\beta$) - α - β - мезосапробы, (α) - α - мезосапробы, ($\alpha-\rho$) - α - мезо-полисапробы, ($\rho-\alpha$) - поли- α - мезосапробы.

Виды-индикаторы сапробности составляли основную часть численности и биомассы фитопланктона. Так, например, по наблюдениям, проведенным в различные сезоны 1972 г., индикаторные виды составляли до 94.9% численности, 97.3% биомассы растительного планктона и 66.6-68.1% общего числа таксонов водорослей, отмеченных при количественном учете (табл.2).

Т а б л и ц а 2

Доля видов-индикаторов сапробности в общей численности (А), биомассе (Б) и общем числе видов водорослей, отмеченных при количественном учете (В) в % (по данным 1972 г.)

Время исследований	А	Б	В
Май	90.3	97.3	68.1
Июль-август	94.9	89.7	68.1
Октябрь	86.1	90.2	66.6

Наши исследования показали, что как и в других водоемах волжского каскада [11], уровень сапробности водохранилища, а также структура планктонных фитоценозов были неодинаковы в различные сезоны и годы наблюдений (табл.3). Максимальные индексы сапробности отмечены весной (табл.3), когда по всей акватории водохранилища в массе развивались диатомовые водоросли. В середине мая 1972 г в речной части водохранилища (Мариинский Посад – Камское Устье) развивался полидоминантный диатомовый фитоценоз с преобладанием *Stephanodiscus tenuis* (до 1.9 млн кл./л), α - мезосапробного *S.hantzschii var.pusillus* (до 1.8 млн кл./л), β - мезосапробного *Melosira islandica* (до 1.5 млн кл./л) и олиго - β - мезосапробного *S.astraea* (до 1.5 млн кл./л) в сопровождении β - мезосапробных хлорококковых водорослей *Tetrastrum staurogeniaeforme* (до 0.6 млн кл./л) и *Coelastrum microporum* (до 0.5 млн кл./л). На участке Тетюши-Горный Сенгилей преобладал *Stephanodiscus subtilis* (до 12.9 млн кл./л), а в предплотинном плесе аспект фитопланктона создавал *S.hantzschii var.pusillus*. Соотношение сапробных видов (рис.1) указывало на преобладание β - α - мезосапробных и β - мезосапробных вод по всей акватории водохранилища кроме участка Тетюши - Горный Сенгилей, где преимущественно развивались виды-показатели более низких степеней сапробности. Для этого периода были характерны повышенные концентрации органического вещества (бихроматная окисляемость достигала в среднем по водоему 37.5 мг O_2 /л, перманганатная - 8.4 мг O_2 /л); нитратного азота - 0.48 мг N/л, нитритного азота - 0.030 мг N/л и минерального фосфора - 0.020 мг P/л [4]. Сапробность речного участка водохранилища повышалась от Мариинского Посада к Камскому Устью (табл.3), что, по-видимому, связано с влиянием сточных вод Казани. Ниже расположенный участок (Тетюши-Горный Сенгилей) весной был более чистым, чем речной и предплотинный (табл.3). Аналогичная картина распределения индексов сапробности и соотношения показательных видов по акватории водохранилища отмечалась и в начале лета (рис.1).

В середине летнего сезона постепенное прогревание водной толщи (в среднем по водохранилищу температура воды в июле составляла 24.7°, в августе - 22.6°) [4], улучшение кислородного режима, повышение минерализационной деятельности микрофлоры приводили к уси-

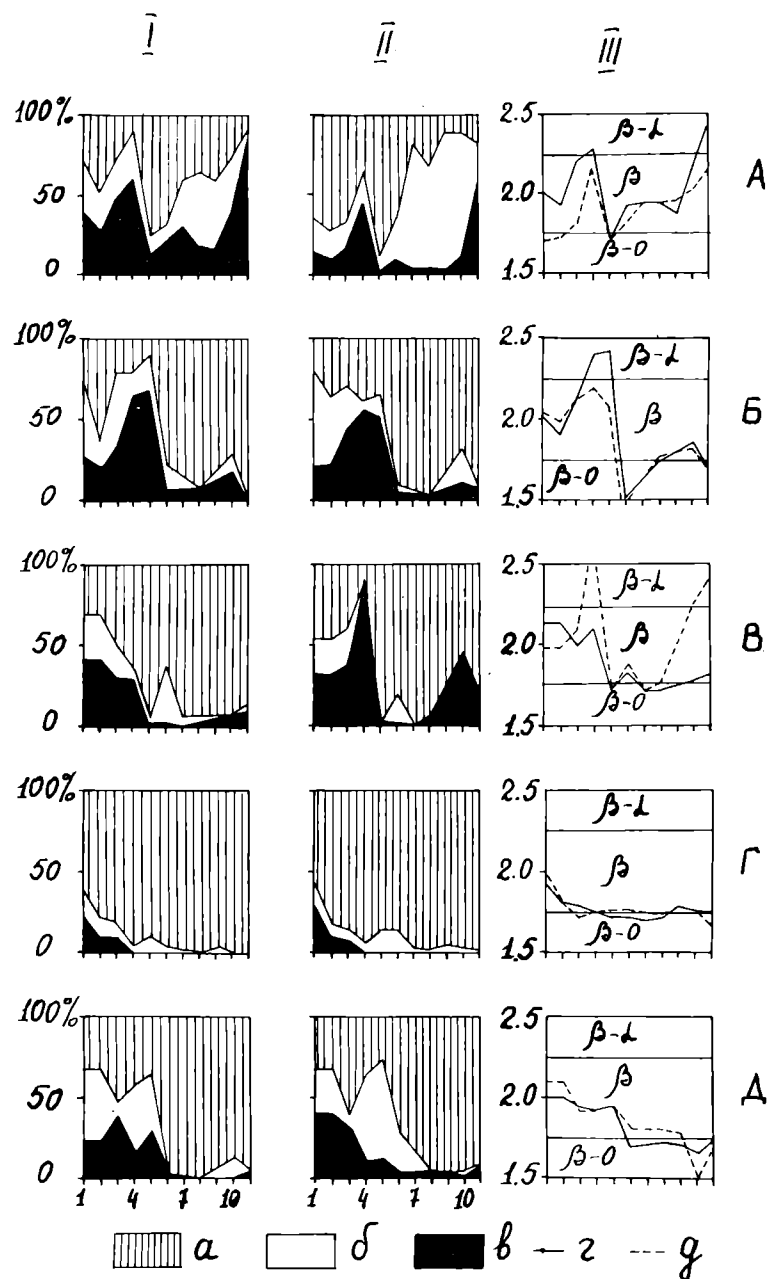


Рис. I. Соотношение индикаторных видов водорослей (I - по численности, II - по биомассе) и распределение индексов сапробности (III).

А - 30 У - 3 УІ 1972 г.; Б - 13-18 УП 1969 г.; В - 3-5 УП 1970 г.;
 Г - 11-14 УШ 1972 г.; Д - 18-12 X 1970 г.

а - виды с индексом сапробности меньше 2.0; б - то же, равным 2.0;
 в - то же, больше 2.0; г - индексы сапробности, рассчитанные по численности индикаторных видов; д - то же по биомассе.

По оси ординат: I, II - проценты, III - индексы сапробности. По оси абсцисс - номера станций: I - Мариинский Посад, 2 - Зеленодольск, 3 - ниже Казани, 4 - Камское Устье, 5 - Тетюши, 6 - Ундоры, 7 - выше Ульяновска, 8 - ниже Ульяновска, 9 - Горный Сенгилей, 10 - Подвалье, 11 - Предплотинный плес.

Средние за сезон индексы сапробности Куйбышевского водохранилища
(в числителе - по численности, в знаменателе - по биомассе индикаторных
видов)

Станции	Весна	Лето	Осень
Мариинский посад	<u>2.09</u> 1.86	<u>1.92</u> 2.08	-
Зеленодольск	<u>2.03</u> 1.87	<u>1.90</u> 1.98	<u>1.97</u> 2.02
Ниже Казани	<u>2.17</u> 1.92	<u>1.92</u> 1.99	<u>2.12</u> 2.08
Камское Устье	<u>2.17</u> 2.08	<u>1.94</u> 1.99	<u>1.88</u> 1.89
Тетюши	<u>1.99</u> 1.88	<u>1.89</u> 1.80	<u>1.88</u> 1.92
Ундоры	<u>2.04</u> 1.92	<u>1.79</u> 1.73	<u>1.69</u> 1.74
Выше Ульяновска	<u>2.02</u> 1.97	<u>1.72</u> 1.77	-
Ниже Ульяновска	<u>2.00</u> 1.95	<u>1.71</u> 1.70	<u>1.70</u> 1.72
Горный Сенгилей	<u>1.88</u> 1.95	<u>1.78</u> 1.80	<u>1.70</u> 1.64
Подвалье	<u>2.20</u> 2.03	<u>1.76</u> 1.84	<u>1.67</u> 1.56
Предплотинный плес	<u>2.50</u> 2.29	<u>1.74</u> 1.79	<u>1.76</u> 1.76
Средний индекс	<u>2.10</u> 1.97	<u>1.82</u> 1.86	<u>1.82</u> 1.81

лению процессов самоочищения воды и снижению степени сапробности водоема по сравнению с весенним периодом (табл.3). Заметно увеличивалась доля видов - показателей низкосапробных вод (рис.1)

за счет меньшего обилия β - мезосапробных и β - α - мезосапробных видов. Так, например, в августе 1972 г. численность видов-показателей пониженной сапробности достигала 61-99%, а биомасса - 58-99%. Об интенсивности протекающих процессов самоочищения в водохранилище говорит и снижение концентрации органического вещества, содержания минеральных форм азота и фосфора по сравнению с весенним сезоном [4] .

Состав доминирующих видов планктона и интенсивность их развития в разные годы исследований были неодинаковы, причем речной и озерный участки водохранилища резко отличались и по набору доминирующих видов, и по их количественному развитию. Так, в речном участке водохранилища летом 1969 г. преобладали олиго - β - мезосапробная *Melosira italica* (до 2.1 млн кл./л), α - мезосапробный *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (до 1.8 млн кл./л) и β - мезосапробный *S.binderanus* (до 1.7 млн кл./л). В июне-июле 1970 г. помимо *Melosira italica* (до 3.2 млн кл./л), на этом же участке реки пышно вегетировали β - олигомезосапробная *M.ambigua* (до 3.7 млн кл./л), *Stephanodiscus subtilis* (до 2.6 млн кл./л) и *M.italica* subsp. *subarctica* (до 2.5 млн кл./л). В летний сезон 1972 и 1975 гг. более высокие температуры (21-25°) благоприятствовали развитию синезеленых водорослей: *Aphanizomenon flos-aquae* (до 19.5 млн кл./л - УШ 1972 г., 11.9 млн кл./л - УП 1975 г.) и *Microcystis aeruginosa* (до 4.4 млн кл./л - УШ 1972 г., 5.1 млн кл./л - УП 1975 г.). Им сопутствовали в 1972 г. *Microcystis pulverea* (до 20.7 млн кл./л), *Melosira italica* (до 3.6 млн кл./л) и *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (до 3.1 млн кл./л), а в 1975 г. - *S.subtilis* (до 2.5 млн кл./л) и *Cyclotella meneghiniana* (до 1.9 млн кл./л).

Озерный участок водохранилища летом характеризовался массовым развитием синезеленых водорослей, достигавшим степени цветения воды. В начале лета (июль 1969 и 1970 гг.) количество их было невелико. Доминировал *Aphanizomenon flos-aquae* (соответственно 2.8 и 13.2 млн кл./л), ему сопутствовали диатомеи *Stephanodiscus subtilis* (до 0.6 млн кл./л - 1969 г., 2.7 млн кл./л - 1970 г.), *Melosira italica* (до 0.4 млн кл./л - 1969 г.) и *Anabaena flos-*

aquae (до 2.3 млн кл./л - 1970 г.). В разгар лета (август 1972 г.) замедленные скорости течения и высокая температура воды (до 25°) приводили к массовому развитию синезеленых водорослей: *Microcystis aeruginosa* (с максимальной численностью до 272.0 млн кл./л) и *Aphanizomenon flos-aquae* (до 86.9 млн кл./л) в сопровождении *Microcystis pulverea* (до 15.1 млн кл./л) и *Anabaena flos-aquae* (до 8.1 млн кл./л).

Летом сапробность верховья водохранилища была несколько выше, чем в его озерной части (табл.3), что объясняется влиянием сильно эвтрофированного участка Волги от Горького до Чебоксар [2,6], а также влиянием сточных вод крупных населенных пунктов, расположенных на побережье речного участка водохранилища. Ниже по течению интенсивное развитие фитопланктона, значительная фотосинтетическая аэрация способствовали самоочищению воды, снижению цветности, перманганатной и бихроматной окисляемости [14]. Параллельно происходила и перегруппировка видов в планктонных фитоценозах: уменьшалась доля показателей высоких зон сапробности и β -мезосапробов за счет лучшего развития обитателей более чистых вод.

Осенний сезон характеризовался продолжением вегетации синезеленых и диатомовых водорослей. В речном участке водохранилища в начале осеннего сезона (сентябрь-начало октября 1970 г.) основным аспектом фитопланктона создавал *Stephanodiscus subtilis* (до 9.7 млн кл./л). В более теплом 1972 г. развивались преимущественно синезеленые водоросли (*Coelosphaerium dubium*), в сопровождении диатомей *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (до 3.1 млн кл./л) и *S. tenuis* (до 2.3 млн кл./л). Состав фитопланктона озерного участка был значительно беднее и в качественном, и в количественных отношениях. Преобладал в планктоне *Aphanizomenon flos-aquae* при значительном обилии *Stephanodiscus subtilis* и *Microcystis aeruginosa*.

В осенний сезон в сравнении с серединой лета значительно повышалась роль β -мезосапробных организмов и показателей высоких степеней сапробности, особенно наглядно это проявилось в речном участке водохранилища. Так, например, в октябре 1970 г. доля этих организмов достигала 48-67% численности и 39-74% биомассы индикаторных видов. В озерном же участке продолжали вегетацию обитатели

менее сапробных вод (87-99% численности и 72-97% биомассы показательных организмов). В речном участке осредненные показатели сапробности были выше, чем летом (табл.3), а в озерном, где развитие синезеленых водорослей протекало более интенсивно, наблюдалась тенденция к дальнейшему снижению сапробности акватории. Средние по всему водохранилищу индексы сапробности за осенний сезон незначительно отличались от летних (табл.3). Осенью количество β -мезосапробных организмов и показателей более высоких степеней сапробности в общей численности и биомассе индикаторных видов так же, как и летом, вниз по течению водохранилища снижалось (рис.1).

Таким образом, воды Куйбышевского водохранилища можно отнести к β -мезосапробному классу с колебаниями от $\beta - \alpha$ -мезосапробной зоны весной до β -олигомезосапробной - летом. Высокие показатели сапробности весной связаны с накоплением в водоеме органических соединений за зимний период и с поступлением их с площади водосбора с водами половодья и весеннего паводка. Рассматривая изменения показателей сапробности в сезонном аспекте, можно отметить тенденцию к снижению их значений от весны к лету и осени в результате усиления процессов самоочищения. Сапробность речного участка водохранилища, где наиболее ярко проявляется влияние антропогенных факторов [6,15], несколько выше, чем озерного (средние индексы сапробности речного участка по численности достигали 1.98, по биомассе - 1.99, озерного - соответственно 1.83 и 1.80), что говорит о большем содержании органического вещества в его водах.

Сравнивая наши результаты с данными предыдущих исследователей [12,13], можно отметить тенденцию к повышению уровня сапробности вод Волги в районе Куйбышевского водохранилища от олигосапробной до β -мезосапробной, а в отдельные сезоны года до $\beta - \alpha$ -мезосапробной зоны, что свидетельствует о прогрессирующем накоплении органических веществ.

Л и т е р а т у р а

1. Б у т о р и н Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л., 1969. 320 с.
2. Г а к Д.З., И н к и н а Г.А. Бактериопланктон Волги и ее водохранилищ в июне-июле 1972 г. - Водные ресурсы, 1975, № 1, с.109-118.

3. Г у с е в а Н.Н. Изменения в содержании биогенных веществ Куйбышевского водохранилища в период его становления.- Тез.докл. первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968, с.20-21.
4. Г у с е в а Н.Н. Особенности гидрохимического режима Куйбышевского водохранилища в 1972 г.- Информ.бюлл. "Биол.внутр.вод" 1975, № 28, с.49-53.
5. Г у с е в а Н.Н., А н и с и м о в а Е.А. Сток соединений азота и фосфора р.Волги в створе Волжской ГЭС им.В.И.Ленина.- Информ.бюлл."Биол.внутр.вод", 1971, № 10, с.61-66.
6. Д р а ч е в С.М., Б ы л и н к и н а А.А., Т р и ф о н о в а Н.А., К у д р я в ц е в а Н.А. Влияние антропогенных факторов на содержание биогенных элементов и солевой состав водохранилищ Волги.- В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с.18-24.
7. И в а н о в А.И. К методике определения качества вод.- Тез. докл. пятой конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974, ч.1, с.137-138.
8. И в а н о в А.И. К методике исследования качества вод.- В кн. Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с.128-129.
9. К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие.- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с.73-87.
10. М а р к у з о в а Л.М. Зоны сапробности и показательные организмы акваторий некоторых портов Куйбышевского водохранилища В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. М., 1972, с.179-182.
11. О х а п к и н А.Г., К у з ь м и н Г.В., Д е в я т к и н В.И. Опыт применения метода Пантле и Букка в модификации Сладечека к оценке качества воды Волги и ее водохранилищ по фитопланктону.- В кн.: Методы биологического анализа пресных вод Л., 1976, с.142-143.
12. П о н о м а р е в А.П. К оценке воды р.Волги по ее флоре.- Прил.к протоколам засед.0-ва естествоиспыт. при Казан.Ун-те. Казань, 1925, № 341, с.1-16.

13. П р и й м а ч е н к о А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин.- В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.-Л., 1966, с.3-35.
14. С к о п и н ц е в Б.А. Органическое вещество в воде Волги и ее водохранилищ.- В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с.60-67.
15. Т а р а с о в С.П. Санитарное состояние Волги.- Тез.докл. первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968, с.240-241.
16. У н и ф и ц и р о в а н н ы е методы исследования качества вод. - В кн.: Методы биологического анализа вод. М., 1975. 217 с.
17. P a n t l e R., B u c k H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse.- Gas.- und Wasserfach, 1955, Bd.96, N 18, S.604.
18. S l a d e c e k V. System of water quality from the biological point of view.- Arch.Hydrobiol.Beich.Ergebn.Limnol., 1973, N.7, p.1-218.

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАНЦИРЯ
В ПОПУЛЯЦИЯХ *STEPHANODISCUS ASTRAEA*
(EHR.) GRUN. (BACILLARIOPHYTA)

Изучение изменчивости вида — одна из основных задач таксономии [1,2]. При сравнении двух таксонов нельзя прийти к твердым выводам о степени различия между ними, пока не установлена степень изменчивости в пределах каждого из них. Известно, что не существует особи, которая по своим признакам могла бы считаться "типичной" для данной популяции. Только статистические характеристики всей популяции позволяют получить о ней верное представление [2]. В литературе имеются лишь отдельные работы, посвященные изучению популяционной изменчивости [6,7] видов рода *Stephanodiscus*.

Нами с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) было проведено изучение четырех популяций *S. astraea* (табл. I–IV). При проведении измерений ряда элементов мы руководствовались предложениями, принятыми на III симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям [9]. Данные, полученные после количественной обработки негативов, были обчислены на ЭВМ "Минск-22" (см. таблицу).

Статистические характеристики структурных элементов створок популяций *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun.

<i>S. astraea</i> var. <i>astraea</i>		(Иваньковское водохранилище, n=60)		
Элементы	Лимиты	$M \pm m$	σ	CV
I	2	3	4	5
Диаметр створки в мкм	20–34.2	29.07 ± 0.39	3.09	10
Число ребер в 10 мкм	7–11	7.55 ± 0.10	0.79	10
Число ареол в 10 мкм	18–22	19.60 ± 0.15	1.21	6
Число ареол на конце штриха	2–3	2.90 ± 0.03	0.30	10

I	2	3	4	5
<i>S. astraea</i> var. <i>astraea</i>	(Курильское озеро, Камчатка, n=59)			
Диаметр створки в мкм	12.1-34.2	19.34 \pm 0.69	5.33	27
Число ребер в 10 мкм	7-12	9.06 \pm 0.15	1.15	12
Число ареол в 10 мкм	18-30	23.77 \pm 0.60	4.66	19
Число ареол на конце штриха	4-2	2.89 \pm 0.05	0.44	15
<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i>	(Чебоксарское водохранилище, n=45)			
Диаметр створки в мкм	11.4-27.7	17.01 \pm 0.42	2.88	16
Число ребер в 10 мкм	9-12	10.93 \pm 0.11	0.78	7
Число ареол в 10 мкм	16-24	21.06 \pm 0.29	1.98	9
Число ареол на конце штриха	2-3	2.13 \pm 0.05	0.34	16
<i>S. astraea</i> var. <i>intermedius</i>	(Иваньковское водохранилище, n=49)			
Диаметр створки в мкм	14.5-31	21.01 \pm 0.62	4.35	20
Число ребер в 10 мкм	6-9	7.02 \pm 0.11	0.82	11
Число ареол в 10 мкм	18-22	19.71 \pm 0.18	1.29	6
Число ареол на конце штриха	3-4	3.12 \pm 0.04	0.33	10

Рассмотрим изученные популяции.

S. astraea (Ehr.) Grun. var. *astraea*.

1. Популяция вида из Иваньковского водохранилища. На всех створках в центре присутствует окруженная бесструктурным кольцом розетка из ареол, число которых варьирует (табл. I, 1-5). Ареолярные штрихи у края створки заканчиваются двумя (табл. I, 1, 3), чаще тремя рядами ареол (табл. I, 5). Шипы отходят от каждого (табл. I, 5) или от третьего-четвертого ребра (табл. I, 1, 3). Подпертые выросты на створке отсутствуют. Наименее изменчиво число ареол в 10 мкм, остальные элементы варьируют в одинаковой степени (см. таблицу).

2. Популяция вида из оз. Курильское (Камчатка). Ареолы в центре створки расположены беспорядочно (табл. II, 2, 4), иногда сгруппированы в розетку (табл. II, 6). Ареолярные штрихи заканчиваются 2-4 рядами ареол (табл. II, 1, 3, 5; табл. III, 1, 2), чаще тремя. Шипы отходят

от каждого ребра. На всех створках присутствует 1-2 подпертых выроста (табл. I, 6; табл. II, 2). Наиболее изменчив диаметр створок (см. таблицу).

Изучение этих 2 популяций показало значительную морфологическую изменчивость структурных элементов, указанных в таблице, кроме того расположение ареол в центре створки, число шипов на загибе створки и подпертых выростов на ней также варьирует даже в одной популяции.

Представляет интерес сравнение полученных результатов с литературными данными. Так А.П. Скабичевский [6] изучал популяции *S. astraea* var. *astraea* из реки Невы, Новосибирского водохранилища и из Люблинского резервуара (Омская обл.) с помощью светового микроскопа. Необходимо отметить, что сравнение популяций в этом случае можно проводить по ограниченному числу признаков (элементов), тогда как ТЭМ позволяет изучать структуру панциря более полно. Сравнимые популяции отличаются не только по статистическим характеристикам. Структура центрального поля невской популяции [6] новосибирской и люблинской также варьирует, но ареолы чаще сгруппированы в розетку. Штрихи заканчиваются двумя рядами ареол, однако нельзя исключить возможность встретить створки и с тремя рядами ареол, так как в световом микроскопе краевая зона видна значительно хуже, чем в ТЭМ. Шипы в невской популяции отходят от каждого ребра, а в новосибирской и люблинской реже.

Известно, что средние арифметические величины отдельных признаков для популяций из разных географических районов образуют ряд характеризующийся постепенным изменением признака [4, 8]. В нашем случае проследить такую закономерность для структурных элементов панциря было невозможно, вследствие малого числа изученных популяций.

S. astraea var. *minutulus* (Kuetz.) Grun.

Популяция из Чебоксарского водохранилища. В центре створки ареолы расположены всегда беспорядочно (табл. IV, I, 3, 6) за редким исключением (табл. IV, 6). Штрихи обычно заканчиваются двумя рядами ареол (табл. IV, I, 3, 5), однако изредка встречаются створки с тремя рядами ареол (табл. IV, 2). Шипы отходят от каждого третьего или четвертого ребра. На створке располагаются от 1 до 3 подпертых

выростов (табл. IY, 5, 6), причем характерное для рода расположение выростов около центра створки нарушается и выросты часто встречаются в промежуточном положении между центром и краем створки (табл. IY, 5). В наибольшей степени варьирует диаметр створки, в наименьшей – число ареол в 10 мкм (см. таблицу). При сравнении с литературными данными [6] оказалось, что у невской популяции *S. astraea var. minutulus* шипы отходят от каждого ребра. А.П. Скабичевский считает характерным для этой разновидности беспорядочное расположение ареол в центре. Кроме чебоксарской популяции, в нашем распоряжении были пробы фитопланктона, содержащие *S. astraea var. minutulus* и из других водоемов СССР: водохранилищ волжского каскада, Пестовского водохранилища, озер – Валдайского, Севана, Байкала. На основании изучения и этого материала в ТЭМ следует отметить следующие характерные признаки этой разновидности: ареолы в центре расположены беспорядочно, штрихи заканчиваются двумя рядами ареол, шипы отходят от каждого третьего или четвертого ребра, на створке всегда присутствуют подпертые выросты.

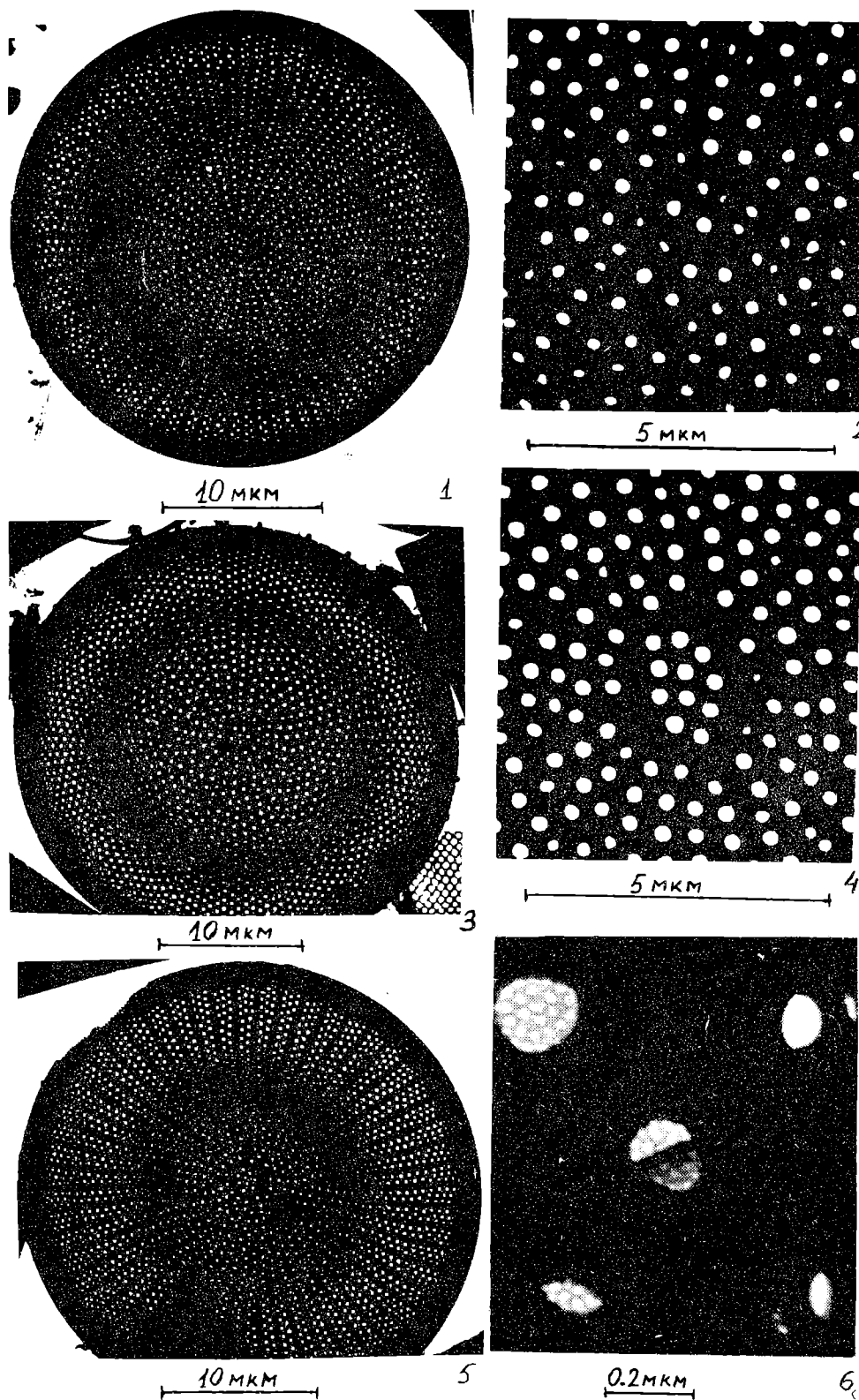
S. astraea var. intermedius Fricke.

Популяция из Иваньковского водохранилища. Расположение ареол в центре створки варьирует (табл. III, 3–5), причем розетка из них наблюдается изредка (табл. III, 6). Штрихи у края створки заканчиваются 3–4 рядами ареол. Шипы отходят от каждого ребра (табл. III, 3, 5). Подпертые выросты на створке отсутствуют. Наиболее изменчив диаметр створок, наименее – число ареол в 10 мкм.

Таким образом, мы видим, что все популяции *S. astraea* (Ehr.) Grun. проявляют значительную морфологическую изменчивость структурных элементов створки и многие из них трансгрессируют. Однако известно, что для целей таксономии наиболее пригодны именно морфологические признаки, так как они являются результатом проявления самых различных сторон жизнедеятельности организмов и при эколого-географическом подходе к изучению водорослей возможности морфологического метода в настоящее время далеко не исчерпаны [1, 3, 5]. Широкое применение ТЭМ и СЭМ при изучении внутрипопуляционной и географической изменчивости диатомовых водорослей, в частности видов рода *Stephanodiscus*, позволит выявить диапазон изменчивости панциря и наиболее подходящие диагностические признаки, что будет способствовать уточнению границ вида.

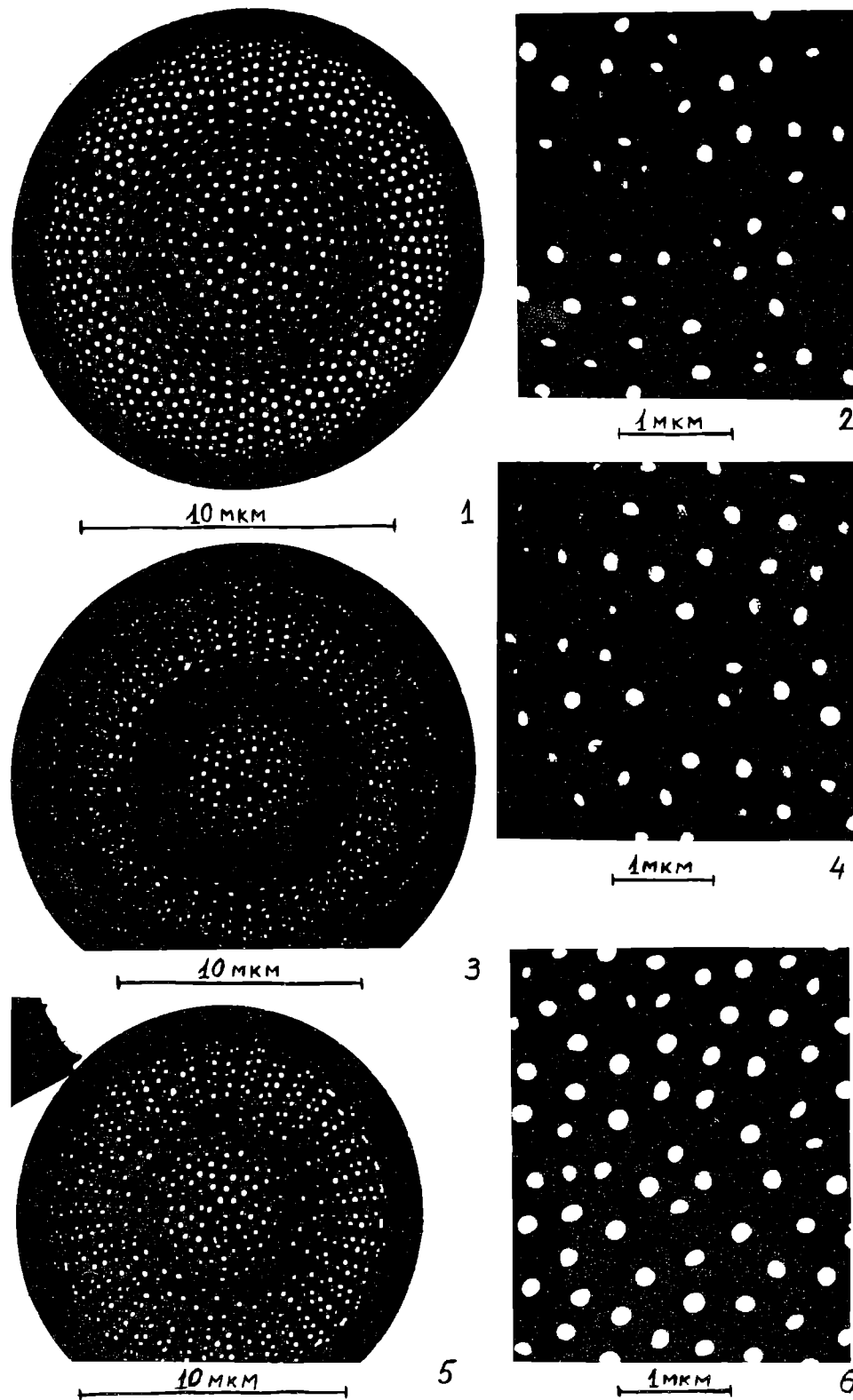
Л и т е р а т у р а

1. Г о л л е р б а х М.М., О к с н е р А.Н. Актуальные проблемы изучения низших организмов.- Тез.докл.У съезда ВБО. Киев, 1973, с.290-292.
2. М а й р Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 494 с.
3. М а к а р о в а И.В. Морфолого-географический метод и его значение в таксономическом изучении диатомовых водорослей.- Тез.докл.У съезда ВБО. Киев, 1973, с.310-311.
4. П а л а м а р - М о р д в и н ц е в а Г.М. Некоторые аспекты географической изменчивости водорослей континентальных водоемов.- Тез. докл.У съезда ВБО. Киев, 1973, с.300-302.
5. П е т р о в Ю.Е. Некоторые актуальные теоретические проблемы альгологии.- Тез.докл.У съезда ВБО, Киев, 1973, с.293-295.
6. С к а б и ч е в с к и й А.П. О некоторых популяциях стефанодискуса звездчатого.- Бюлл.Москов.о-ва испыт.природы, отд. биол.нов.серия,1973, т.78, № 2, с.134-141.
7. С к а б и ч е в с к и й А.П. Популяции *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. в Новосибирском водохранилище.- В кн.:Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск, 1974, с.115-121.
8. Т е р е н т ь е в П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости.- В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция. Свердловск, 1976, с.3-20.
9. А н о н и м о в . Proposals for a Standardization of Diatom Terminology and Diagnoses.- Beih zur Nova Hedwigia, 1975, Bd.53, S.323-354.

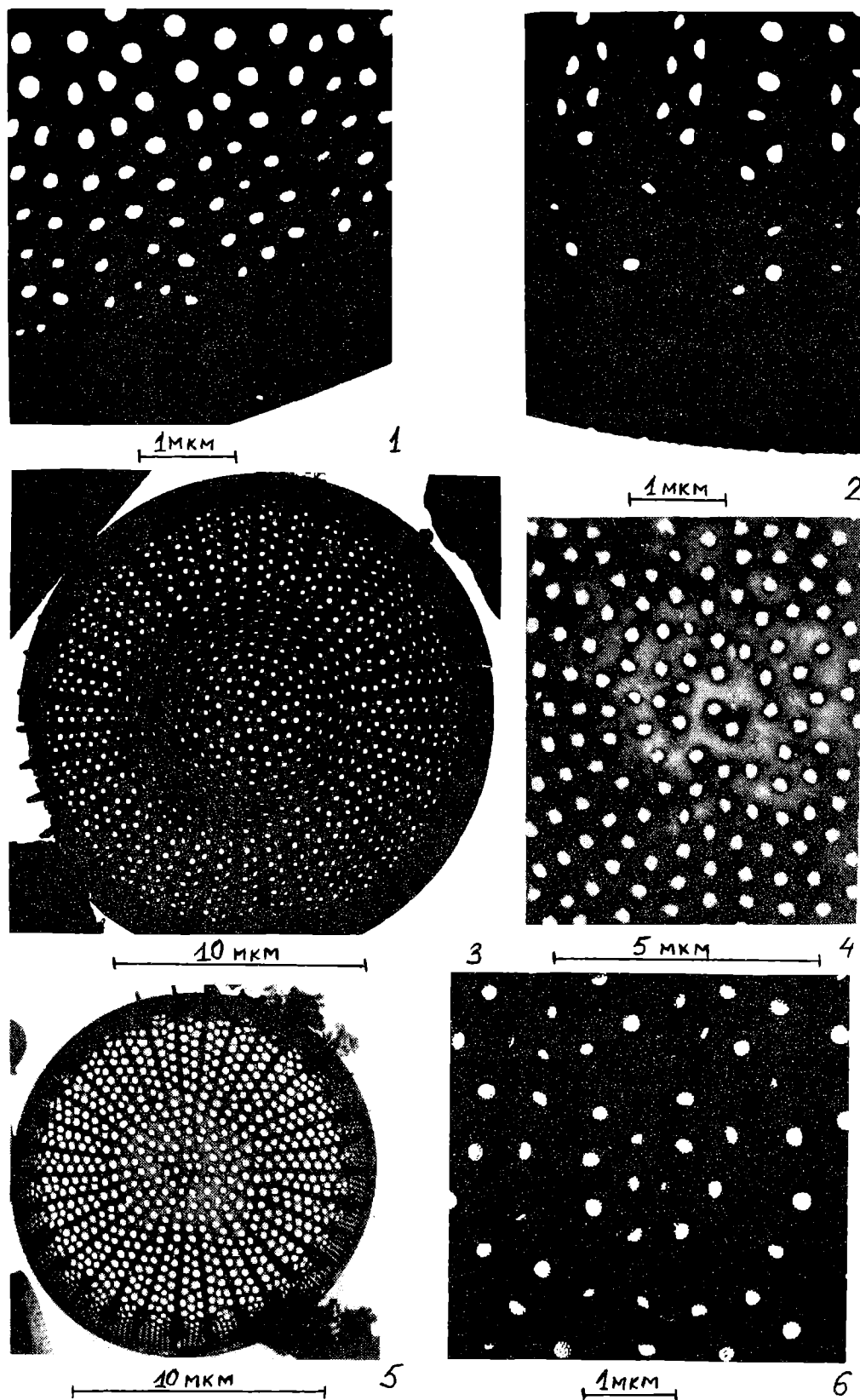
S. astraea var. *astraea*.

1,3,5 - створки; 2,4 - ареолы в центре створки; 6 - подпертые
выросты на створке

I-6 - электронная микроскопия; I-5 - иваньковская популяция,
6 - курильская популяция.

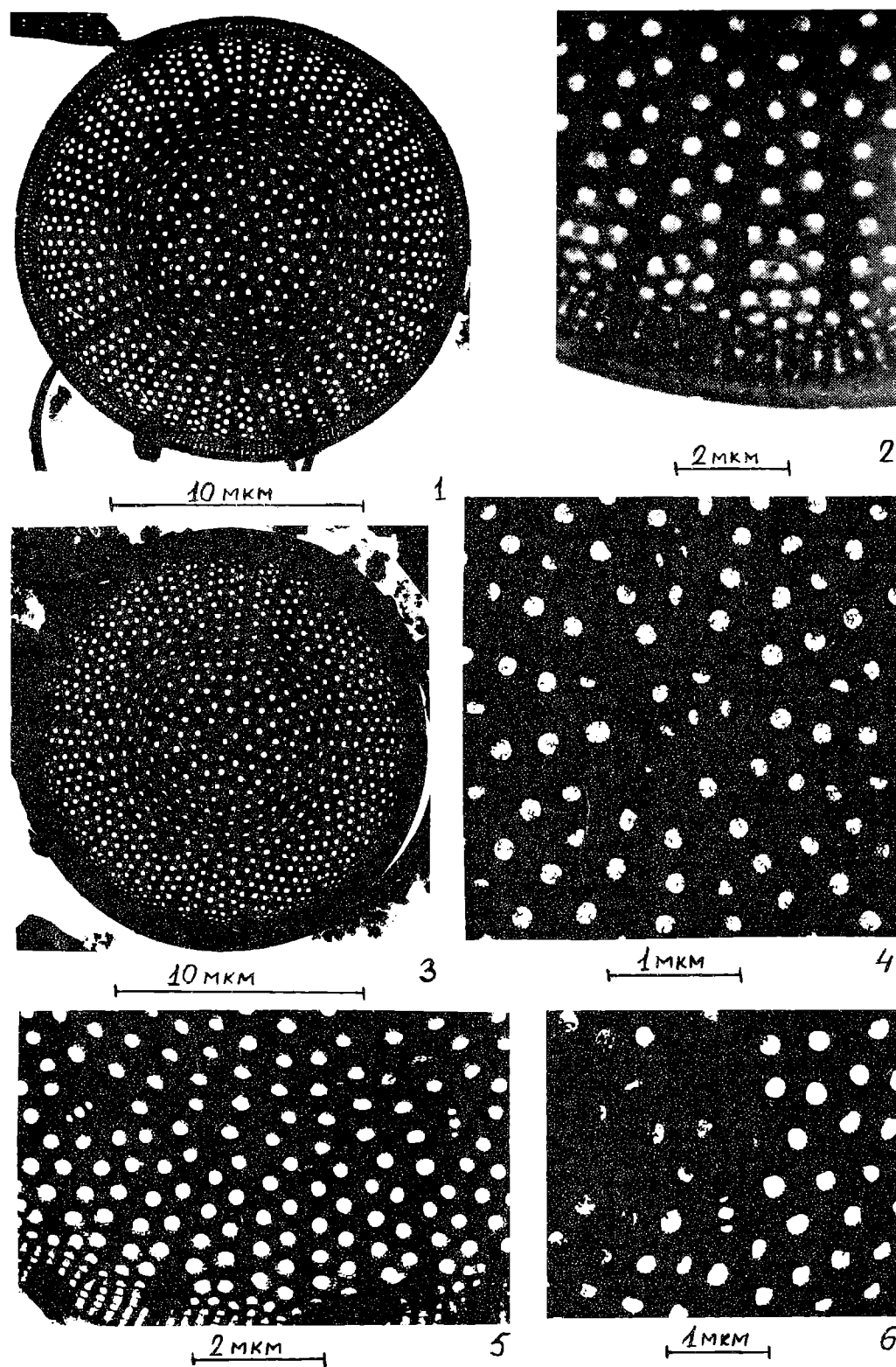
S. astraea var. *astraea*.

1,3,5 - створки; 2,4,6 - ареолы в центре створки. 1-6 - электрон микроскопия. 1-6 курильская популяция.



1,2 - *S. astraea* var. *astraea*, 3-6 - *S. astraea* var. *intermedius*.
3-5 - створки; 1,2 - краевая зона створки; 4-6 - ареолы в центре створки.

1-6 электронная микроскопия. 1-2 - курильская популяция; 3-6 - иваньковская популяция.



1-3 - створки; 2,5 - краевая зона створки; 4,6 - ареолы в центре створки.

1-6 - электронная микроскопия. 1-6 - чебоксарская популяция.

Л.А.Аникушина, Г.И.Виноградова,
Н.Ф.Аникушин, Е.Е.Саралова

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ СВИНЦА И КАДМИЯ НА ЗЕЛЕННЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

В связи с загрязнением водоемов солями тяжелых металлов все более актуальной становится проблема их влияния на живые организмы. Цель настоящего исследования — выяснение реакции зеленых жгутиконосцев на поступление в культуральную среду солей свинца и кадмия.

Материал и методика

Объектом исследования служили альгологически чистые культуры зеленых жгутиконосцев. *Chlamydomonas reinhardi* и *Euglena gracilis*. *Chlamydomonas reinhardi* культивировался на среде Пратта, а *Euglena gracilis* на среде МГУ. Культивирование производилось в люминостате с освещенностью 5000 лк при температуре 20-22°C. Каждый вариант опыта имел две параллели, а каждый опыт 2-3 повторности. Численность водорослевых клеток учитывали прямым подсчетом в камере "Учинская". Содержание пигментов определяли в ацетоновых экстрактах спектрофотометрированием на СФ-16.

Действие Pb^{+2} на проницаемость клеток оценивали по изменению количества ионов K^{+} и Na^{+} , вышедших в раствор $Pb(NO_3)_2$ по сравнению с нормальной потерей вследствие диффузии в дистиллированной воде. Для этого из общей суспензии водорослей отбирали пробы (на каждый вариант опыта не менее четырех), в которых клетки осаждались центрифугированием, несколько раз промывались дистиллированной водой и затем заливались определенным объемом либо дистиллированной воды (контроль), либо раствором соли свинца. В таких условиях водоросли выдерживали некоторое время, после чего проводили центрифугирование, надосадочную жидкость брали на анализ, а осадок снова заливали водой или раствором соли свинца той же концентрации. В надосадочной жидкости определяли содержание Na^{+} и K^{+} методом пламенной фотометрии.

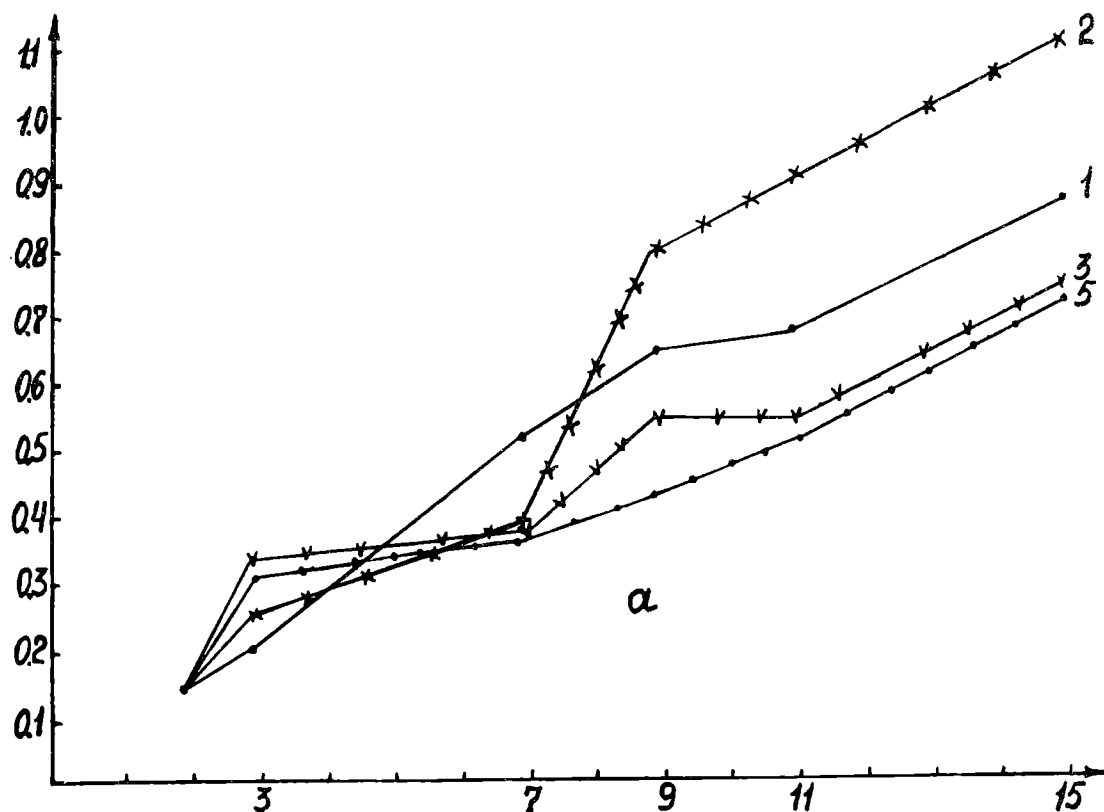
Для электронной микроскопии материал фиксировался глютараль-

дегидом с постфиксацией осмием или только осмием, обезвоживался в серии спиртов возрастающей концентрации и окиси пропилена и заливался в аралдит. Ультратонкие срезы готовились на ультратоме LKB 4800 и контрастировались уранилацетатом и свинцом. Исследования проводились на электронном микроскопе Tesla BS 613.

Результаты

На рис. I,а показан ход роста культуры хламидомонады на среде, содержащей различные концентрации солей свинца. В течение первых трех суток ионы свинца вызвали некоторую стимуляцию роста водорослей. В последующие дни концентрации Pb 0.01–1.0 мг-ион/л ингибировали рост тем больше, чем выше была концентрация токсиканта. Однако концентрация 0.001 мг-ион/л стимулировала рост водорослей и к концу опыта; клеток водоросли в растворах этой концентрации было на 20–30% больше, чем в контроле.

Действие ионов кадмия оказалось аналогичным и выражалось в стимуляции роста водорослей малыми концентрациями и подавлении роста более высокими (рис. I,б).



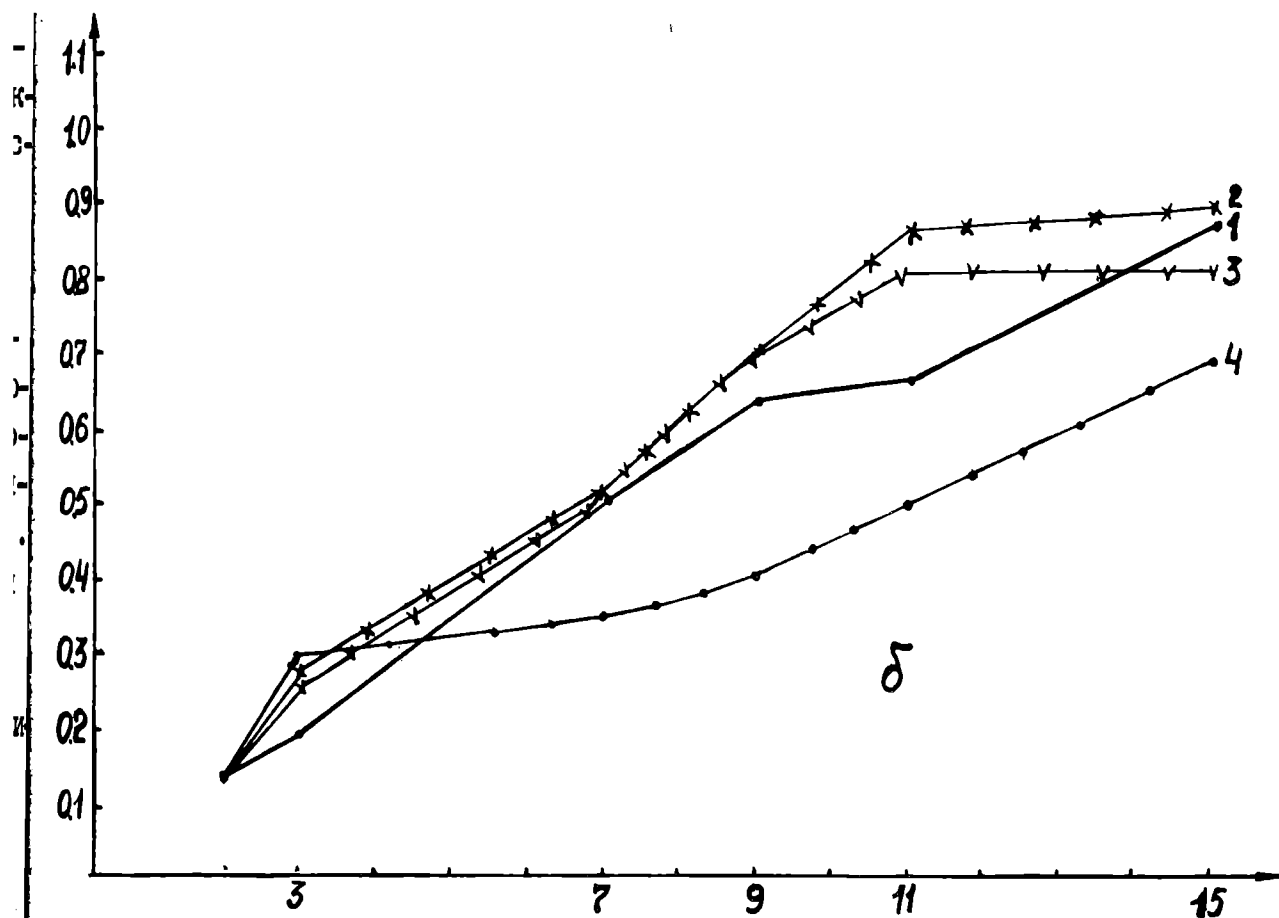


Рис.1. Увеличение числа клеток хламидомонад на среде, содержащей различные концентрации свинца (а) и кадмия (б).

1 - контроль, 2-5 - различные концентрации тяжелых металлов в мг-ион/л: 2 - 0.001, 3 - 0.01, 4 - 0.1, 5 - 1.0.

По оси ординат - численность клеток в мл, в тысячах; по оси абсцисс - дни культивирования.

Такая же картина получалась при действии свинца на эвглену (рис.2).

Содержание хлорофиллов "а" и "б" в расчете на единицу сухого веса закономерно уменьшалось по мере увеличения концентрации токсиканта (рис.3). Особенно сильное влияние на содержание хлорофиллов оказывало действие кадмия (рис.4). Если при увеличении концентрации свинца (рис.3) до 1.0 мг-ион/л содержание пигментов у хламидомонады уменьшалось на 20% по сравнению с контролем, то увеличение кадмия до 0.1 мг-ион/л снижало содержание хлорофилла почти в 2 раза.

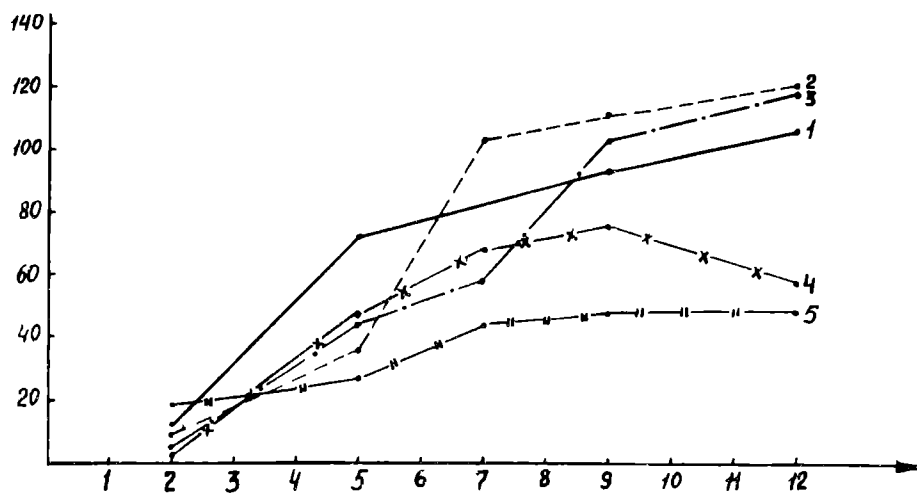


Рис.2. Влияние различных концентраций ионов свинца на увеличение числа клеток эвглены.

Обозначения те же, что и на рис.1

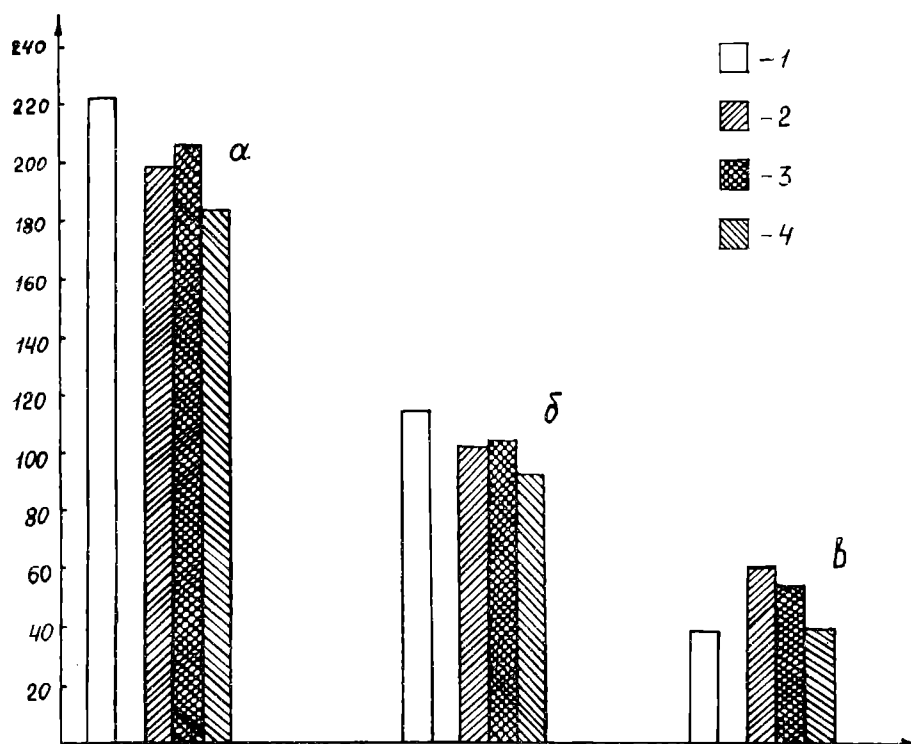


Рис.3. Влияние солей свинца на пигментный комплекс хламидомонад.

а - хлорофилл "а", б - хлорофилл "б", в - каротиноиды. 1 - контроль, 2 - 0.001 мг-ион/л, 3 - 0.01 мг-ион/л, 4 - 1.0 мг-ион

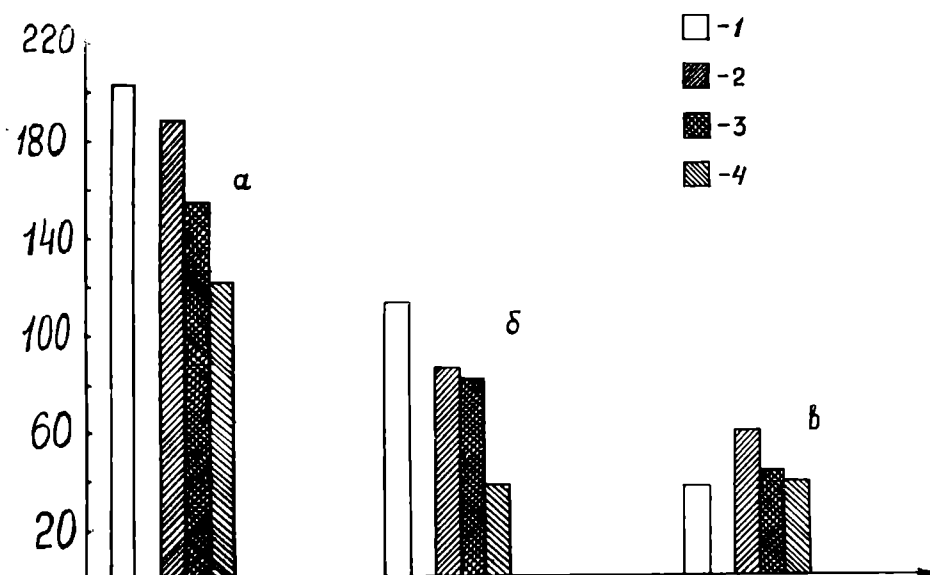


Рис.4. Влияние солей кадмия на пигментный комплекс хламидомонад.
Обозначения те же, что и на рис.3.

Содержание каротиноидов при действии малых доз свинца и кадмия увеличивалось к концу опыта по сравнению с контролем в 1.5 раза, но по мере увеличения концентрации токсиканта постепенно снижалось до уровня контроля.

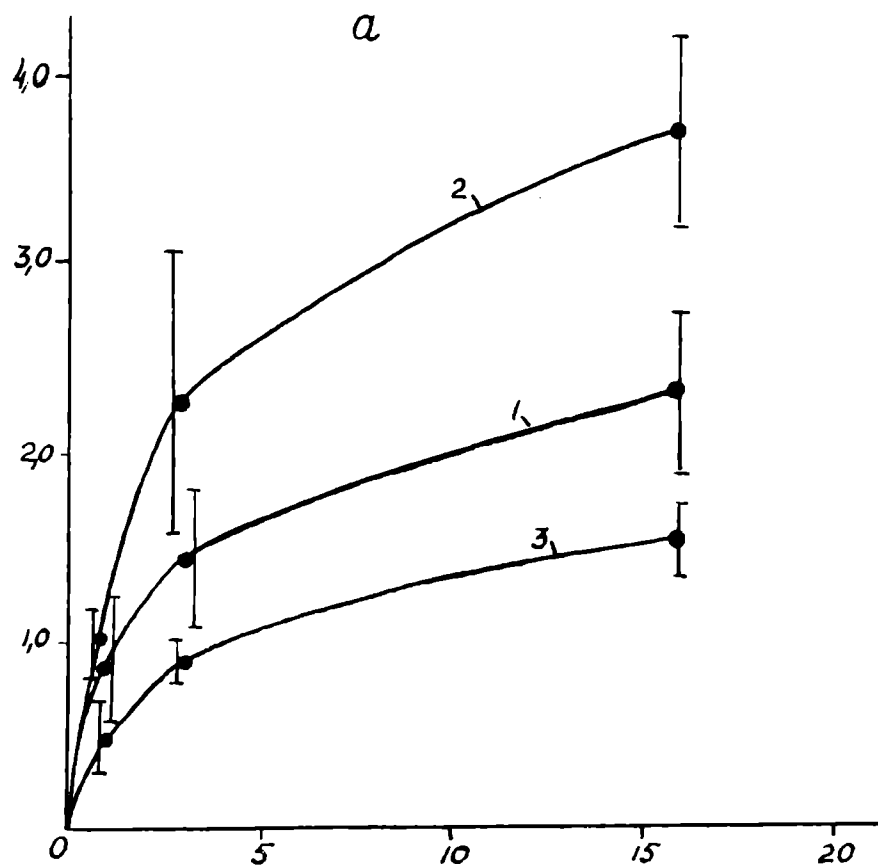
Электронномикроскопическое исследование показало, что клетки хламидомонады и эвглены в контроле имели типичную для этих организмов ультраструктуру [2]. Стимулирующие дозы вызывали изменения в клетках, выражающиеся в увеличении размера митохондрий.

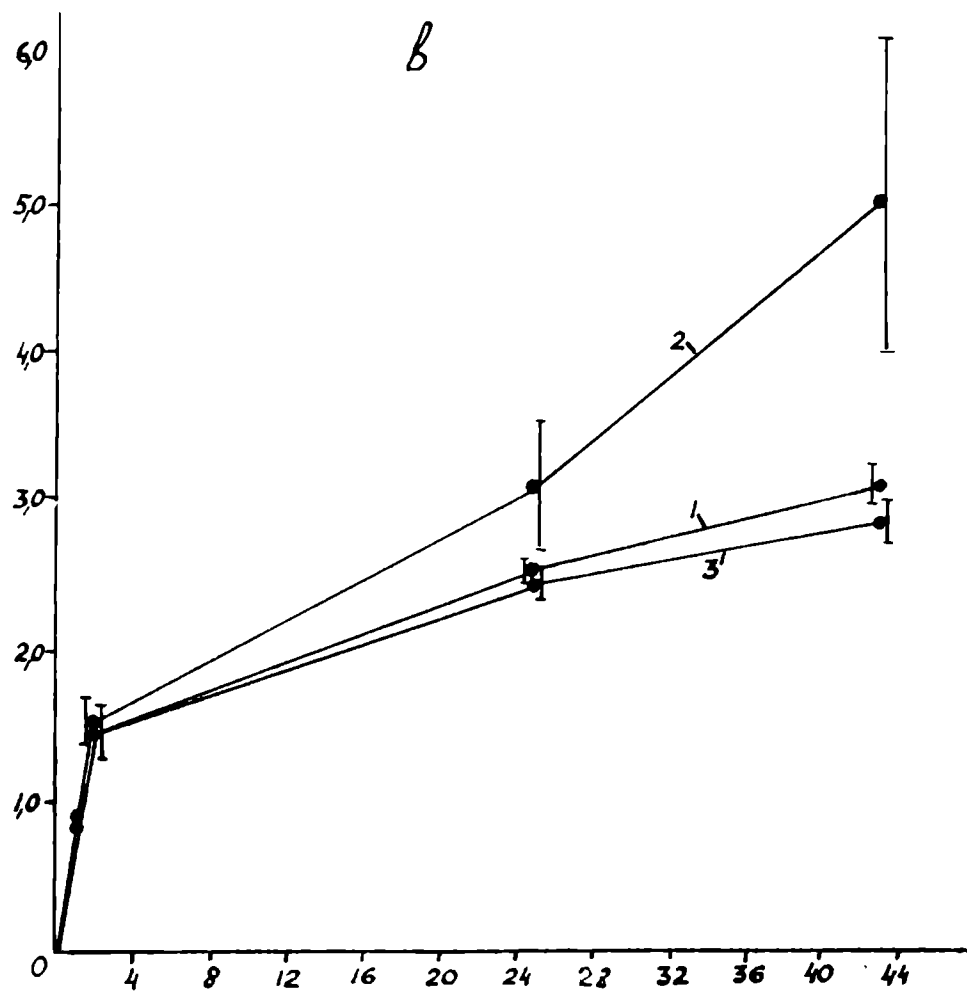
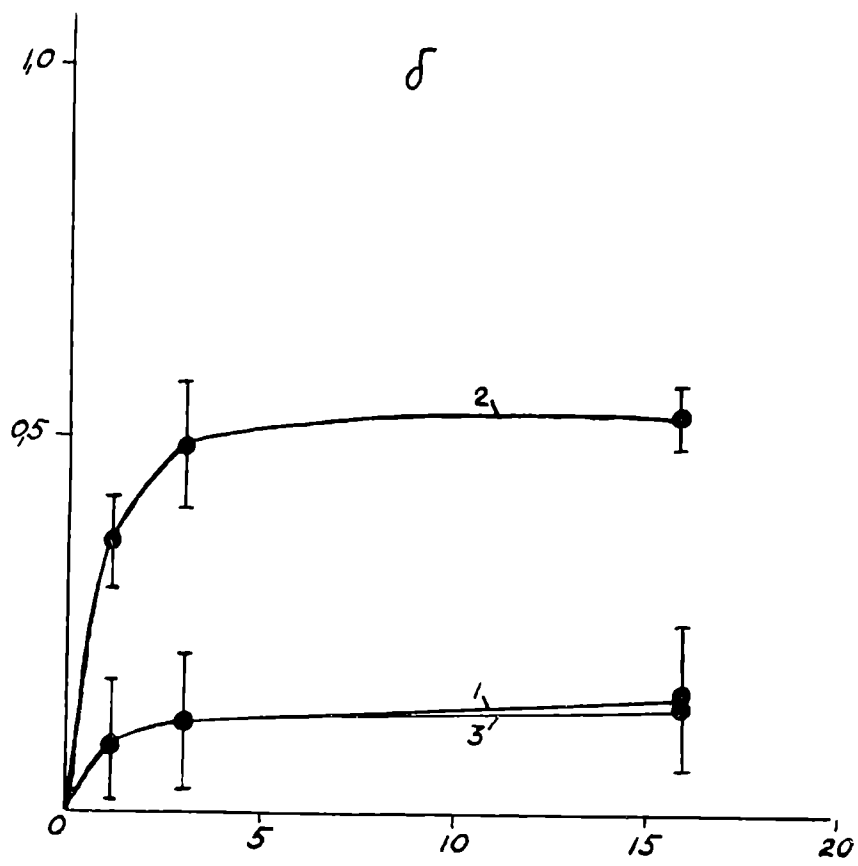
Диаметр митохондрий в этих условиях увеличивался в 1.5-2.0 раза. При выходе из зоны стимуляции с повышением концентрации токсиканта размеры митохондрий вновь возвращались к первоначальному уровню, практически неотличающемуся от контроля. С концентрации 0.1 мг-ион/л начинают появляться изменения в ультраструктуре хлоропластов. Они выражаются в постепенном просветлении их матрикса и потере ламеллярной системы строго упорядоченной организации. При самых высоких концентрациях наблюдается частичное снижение электронной плотности мембран ламеллярной системы. Хлоропласты в этих условиях выглядели набухшими. В цитоплазме клетки увеличива-

лось количество вакуолей. Полисомы распадались на отдельные рибосомы. В ядре эвглен никаких изменений не наблюдалось, но у хламидомонад можно было отметить на самых высоких дозах концентрации хроматина.

На рис.5,а представлены данные о потере клетками хламидомонад ионов K^+ при выдерживании их в дистиллированной воде или растворах Pb^{+2} . Наибольшая скорость выхода K^+ во всех вариантах была в первые 3 часа. Водоросли, которые были помещены в раствор Pb^{+2} с концентрацией 0.001 мг-ион/л теряли значительно меньше K^+ по сравнению с контролем. Pb^{+2} в концентрации 1.0 мг/ион/л, наоборот, способствовал выходу K^+ из клетки. Наиболее отчетливо эта разница проявлялась к концу опыта.

Как видно из графика 5,б потеря клетками водорослей ионов в условиях того же опыта по абсолютной величине была ниже, чем потеря K^+ .





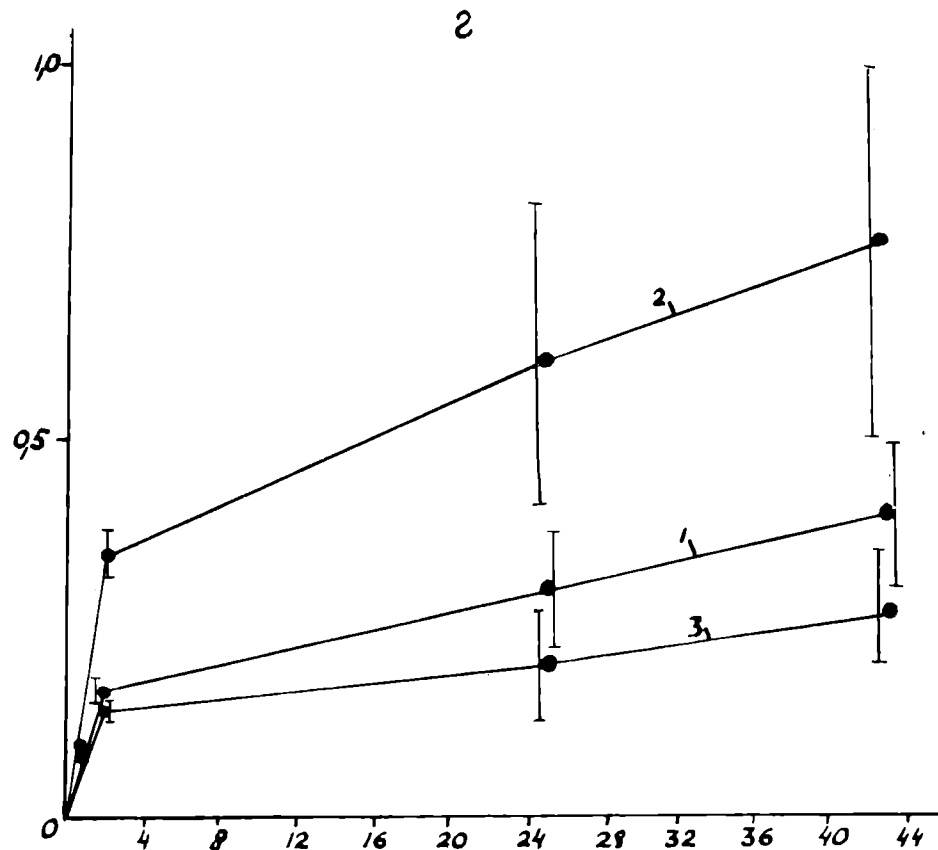


Рис.5. Выход ионов K^+ и Na^+ из клеток водорослей при воздействии $Pb(NO_3)_2$ в различных концентрациях.

а, в – изменение концентрации K^+ в дистиллированной воде; б, г – изменение концентрации Na^+ в тех же условиях. I – контроль, 2 а, б – 1.0 мг-ион/л, 2 в, г – 4 мг-ион/л, 3 – 0.001 мг-ион/л.

По оси ординат – концентрация ионов K и Na в мг на 1 г сухого вещества; по оси абсцисс – время экспозиции в часах.

Наибольшая скорость потери Na^+ клеткой также наблюдалась в первые часы опыта. Разница между выходом Na^+ в контроле и в варианте с концентрацией Pb^{+2} 0.001 мг-ион/л практически отсутствовала, зато свинец в концентрации 1.0 мг-ион/л оказал значительное влияние на потерю Na^+ клеткой, которая в данном варианте была в 5 раз больше, чем в контроле.

Рис.5 в, г построен на основе данных опыта, в котором водоросли предварительно выращивались на среде, аналогичной среде Пратта но с эквивалентной заменой KNO_3 на $NaNO_3$. В данном случае применялись концентрации Pb^{+2} 4.0 мг-ион/л и 0.001 мг-ион/л.

Водоросли дважды промывались, после чего выдерживались еще в течение часа в дистиллированной воде. Затем, после центрифугирования в надсадочной жидкости определяли количество K^+ и Na^+ потерянное клетками за это время. Из графика видно, что во всех вариантах выход как K^+ так и Na^+ за этот период шел практически с одинаковой скоростью (5 в,г). После этого пробы в контрольном варианте заливались порцией дистиллированной воды, а в опытном — раствором Pb^{+2} соответствующей концентрации. Как и в предыдущем опыте Pb^{+2} в концентрации 0.001 мг-ион/л несколько снижал выход K^+ из клеток. Отчетливо этот эффект проявлялся лишь к концу опыта. Повышение выхода K^+ из клеток под действием высокой концентрации Pb^{+2} (4.0 мг-ион/л) стало заметным гораздо раньше, но наибольшей величины оно достигло также лишь через 40 часов экспозиции. Выход Na из клеток аналогичным образом зависел от концентрации токсиканта. Он увеличивался при высоких концентрациях свинца и снижался при использовании низких.

Обсуждение

Полученные результаты показывают, что соли свинца и кадмия в целом оказывают токсическое действие на зеленых жгутиконосцев. Степень этого воздействия зависит от их концентрации; чем выше концентрация — тем оно больше. Воздействие выражается в ингибировании роста, изменениях пигментного комплекса и ультраструктуры клеток, изменении проницаемости цитоплазматической мембраны по отношению к ионам K^+ и Na^+ . Однако очень малые дозы солей свинца и кадмия (0.001 мг-ион/л) стимулировали рост зеленых жгутиконосцев. Увеличенные размеры митохондрий в клетках водорослей в этих условиях свидетельствуют об их повышенном энергетическом обмене. Значительно улучшается способность цитоплазматической мембраны удерживать в клетке ионы K^+ . В этих же условиях идет интенсивный каротиноидогенез. Все это свидетельствует о том, что под воздействием малых доз токсиканта клетка водоросли приходит в состояние повышенной физиологической активности. При повышении концентрации токсиканта повышенная физиологическая активность, о которой можно было судить по кривой роста культуры, наблюдалась только непродолжительное время после введения токсиканта, в то время как при дозе 0.001 мг-ион/л она имела место практически на протя-

жении всего опыта [1,3,4,5,6].

В связи с изучением влияния тяжелых металлов на клетки, ряд авторов пришел к выводу, что их первичное действие выражается в повреждении поверхностной мембраны, удерживающей ионы K^+ и Na^+ внутри клетки, в результате чего наблюдается выход этих ионов в окружающую среду [8,9]. Этот эффект был доказан на различных организмах и с применением ионов различных металлов. Например, ртуть изменяла проницаемость мембран клеток дрожжей [10]. В работе Брайн с соавт. [7] показан выход значительного количества калия из клеток *Chlorella vulgaris* при обработке их раствором сульфата меди.

Анализ потери ионов Na^+ и K^+ в дистиллированной воде клетками *Chlamidomonas reinhardi* показывает, что изменение проницаемости цитоплазматической мембраны происходит уже в первые часы после введения токсиканта и в дальнейшем постепенно увеличивается.

Направленность и степень изменения проницаемости цитоплазматической мембраны зависели от концентрации токсиканта. Дозы, стимулировавшие физиологическую активность, улучшали способность цитоплазматической мембраны удерживать ионы внутри клетки, и наоборот, дозы, подавлявшие физиологическую активность, способствовали выходу ионов K^+ и Na^+ из клетки. Электронномикроскопически никаких изменений в структуре цитоплазматической мембраны при воздействии любых доз токсиканта установить не удалось.

Ультраструктурные изменения, выражающиеся в распаде полирибосом, просветлении матрикса и деструкции ламеллярной системы хлоропластов могут свидетельствовать об ингибировании синтеза белка под действием тяжелых металлов. Но ярко эти изменения проявляются при длительной экспозиции и действии высоких доз токсиканта. С нарушением в структуре ламеллярной системы хлоропластов связано и снижение содержания хлорофиллов под действием токсиканта, так как хлорофилл входит в состав мембран этой системы [11].

Л и т е р а т у р а

1. А н и к у ш и н а Л.А., А н и к у ш и н Н.Ф., К о с т я - е в В.Я., С и г а р е в а Л.Е. Влияние железа на зеленые и синезеленые азотфиксирующие водоросли.— В кн.: Физиология, морфология и систематика водных организмов. М.—Л., 1976, с.112-132.

2. С э д ж е р Р. Цитоплазматические гены и органеллы. М., 1975. 415 с.
3. П а т и н С.А., М о р о з о в Н.П. Некоторые аспекты проблемы загрязнения морской среды тяжелыми металлами.- В кн.: Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. М., 1976, с. I-I4.
4. Х о б о т ь е в В.Г., К а п к о в В.И., Р у х а д з е Е.Г., Т у р у н и н а Н.В., Ш и д л о в с к а я Н.А. Токсичность медьсодержащих соединений для водорослей.- Гидробиол.ж., 1975, т.5, вып.2, с.26-31.
5. Х о б о т ь е в В.Г., К а п к о в В.И., Р у х а д з е Е.Г., Т у р у н и н а Н.В., Ш и д л о в с к а я Н.А. Накопление водорослями меди из медьсодержащих соединений и влияние этого процесса на их солевой обмен.- Гидробиол.ж., 1976, т.12, вып.1, с.40-46.
6. Н о л л е н д о р ф А.Ф., П а к а л н е Д.С., У п и - т и с В.В. Устойчивость хлореллы к избыточным концентрациям кадмия и никеля в питательной среде.- В кн.: Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972, с.72-98.
7. D e B r i e n , Н а с с а л К. Loss of cell potassium by *Chlorella vulgaris* after contacts with toxic amonents of copper sulphate.- *Physiol.Plant*, 1965, v.18, N 4, p.1059-1065.
8. D a n i e l l y J.E. and D a v i s J.T. Reaction at interfaces in relation to biological problem.- *Advanc.Enzymol.*, 1951, v.2, p.35-89.
9. L o w r y R.I., S u s s m a n A.S. and v o n B ö v e n t e r B. Physiology of the cell surface of *Neurospora ascospores*.- *Mycologia*, 1957, v.49, p.609-622.
10. P a s s o n H. and R o t h s t e i n A. The binding of mercury by the yeasts cells on relation changes in permeability.- *J.Gen.Physiol.*, 1960, v.43, pp.621-633.
11. R e b e c h i n i H.M. and S c h e i d e O.A. Lead-inducad ultrastructural changes in chloroplast of the hydrophyte *Ceratophyllum demersum*.- *J.Cell.biol.*, 1972, v.2, N 2, p.213-217.

УСТОЙЧИВОСТЬ РОЗОВЫХ ДРОЖЖЕЙ К КОРОТКОВОЛНОВОМУ
УЛЬТРАФИОЛЕТОВОМУ ОБЛУЧЕНИЮ

Вопросом влияния ультрафиолетового света на организмы биологов интересуются давно [26]. Сначала внимание исследователей привлекли бактерицидный и терапевтический эффекты УФ-излучения. После открытия избирательной адсорбции УФ-лучей ароматическими аминокислотами и особенно азотистыми основаниями нуклеиновых кислот этим фактором, как одним из средств анализа процессов, лежащих в основе биосинтезов, заинтересовались биофизики.

В биологических экспериментах изучается далеко не весь спектр УФ-радиации, а только ограниченный длинами волн 200–300 нм (коротковолновый) и 300–400 нм (длинноволновый). Вопросам изучения действия УФ-лучей, как важного экологического фактора, анализу влияния отдельных участков электромагнитного спектра, изучению биофизических основ действия УФ-света посвящены большие сводные работы и монографии [3, 16, 17, 26, 27]. Ряд авторов рассматривает УФ-излучение в качестве первичного источника энергии протоорганизмов [2, 8, 10, 30]. При этом можно ожидать обнаружения у современных организмов особого отношения к этому фактору. Обнаружению этого особого отношения к УФ-лучам мешает деструктивный эффект УФ-облучения. Можно предположить существование двух способов, при которых сводится до минимума повреждающее действие УФ-облучения. Это воздействие слабых доз УФ-света на живые организмы и отбор устойчивых штаммов. При этом проводится либо длительное многократное облучение с использованием слабых доз, либо применяется лучистый поток большой плотности [4, 6, 9, 11, 12, 14, 20, 21].

В задачу настоящей работы входило изучение резистентности различных природных штаммов розовых дрожжей, анализ возможности приспособления к систематическому облучению и выявление стимулирующего эффекта слабых доз коротковолнового ультрафиолетового облучения.

Объектами исследования служили различные виды дрожжеподобных организмов, относящиеся к родам *Rhodotorula* и *Torula*. Штаммы определены до вида и сравнены с эталонами музея культур Института микробиологии АН СССР. Большинство экспериментов проведено на штам

Происхождение исследуемых дрожжеподобных организмов

а) Горные штаммы. Для отыскания природных штаммов, наиболее резистентных по отношению к УФ-радиации была предпринята экспедиция в горные районы Армении, где специфические экологические условия, выражающиеся в повышенной инсоляции с активной УФ-частью спектра, позволили предположить наличие искомых штаммов [21]. Отбор проб проводился в районе озер Севан и Канлы-Гель из различных мест обитания, со скал, из луз, из почвы, из озер.

Из 58 проб выделено 23 штамма: 20 отнесено к роду *Rhodotorula*, 3 - к роду *Torula*. Род *Rhodotorula* представлен тремя видами:

Rh.minuta, *Rh.glutinis*, *Rh.rubescens*, имеющими розовую, оранжевую и белую окраску; род *Torula* - двумя видами: *Torula candida*, *T.sp.*, окрашенными в белый цвет. Вид *Rh.minuta* представлен 11 штаммами, *Rh.glutinis* - 7, *Rh. rubescens* - 2, *T.candida* - 2, *T.sp.* - 1.

б) Культура *Rhodotorula glutinis*. Выделена из поверхностного слоя воды на Восточном Мурмане (Дальнезеленецкая губа) [19]. Культура маркирована как R 1. Культура клеток R 34 получена из R 1 [20]. В начале клетки R 1 получили однократную дозу УФ-облучения, равную 2150 эрг/мм² (доза, близкая к пороговой). Из проросших после облучения нескольких колоний была отобрана одна крупная с морфологически измененными клетками. Клетки из этой линии подвергались длительному систематическому облучению слабой дозой. В течение опыта было сделано 90 пассажей, после чего клетки не облучались. Повышенная устойчивость штамма R 34 к УФ-облучению сохранялась после многократных пересевов без облучения в течение 2-х лет.

Клетки *Rhodotorula glutinis* обеих линий не окрашены, на СА прорастают белые колонии, приобретающие с возрастом буроватый оттенок. Обе линии строгие аэробы, клетки имеют круглую форму и четко выраженную структуру.

Методы исследования

Источником УФ-излучения служили лампы БУВ-30 и ЭУВ-15, установленные на расстоянии 1 м от объекта облучения. Измерение доз прово-

дилось уфидозиметром УФД-4. Облучение проводилось в чашках Петри, покрытых сверху кварцевыми стеклами. При разовом облучении исследовался диапазон от 15 секунд до суток. Интенсивность облучения составляла 430 эрг/мм^2 в минуту. Кроме того был поставлен опыт систематического облучения слабой дозой интенсивностью 10 эрг/мм^2 в минуту с целью отбора УФ-резистентных штаммов. Клетки облучались ежедневно по 7 часов. Суммарная ежедневная доза облучения составляла 4200 эрг/мм^2 . Через каждые 10 дней облучения клетки рассевались на сусло-агар. Суспензия из проросших колоний вновь облучалась описанным выше способом. Такой метод выделения радиорезистентного штамма оказался более эффективным по сравнению с используемым параллельно методом отпечатков. Во избежании реактивации были предприняты необходимые меры предосторожности. Критерием резистентности организма считалась выживаемость клеток при разных дозах облучения. Этот показатель учитывался по стандартной методике подсчета макроколоний, выросших на полноценной питательной среде после нескольких дней инкубации. Кроме того использовался метод люминесцентной микроскопии для распознавания живых и мертвых клеток. Окрашивание производилось флуорохромом акридиновым оранжевым и примулином ($1:10^5$).

Хотя явление стимуляции жизнедеятельности после УФ-облучения считается доказанным, не во всех опытах этот эффект воспроизводился. Большое значение для обнаружения стимулирующего действия УФ-света имеет подбор условий облучения и последующего культивирования. В результате методических поисков определились условия, при которых постоянно проявлялся эффект стимуляции деления клеток после воздействия УФ-лучей. Использовалась методика непродолжительного выдерживания клеток на голодной среде перед облучением. Клетки смывались с косяков сусло-агара стерильной средой Пратта и отмывались от сусловой среды трехкратным центрифугированием. Омытая суспензия разводилась средой Пратта до концентрации $0.5-1.0 \times 10^3$ клеток/мл. Приготовленная суспензия разливалась в чашки Петри или кварцевые колбы с притертыми пробками по 10 мл в каждую и облучалась. После облучения из каждого сосуда брался 1 мл суспензии для прямого счета клеток под микроскопом и посева на агаризованное сусло [19].

Часть опытов с облучением была поставлена на агаровых пластинках. При этом 0.3 мл суспензии клеток, подготовленной к облучению по описанной выше методике, высевались на агаризованную среду СА или среду с автолизатом. Засев производился из расчета около 100 колоний на чашку. Сразу после засева клетки облучались различными дозами УФ-света и помещались в термостат. Через 3-4 дня производился учет проросших колоний и просмотр клеток из крупных и мелких колоний под микроскопом. Чашки с проросшими колониями оставлялись в термостате еще на несколько дней и вновь просчитывались, поскольку в облученных культурах прорастание колоний могло задерживаться. Кроме того, использовался метод отпечатков [23].

Исходный штамм *Rh.glutinis* - R1 и полученный из него резистентный к УФ-облучению штамм R34 были проверены по ряду морфобиологических показателей: строение и размер клеток, консистенция и размер колоний, характер роста культур при различных температурах и на различных средах, реакция на прижизненное окрашивание клеток нейтральным красным в концентрации 0.005% из культур в возрасте от I до 15 дней, сухой и удельный вес клеток. Проведен спектрофотометрический и хроматографический (качественный) анализы веществ в фильтратах, контрольных и облученных различными дозами культур. Определено положение ИЭТ, изменение электрофоретической подвижности клеток под воздействием различных доз УФ-радиации. Все опыты с облучением были поставлены на одновозрастной культуре, находящейся в фазе логарифмического роста [20,22].

Материалы опытов обрабатывались статистически.

Результаты исследования

I. Чувствительность разных видов дрожжей к ультрафиолетовому облучению.

Многими исследователями было выявлено различие в чувствительности к УФ-радиации разных видов протистов, водорослей, грибов и бактерий. Среди грибов изменчивость в чувствительности наиболее значительна.

Мы изучили отношение к коротковолновому ультрафиолету 24-х штаммов дрожжеподобных организмов (табл.I). Среди них были формы

Т а б л и ц а I

Данные по числу проросших на СА колоний различных горных штаммов дрожжеподобных организмов после облучения коротковолновым ультрафиолетовым светом

Название вида	Местообитание	Окраска	% отношение опыт/контроль	
			4300 эрг/мм ²	1×10^5 эрг/мм ²
1. <i>Torula candida</i>	3100-3400 м (скалы)	белая	85.0	70.0
2. <i>Torula candida</i>	оз. Севан	белая	52.4	35.2
3. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	68.2	34.6
4. <i>Torula sp.</i>	оз. Севан	белая	51.6	12.5
5. <i>Rh. minuta</i>	3100-3400 (скалы)	розовая	68.3	6.6
6. <i>Rh. glutinis</i>	3300 (скалы)	розовая	71.6	4.6
7. <i>Rh. minuta</i>	3100-3400 (скалы)	розовая	81.8	4.5
8. <i>Rh. minuta</i>	оз. Севан	розовая	79.8	2.8
9. <i>Rh. glutinis</i>	3300 (скалы)	розовая	88.3	2.8
10. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	69.6	2.0
11. <i>Rh. mucilaginos</i>	м. Борок	розовая	81.2	1.9
12. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	79.5	1.8
13. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	82.6	1.5
14. <i>Rh. minuta</i>	3300 (лужа)	розовая	80.9	1.3
15. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	66.3	1.0
16. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	71.6	0.9
17. <i>Rh. rubescens</i>	3100 (лужа)	оранжевый	30.0	0.9
18. <i>Rh. glutinis</i>	3200-3300 (лужа)	оранжевый	72.0	0.9
19. <i>Rh. glutinis</i>	3300 (скалы)	белые	52.8	8.7
20. <i>Rh. glutinis</i>	3100-3300 оз. Канлы-Гель	роз.-оран.	75.8	0.5
21. <i>Rh. minuta</i>	3300 (скалы)	розовая	80.0	0.5
22. <i>Rh. glutinis</i>	3100 (лужа)	оранжевый	73.1	0.2
23. <i>Rh. rubescens</i>	3100-3200 (лужа)	оранжевый	71.6	0.2
24. <i>Rh. glutinis</i>	3300 (скалы)	розовая	70.2	0.1

бесцветные и окрашенные в розовый и оранжевый цвета. Снимался показатель выживаемости клеток при дозах 4.3×10^3 эрг/мм² и 1.0×10^5 эрг/мм². При 1.0×10^5 эрг/мм² УФ-облучения межвидовые раз-

личия оказались весьма существенными. В пределах рода *Rhodotorula* наиболее и наименее устойчивые формы различались по способности образовывать колонии на СА в 300 раз. Обнаружена разница в реакции на УФ-лучи и между штаммами одного вида. Например, в пределах вида *Rh.glutinis* устойчивость самых резистентных штаммов превосходит устойчивость самых чувствительных в 30 раз. Окрашенность в различные цвета, широко распространенная среди бактерий и грибов, представляет собой один из способов защиты клеток от радиации. Выстилающий слой пигмента, экранируя УФ-лучи, не пропускает их к жизненно важным центрам клетки [15]. Повышенная стойкость к ультрафиолетовому облучению пигментированных форм по сравнению с беспигментными неоднократно отмечалась исследователями [1,4,6,13].

В наших опытах, в которых были использованы дозы 4300 эрг/мм² также выявилась зависимость выживаемости клеток от окраски (табл. I), однако, при высоких дозах радиации (1×10^5 эрг/мм²) выживаемость клеток необязательно коррелирует с пигментированностью. В частности, наиболее резистентными из всех изученных дрожжеподобных организмов при этой дозе оказались бесцветные клетки, относящиеся к роду *Torula*, т.е. пигмент только в некоторых случаях выполняет в клетке защитные функции.

Немалую роль в реакции на УФ-радиацию играет происхождение организмов. В горных районах, особенно на свету, где все время идет отбор в направлении приспособления к условиям повышенной инсоляции, обнаруживаются организмы наиболее резистентные к УФ-лучам.

Однако среди горных штаммов дрожжеподобных организмов из одинаковых мест обитания были выделены штаммы с большим разнообразием в чувствительности, а взятый для сравнения местный штамм (п. Борок) Б1 - *Rh.mucilaginosa* по устойчивости превосходит многие горные штаммы. В результате отбора рядом исследователей были получены формы, выдерживающие значительные дозы коротковолнового ультрафиолетового облучения до 16-18 тыс. эрг/мм² [4,12,14,18]. В наших опытах штамм R 34, полученный из R 1 путем длительного облучения более резистентен к УФ- по сравнению с исходным [17]. Таким образом, возможно приспособление организмов к значительным дозам коротковолнового ультрафиолета.

Проведенные опыты показали, что существует большое различие в

чувствительности клеток к УФ-радиации. При относительно небольших дозах облучения (4300 эрг/мм^2) чувствительность клетки зависит от окраски, тогда как при больших ($1.05 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$) эта зависимость нарушается. Расчет ранговой корреляции показал, что резистентность к малым дозам не коррелирует с резистентностью к большим $\rho = -0.26 \pm 0.19$ и, по-видимому, зависит от различных механизмов.

2. Отбор на устойчивость к ультрафиолетовому облучению.

В результате отбора на устойчивость к УФ-лучам клеток *Rhodotorula glutinis* был выделен штамм R 34, обладающий повышенной стойкостью к УФ-радиации по сравнению с исходным штаммом R1[20]. Дозы радиации 1.6×10^4 , 3.2×10^4 , $13.4 \times 10^4 \text{ эрг/мм}^2$ вызвали подавление способности клеток к образованию колоний на СА в линиях дрожжей R 1 и R 34, но в большей степени эта способность подавлялась у клеток штамма R 1 (рис. I). Кроме того, данные по учету живых и

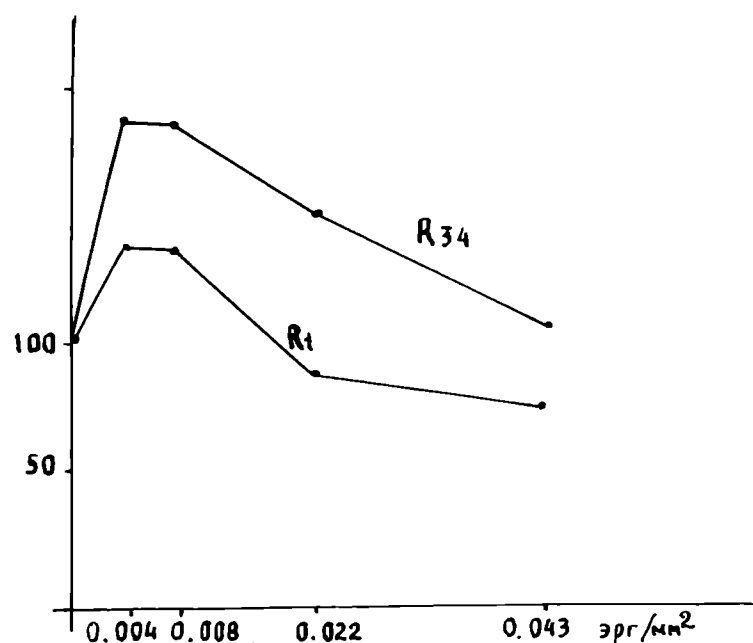


Рис. I. Зависимость процента проросших колоний от дозы облучения УФ-лучами при больших дозах

Штаммы R 1 и R 34. По оси ординат — процент проросших колоний по отношению к контролю, по оси абсцисс — доза облучения, эрг/мм^2 .

мертвых клеток после облучения показали, что клетки R 34 выдерживают облучение несколько большее, чем клетки R 1. При дозах радиации, которые указаны выше, живые клетки в культуре R 1 составляют соответственно 20,18 и 9 процентов от общего числа клеток, а в культуре R 34 – 81,72 и 50 процентов. Клетки, отмеченные как живые, не все способны давать колонии на СА [20,22].

Приспособление к УФ-лучам проявилось не только в выдерживании больших доз радиации, но и при воздействии слабых доз (рис.2).

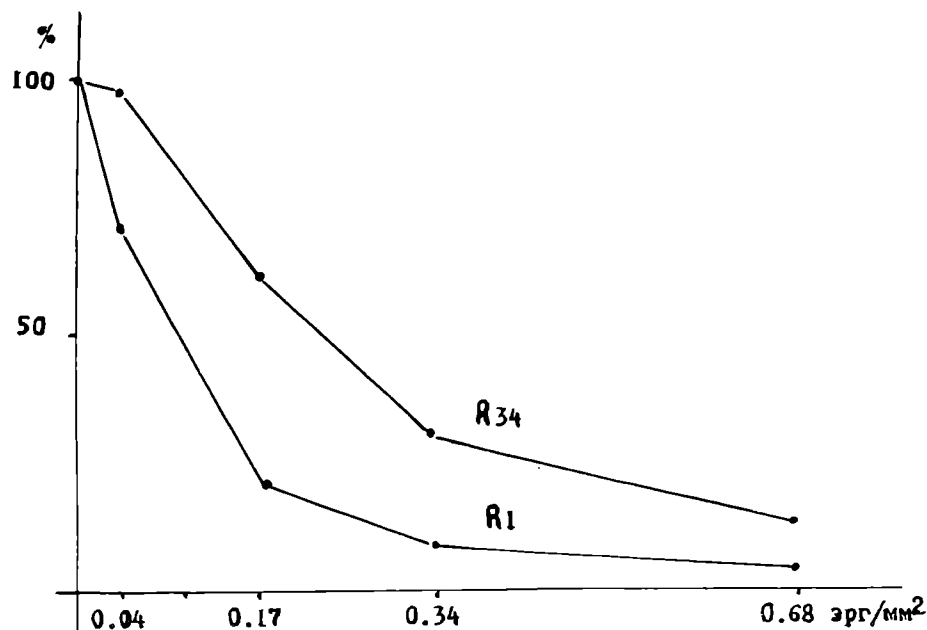


Рис.2. Зависимость процента проросших колоний от дозы облучения УФ-лучами – стимулирующий эффект слабых доз.

Штаммы R 1 и R 34. По оси ординат – процент проросших колоний по отношению к контролю, по оси абсцисс – доза облучения, эрг/мм².

При этом эффект стимуляции прорастания клеток на СА проявлялся более активно у штаммов R 34, чем у R 1.

Повышенная УФ-резистентность полученных штаммов, очевидно не обусловлена экранированием и можно предположить, что отбор к коротковолновому ультрафиолету сопровождался совершенствованием

внутриклеточных механизмов корреляции повреждений.

Высказанное предположение подтверждается как литературными данными, так и собственными исследованиями. В опытах Ф.Е.Мейер [27,28] возникшие клетки обладали не только повышенной резистентностью к коротковолновому ультрафиолету, но имели больший вес и повышенную скорость клеточного деления. В опытах М.М.Камшилова [12] возникшие в результате отбора на устойчивость к УФ-радиации линии бесцветных жгутиконосцев обладали более высокой скоростью размножения. В работе Федулиной Н.Н. [24] варианты дрожжей, полученные под воздействием УФ-облучения и рентгеновских лучей, значительно превосходили исходную культуру по скорости накопления биомассы.

3. Свойства штамма R 34.

Сравнение резистентного мутанта R 34 с исходным штаммом R 1 позволило выявить существенные изменения ряда морфофизиологических показателей.

а) Морфологические изменения. При высеве на чашку с агаризованным суслом клетки дрожжей *Rh.glutinis* образуют круглые, выпуклые, резко очерченные колонии с блестящей гладкой поверхностью, по консистенции слегка вязкие у R 1 и более сухие у R 34. Размер колоний дикого штамма несколько мельче (табл.2). На жидком сусле

Т а б л и ц а 2

Морфофизиологические показатели штаммов R 1 и R 34.

Морфофизиологические показатели	R 1	R 34
I	2	3
Диаметр клеток в микронах	3.74 ± 0.01	4.03 ± 0.01
Коэффициент вариации размера клеток (С%)	17.9	6.5
Диаметр колоний, мм	2.16 ± 0.02	3.54 ± 0.04
Заметный рост на СА в сутках	3	2
Окрашиваемость нейтральным красным в % (на 3 день)	52	12
Сухой вес в г.	2.3×10^{-11}	2.2×10^{-11}
Удельный вес в г/см ²	1.007	1.003
Изоэлектрическая точка	4.8	4.6

Таблица 2 (продолжение)

I	2	3
Величина ξ -потенциала	1.96	3.87
Образование кольца на среде сусло	кольцо	нет
Максимальное число прироста числа клеток на среде сусло (отношение к исходному на 7 день)	280	205
Максимальное число прироста числа клеток на среде с (NO_3) (отношение к исходному на 7 день)	39	28
Максимальное число прироста числа клеток на среде с (NH_4)	12	31
Отношение к УФ-радиации $\lambda=253.7$ нм доза облучения за 7 часов 4200 эрг/мм ² (выживаемость)	52%	98%

суспензия клеток R 1 образует кольцо и легко взмучиваемый осадок, клетки R 34 – кольца не образуют. Клетки штамма R 34 несколько крупнее (табл.2), с отчетливыми различиями во внутренней структуре (рис.3).

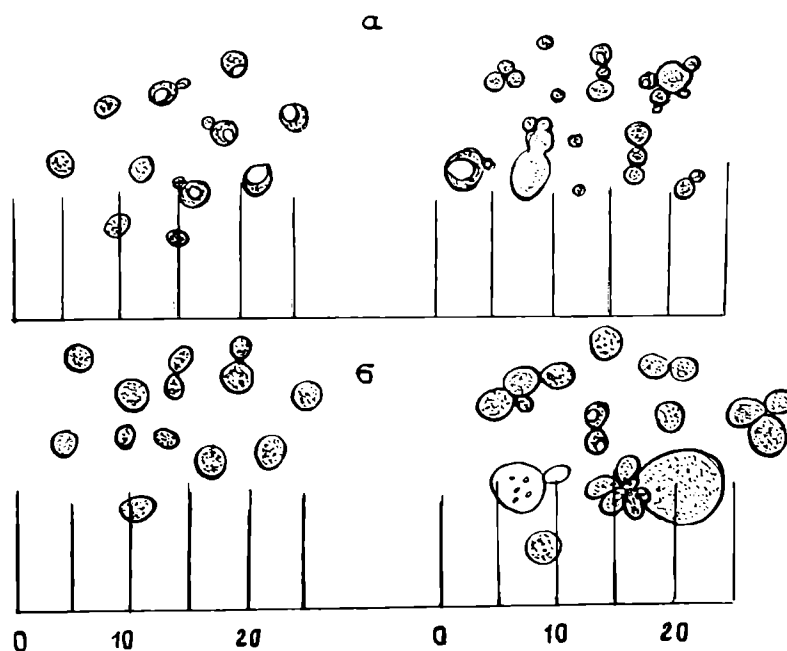


Рис.3. Изменение морфологии после облучения УФ-лучами дозой 0.7×10^5 эрг/мм².

а – культура R 1, б – культура R 34. Слева – контроль, справа – клетки после облучения.

Наблюдение за культурой клеток R 1 и R 34 велось в течение 15 суток. Большинство клеток культуры R 1, так называемые типичные клетки, имеют вакуолизированную цитоплазму, с крупными гранулами. На 100 полей зрения микроскопа клетки с гомогенной цитоплазмой составляют 3-5%. С возрастом число клеток с вакуолями уменьшается, а цитоплазма становится более гетерогенной и крупногранулярной.

Типичные клетки культуры R 34 преимущественно без вакуолей, их цитоплазма мелкозернистая, строго гомогенна. Оболочка клеток более толстая, а ядро несколько более рыхлое, чем в клетках дикого штамма. Культура R 34 по мере старения остается более однородной по типу клеток, чем исходная (табл.2). Гомогенность протоплазмы клеток R 34 указывает на иное, чем в исходных клетках распределение воды между вакуолью и протоплазмой.

Клетки молодых культур обоих штаммов активно почкуются, с возрастом число почкующихся клеток уменьшается, в большей степени в культуре R 1.

Заметный рост на агаризованном сусле при $t = 24-25^{\circ}\text{C}$ обнаруживается у штамма R 1 на третьи сутки, а у клеток R 34 - на вторые после посева.

Таким образом, клетки резистентного штамма R 34 крупнее, менее вакуолизированы, содержат более гомогенную протоплазму, образуют более крупные и сухие колонии, прорастающие на сутки раньше исходного.

б) Физиологические изменения. Изучение темпа роста культуры, времени генерации при различных температурах и на различных средах также позволило обнаружить различия между штаммом R 1 и R 34. Лаг-фаза у клеток R 34 значительно короче, чем у штамма R 1. Культуры раньше выходят на плато. Время генерации сократилось: на первые сутки для R 1 оно составляет 1.6 часа, для R 34 - 0.7 часа.

Существенным оказалось различие в способности клеток резистентного и исходного штамма усваивать ионы аммония. Последнее является показателем видовой принадлежности. При выращивании на аммонийной среде нарастание в числе клеток у R 34 значительно выше, чем у R 1, тогда как на нитратной среде темп роста и количество клеток в обеих культурах практически одинаковы (табл.2).

Прижизненное окрашивание клеток используется многими исследователями для определения физиологического состояния при воздействии различными факторами. Произведенный количественный учет прокрашенных клеток показал, что клетки R 1 прокрашиваются в большем числе, чем клетки R 34 и что чем старше культура, тем больше число окрашенных клеток, т.е. клетки R 34 оказывают большую сопротивляемость красителям, чем R 1.

Таким образом, у мутанта R 34 значительно сократилась лаг-фаза, уменьшилось время генерации, усилилась способность усваивать $(\text{NH}_4)^+$, возросла сопротивляемость красителям.

в) Физико-химические изменения. У клеток R 34 несколько уменьшился сухой и удельный вес (табл.2). Уменьшение сухого и удельного веса могло произойти в результате обводнения клетки.

Изменение проницаемости клеточной оболочки и происходящее при этом изменение водного баланса является характерным показателем УФ-действия на клетку. При этом происходит уменьшение свободной воды и общее обводнение. Обводненный белок свойственен молодым более жизнеспособным клеткам. Клетки штамма R 34 меньше меняются с возрастом, чем клетки штамма R 1; дольше сохраняют репродуктивную способность, более устойчивы к красителям [21].

Таким образом, полученный в результате отбора на резистентность к УФ-радиации мутант R 34 отличается от исходного штамма не только отношением к радиации, но и по ряду перечисленных показателей, некоторые из которых могут быть рассмотрены как положительные.

4. Стимулирующий эффект слабых доз.

Многими исследователями было показано, что чувствительность клеток к УФ-лучам зависит от методики постановки опытов. Даже незначительные изменения в условиях культивирования влияют на их чувствительность к радиации. Как уже было отмечено, имеющиеся в литературе данные о реакции клеток на облучение слабыми дозами ультрафиолета, очень противоречивы. Имеются сведения о различной реакции клеток при облучении на жидкой и твердой среде, т.е. большую роль в реакции клеток играет физиологическое состояние. Нами были поставлены специальные опыты методического характера, целью которых было определить условия стимуляции размножения розовых

дрожжей коротковолновым ультрафиолетом. Использовались среды различного состава, жидкие и агаризованные. При облучении на агаризованных средах обнаружено, что реакция клеток на УФ-лучи зависит от состава среды [19]. Особенно четко проявилось различие при исследовании двух сред – синтетической с автолизатом и агаризованного сусла. При облучении на агаризованных средах клетки обычно выдерживают меньшие дозы облучения, чем в жидкой среде. Это может быть объяснено отсутствием экранирования, поскольку на твердых средах все клетки лежат на поверхности. При облучении на среде с автолизатом клетки выдерживают большие дозы облучения, по сравнению со средой СА. Слабые дозы радиации вызывают четкий достоверный эффект стимуляции прорастания клеток на среде с автолизатом, в то время как на среде СА в подавляющем большинстве опытов слабые дозы оказывают либо нейтральное, либо подавляющее действие (табл.3).

Т а б л и ц а 3

Данные по числу проросших колоний на средах СА и с автолизатом после УФ-облучения штамма R1*)

Доза облучения эрг/мм ²	СА		Среда с автолизатом	
	число колоний	опыт/контроль	число колоний	опыт/контроль
0	670	I	456	I
215	642	0.96	606	I.32
430	605	0.92	797	I.74
860	484	0.72	643	I.4I
2150	243	0.36	468	I.02

*) Данные по числу колоний соответствуют среднему из 20 опытов, с 10 повторностями каждый.

Слабые дозы радиации, при которых еще не обнаруживаются видимые морфологические изменения в клетках, вызывают изменения их функциональных свойств. Это проявляется в увеличении численности, способности давать колонии, т.е. возрастании всхожести. Используемые слабые дозы облучения не вызывают гибели, что выявилось при

подсчете живых и мертвых клеток в люминесцентном микроскопе. Средние и сильные дозы вызывают частичный лизис и процент мертвых клеток возрастает, при этом существенно снижается выживаемость и способность оставшихся в живых клеток давать колонии.

5. Повреждающее действие средних и сильных доз УФ-облучения.

Повреждение клеток сопровождается изменением морфологических свойств и выходом во внеклеточную среду клеточного содержимого, особенно аминокислот. Кроме того, изменяется скорость образования колоний и их размер [20,21,23]. С возрастанием дозы облучения отмечается некоторое увеличение размера клеток и образование видоизмененных уродливых форм (рис.3). Клетки штамма R 34 при больших дозах радиации сохраняют неизменную форму и размер лучше, чем у исходного R 1. Видоизмененные уродливые клетки образуют на СА аномальные колонии, рассев из которых, однако, дает нормальные колонии, состоящие из нормальных клеток [20]. Таким образом, восстановление нормального роста происходит уже в следующем поколении. Большое число клеток имеет почку, а иногда и не одну, причем с увеличением дозы число клеток, несущих почку, возрастает (рис.4) [23].

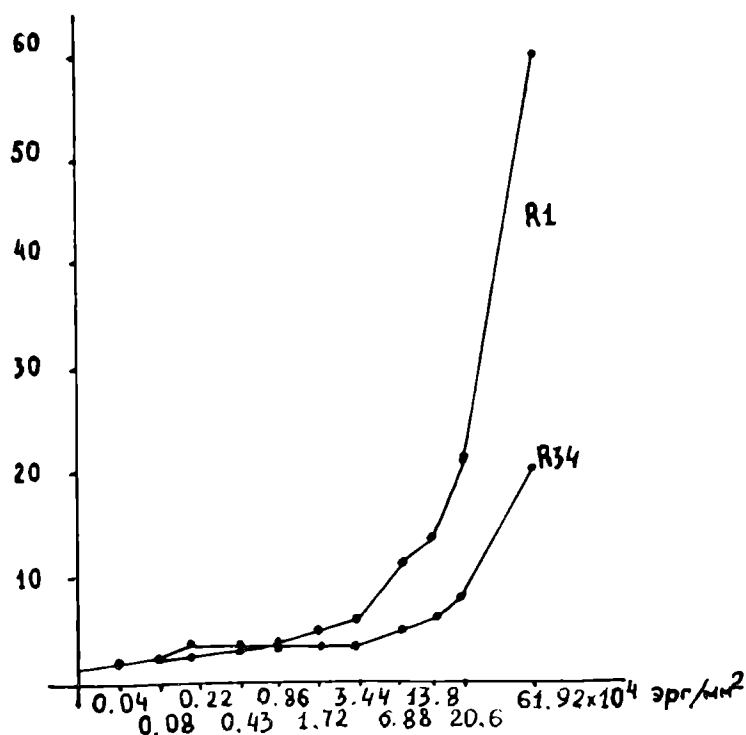


Рис.4. Процент почкующихся клеток в зависимости от дозы облучения.

Штаммы R 1 и R 34.

По оси ординат — процент почкующихся клеток, по оси абсцисс — доза облучения, эрг/мм²; шкала логарифмическая.

По-видимому, образовавшиеся дочерние клетки, не отпочковываются от материнской, как это происходит в контрольных и облученных слабыми дозами культурах. Процесс отпочкования тормозится, что приводит к неспособности таких клеток завершить деление. Таким образом, увеличение числа почек с возрастанием дозы облучения можно рассматривать как следствие повреждающего действия УФ-радиации на клетки. Такие активно почкующиеся клетки не способны давать колонии на СА [23]. Неотмеченное для слабых доз увеличение числа почкующихся клеток можно объяснить тем, что в этом случае процесс отпочкования идет быстро, как следствие большого числа проросших после облучения колоний.

Повреждающее действие УФ-облучения на клетки сопровождается выделением во внешнюю среду клеточного содержимого, особенно аминокислот [20]. Нами было проведено исследование контрольных и облученных фильтратов с определением изменения оптической плотности фильтратов на СФ-4А (260 нм) и определением состава аминокислот методом хроматографии. Несмотря на малый размер клетки и относительно большую поверхность по отношению к объему, переход клеточного содержимого в окружающую среду происходит не сразу, а по прошествии некоторого времени. В наших опытах четкая зависимость оптической плотности фильтратов от дозы облучения определялась примерно через сутки после облучения. Задержку в выходе клеточного содержимого можно, вероятно, объяснить развивающимся лизисом клеток и разрушением их содержимого. Постепенное уменьшение оптической плотности по органическому веществу, по-видимому, свидетельствует об использовании его оставшимися в живых клетками, что подтверждается опытами [19]. Состав аминокислот в клетках, определенный методом хроматографии, был следующий: лейцин+изолейцин, валин+метионин, β -аланин, β -фенилаланин, глутаминовая кислота, серин+аспарагиновая кислота, аргинин+аспарагин, гистидин+лизин.

Был изучен состав аминокислот после облучения клеток в фазах стимуляции деления и ингибирования. После облучения клеток дозами в зоне стимуляции клеточного деления (860 эрг/мм^2) и в зоне подавляющего эффекта УФ-лучей ($1.4 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$) состав аминокислот

в фильтрах облученных клеток практически не отличается от контроля, за исключением одной неидентифицированной аминокислоты, обнаруженной после облучения 860 эрг/мм^2 . Интенсивность пятен от фильтратов после облучения дозой 8600 эрг/мм^2 меньшая, чем после облучения $1.4 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$, что позволяет сделать вывод об увеличении количества аминокислот после облучения сильными дозами. Этот вывод подтверждается данными, полученными при исследовании оптической плотности фильтратов облученных и контрольных культур на спектрофотометре СФ-4А.

Сопоставляя данные по морфологическим изменениям клеток, их способность давать колонии с количеством обнаруженного в фильтрах УФ-абсорбирующего вещества, можно разграничить следующие стадии повреждения в зависимости от дозы облучения.

Доза облучения $430-4300 \text{ эрг/мм}^2$. Колонии образуются в нормальные сроки и нормального размера. Морфологические свойства проросших после облучения клеток не изменяются. Количество УФ-абсорбирующих веществ в среде незначительно.

Доза облучения $4300-0.2 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$. Колонии образуются нормального размера. Клетки из проросших колоний увеличены в размере. Возрастает число клеток, несущих на себе почку. Количество УФ-абсорбирующих веществ в среде увеличивается.

Доза облучения $0.2 \times 10^5 - 0.7 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$. Колонии образуются, но не обычного размера и в более поздние сроки. Клетки из таких колоний уродливы, с большим числом почек. Количество УФ-абсорбирующих веществ в среде существенно увеличивается.

Доза облучения $0.7 \times 10^5 - 6.2 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$. Клетки не делятся. Происходит частичный лизис, большая часть клеток, однако, сохраняет оболочку и выявляется методом люминесцентной микроскопии. Оставшиеся в живых клетки через сутки после облучения неспособны образовывать колонии. Оптическая плотность среды при $\lambda = 260 \text{ нм}$ достигает максимума.

На основании данных, полученных в результате экспериментов с различными штаммами дрожжеподобных организмов, могут быть сделаны следующие выводы:

I. Из различных мест обитания выделено и определено до вида 24

штамма дрожжеподобных организмов.

Выделенные штаммы изучены по отношению к облучению УФ-радиацией двумя дозами - 4300 эрг/мм^2 и $1 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$.

Обнаружены существенные различия в чувствительности к УФ-радиации дозы $1 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$ у дрожжеподобных организмов, относящихся к разным видам (≈ 300 раз); штаммы одного вида отличаются в 30-80 раз.

При значительных дозах радиации ($1 \times 10^5 \text{ эрг/мм}^2$) зависимость резистентности штаммов розовых дрожжей от пигментации не обнаружена. При меньших дозах радиации (4300 эрг/мм^2) такая зависимость существует - более резистентны окрашенные формы.

Резистентность к малым дозам УФ-лучей у изученных штаммов не коррелирует с резистентностью к большим.

2. В результате длительного облучения клеток *Rh.glutinis* слабой дозой коротковолнового УФ-света получен наследственно стойкий штамм R 34, отличающийся от исходного штамма R 1 по ряду морфологических показателей:

а) увеличенным размером клеток и изменением цитоплазматической структуры;

б) увеличенной репродуктивной способностью, более высокой устойчивостью к красителям, повышенной способностью усваивать ионы аммония;

в) увеличенной устойчивостью к большим дозам коротковолновой УФ-радиации.

3. Однократное облучение слабыми дозами УФ-лучей ($430-860 \text{ эрг/мм}^2$) вызывает эффект стимуляции прорастания клеток на полноценной питательной среде.

4. Обнаружена прямая зависимость между дозой облучения и числом клеток, несущих на себе почку. Интенсивное почкование может рассматриваться как следствие повреждающего действия радиации на клетки.

5. Установлено, что все аминокислоты, которые присутствуют в клетках R 1 и R 34, получены в фильтратах после облучения различными дозами УФ-радиации. Обнаружена прямая зависимость между количеством вышедших из клеток органических веществ, морфологическими изменениями клеток и их способностью образовывать колонии.

1. В л о д а в е ц В.В. Изменение видового состава микрофлоры воздуха под влиянием обеззараживания его УФ-лучами.- Микробиология, 1959, т.23, вып.5, с.772-776.
2. Г а ф ф р о н Г. Эволюция фотосинтеза.- Тр.У Межд.биохим. конгр.М.,1962, с.49-73.
3. Д у б р о в А.П. Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения.М., 1968. 412 с.
4. Е р о х и н а Л.И. Использование ультрафиолетовых лучей в селекции штаммов продуцентов стрептомицина.- Тр.Ин-та микробиол.Х. Экспериментальное получение полезных форм микроорганизмов. 1961, с.169-173.
5. Ж у к о в а А.Н., К о з л о в а В.И. Устойчивость некоторых штаммов микроорганизмов к действию УФ-лучей.- Микробиология, 1966, т.35, вып.2, с.302.
6. З а а р Э.И. Реакция *Paramecium caudatum* на длительное воздействие малых однократных и фракционированных доз ультрафиолетового излучения.- Радиобиология, 1965, т.5, вып.2, с.169-173.
7. И м ш е н е ц к и й А.А. Экология пигментированных организмов. I. О защитной роли пигментов.- Микробиология, 1946, т.15, вып.5, с.422.
8. К а м ш и л о в М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.-Л., 1961. 136 с.
9. К а м ш и л о в М.М. Влияние УФ-лучей на микробиоценозы простейших.- ДАН СССР, 1963, т.150, № 6, с.610-612.
10. К а м ш и л о в М.М. Влияние ультрафиолетового света на бесцветных жгутиконосцев.- В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.,1965, с.255-299.
11. К а м ш и л о в М.М. Адаптация бесцветных жгутиконосцев к бактерицидному ультрафиолетовому свету.- В кн.: Производство и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л.,1966, с.225-299.
12. К а м ш и л о в М.М. Отбор на повышенную устойчивость к УФ-лучам в различных линиях жгутиконосцев.- В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов.Л.,1967, с.54-83.

13. К у з ю р и н а Л.П. Об устойчивости конидий *Aspergillus nudulons* и *Aspergillus niger* к УФ-лучам.- Микробиология, 1959, т.28, вып. I, с.38-44.
14. Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л.К. Влияние некоторых факторов на реактивацию *Paramecium caudatum* после облучения УФ-лучами.- В кн.: Вопросы цитологии и протистологии. М., 1960, с.224-257.
15. Л я х С.П. Меланопигмент антарктических черных дрожжей *Nadsoniella nigra* и его физиологическая функция.- Автореф. канд.дис., М., 1960, 31 с.
16. С а м о й л о в а К.А. Действие ультрафиолетовой радиации на клетку. Л., 1967. 348 с.
17. С м и т К., Х э н е у о л т Ф. Молекулярная фотобиология. М., 1972.
18. С о к о л о в Ю.И., Г у р с к и й Л.В., О с т а п о в и ч Л. Фотореактивация у высших растений.- Биофизика, 1963, т.8, вып. I, с.127-129.
19. С о л н ц е в а И.О. Влияние бактерицидного УФ-облучения на *Rhodotorula glutinis*.- В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с.231-235.
20. С о л н ц е в а И.О. Результаты длительного облучения *Rhodotorula glutinis* слабыми дозами УФ-света.- В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с.84-86.
21. С о л н ц е в а И.О. Резистентность горных штаммов дрожжеподобных организмов к ультрафиолетовому облучению.- В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с.91-93.
22. С о л н ц е в а И.О. Изменение морфологических и физиологических особенностей клеток *Rhodotorula glutinis* под влиянием длительного облучения коротковолновым УФ-светом.- В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с.94-99.
23. С о л н ц е в а И.О. Реакция клеток розовых дрожжей на УФ-радиацию при облучении на агаризованных средах.- Информ. бюлл. "Биол.внутр.вод", 1972, № 16, с.8-10.

24. С о л н ц е в а И.О. Действие УФ-облучения на дрожжевые клетки *Rhodotorula glutinis*. - Информ.Бюлл."Биол.внутр.вод", 1973, № 18, с.9-11.
25. Ф е д у л и н а Н.Н. О характере изменчивости культуры дрожжей *Trichosporon cutaneum* 29 S под воздействием УФ и рентгеновских лучей. - В кн.: Микробные метаболиты и их использование в сельском хозяйстве. Пущино-на-Оке, 1973, с.109-116.
26. G i e s e A.C. Studies on ultraviolet radiation action upon animal Cells. - In: Photophysiology, N.Y.-L., 1964, v.2, p.1-42.
27. M c L a r e n A.D., S h u g a r D. Photochemistry of proteins and nucleic acids. Oxf.-Lud.-Eddinburg - N.Y.- Paris - Frankfurt, 1964, p.612.
28. M e i e r F.E. Stimulative effects of short wave length of ultraviolet on the alga *Stichococcus bacillaris*. - Smith.- Miscell.Cold., 1939, v.98, N 23, p.1-19.
29. M e i e r F.E.-C h a s e F.E. Increased stimulation of the alga *Stichococcus bacillaris* by successive exposures to short wave length of the ultraviolet. - Smith.- Miscell. Cold., 1941, v.99, N 17, p.1-16.
30. S a g a n C. On the origin and planetary distribution of life. - Rad.Res., 1961, v.15, N 2, p.186-198.

СИСТЕМА ВОРОТНИЧКОВЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

(Choanoflagellida Kent, Protozoa)

Большая и разнообразная группа простейших организмов – воротничковые жгутиконосцы – уже десятилетия привлекает к себе внимание протозоологов, эволюционистов и биологов широкого профиля. Основой для такого интереса, очевидно, послужило удивительное сходство в строении клеток Choanoflagellida и хоаноцитов губок. Это сходство послужило основой для создания рядом авторов [4,5,6,8] теорий о происхождении многоклеточных от воротничковых жгутиконосцев. Хотя до сих пор форма простейшего, могущего являться связующим звеном между одноклеточными и многоклеточными не обнаружена, ряд авторов [1,2] продолжает считать одного из представителей воротничковых жгутиконосцев, а именно *Protospongia* Kent, организмом, близким к гипотетической форме, связующей простейшие одноклеточные организмы с губками. Эти представления в какой-то мере основаны на рисунке Кента [4], изображившем *Protospongia*, состоящей из двух типов клеток: воротничковых и амебоидных. Сам Кент в своих филогенетических рассуждениях большого значения амебоидным клеткам не придавал. Их реальность сомнительна. Кажется разумным предложение Буррелли [3] о том, что на рисунке Кента изображены не особые амебоидные клетки, а обычные воротничковые, но с базальной стороны, где у них иногда обнаруживаются псевдоподиальные выросты. При наблюдении клеток с базальной стороны воротничка не видно и клетка может казаться амебоидной. Характерно, что ни один специалист из наблюдавших после Кента *Protospongia* амебоидных клеток не обнаружил.

Мы в течение ряда лет встречали данный организм, иногда в больших количествах, в водохранилищах р.Волги и подобных клеток также не находили. Какой-либо дифференциации клеток у *Protospongia* не наблюдается. Таким образом, вопрос о непосредственной близости *Protospongia* и *Spongia* остается пока открытым.

В настоящей работе мы не ставим цель отстаивать ту или иную точку зрения об эволюции Metazoa от одноклеточных организмов, хотя и на наш взгляд Choanoflagellida представляют собой наиболее возможное переходное звено.

Цель данной работы разобраться в системе и возможных связях внутри самой группы воротничковых жгутиконосцев. Несмотря на то, что воротничковые жгутиконосцы впервые описаны около ста лет назад и к настоящему времени найдено много новых родов и видов, их система остается еще весьма слабо разработанной. Ряд родов некоторые авторы считают выделенными без достаточного основания, в то же время продолжают описываться новые роды и виды. Неясным остается положение и на уровне более высоких таксономических единиц – подсемейств, семейств. Одни авторы выделяют 2, другие 3 или 4 семейства; нет единого мнения в отношении числа подсемейств. Мы принимаем существование двух основных семейств, а именно сем. *Monosigidae* и сем. *Salpingoecidae*, и, исключив некоторые спорные роды, постараемся представить систему отряда, возможные пути его развития и связь между собой отдельных таксонов. Представляемая схема системы *Choanoflagellida* (табл. I) поясняет наши представления в данном вопросе.

Прежде всего необходимо отметить, что во всех группах воротничковых поражает удивительное морфологическое единообразие самой клетки. Обычно это овальная или яйцевидная клетка, несущая на апикальном конце протоплазматический воротничок, окружающий единственный жгутик. Ядро овулярного типа расположено примерно в центре клетки, сократительная вакуоль (I-2) – в базальной части. Исходной формой для всех групп *Choanoflagellida* служит род *Monosiga* (табл. I, рис. I) – одиночные голые клетки без домика, прикрепленные (реже свободноплавающие) базальной частью к субстрату (детрит, водоросли и т.п.). От этой наиболее простой и очевидно наиболее древней формы можно проследить три основных направления в развитии *Choanoflagellida*: 1) образование колоний на основе студнеобразного вещества, выделяемого клетками; 2) образование колоний из клеток, соединенных друг с другом с помощью стебельков; 3) образование форм, имеющих домик (одиночных и колониальных).

Первое, на наш взгляд, наиболее интересное – это развитие студнеобразных колоний различной степени сложности. Исходной колониальной формой для всех других колоний можно считать *Desmarella* Kent (табл. I, рис. 2) – это лентовидные свободноплавающие колонии из 2 и более клеток, соединенных между собой прозрачной студнеобразной массой. От этой формы в свою очередь можно проследить три пути

развития других колониальных форм: усложнение по двум направлениям планктонных форм и образование прикрепленных к субстрату колоний. Свободноплавающие колонии усложняются с одной стороны по пути дальнейшего развития лентовидных колоний типа *Kentrosiga Schill* (табл. I, рис. 3, 4). Здесь наблюдается усовершенствование фиксации клеток в студне-субстрате за счет формирования в базальной части его довольно длинных протоплазматических выростов, крепящих клетку. Последнее, очевидно, позволяет увеличить число клеток в колонии. Если у *Desmarella* редко приходится наблюдать в колонии больше 10 клеток, то у *Kentrosiga* их число достигает нескольких десятков (50 и больше). Увеличивается и слой студнеобразной массы. Далее, хотя этого еще и нельзя утверждать полностью, намечается стремление колонии дугообразно изгибаться и образовывать плоскую дисковидную колонию с клетками, расположенными по периферии и со студнеобразным веществом в центре. Подобную форму нам удалось однажды наблюдать в Горьковском водохранилище (см. наст. сборник), не хватало лишь нескольких клеток, чтобы полностью замкнуть окружность. Очевидно, плоская дисковидная колония — это конечный вариант развития в этом направлении. Другой путь развития от *Desmarella* — образование четырехклеточных субъединиц, соединенных с такими же другими и образующими не плоскую колонию, а колонию с неправильным контуром, часто напоминающим часть сферы. Колония уже не лентовидная. В данном случае речь идет о *Protospongia Kent* (табл. I, рис. 5) — форме, приведшей ученых к мысли о родстве воротничковых с губками. Дальнейшее развитие подобных колоний можно представить по пути формирования колоний шаровидного типа. Подобные колонии наблюдаются у *Sphaeroeca Laut* (табл. I, рис. 6). Колонии крупные, 300–500 мкм в диаметре, с сотнями воротничковых клеток по периферии шара. Клетки расположены строго симметрично на равном расстоянии друг от друга. Центр колонии занят студнеобразным веществом, в котором клетки закреплены с помощью протоплазматических нитей. Это конечный вариант колоний по этому пути развития.

Третий путь развития — прикрепленные колонии. К настоящему времени известно лишь два типа прикрепленных студнеобразных колоний — *Phalanostereum Cienk.* и *Sphaerodendron Zhukov of Moiseev*

(см. наст. сборник). *Phalausterium* (табл. I, рис. 7) образует древовидные ветвящиеся колонии. Концы "ветвей" расширены булавовидно. Клетки с редуцированными воротничками расположены в булавовидных концах колонии и полностью погружены в студнеобразную массу, наружу выступает лишь жгутик. *Sphaerdendron* (табл. I, рис. 8) — на толстой студнеобразной ножке с расширенной булавовидной верхней частью, несущей десятки воротничковых клеток. Клетки плотно примыкают друг к другу, образуя все вместе неправильный шар. Если у *Phalansterium* клетки полностью погружены в студнеобразную массу, то у *Sphaerodendron* они, как у *Sphaerocesa* или *Kentrosiga*, закреплены на вершине стебелька с помощью псевдоподиальных выростов. Очевидного родства между этими двумя формами нет. Возможно их развитие происходило параллельно от формы типа *Desmarella*. Дальнейшего усложнения прикрепленных колоний на студнеобразном основании, очевидно, не произошло.

Второе направление развития — образование колоний из исходной клетки типа *Desmarella*, но без использования студенистого вещества. В данном случае тоже формируются свободноплавающие и сидячие колонии. Разнообразие форм в этой группе намного меньше, чем в предыдущей. Известен единственный планктонный род колониальных флагаеллат *Astrosiga* Kent (табл. I, рис. 10), образующих звездчатые колонии из клеток, соединенных своими стебельками. К прикрепленным относятся колонии *Codonosiga* Kent, состоящие из группы клеток, сидящих на общем стебельке (табл. I, рис. 9).

Третье направление развития включает большую группу организмов, развившихся от исходного типа *Monosiga* — это воротничковые жгутиконосцы в домиках — *Salpingoecidae*. В этой группе нужно отметить два довольно сильно отличающихся типа: организмы с трубчатыми и бокаловидными домиками. К первому типу — назовем его *Siphosalpingoecinae* — относятся два рода: *Aulomonas* Lackey и *Stelelomonas* Lackey. *Aulomonas* (табл. I, рис. 13) образует простые трубчатые домики, в котором находится всего одна клетка. *Stelelomonas* (табл. I, рис. 14) образует кустовидные колонии с дихотомическим ветвлением трубчатого домика. Второй тип, значительно более многочислен, это собственно *Salpingoecinae*. В приводимой схеме мы отмечаем только главный род *Salpingocesa* Clark, другие

близкие роды приведены в списке системы *Choanoflagellida*. *Salpingoesa* (табл. I, рис. I5) и близкие ей представители имеют домики с одним отверстием (устьем) и отличаются друг от друга формой домиков, их структурой и размером; большинство из них – прикрепленные организмы, меньшая часть – планктонные формы. Принципиальных отличий в строении домиков этой группы на наш взгляд не имеется, поэтому более подробно мы на ней останавливаться не будем.

Необходимо отметить еще одну группу воротничковых жгутиконосцев, которую мы внесли в схему, хотя в отношении ее существуют некоторые сомнения. Некоторые авторы выделяют эти организмы в отдельное семейство *Diplosigaceae* Bourr [3], т.е. жгутикосцев, имеющих два воротничка – наружный и внутренний; другие же [7] вообще отрицают существование данных организмов, считая, что второй, наружный воротничок – это временные протоплазматические выросты. С достоверностью мы лишь один раз наблюдали *Diplosiga socialis* Frenzel в большом количестве и с четко видимыми двумя воротничками. Поэтому мы считаем возможным сохранить эти организмы в системе *Choanoflagellida*, но не выделять их в отдельное семейство. Они должны быть распределены между семействами *Monosigidae* и *Salpingoecidae*, т.к. одни из них имеют домик, а другие нет. Несомненный интерес вызывает тот факт, что у жгутиконосцев с домиками и без домиков параллельно развился такой признак, как второй воротничок. В системе воротничковых эти группы можно представить так: от *Monosiga* идет формирование *Diplosiga* Frenzel (табл. I, рис. I1) – единичные клетки, а затем *Codonosigopsis* Senn (табл. I, рис. I2) – колониальные жгутиконосцы, прикрепляющиеся к субстрату стебельками. В этом случае их возможно выделить в подсемейство. От *Salpingoesa* можно предположить развитие *Diplosigopsis* France (табл. I, рис. I6) – жгутиконосцев в домиках, но с двумя воротничками. Как и в предыдущем случае эту группу, очевидно, можно выделить в подсемейство среди *Salpingoecidae*.

Обращаясь снова к схеме, отображающей связи воротничковых жгутиконосцев, отметим следующие интересные особенности. Наибольшее разнообразие колониальных форм на родовом уровне наблюдается у группы, образующей студенистые выделения, служащие основой для

образования колоний. Здесь в настоящее время можно выделить 6 родов. В то же время среди тех же Monosiginae, необразующих студнеобразного вещества, имеется всего два рода колониальных жгутиконосцев — *Astrosiga* и *Codonosiga*. Одиночные формы среди Monosigidae лишь *Monosiga* и *Diplosiga*. Среди Salpingoecidae, наоборот, колониальные формы представлены слабо. В подсемействе Salpingoecinae имеется лишь один род *Polyoeca*, образующий ветвящиеся колонии такого же типа, как у *Dinobryon*. В подсемействе Siphosalpingoecinae входит также лишь одна колониальная форма — *Stelexononas*. Таким образом, в отряде Choanoflagellida явно просматриваются две закономерности в развитии: у форм без домиков наблюдается образование преимущественно студнеобразных колоний различных типов, но с небольшим числом видов в каждом роду; у форм, пошедших по пути образования домиков, колониальность развития не получила, зато имеет место большое видовое разнообразие за счет образования домиков различной формы, что особенно заметно в роду *Salpingoeca*. Предполагаемая нами схема системы отряда Choanoflagellida не представляет собой идеального варианта. Продолжают описываться новые виды и роды, по мере изучения может быть также пересмотрено положение тех или иных таксонов. Привлечение электронной микроскопии к изучению структур домиков разных Salpingoecidae также может внести свои коррективы. Однако на сегодняшний день эта схема нам кажется наиболее приемлимой, достаточно полно отражающей естественные связи в отряде.

Отряд Choanoflagellida S.Kent

Семейство Monosigidae

Число видов по родам

п/сем Monosiginae

1. <i>Codonosiga</i> (Clark) Stein	4
2. <i>Monosiga</i> Kent	5
3. <i>Astrosiga</i> Kent	2
4. <i>Desmarella</i> Kent	5
5. <i>Kentrosiga</i> Schiller	4
6. <i>Protospongia</i> Kent	2
7. <i>Sphaeroeca</i> Lauterb.	1
8. <i>Sphaerodendron</i> Zhukov	1

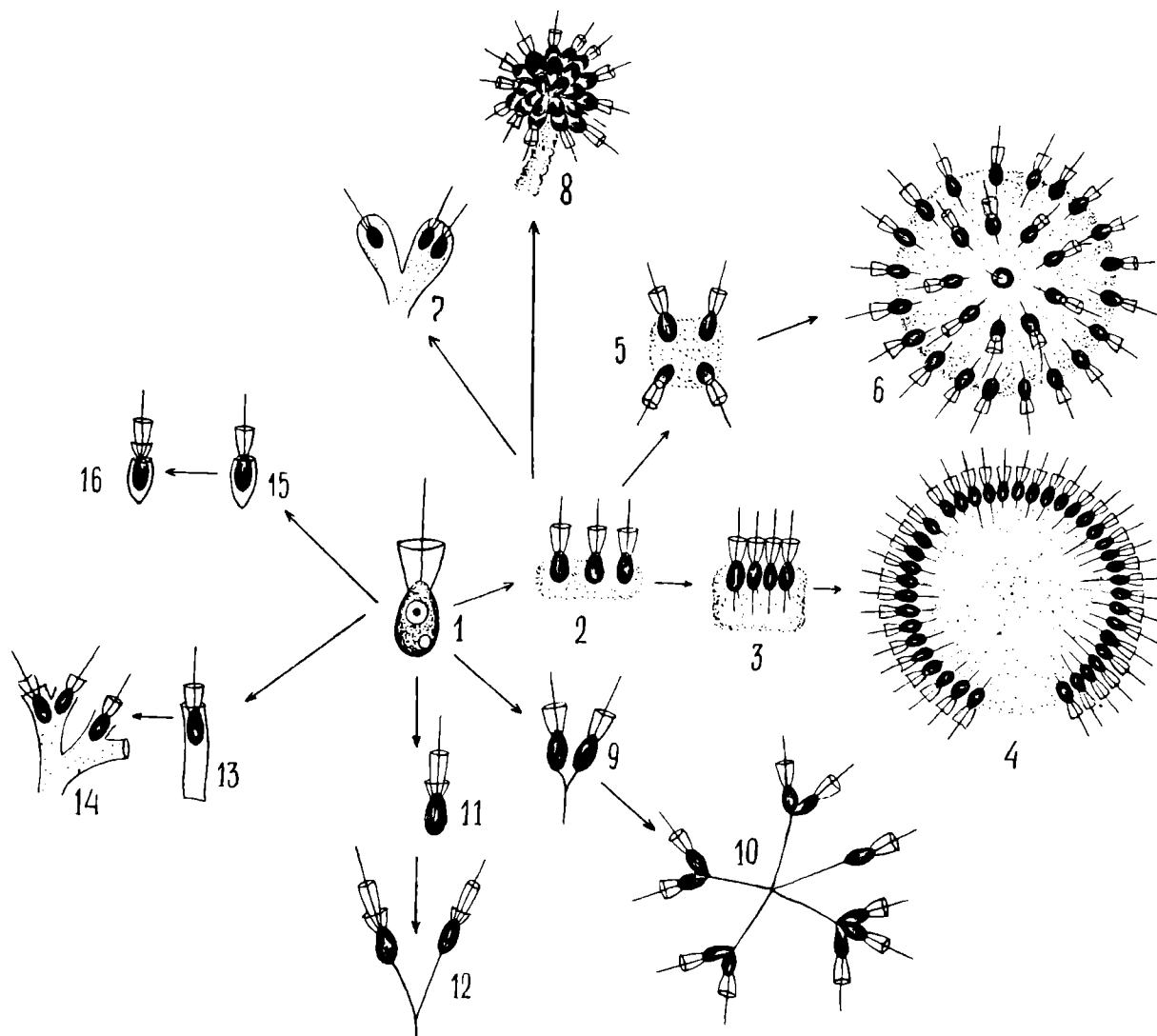
п/сем. Phalansteriinae	
9. Phalansterium Cienkowski	1
п/сем. Diplosiginae	
10. Diplosiga Frenzel	2
11. Codonosigopsis Senn.	3
семейство Salpingoecidae	
п/сем. Salpingoecinae	
1. Salpingoeca Clark	30
2. Pachysoeca Ellis	4
3. Stephanoeca Ellis	1
4. Lagenoeca Kent	6
5. Acanthoeca Ellis	2
6. Diaphanoeca Ellis	2
7. Chanoeca Ellis	1
8. Polyoeca Kent	2
9. Diploeca Ellis	3
п/сем. Diplosigopsinae	
10. Diplosigopsis France	
п/сем. Siphosalpingoecinae	
11. Aulomonas Lackey	1
12. Stelexomonas Lackey	1

Л и т е р а т у р а

1. И в а н о в А.В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968
286 с.
2. Ф е д о р о в Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных живот-
ных. М., 1966. 104 с.
3. B o u r e l l y P. Recherches sur les Chrysophycees. (Morpholo-
gy, Phylogenie, Sistematique). - The's. de la facult. de SC de
l'Univ. Paris, 1957, p. 1-142.
4. K e n t W.S. A manual of the Infusoria. 1-3. L., 1880-1882. 720 p.
5. L a m e e r e A. Eponges et polipes. - Ann. Soc. Roy. Zool.
Malacol. Belg., 1908, v. 43, p. 107-124.
6. L a m e e r e A. Precis de Zoologie. 1. Bruxelles. 1929. 394 S.
7. S a e d e l e e r H. de. Notes de Protistologie. 1.
Craspedomonadines: material systematique. - Ann. Soc. Roy. Zool.
Belg. 1927, v. 58, p. 1-117.

8. T u z e t O. The phylogeny of Sponges according to embryological, histological and serological data, and their affinities with the Protozoa and the Cnidaria.- In: The Lower Metazoa. Univ.Calif., 1963, p.129-148.

Схема системы отряда Choanoflagellida



I - Monosiga; 2 - Desmarella; 3 - Kentrosiga; 4 - Kentrosiga (предполагаемая конечная колония); 5 - Protospongia; 6 - Sphaeroeca; 7 - Phalansterium; 8 - Sphaerodendron; 9 - Codonosiga; 10 - Astrosiga; 11 - Diplosiga; 12 - Codonosigopsis; 13 - Aulomonas; 14 - Stelexomonas; 15 - Salpingoeca и близкие роды; 16 - Diplosigopsis.

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЗООФЛАГЕЛЛАТ В
БАССЕЙНЕ р.ВОЛГИ

Систематическое изучение такой большой группы Protozoa как класс Zoomastigophorea Calkins в Союзе начато сравнительно недавно в Институте биологии внутренних вод АН СССР. В данной работе речь идет в первую очередь о фаунистических исследованиях зоофлагеллат в бассейне р.Волги, начатых в лаборатории биологии низших организмов (руководитель проф. М.М.Камшилов) более 10 лет тому назад.

Из отечественных исследователей в фаунистическом плане специально этой группой никто до настоящего времени не занимался. Из старых авторов, более других уделивших внимание данным организмам, можно назвать известного альголога Скуйю [14], описавшего ряд новых видов для водоемов Латвии. В других работах [3, 4, 9, 12, 13], также преимущественно альгологических, зоофлагеллаты изредка приводились во флористических списках. Что же касается бассейна р.Волги, где, в основном, авторам данной статьи и приходится работать, то для этого района сведения об этой группе чрезвычайно скудные. До 1900 г. для Волги вообще не было указано ни одного вида зоофлагеллат. До начала вышеуказанных работ в Институте биологии внутренних вод, для Волги было отмечено всего 6 видов жгутиконосцев из отряда Choanoflagellida [1, 2, 11], 4 вида из отряда Kinetoplastida, 2 вида из отряда Protomonadida, 3 вида из Rhizomastigida и 1 вид из отряда Trichomonadida [7, 8, 10].

За истекшее время в бассейне р.Волги нами обнаружено более 60 видов зоофлагеллат из разных групп, выявлена численность и сезонная динамика массовых видов [5, 6]. По мере расширения фронта научных работ список данных организмов постоянно увеличивается, обнаруживаются и новые для науки виды.

В настоящей работе приводятся данные о новых видах как для науки, так и для бассейна р.Волги, последние одновременно отмечаются впервые для Советского Союза.

Тип Protozoa

Класс Zoomastigophorea Calkins

Desmarella moniliformis Kent. Табл. I, рис. I.

(syn.: *Codonodesmus phalanx* Stein; *D. phalanx* (Stein) Kent)

Организм образует лентовидные колонии, состоящие из 2-12 клеток, соединенных между собой студнеобразным веществом. Между клетками в студенистом веществе иногда просматриваются более плотные зоны, напоминающие тяжи, идущие от клетки к клетке. Клетки овальной или яйцевидной формы с более широкой базальной частью, длина 6-7 мкм, плазматический воротничок примерно равен длине тела, жгутик длиннее воротничка примерно в 2 раза, 1 сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Найденные нами организмы несколько отличаются от описанных Кентом: у него указаны 2 сократительные вакуоли, мы же всегда наблюдали лишь одну. Хотя нужно отметить, что для многих воротничковых характерно непостоянное количество сократительных вакуолей, а именно 1-2.

Вид впервые обнаружен в августе 1975 г., в р. Каме (15 августа ниже г. Березников $t 14.8^{\circ}$, pH - 7.38) и достигал значительной численности - десятки тысяч экз./л. В 1976 г. он был нами зарегистрирован в Иваньковском водохранилище и также при довольно низких температурах воды (май, $t 12^{\circ}$, pH - 7.2). Отмечен впервые для СССР.

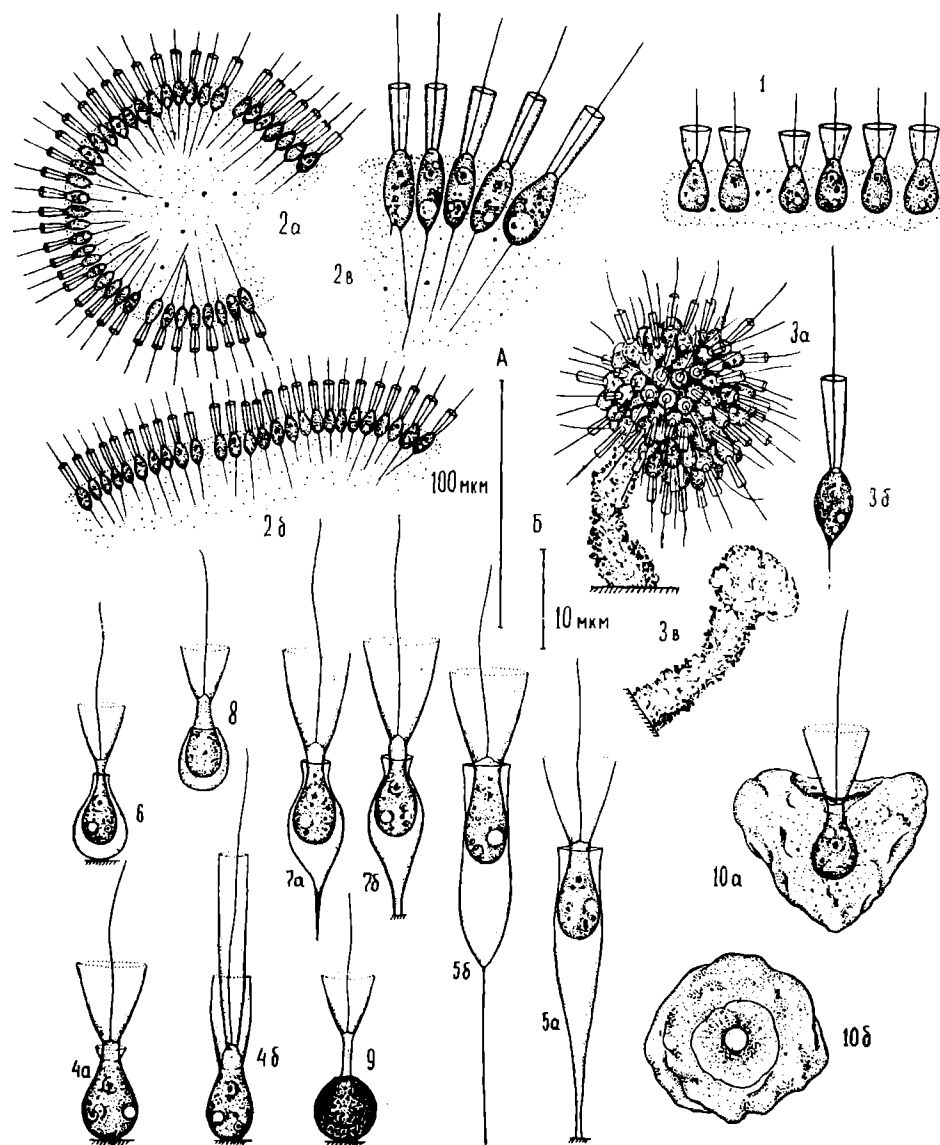
2. *Kentrosiga thienemanni* Schiller. Табл. I, рис. 2, а-в.

Лентовидные, часто изогнутые колонии состоят из клеток, вплотную прижатых друг к другу и закрепленных в студнеобразном веществе с помощью псевдоподиальных выростов, отходящих от базального конца клетки. Клетки овальной или яйцевидной формы 9-12 мкм длины, воротничок узкий с едва заметным расширением в устье, примерно равен длине тела. Жгутик примерно в 2-2.5 раза длиннее тела клетки. В базальной части большая пищеварительная вакуоль. Сократительная вакуоль ближе к переднему концу.

В отличие от экземпляров, описанных Шиллером, т.е. колоний из 8 клеток, нами встречены колонии *Kentrosiga* с десятками клеток (до 42). Причем наряду с лентовидными колониями, дугообразно изогнутыми, насчитывающими 20-25 клеток, однажды встретился экземпляр (см. рис. 2, а) колонии, образовавший почти замкнутую окружность со

Рис. I. - *Desmarella moniliformis* Kent.; 2, а, б - две формы колоний *Kentrosiga tienemanni* Schiller; 2, в - фрагмент колонии при большем увеличении; 3, а-в - *Sphaerodendron mirabilis* n.sp.; 3, а - колония, 3, б - отдельная клетка, 3, в - студенистый стебелек колонии; 4, а - *Diplosiga socialis* Frenzel; 4, б - var. *longicollis*; 5, а - *Salpingoeca gracilis* J. Clark; 5, б - var. *abbreviata* Skuja; 6 - *S. minuta* Kent; 7, б - *S. macrostoma* Korschikov; 7, а - var. *oris* nov. var.; 8 - *S. schilleri* (Schiller) Starmach; 9 - *S. globulosa* n. sp.; 10, а, б - *S. torulosa* n. sp.; 10, б - вид домика сверху.

Размеры рис. 2, а, б и 3, а соответствуют шкале А, размеры остальных - шкале Б.



студнеобразным веществом в центре. Создается впечатление, что лентовидные колонии *Kentrosiga* по мере роста должны превращаться в плоские дисковидные колонии с клетками, расположенными по периферии и со студнеобразным веществом в центре.

Вид обнаружен 8 мая 1977 г. в Горьковском водохранилище, ниже г.Юрьевец. t воды 9° , pH - 7.2. Для Советского Союза отмечен впервые.

3. *Sphaerodendron* nov.gen.

Прикрепленные колонии воротничковых жгутиконосцев. Основание колонии составляет студнеобразный толстый стебель, на вершине которого фиксируются воротничковые клетки, образуя неправильный шар.

S.mirabilis n.sp. Табл.I, рис.3,а,б.

Колониальный жгутиконосец, колонии прикрепленные. Клетки располагаются на вершине единственного студнеобразного и толстого стебелька. Стебелек к вершине булабовидно расширяется. Клетки фиксируются на этом основании с помощью псевдоподиальных выростов, погруженных в студнеобразное вещество. Расположены вплотную друг к другу и образуют головку или неправильный шар размером до 58 мкм в диаметре. Стебелек в 2-2.5 раза длиннее диаметра шара. Колония насчитывает 80-90 клеток.

Клетки овальной или грушевидной формы с оттянутым в виде ризоподии задним концом. Длина клетки, без базального протоплазматического выроста 7.5-8 мкм, воротничок узкий, слегка расширяется в устье, примерно в 1.5-2 раза длиннее клетки. Жгутик длинный, в 2 раза длиннее воротничка. 2 (реже одна) сократительных вакуоли в базальной части клетки. Ядро ближе к переднему концу. Прижатые стеклом клетки отделяются от стебелька, при этом они медленно плавают, а псевдоподиальный вырост на заднем конце постепенно пропадает и клетка становится круглой.

Организм впервые обнаружен в планктонных пробах из Горьковского водохранилища 8.V.77 г. на станции ниже г.Юрьевец; видимо, оторван от субстрата. Прикрепляется ко дну чашек Петри стебельком. Встречен при t воды 9° и pH - 7.2.

4. *Diplosiga socialis* Frenzel. Табл.I, рис.4,а.

Клетки одиночные, без домиков покрыты тонким перипластом, в

форме широко закругленной колбы, без стебелька, 9–12 мкм длиной. Жгут в 1.5 раза длиннее тела, наружный воротничок прикреплен ниже внутреннего. Высота внутреннего воротничка 8–10 мкм. Наружный – 2–3 мкм.

В большом количестве обнаружен в реке Сутке 9–16 июля 1975 г. на *Stephanodiscus astraea* вместе с *Bicosea lacustris*. Данный вид отмечался ранее Белиховым Д.В. [1] для р.Волги и Болохонцевым для Ладожского озера [3].

Var. longicollis n. var. Табл. I, рис. 4, б.

Воротнички почти цилиндрические, внутренний в 2.5–3 раза длиннее клетки, наружный равен или в 1.5 раза больше клетки.

5. *Salpingoesa gracilis* J. Clark. Табл. I, рис. 5, а.

Домик в форме вытянутой вазы, в устье немного расширен, сзади заострен и переходит постепенно в стебелек. Домик 30–40 мкм длины, прозрачный. Клетка 10–12 мкм длиной заполняет третью часть домика. Воротничок равен или длиннее тела клетки. Жгут приблизительно равен длине домика. Пищеварительная и сократительная вакуоли располагаются в задней половине тела клетки, причем, пищеварительная вакуоль занимает самую нижнюю часть ее.

Отмечен в пробе, отобранной в апреле 1977 года в Барском пруду п. Борок и состоявшей некоторое время в лаборатории.

Для бассейна р. Волги отмечен впервые. Ранее отмечался для водоемов Латвии [14].

S. gracilis J. Clark *var. abbreviata* Skuja. Табл. I, рис. 5, б.

Домик прозрачный, конический или в форме вазы с расширенным устьем, сзади сужен и продолжается в длинный тонкий стебелек, имеющий маленькую подошву. Клетка не заполняет нижнюю часть домика. Воротничок приблизительно равен длине тела клетки. Жгут равен длине домика или меньше. Пищеварительная и сократительная вакуоли в задней части клетки. Домик 18–25 мкм длиной, клетки 11–14 мкм, стебелек 40–70 мкм длиной.

Обнаружен на *Oedogonium* в лабораторном аквариуме. Довольно часто. Для Советского Союза отмечен впервые.

6. *S. minuta* Kent. Табл. I, рис. 6.

Домик яйцевидный, позади закругленный, бесцветный, 8–12 мкм

длиной, спереди образует маленькую цилиндрическую шейку 2-3 мкм высотой. Клетка 10-12 мкм длиной, нижняя ее часть почти целиком заполняет домик, верхняя - тонкая изящная шейка, заканчивающаяся небольшим расширением, от вершины которого отходят воротничок и жгутик. Жгут длиннее тела, воротничок равен приблизительно длине клетки.

Отмечен в пробе, отобранной в апреле 1977 года в Барском пруду п.Борок и постоявшей некоторое время в лаборатории, на диатомовых водорослях.

Для СССР отмечен впервые.

7. *S. macrostoma* Korschikov. Табл. I, рис. 7, а, б.

Домик в форме короткой вазы, в устье расширен, но уже чем в середине, позади суживается и в самом низу оттянут в короткую полую ножку с небольшой подошвой. Высота домика 12-14 мкм. Клетка заполняет около 2/3 домика, снизу закруглена. Воротничок начинается немного выше устья домика и по высоте равен или немного больше половины высоты домика. Жгутик немного больше высоты домика. Сократительная и пищеварительная вакуоли находятся в задней части клетки.

Отмечен в пробе, отобранной в апреле 1977 года в Барском пруду п.Борок и постоявшей некоторое время в лаборатории.

Ранее отмечался в 1926 году в р.Москве Коршиковым [12].

Для бассейна р.Волги отмечен впервые.

Var. oris. n. var. Табл. I, рис. 7, а.

Клетка и верхняя часть домика такая же, как и у *S. macrostoma* но в базальной части домик заострен и переходит в жесткий стебелек равный по длине домику или немного больше его. Пищеварительная вакуоль - в средней части клетки, сократительная - в задней.

Лабораторный аквариум. Постоянно.

8. *S. schilleri* (Schiller) Starmach. Табл. I, рис. 8.

Домик в форме половины яйца обхватывает нижнюю половину клетки, толстый, бесцветный. 5-9 мкм высотой и столько же шириной. Клетка 7-8 мкм длиной не доходит до дна домика, к переднему концу суживается и постепенно заканчивается плазматическим воротничком 7-8 мкм высотой, в устье 7-9 мкм шириной. Жгут 15-20 мкм длиной.

Обнаружен в 1975 году в реке Сутке, на детрите. Июль-август. Единично. Для Советского Союза отмечен впервые.

9. *S.globulosa* n.sp. Табл. I, рис. 9.

Домик шаровидный, с коричневым оттенком, 8–10 мкм в диаметре. Клетка, заполняя в нижней части почти весь домик, в верхней образует тонкую шейку, приблизительно равную по длине нижней ее части. Шейка переходит в небольшую головку, от вершины которой отходит воротничок. Воротничок 9–11 мкм высотой, жгут 12–14 мкм. Деталей строения нельзя было рассмотреть вследствие непрозрачности домика.

Отмечен летом 1975 года, в конце цветения синезеленых водорослей на слизи *Microcystis*. Август, р. Сутка.

10. *S.torulosa* n.sp. Табл. I, рис. 10, а, б.

Домик неправильной формы, близкой к конической, с неровными морщинистыми стенками, прозрачный, желтоватого оттенка. Верхняя часть домика расширена, стенки домика, загибаясь внутрь, образуют небольшую воронку. Устье домика (диаметр 2–2.5 мкм) расположено на дне воронки. Высота домика 20–25 мкм, такая же ширина в верхней части. Клетка грушевидной формы, заполняет не весь объем домика и фиксирована в его устье. Длина клетки 9.5–12 мкм, воротничок в 1.5 раза длиннее клетки, жгутик примерно в 2 раза длиннее клетки. Ядро расположено медиально, 1 сократительная вакуоль в передней половине клетки.

Планктонная форма. В довольно большом количестве обнаружена в Шекснинском водохранилище, 28 июля 1977 г., t воды 20°.

11. *Diploeca flava* (Korschikov) Bourrelly. Табл. II, рис. I.
(*Salpingoeca flava* Korschikov).

Домик полушаровидный либо шаровидный, в основании сплюснутый, с толстыми стенками, коричневый, имеет на вершине длинную цилиндрическую шейку. Шейка бесцветная, гладкая, в устье немного расширена. Высота домика без шейки 6–9 мкм, шейка около 5–7 мкм длиной, отверстие 3–4 мкм шириной у воротничка. Полностью высота домика 10–12 мкм.

Обнаружен в 1975 г. на водорослях, покрытых слизью. Р. Сутка. Август. Редко.

В 1926 г. Коршиковым отмечена в р. Москве [12].

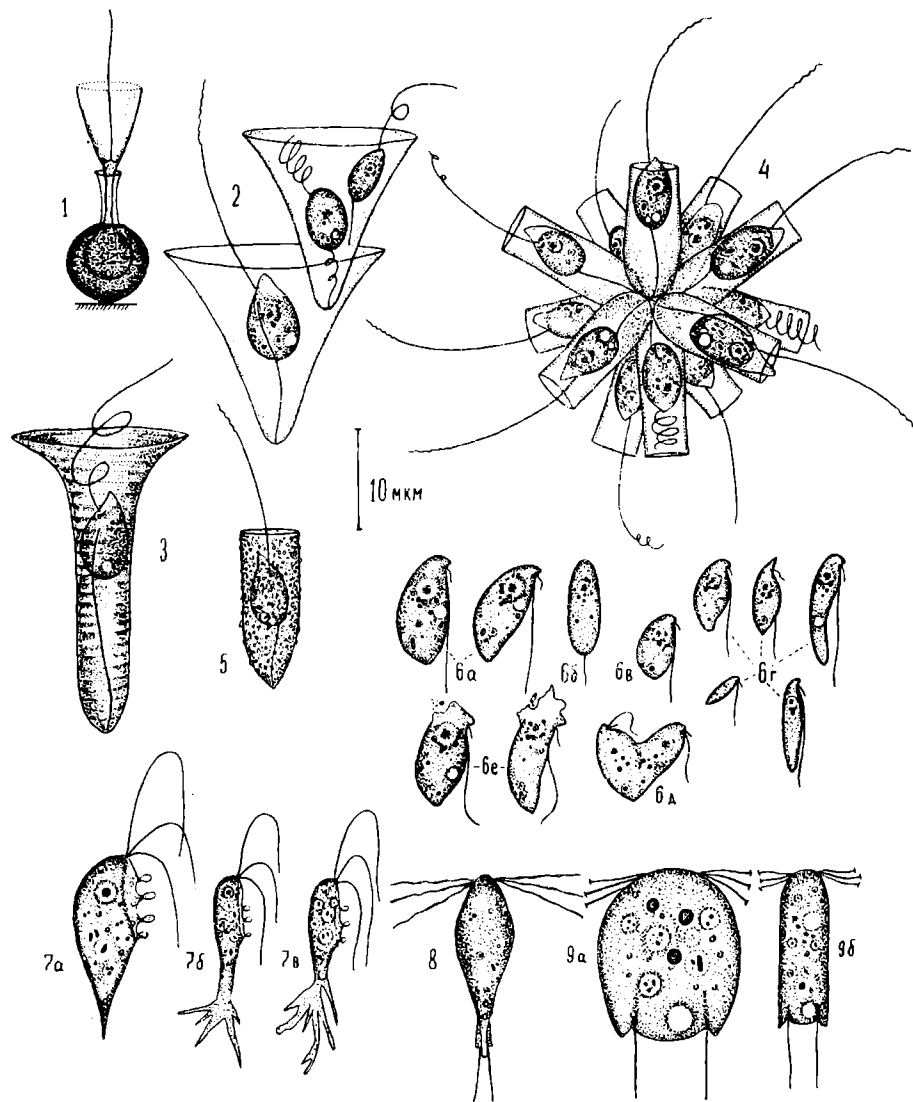
Отряд *Bicosoecida* Grasse et Deflandre

Род *Bicoeca* (Clark) Stein

1. *B.crystallina* (Lackey) Skuja. Табл. II, рис. 2.

(*Domatomonas campanulata* Lackey; *Bicoeca campanulata* Bourrelly).

Рис. I - *Diploeca flava* (Korschikov) Bourrelly; 2 - *Bicoeca crystallina* (Lackey) Skuja; 3 - *B. tubiformis* Skuja; 4 - *B. socialis* (Lauterborn) Skuja; 5 - *B. cylindrica* (Lackey) Bourrelly; 6, а-е - *Bodomorpha reniformis* n.sp., 6,а - обычные формы, 6,б - вид со спинной стороны, 6,в - особь после деления, 6,г - изменчивость формы и размеров тела в стареющей культуре, 6,д - деление, 6,е - питание; 7,а-в - *Chilomastix undulata* Skuja; 7,а - обычная плавающая форма, 7,б,в - ползающие формы с псевдоподиями; 8 - *Hexamita caudata* (Skuja) Starmach; 9 - *Hexamita inflata* Dujardin; 9,а - обычная форма, 9,б - голодающая форма.



Домик в виде конической воронки, с широким устьем, с боков более или менее вогнут, редко слегка выпукл, основание заострено или закруглено. Длина 20–40 мкм, ширина в устье 19–57 мкм. Стенки домика тонкие, нежные и прозрачные, без видимых структур. Клетка яйцевидной или овальной формы, 8–12 мкм длины, 4–10 мкм ширины, передний конец скошен. Двигательный жгутик в 2–3 раза длиннее тела. 2 сократительные вакуоли в нижней половине клетки. Ядро расположено медиально. Обе дочерние клетки после деления не покидают материнского домика и одна из них формирует новый, фиксируя его на внутренней стенке материнского домика. Таким образом, формируются временные колонии из вставленных друг в друга домиков (обычно из 2–3).

Впервые в СССР вид обнаружен в Рыбинском водохранилище, май 1975 г., t воды 19.5°. В довольно большом количестве отмечен в зимних пробах (из Рыбинского водохранилища, февраль, 1976 г.). В 1977 г. отмечен также в оз.Кривском (система Верхне-Волжских озер), май, t 12.5°, pH – 7.0.

2. *B. tubiformis* Skuja. Табл.П, рис.3.

Домик в виде трубы с широкоразвернутым устьем. Базальная часть округло-заостренная, иногда слегка расширена с коротким заостренным концом. В этом случае в плане она имеет вид ромба. Длина 24–42 мкм, ширина в средней цилиндрической части 5–9.5 мкм, диаметр устья 17–38 мкм. Стенки домика бесцветные или слегка желтоватые с тонкой кольцевой исчерченностью, 5–7 колец на 10 мкм; клетка овальная, 8–12 мкм длины, 5–7 мкм ширины, передний конец косо срезан. Две сократительные вакуоли в базальной части тела. Двигательный жгутик в 3–4 раза длиннее клетки.

В СССР впервые отмечен в Иваньковском водохранилище. Май 1975 г., t 13.5°. В 1976–77 гг. встречен в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах, чаще встречается весной или осенью.

3. *B. socialis* (Lauterborn) Skuja. Табл.П, рис.4.
(*Stephanocodon socialis* Pascher).

Домики собраны в лучевидные, звездчатые колонии с радиальным строением, колонии правильные, домики соединяются своими основаниями. Количество домиков в колонии может колебаться от 6 до 30, диаметр колонии 40–60 мкм. Домик колбовидный или пальцевидный, с закругленным нижним концом, без какого-либо выступа или стебелька.

Длина домика 20–25 мкм, ширина 6–9 мкм. Стенки домика тонкие, очень нежные, прозрачные, бесцветные, без видимых структур. Клетка 8–13 мкм длины, 6–7 мкм ширины. Двигательный жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела. Ядро медиальное, 1–2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

В СССР отмечен впервые в мелководной зоне Рыбинского водохранилища (май 1975 г., t воды 14°). В 1976 г. (май, t воды 10°) зарегистрирован в Иваньковском водохранилище.

4. *B. cylindrica* (Lackey) Bourelly. Табл. II, рис. 5.
(*Domatomonas* Lackey).

Домик цилиндрический, в основании сужен и заострен. Стенки тонкие, прозрачные, бесцветные, без видимых структур, обычно с прилипшими посторонними частицами. Длина 15–20 мкм, ширина 7–8 мкм, 1(2) сократительная вакуоль в базальной части клетки.

В СССР отмечен впервые в августе 1975 г. в р. Каме, район г. Березники, воды 14.8° , pH – 7.38, O_2 – 6.18 мг/л. В последующие годы вид встречался также в Рыбинском водохранилище.

Отряд Kinetoplastida Honigberg

1. *Bodomorpha reniformis* n.sp. Табл. II, рис. 6, а–е.

Тело чаще всего бобовидной или овальной формы, с боков уплощенное, с четким небольшим рострумом, слегка загнутым к брюшной стороне. Длина тела 6.5–8.5 мкм, ширина 3.5–4.5 мкм, толщина 2–2.5 мкм. Жгутики выходят из выемки у основания рострума. Рулевой жгутик в 1.5 раза длиннее тела, плавательный очень короткий и направлен не вперед, как у большинства бодонид, а подогнут под брюшную сторону. Ядро крупное, овулярного типа, расположено в передней части тела. В околядерной зоне обычно расположены светопреломляющие гранулы; 1 сократительная вакуоль чаще всего лежит медиально у брюшной стороны. Пищеварительные вакуоли – в задней части тела.

В старых культурах жгутиконосцев наблюдается сильная изменчивость формы тела. Тело становится узким, серповидным, часто с заостренным задним концом, некоторые особи становятся в 2 раза мельче обычных.

Двигается ползком, медленно, боковой стороной повернут к субстрату, при этом тело часто отклоняется в бок от оси движения.

Плавает редко, беспорядочно кувыркаясь.

Бактериотроф. Своеобразен способ питания. Оформленного ротового отверстия нет. Питание происходит по амебоидному типу с помощью псевдоподиальных выступов на спинной стороне переднего конца тела. Размножается продольным делением надвое.

От единственного известного вида *B.minima* Hollande четко отличается формой тела и размерами. *B.minima* значительно меньше и почти шаровидной формы.

Внешне *B.reniformis* напоминает представителей рода *Bodo* (форма тела, наличие двух жгутиков). Отличается в первую очередь отсутствием типичного кинетопласта, полсжением плавательного жгутика и отсутствием цитостома.

Обычный вид для бассейна р.Волги. Постоянно встречается, начиная с 1969 г., во всех водохранилищах Волги и других реках и озерах волжского бассейна, в планктонных и бентосных пробах; чаще всего — в летние месяцы, при t воды 15–23° и pH 7.4–7.94. Обнаружен также в пробах воды из Панамского канала, 1974 г. (пробы любезно предоставлены Федоровым В.К.).

Отряд *Retortamonadida* Grassé

I. *Chilomastix undulata* Skuja. Табл.П, рис.7, а–в.

Тело овальное, метаболирующее, длина 10–16 мкм, ширина 7–14 мкм, спереди закруглено, сзади удлинено. Иногда образует ветвистые псевдоподии. Перипласт тонкий. Четыре жгутика отходят из углубления спереди. Три жгутика свободных, один соединен с ундулирующей мембраной. Многочисленные пищеварительные и сократительные вакуоли рассеяны по цитоплазме. Деление клеток продольное. Питание с помощью псевдоподий.

Найден в биологических очистных сооружениях, небольших загрязненных водоемах, а также в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. Май–сентябрь 1976–1977 гг. (t 9–25°, pH — 6.7–7.6).

В СССР отмечен впервые.

Отряд *Diplomonadida* Wenyon

I. *Hexamita caudata* (Skuja) Starmach. Табл.П, рис.8.

(*Urophagus caudatus* Skuja).

Клетки булабовидные, веретеновидные или продолговато-яйце-

видные. Длина тела 11-22 мкм, ширина 5.5-9.5 мкм. Передний конец тела конусовидный, задний удлинён. Сзади расположены две ротовые борозды. Шесть передних жгутиков отходят от апикального конца тела, две задних лежат в ротовых бороздах. Двойное ядро спереди, пищеварительные вакуоли расположены в разных частях тела, сократительные вакуоли в числе 4-5 находятся в задней половине тела. Порошица сзади. Цитоплазма более или менее гомогенная, иногда видны преломляющие свет гранулы. Питается бактериями, воспринимаемыми ротовыми бороздами.

Найден в биологических очистных сооружениях, в мелких водоемах с илистым дном, а также в р.Сутке, бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. Май-сентябрь 1976 г.

Для бассейна р.Волги отмечен впервые.

2. *H.mutabilis* n. sp. Табл.Ш, рис.1,а-г.

Клетки чаще булабовидные, с более широкой передней частью 12-30 мкм длиной, 8-10 мкм ширины. В культуре некоторые особи образуют отросток сзади или спереди. Шесть жгутиков отходят впереди и равны длине клетки. Задние жгутики выходят из ротовых борозд и достигают $1/4 - 1/3$ длины клетки. Тело заполнено большим количеством пищеварительных вакуолей и темных гранул. Одна-две сократительных вакуоли расположены сзади. Питание неясно.

Найден в биологических очистных сооружениях, бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. Май-сентябрь 1976-1977 гг.

Отличается от *H.caudata* большими размерами, образованием длинного отростка тела, большей длиной передних жгутиков. В пробах быстро погибает.

3. *H.inflata* Dujardin. Табл.П, рис.9,а-б.

Форма тела изменчивая, от почти шаровидной до цилиндрической, 13-25 мкм длины, 9-12 мкм ширины. Ротовые борозды располагаются сзади. Передние шесть жгутиков равны длине тела, два задних короче. Много пищеварительных вакуолей, сзади располагается одна большая сократительная вакуоль. Бактериофаги. Шаровидные формы с большим количеством гранул.

Обычный вид, найден в биологических очистных сооружениях, бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ и р.Сутке в мае-сентябре 1976-77 гг. В пробах развивается в погибших инфузориях,

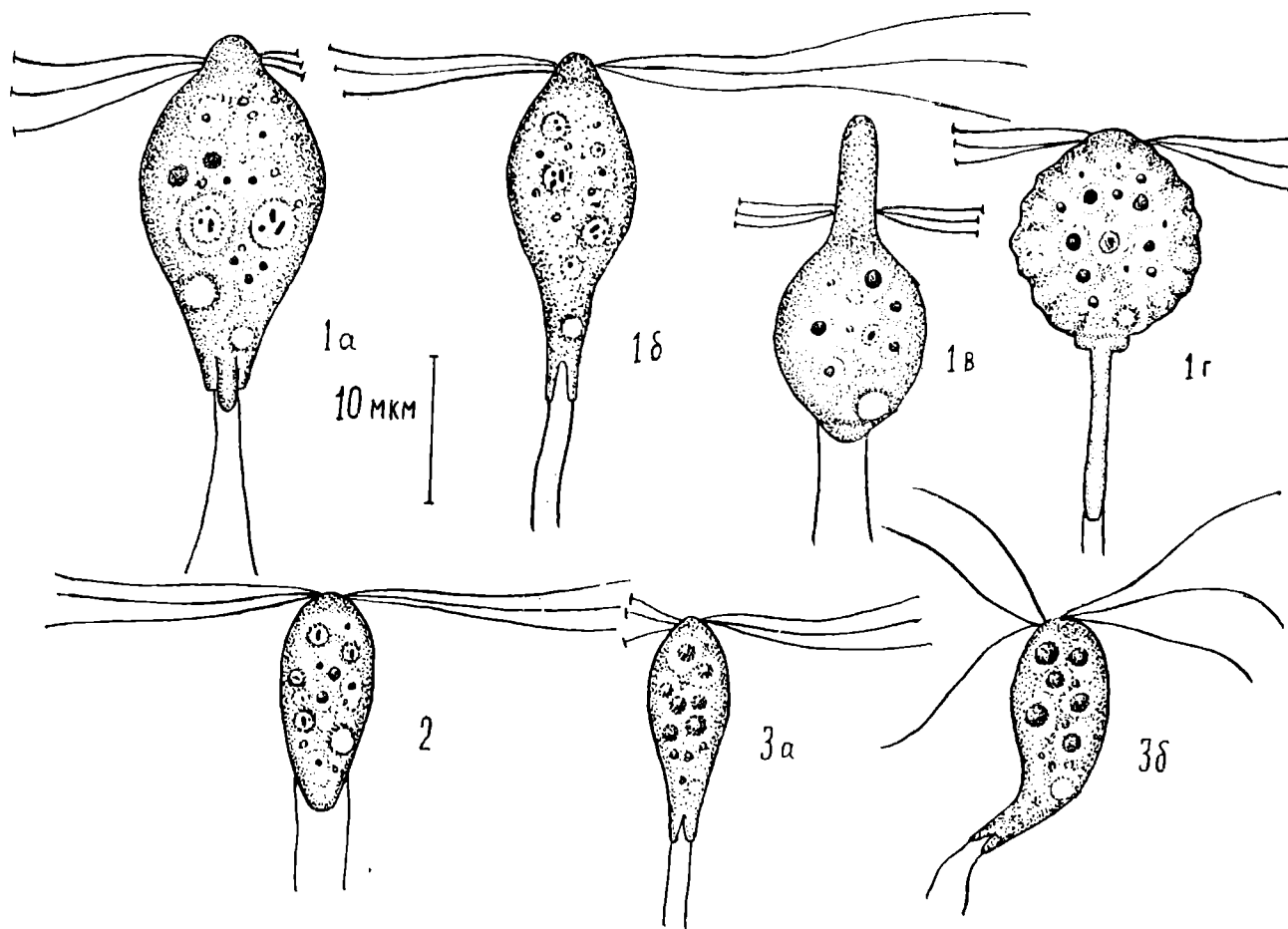


Рис. I, а-г - *Nephantia mutabilis* n.sp., I, а - обычная форма, I, б - форма с раздвоенным задним концом тела, I, в, г - форма с передним и задним отростком тела; 2 - *Nephantia fissa* Klebs; 3, а, б - *Nephantia furcata* n.sp.; 3, а - плавающая форма, 3, б - ползающая форма.

олигохетах, хирономидах, гидрах, ракообразных.

Для бассейна р.Волги отмечается впервые.

5. *N.fissa* Klebs. Табл.Ш, рис.2.

Клетки обратно-яйцевидные, сужены сзади, 20-26 мкм длиной, 9-13 мкм шириной. Ротовая борозда не доходит до переднего конца тела. Задние жгутики располагаются в ротовых бороздах. Две сократительные вакуоли лежат по бокам тела. Найденная нами форма вдвое меньше описанной Клебсом, а ротовые борозды почти не просматриваются.

Обнаружен в биологических очистных сооружениях, в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. Май-сентябрь 1976-77 гг.

Для бассейна р.Волги отмечен впервые.

6. *N.furcata* n.sp. Табл.Ш, рис.3, а-б.

Клетки булавовидные, 10-12 мкм длины, 4-5 мкм ширины. Задний конец тела более узкий, на конце вилкообразно раздвоен. От раздвоенного конца отходят два жгутика. Передние жгутики отходят от вершины клетки и равны длине тела. Сократительная вакуоль сзади.

Найден в биологических очистных сооружениях п.Борок Ярославской области 1975-1977 гг. (t 8-26⁰, рН - 6.8-7.4).

Развивается в погибших водных животных. Отличается от *N.mutabilis* большим количеством темных гранул в цитоплазме, отсутствием задних борозд, формой заднего конца тела. Вид сходен с паразитическими жгутиконосцами рода *Octomitus* Prowazek.

Л и т е р а т у р а

- 1.Б е л и к о в Д.В. О потаммопланктоне Волги.- Учен.зап.Казан. ун-та, 1936, т.96, кн.7, Зоол., вып.4, с.3-140.
- 2.Б о л о х о н ц е в Е.Н. Ежегодник волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей и любителей естествознания. 1903, вып.1, 201 с.
- 3.Б о л о х о н ц е в Е.Н. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера.- В кн.: Ладожское озеро как источник снабжения г.С.-Петербурга. СПб., 1911, с.171-185.
- 4.Б у ч и н с к и й П. Простейшие организмы Хаджибейского и Куяльницкого лиманов.- Зап.Новорос.о-ва естествоиспыт., 1895, т.20, № 1, с.137-198.

5. В ы с о ц к и й А.В. Mastigophora и Rhizopoda найденные в Вейсовом и Репном озерах.— Тр. об-ва естествоиспытателей природы при Харьковском ун-те, 1887, т.21.
6. Ж у к о в Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища.— Гидробиол.ж., 1973, т.9, № 6, с.82-92.
7. Ж у к о в Б.Ф. Зоофлагеллаты в планктоне Волжских водохранилищ.— В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с.91-101.
8. З а с у х и н Д.Н., К а б а н о в а Н.М., Н е и з в е с т - н о в а Е.С. К изучению микроскопического населения наносных песков в русле р.Оки.— Русск.гидробиол.ж., 1927, т.6, № 3-5, с.59-83.
9. З ы к о в В. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. М., 1903. 148 с.
10. К и с е л е в И.А. Фитопланктон прудов Рыбцово-Шемайного питомника.— Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1959, т.26, с.220-249.
11. К о р н а к о в П.В. Список простейших из окрестностей Бородинской биологической станции на озере Селигер.— Тр.пресноводн.биол.ст.СПб.О-ва естествоиспыт., 1912, т.3, с.154-163.
12. К о р ш и к о в А.А. Протистологические заметки III.— Русск. архив протистологии. 1926, т.5, № 3-4, с.259-260.
13. К у м с а р е А.Я. Фитопланктон озера Дридзас и Сивер.— В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латв.ССР. III. Рига, 1959, с.106-135.
14. К i s s e l e w I.A. Zur Morphologie einirer neuer und seltener vertreten des pflanzlichen Microplankton.— Arch. f.Protistenk., 1931, Bd.73, H.2, S.235-250.
15. S k u j a H. Beitrag zur Algenflora Lettlands.II.— Acta Horti Bot.Univ.Latviensis. 1939, 11/12, N 1/3, S.41-169.

АНАЭРОБНЫЕ ПОЛИ- И РИЗОМАСТИГИНЫ
НЕКОТОРЫХ ПОЛИСАПРОБНЫХ ЗОН

Детальное биоценологическое исследование полисапробных зон водоемов требует учета всех форм организмов. Между тем недостаточно изучена фауна бесцветных жгутиконосцев (*Zoomastigophorea Salkins*), в особенности поли- и ризомастигины. Роль этих организмов в трофических связях водоема совершенно неясна.

Методика сбора материала

Пробы отобраны в 1975-77 годах из очистных сооружений (канализационные стоки, аэро- и окситанки, аэрофилтры, выход очищенной воды) гг. Калинина, Конаково, Воронежа и пос.Борок Ярославской области, а также прудов зоопарка г.Москвы и полей фильтрации Рамонского сахарного завода (Воронежская область). Места взятия проб характеризовались большим количеством органического вещества и отнесены к полисапробным зонам.

Пробы переливались в склянки с вытеснением воздуха. Окислительно-восстановительный потенциал (E_h) и активную реакцию среды (рН) измеряли электрометрически на приборе "рН-340", а также колориметрически [1]. При определении E_h использованы одновременно два платиновых электрода [2]. Содержание растворенного кислорода определялось методом Винклера. Пробы просматривались сразу после взятия, затем каждые последующие сутки. Определение жгутиконосцев проводилось в живом состоянии или после фиксации 0.5% раствором новокаина, раствором Люголя, 4% четырехокисью осмия или глутаральдегида.

Результаты

Поли- и ризомастигины встречены в живом состоянии в местах с пониженным содержанием кислорода. Температура в пределах от 4° до 23° в момент взятия проб не оказывала влияния на видовой состав и численность жгутиконосцев. Подо льдом карт полей фильтрации численность анаэробных зоофлагеллят достигала 0.5-30 тыс.экз./мл; в первичный отстойниках - 100 экз./мл; в застойных местах систем

Поли- и ризомастигины некоторых полисапробных зон на 3-й день после взятия проб

Организмы	Места отбора проб										Окислительно-восстановитель- ные условия в склянках	
											pH	rH ₂
	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Rhizomastigida Doflein												
Mastigamoeba invertens Klebs	-	-	-	+	-	+	-	-	+		-	-
M.reptans Stokes	+	-	-	+	-	+	+	-	+		-	-
M.limax Moroff	-	+	-	+	-	+	-	-	-		-	-
Mastigella andiras Scvortzov	-	-	-	-	-	+	-	-	+		-	-
M.commutans (H.Meyer) Goldschmidt	-	+	-	+	-	+	-	-	-		-	-
M.polimastix Frenzel	-	-	-	-	-	+	-	-	-		-	-
M.polivacuolata (Moroff) Goldschmidt	-	+	-	+	-	+	-	-	-	6.55-7.22	8.78-15.89	
M.radicula (Moroff) Goldschmidt	-	+	-	-	-	+	+	-	-		-	-
M.sp.	-	-	+	+	-	+	+	+	-		-	-
Retortamonadida Grassé												
Chilomastix undulata Skuja	-	-	-	-	-	+	+	+	-		-	-
Trichomonadida Kirby												
Tetramitus pyriformis Klebs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6.50-7.55	8.78-18.26	
T.spinosus Klug	+	+	-	+	-	+	-	+	-	6.95-7.10	9.93-13.88	
Diplomonadida Menyon												
Trigonomonas compressa Klebs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	7.00-7.05	9.53-9.89	
T.diacra Klug	-	-	-	-	-	+	-	-	-		-	-
T.inflata Skuja	-	+	-	-	+	+	+	+	+		-	-
T.tortuosa Skuja	+	+	+	+	+	+	-	+	+	6.10-7.00	10.41-15.26	
Trepomonas angulatus Klebs	-	-	-	-	-	-	+	+	+		-	-

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	I2
<i>T.communis</i> Klebs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6.65-7.80	8.78-21.47
<i>T.rotans</i> Klebs	+	+	-	-	-	+	+	+	+	6.65-7.15	8.78-13.88
<i>T.simplex</i> Klebs	+	+	-	+	+	+	-	+	-	7.10-7.22	13.88-15.89
<i>T.steinii</i> Klebs	+	+	+	+	+	+	-	+	+	6.65-7.22	8.78-15.89
<i>Hexamita angusta</i> (Klebs) Lemm.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>H.caudata</i> Skuja	-	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>H.crassa</i> Klebs	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>H.eurykefale</i> Skuja	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>H.fissa</i> Klebs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>H.inflata</i> Duj.	+	+	+	+	-	+	+	+	+	6.65-6.94	9.80-15.26
<i>H.pusilla</i> Klebs	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>H.rostrata</i> (Stein) Klebs	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>H.tremelloranis</i> Skuja	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-

Места отбора проб: I-7 - биологические очистные сооружения (I канализационный вход, 2 - первичный отстойник, 3 - аэротенк, 4 - окситенк, 5 - аэрофильтр, 6 - вторичный отстойник, 7 - выход условно-чистой воды), 8 - поля фильтрации, 9 - пруды Московского зоопарка.

кситенков и аэротенков - I-4 тыс.экз./мл; вода после аэрофильтров содержала 200-400 экз./мл. Численность жгутиконосцев в агрегатах бактерий (зооглеях и т.п.) была в 3-4 раза больше по сравнению с профильтрованной жидкостью. В прудах зоопарка анаэробные формы встречены только в составе бентоса.

В местах, отличающихся хорошим контактом с воздухом или искусственной аэрацией, поли- и ризомастигины не обнаружены. Однако уже в 2-3 сутки во всех пробах эти формы развиваются. В склянках в том случае происходило быстрое потребление кислорода и снижение pH до 80-120 мв. Следовательно, просмотр сразу после взятия проб не полностью выявляет видовой состав жгутиконосцев. Поскольку цисты известны только у *Tetramitus pyriformis* [16], развитие остальных видов в склянках происходило, возможно, из вегетативных форм.

Видовой состав на третий день после взятия проб из очистных сооружений оказался сходным, поэтому данные в таблице суммированы по отдельным биоценозам. Наибольшее количество видов (30) обнаружено во вторичных отстойниках, где нет искусственной аэрации и часто возникают застойные явления и брожение ила (от 0 до 2-4 мг O_2 /л). От I1 до I6 видов найдено в канализационных стоках, первичных отстойниках, окситенках, на выходе из вторичных отстойников, в прудах и на полях фильтрации. В аэротенках и аэрофильтрах число видов составило 6-9, а содержание кислорода - в среднем мг/л.

Наиболее распространенными поли- и ризомастигинами явились *Trigonomonas tortuosa*, *Trepomonas communis*, *T.steinii*, *Hexamita inflata*, *Tetramitus pyriformis*, *Mastigamoeba reptans* и *Mastigamoeba* sp.

Одной из главных особенностей данных видов была их быстрая гибель в открытых склянках при повышении pH_2 (рис.1). Гексамиты гибнут в течение 12 мин., а трепомонасы и тетрамитусы - 115 мин. Жгутиконосцы обычно обнаруживались в сосудах с pH_2 менее 18. Таким образом, сосуды с данными простейшими должны быть тщательно изолированы от доступа воздуха.

Как видно из таблицы, жгутиконосцы размножаются в склянках,

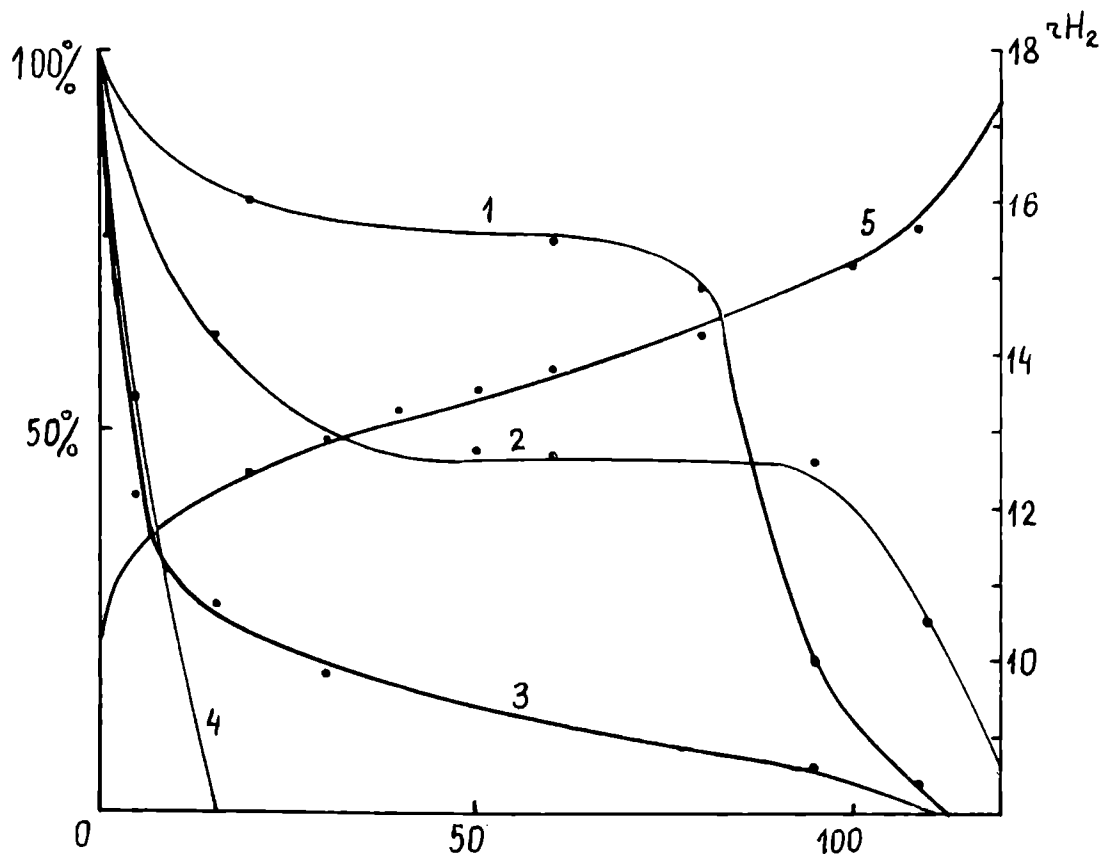


Рис.1. Гибель жгутиконосцев в сосудах после их открывания. 1,2,3,4 - соответственно процент живых особей к первоначальному количеству *Trigonomonas tortuosa*, *Tetramitus descissus*, *Trepomonas communis*, *Hexamita fissa*; 5 - изменение rH_2 .

По оси абсцисс - время от момента открытия склянки (мин.)

где pH колеблется около 7, а значение rH_2 от 9 до 21 при частичном или полном отсутствии кислорода.

Для выяснения степени анаэробности полимастигин поставлены опыты, в которых контролем служила среда без добавления культуры жгутиконосцев. Опытная и культурная среды приготавливались из профильтрованной воды вторичного отстойника с добавлением 200 мг/л пептона. Затем жидкость нагревалась до 60° и охлаждалась. Опыты поставлены при pH=7 (фосфатный буфер) и 20° в темноте. Чистые культуры жгутиконосцев выделялись с помощью микропипетки.

Как видно из рис.2, присутствие жгутиконосцев *Trigonomonas tortuosa* не сказывалось на изменении rH_2 по сравнению с контро-

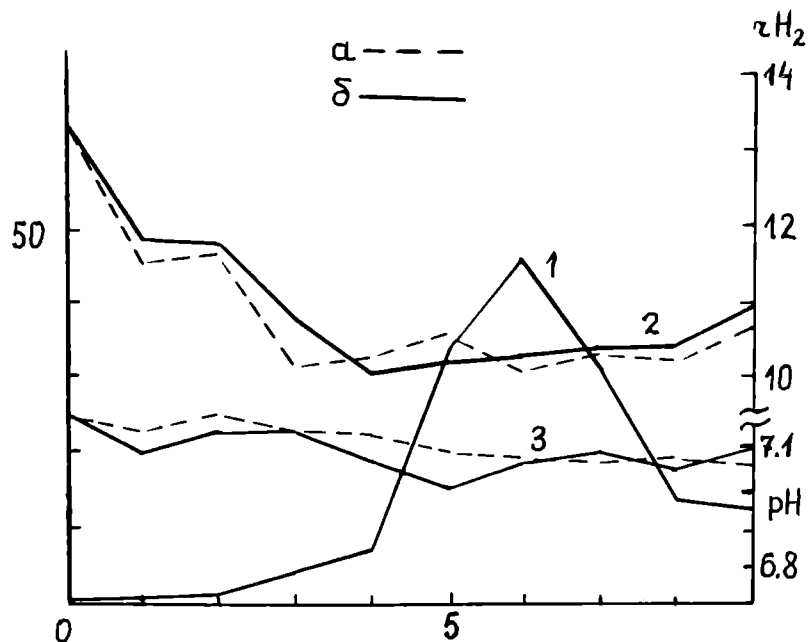


Рис.2

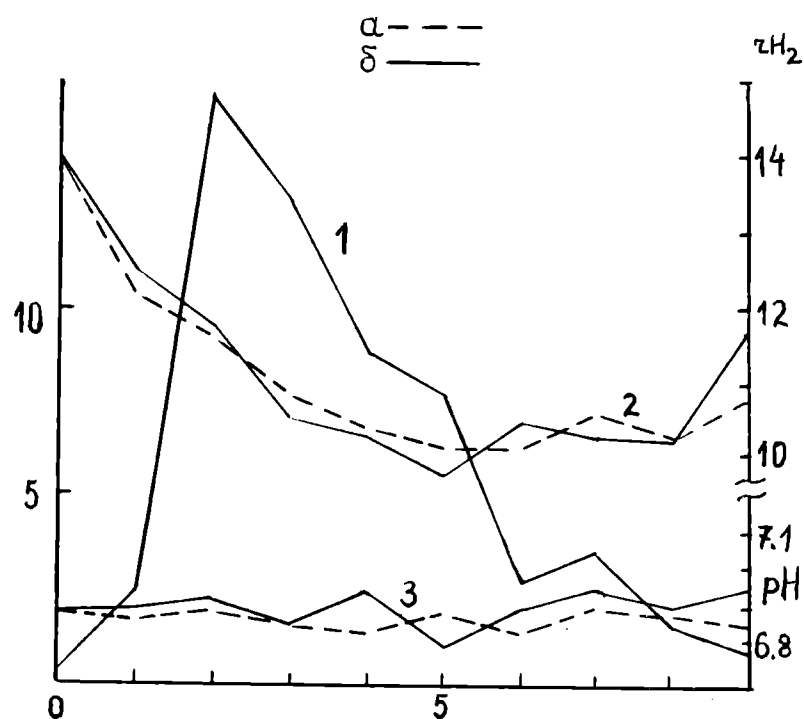


Рис.3

Рис.2 и 3. Развитие культур *Trigomonas tortuosa* (рис.2) и *Neohamita fissa* (рис.3) на пептонной среде.

1 - численность жгутиконосцев в тыс.экз./мл; 2 - изменение rH_2
3 - изменение pH.

а - контроль (без жгутиконосцев), б - с добавлением жгутиконосцев.

По оси ординат - численность жгутиконосцев ($\times 10^3$ экз./мл); по оси абсцисс - время опыта (сутки).

лем. Однако жгутиконосцы размножались после снижения rH_2 до 12. Подобное явление происходило и с *Hexamita fissa* (рис.3). Другие выделенные виды *Tetramitus pyriformis*, *T.spinosus*, *Trepomonas communis* показали сходную зависимость. Во время размножения данных видов кислород в среде не обнаруживался.

Для определения границ выживаемости этих простейших культуры подвергались воздействию водорода или кислорода, а также сероводорода при $pH=7$. Нижней границей значения rH_2 для *Trepomonas communis* и *Trigomonas tortuosa* было 9.32, для *Hexamita fissa* - 6.65. Верхняя граница rH_2 для *Trepomonas communis* составила 21.24, для *Chilomastix undulata* - 18.99, для *Hexamita fissa* - 17.55, для *Trigomonas tortuosa* - 14.61.

Полимастигины в счетных камерах и капиллярах проявляли хорошо выраженный отрицательный хемотропизм по отношению к кислороду, что позволило легко отделять их от сопутствующих аэробных организмов.

Обсуждение

Жгутиконосцы, обнаруженные в изученных водоемах, описаны в литературе большей частью из придонных проб, а также из сосудов с гниющими органическими остатками [5,7,8,11,13-16]. В реках отмечены *Tetramitus pyriformis*, *Trepomonas agilis*, *T.rotans*, *Hexamita inflata*, *H.crassa* [3,4,10,13]. В последнее время в связи с расширением биологической очистки сточных вод поли- и ризомастигины найдены в очистных сооружениях [6,12]. Десять найденных нами видов, согласно системе сапробности, имеют удельный индекс сапробности 5. Наши данные дополняют список, приводимый В.Сладечком [12], и показывают, что поли- и ризомастигины являются обычными представителями полисапробных зон.

Анаэробнозис данных организмов детально показал Д.Лэки [9] на примере *Trepomonas*. После аэрации в течение 6 часов 96% *Trepomonas* погибали, а численность сопутствующих инфузорий *Opercularia* увеличивалась. В неаэрированных пробах с илом численность *Trepomonas* достигала 59 экз./мл., *Tetramitus* - 900 экз./мл. А в илу, не содержащем растворенного кислорода, численность *Tre-*

ропонас достигала 9200 экз./мл [9].

Наши опыты подтверждают анаэробнозис данных полимастигин, поскольку их размножение происходит в отсутствие кислорода и при rH_2 от 9 до 16-17. Высокие значения rH_2 (более 17) убивают эти организмы. Тот факт, что они встречаются в пробах с содержанием кислорода 2-4 мг/л объясняется их способностью кратковременно переносить присутствие растворенного кислорода, а также защитным действием агрегатов бактерий. В то же время ясно, что анаэробнозис у всех изученных видов различен, если судить по границам выживаемости при различных rH_2 (рис.1).

Л и т е р а т у р а

1. К у з н е ц о в С.И. Окислительно-восстановительный потенциал в озерах и метод его колориметрического определения.- Тр. Лимнол.ст. в Косине, 1935, вып.20, с.55-65.
2. К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И. Экология микроорганизмов пресных вод. Л., 1974. 194 с.
3. Л е о н т ь е в И.Ф. К фауне простейших г.Иваново-Вознесенска и его окрестностей.- Изв.Иваново-Вознесенского политехн.ин-та, 1919, № 1, с.127-131.
4. С к о р и к о в А.С. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой.- В кн.: Ладжское озеро, как источник водоснабжения г.С-Петербурга. Часть санитарная. СПб, 1919, с.589-709.
5. A l e x e i e f f A. Matériaux pour servir a l'etude des Protistes coprozoites.- Archives de zoologie experimentale et generale, 1928, T.68, F.3, p.610-693.
6. C u r d s C.R. Protozoa.- In: Ecological aspects of used-water Treatment. The organisms and their ecology. L.-N.Y., 1975, p.205-269.
7. D u j a r d i n F. Sur les monades a filament multiples.- Annales des sciences Naturelles, 1838, Ser.2, T.10, p.17-21.
8. K l e b s G. Flagellatenstudien I. - Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1893, Bd 55, S.265-351.
9. L a c k e y G.B. Oxygen deficiency and sewage protozoa: with descriptions of some new species.- Biological Bulletin, 1932 v.63, H.1, p.287-295.

10. L a c k e y G.B. Notes on Plankton Flagellates from Scioto River.- Lloydia, 1939, v.2, N 2, p.128-143.
11. L e m m e r m a n E. Flagellaten I.- In: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und Schweiz. Jena, 1914, H.1, 192 S.
12. S l a d e c e k V. System of water quality from the biological point of view.- Arch.Hydrobiol. Beih. Ergebn.Limnol., 1973, v.7, p.1-218.
13. S k u j a H. Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland 1. Acta Horti botanici Universitatis Latviensis. 1929, v.1, N.1, S.33-54.
14. S k u j a H. Beitrag zur Algenflora Lettlands 1. - Acta Horti botanici Universitatis Latviensis, 1932, v.7, N.1/3, S.28-86.
15. S k u j a H. Beitrag zur Algenflora Lettlands 2.- Acta Horti botanici Universitatis Latviensis, 1939, v.11/12, N.1/3, S.41-169.
16. S k u j a H. Taxonomische und Biologische studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewasser. Uppsala. 1956. 404 S.

РОЛЬ ПРОСТЕЙШИХ В РАЗРУШЕНИИ РАСТВОРЕННОГО
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Изучение факторов и механизмов деструкции растворенного органического вещества (РОВ) привело ранних исследователей к выводу о том, что ее основным агентом являются бактерии [15]. В дальнейшем различные исследователи подтверждают этот вывод. Очень важным моментом для практики очистки сточных вод является то, что бактерии могут потреблять и разрушать отдельные специфические токсические вещества, такие, например, как ароматические углеводороды, фенолы, крезолы и т.д. [9,10,18,20,30]. На основании литературных данных [16] нельзя считать, что другие организмы, питающиеся РОВ, играют в его потреблении роль бóльшую, чем бактерии. В водоемах биомасса (численность) бактерий держится на более или менее постоянном уровне [5,19], поскольку продукция бактерий равна примерно их элиминации (отмиранию и выеданию). Основная роль в потреблении бактерий принадлежит зоопланктону, который может выесть всю продукцию бактерий [4,5]. Значительную часть зоопланктона по биомассе (от 10 до 40%) составляют простейшие [26,27], причем, их биомасса близка к биомассе ветвистоусых рачков и превосходит таковую коловраток. Время генерации простейших в естественных водоемах, как правило, меньше суток [8]; это означает, что суточная продукция простейших приблизительно равна их наличной биомассе. Эти данные свидетельствуют о том, что при деструкции РОВ, вероятно, основной поток вещества и энергии проходит через звено бактерии-простейшие.

После того, как факт питания простейших бактериями и бактерий РОВ стал неоспоримым, возник вопрос о том, как сказывается выедание бактерий простейшими на разрушении бактериями РОВ, т.е. какова роль простейших в процессах минерализации РОВ в очистных сооружениях и природных водоемах. Исследования, проведенные до конца 60-х годов, не решили этого вопроса, так как полученные результаты привели к нескольким противоречивым точкам зрения [12]. Последние работы [31,32,33,34,35,36,41,42,43] также не позволяют

прийти к определенному заключению о роли простейших в деструкции РОВ.

Как известно, для бактериального разрушения многих органических веществ, не содержащих азот или фосфор (углеводы, жиры, фенолы и т.д.), требуется присутствие в воде их минеральных соединений [10,11,13,14]. В работах, посвященных круговороту биогенных элементов и касающихся, в основном, фосфора, показано, что простейшие выделяют биогены в воду значительно быстрее, чем происходит регенерация их из тел бактерий при посмертном лизисе последних [28,29,38-40]. Отсюда вырисовывается один из возможных путей стимуляции простейшими разрушения РОВ: в условиях недостатка биогенных элементов простейшие, ускоряя их регенерацию, будут ускорять и бактериальную деструкцию РОВ. Этот путь кажется довольно реальным, поскольку имеются указания на то, что метаболиты простейших стимулируют потребление кислорода бактериями [37,45].

В большинстве упомянутых работ вопрос о роли простейших в деструкции РОВ рассматривается вне связи с конкретными условиями экспериментов, тогда как противоречивые выводы разных авторов, вероятно, могли бы быть объяснены различиями в условиях экспериментов, например, разной обеспеченностью биогенными элементами для развития бактерий. Поэтому в данной работе изучалось влияние выедания бактерий на скорость потребления ими РОВ в связи с конкретными условиями экспериментов при обеспечении биогенными элементами и их недостатке. Всего в экспериментальной работе могут быть выделены следующие разделы:

I. Изучение разрушения РОВ в накопительных культурах бактерий и простейших.

II. Изучение разрушения РОВ в проточных культурах бактерий и простейших.

III. Изучение участия простейших в круговороте биогенных элементов.

I. Изучение разрушения РОВ в накопительных культурах бактерий и простейших

В этом разделе проведены следующие группы экспериментов, в которых изучалось:

- 1) разрушение фенола в культуре бактерий и инфузорий *Paramecium caudatum* при обеспечении биогенами;
- 2) разрушение фенола в культуре бактерий и инфузорий *P. caudatum* при недостатке азота;
- 3) разрушение глюкозы в культуре бактерий и инфузорий *P. caudatum* при обеспечении биогенами;
- 4) разрушение глюкозы в культуре бактерий и инфузорий *P. caudatum* при недостатке азота.

В каждой группе проводились две серии экспериментов, отличающиеся лишь исходной численностью бактерий.

Эксперименты проводились на минеральной среде Пратта, в которую вносился фенол до исходной концентрации 100 мг/л или глюкоза - до концентрации 250 мг/л, поскольку последняя разрушается быстрее, чем фенол. Глюкоза и фенол были выбраны как модели легко-окисляемого природного РОВ, кроме того, фенол важен как токсикант, присутствующий в промышленных сточных водах, и его разрушение должно представлять практический интерес.

Для экспериментов первой и третьей группы использовалась полная среда Пратта, в остальных группах - среда Пратта, в которой концентрация нитратного азота была снижена до 1 мг N/л. Исходные культуры бактерий получались заражением природной водой среды Пратта с органическим веществом, используемым впоследствии в экспериментах. Параллельно на таких культурах бактерий поддерживались культуры простейших. Таким образом, поступающие в эксперименты организмы были адаптированы к экспериментальным условиям. Численность бактерий в экспериментах определялась прямым подсчетом под микроскопом (увеличение 900) в счетной камере Горяева при подкрашивании метиленовым синим [7]. Инфузории подсчитывались в камере Богорова под микроскопом МБС-1 при увеличении 24. Концентрация фенола определялась пирамидонным методом [3], глюкозы - реактивом с пикриновой кислотой [17].

Эксперименты проводились следующим образом. Ставились исходные культуры бактерий и простейших (опыт) и культуры одних бактерий (контроль). Исходная численность бактерий в опыте и контроле была одинаковой, так как опытные варианты получались из контрольного путем добавления к нему культуры простейших. Для того, чтобы

исходные условия среды были одинаковы в контроле и опытах, в контроль добавлялся фильтрат культуры простейших в соответствующем объеме. Фильтрация проводилась через мембранный фильтр № 6, пропускающий бактерии. В начале экспериментов подсчет организмов и химические определения проводились в исходных культурах до разлития их по повторностям, поэтому величины М и m в таблицах для исходных значений не приводятся. Число повторностей и длительности опытов указывается в таблицах. Во всех экспериментах, если это специально не оговорено, различия между измеряемыми величинами в опыте и контроле достоверны при 1%-ном уровне значимости. Эксперименты проводились в термостате при температуре 22°C, как наиболее благоприятной для развития простейших.

В экспериментах группы I и 3 на полной среде Пратта и глюкоза, и фенол разрушались быстрее в контроле, чем в опыте (табл. I-4). Количество разрушенного к концу опыта органического вещества положительно коррелирует с численностью бактерий в каждом варианте и в каждой серии экспериментов. Поэтому замедленное, по сравнению с контролем, разрушение органического вещества в опытах можно объяснить снижением численности бактерий вследствие их выедания инфузориями. Корреляция скорости разрушения РОВ с численностью бактерий говорит о том, что удельная (на единицу численности) активность бактерий была во всех вариантах примерно одинаковой, т.е. простейшие не изменяли свойств среды для бактерий ни в благоприятную, ни в неблагоприятную сторону. Таким образом, в этих экспериментах простейшие замедляли разрушение органического вещества бактериями.

Т а б л и ц а I

Изменение численности организмов и концентрации фенола
в экспериментах группы I, серия I

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 24 часа		Через 48 часов	
			М ±	m	М ±	m
I	2	3	4	5	6	7
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт I	I	2.2*	0.3	8.3	I.2
	опыт 2	6	9.4	I.6	I6.I	3.7

Таблица I (продолжение)

I	2	3	4	5	6	7
	опыт 3	12	20.2	1.9	48.7	4.5
	опыт 4	24	56.3	2.1	110.6	7.1
	опыт 5	48	80.5	4.8	128.5	9.1
Численность бактерий, млн кл./мл	контроль	16	88.1	8.1	200.3	15.2
	опыт 1	16	96.5	11.2	200.6	15.0
	опыт 2	16	66.5	7.1	172.4	13.4
	опыт 3	16	57.3	7.3	96.5	12.6
	опыт 4	16	48.7	6.2	72.0	9.4
	опыт 5	16	44.8	5.4	64.4	8.7
Концентрация фенола, мг/л	контроль	100	36.4	2.1	1.0	0.4
	опыт 1	100	40.2	1.8	1.2	0.6
	опыт 2	100	45.1	1.6	8.9	2.1
	опыт 3	100	47.8	1.3	32.8	3.0
	опыт 4	100	52.9	1.4	42.7	2.8
	опыт 5	100	62.3	1.6	44.8	2.9

*) В этой и следующих таблицах каждая величина – среднее из 6 повторностей.

В экспериментах группы 2 и 4 с недостатком азота (табл.5-8) органическое вещество разрушалось в вариантах с исходной численностью инфузорий 6, 12 и 24 экз./мл быстрее, чем в контроле, т.е. простейшие вызывали стимуляцию бактерий. В опыте 4 (исходная численность инфузорий 48 экз./мл) наблюдалось замедленное разрушение органического вещества. Здесь, очевидно, эффект снижения численности бактерий оказался сильнее стимулирующего эффекта присутствия инфузорий. В этих экспериментах нет корреляции между численностью бактерий и скоростью разрушения органического вещества, что говорит о различной удельной физиологической активности бактерий в разных вариантах. Как видно из табл.5-8, при недостоверных различиях в численности бактерий наблюдаются достоверные различия в скорости разрушения РОВ и наоборот.

Т а б л и ц а 2

Изменение численности организмов и концентрации
фенола в экспериментах группы I, серия 2

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 24 часа		Через 48 часов	
			М	$\pm m$	М	$\pm m$
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт I	12	22.1	1.8	48.3	3.4
	опыт 2	24	50.2	1.6	120.4	8.3
	опыт 3	48	82.6	2.7	136.3	7.8
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	96	136.8	8.2	210.4	8.3
	опыт I	96	114.1	12.9	184.1	14.0
	опыт 2	96	54.3	7.1	44.2	5.7
	опыт 3	96	40.6	6.2	23.7	5.1
Концентрация фенола, мг/л	контроль	100	42.4	1.7	1.2	0.1
	опыт I	100	62.6	2.3	2.5	1.0
	опыт 2	100	68.5	4.1	40.7	3.8
	опыт 3	100	68.1	4.0	60.3	3.6

Т а б л и ц а 3

Изменение численности организмов и концентрации
глюкозы в экспериментах группы 3, серия I

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 24 часа		Через 48 часов	
			М	$\pm m$	М	$\pm m$
I	2	3	4	5	6	7
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт I	6	19.6	1.7	58.3	5.9
	опыт 2	12	33.8	2.4	86.2	6.2
	опыт 3	24	60.2	3.1	110.7	7.8
	опыт 4	48	104.1	5.2	129.9	9.4
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	16	135.1	9.3	281.3	16.4
	опыт I	16	91.0	7.1	162.7	14.0
	опыт 2	16	70.1	5.2	120.4	7.5

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
	опыт 3	16	33.5	2.8	42.6	4.3
	опыт 4	16	5.1	0.8	4.3	1.4
Концентрация глюкозы, мг/л	контроль	250	140.4	6.1	11.6	4.1
	опыт 1	250	166.1	5.0	73.2	7.2
	опыт 2	250	181.2	4.9	115.4	8.1
	опыт 3	250	195.4	4.4	160.8	6.3
	опыт 4	250	210.7	4.7	192.5	7.5

Т а б л и ц а 4

Изменение численности организмов и концентрации
глюкозы в экспериментах группы 3, серия 2

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 24 часа		Через 48 часов	
			М	$\pm m$	М	$\pm m$
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт 1	6	23.9	2.1	76.4	4.0
	опыт 2	12	40.3	3.1	91.2	3.9
	опыт 3	24	72.4	4.3	124.6	4.2
	опыт 4	48	109.1	4.8	142.7	5.1
Численность бактерий, млн.экз./мл	контроль	80	241.4	10.1	453.6	14.1
	опыт 1	80	178.6	12.3	253.4	16.3
	опыт 2	80	145.2	11.4	212.7	13.0
	опыт 3	80	100.5	12.0	106.1	12.8
	опыт 4	80	79.4	7.3	64.3	8.5
Концентрация глюкозы, мг/л	контроль	250	108.2	6.2	0	
	опыт 1	250	120.3	6.3	24.7	7.8
	опыт 2	250	138.2	4.3	75.5	5.2
	опыт 3	250	160.7	5.4	117.2	6.3
	опыт 4	250	181.6	6.5	148.1	6.7

Изменение численности организмов и концентрации
фенола в экспериментах группы 2, серия I

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 48 часов		Через 96 часов	
			М	$\pm m$	М	$\pm m$
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт I	6	10.9	2.6	19.2	3.8
	опыт 2	12	26.3	3.5	32.3	4.3
	опыт 3	24	45.8	7.4	52.5	6.2
	опыт 4	48	67.7	9.1	66.1	5.7
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	18	32.5	5.3	59.8	3.3
	опыт I	18	26.7	2.8	48.3	4.5
	опыт 2	18	21.4	2.4	35.4	4.4
	опыт 3	18	19.8	1.7	21.7	3.0
	опыт 4	18	16.1	1.5	6.8	4.1
Концентрация фенола, мг/л	контроль	100	70.1	2.3	54.2	2.0
	опыт I	100	63.8	1.7	43.5	3.2
	опыт 2	100	57.1	1.6	38.1	3.3
	опыт 3	100	69.6	1.8	55.9	4.0
	опыт 4	100	76.2	2.2	67.4	3.8

Эффект различных исходных соотношений численности бактерий и инфузорий показан на рис. I-2. При условии обеспеченности биогенными элементами наблюдается следующая четкая зависимость: чем больше численность инфузорий, тем медленнее разрушается РОВ. При недостатке азота зависимость более сложная. Малые численности инфузорий вызывают слабую стимуляцию разрушения РОВ. По мере увеличения численности инфузорий скорость разрушения РОВ сначала увеличивается и достигает максимума, а затем снижается до величин меньших, чем в контроле, т.е. существует некоторое соотношение численности простейших и бактерий, оптимальное для разрушения РОВ при недостатке биогенов. В наших экспериментах оно равнялось примерно 12 экз./мл: 16 млн.кл./мл и 24 экз./мл : 72 млн.кл./мл, т.е. $0.75 \cdot 10^{-6}$ и $0.33 \cdot 10^{-6}$ экз./кл соответственно.

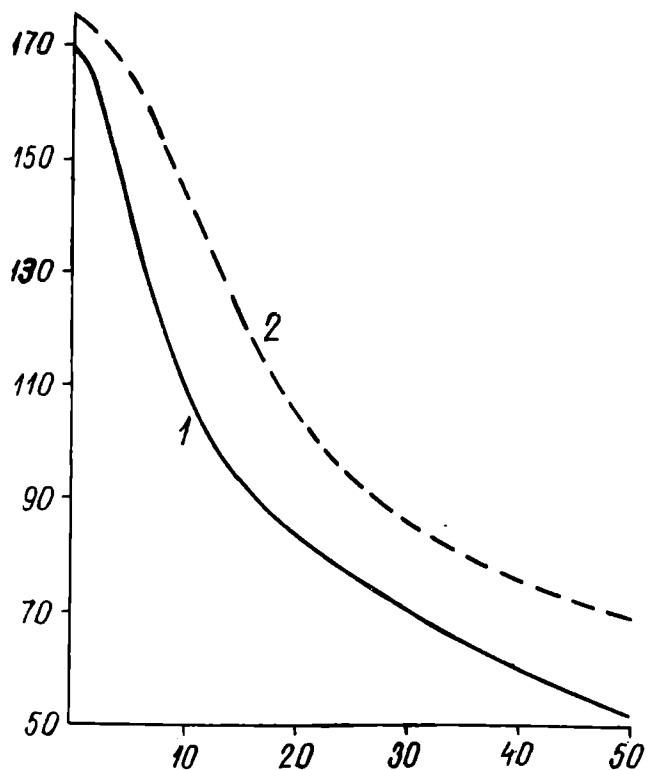


Рис.1. Зависимость между скоростью разрушения РОВ и исходной численностью инфузорий при обеспечении биогенами.

1 - при исходной численности бактерий

16 млн.кл./мл; 2 - при исходной численности - 88 млн.кл./мл. По оси ординат - количество разрушенного РОВ за 48 часов (средние по глюкозе и фенолу величины), мг/л; по оси абсцисс - исходное количество инфузорий, экз./мл.

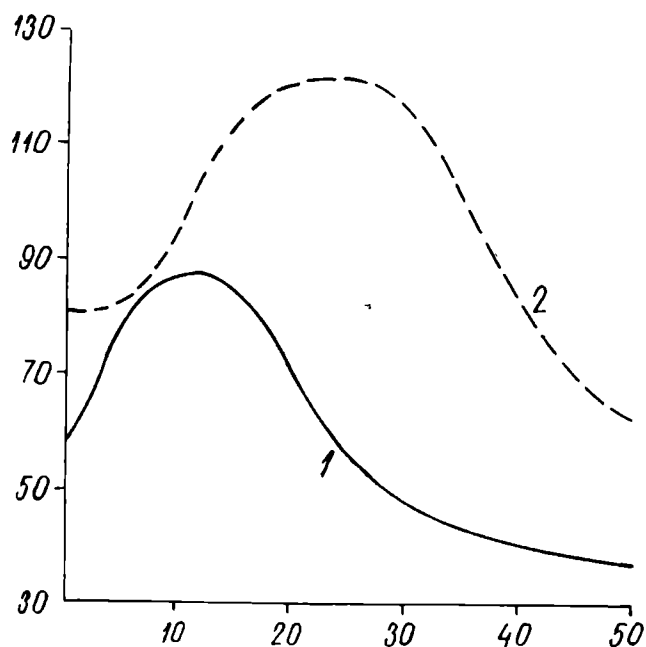


Рис.2. Зависимость скорости разрушения РОВ от исходной численности инфузорий при недостатке азота.

1 - при исходной численности бактерий

16 млн.кл./мл; 2 - при исходной численности - 73 млн.кл./мл. По оси ординат - количество разрушенного РОВ за 96 часов (средние по глюкозе и фенолу величины), мг/л; по оси абсцисс - исходная численность инфузорий, экз./мл.

П. Изучение разрушения РГВ в проточных культурах бактерий и простейших

На основании результатов экспериментов с накопительными культурами можно было предполагать, что ускорение разрушения РОВ бактериями в присутствии простейших вызывается, в частности, выделением простейшими биогенов и ускорением их круговорота. Для подтверждения этого предположения были проведены дальнейшие исследования на проточных культурах, которые в некоторых отношениях имеют преимущество перед накопительными. При проточном культивировании устанавливаются довольно постоянные численности организмов и постоянная низкая концентрация органического вещества, что близко к природным условиям.

Т а б л и ц а 6
Изменение численности организмов и концентрации
фенола в экспериментах группы 2, серия 2

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 48 часов		Через 96 часов	
			М	± m	М	± m
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт 1	6	15.6	1.2	26.2	2.4
	опыт 2	12	28.2	1.6	42.4	3.2
	опыт 3	24	49.3	2.0	57.1	2.9
	опыт 4	48	66.1	2.6	72.0	3.4
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	72	119.4	6.8	167.0	8.1
	опыт 1	72	116.9	7.5	158.1	9.0
	опыт 2	72	96.5	9.0	124.2	11.2
	опыт 3	72	83.3	4.7	88.7	7.4
	опыт 4	72	65.2	4.3	49.1	6.9
Концентрация фенола, мг/л	контроль	100	63.4	1.6	42.1	1.0
	опыт 1	100	59.5	1.7	42.2	3.2
	опыт 2	100	52.3	1.2	25.6	2.4
	опыт 3	100	49.4	1.6	21.3	2.1
	опыт 4	100	66.8	2.3	51.2	2.8

Были проведены следующие эксперименты с проточными культурами:

- 1) бактерии на полной среде Пратта с фенолом при скорости разбавления (D) = 0.04 час^{-1} ;
- 2) бактерии и инфузории *P. caudatum* на полной среде Пратта с фенолом при $D = 0.04 \text{ час}^{-1}$;
- 3) бактерии на полной среде Пратта с фенолом при $D = 0.02 \text{ час}^{-1}$;
- 4) бактерии и инфузории *P. caudatum* на полной среде Пратта с фенолом при $D = 0.02 \text{ час}^{-1}$;
- 5) бактерии на среде Пратта с фенолом при недостатке азота, $D = 0.02 \text{ час}^{-1}$;
- 6) бактерии и инфузории *P. caudatum* на среде Пратта с фенолом при недостатке азота, $D = 0.02 \text{ час}^{-1}$;
- 7) бактерии на полной среде Пратта с глюкозой, $D = 0.08 \text{ час}^{-1}$;

Т а б л и ц а 7

Изменение численности организмов и концентрации
глюкозы в экспериментах группы 4, серия I

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 48 часов		Через 96 часов	
			M	$\pm m$	M	$\pm m$
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт I	6	26.2	2.9	72.8	6.6
	опыт 2	12	56.1	3.3	93.4	7.1
	опыт 3	24	87.0	3.8	104.2	6.4
	опыт 4	48	105.1	4.8	112.9	7.5
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	16	64.2	2.3	85.8	2.8
	опыт I	16	30.7	3.0	53.6	6.7
	опыт 2	16	27.5	3.7	28.5	6.3
	опыт 4	16	4.7	1.7	7.9	4.0
	опыт 3	16	21.8	3.9	22.3	7.4
Концентрация глюкозы, г/л	контроль	250	208.4	2.7	183.4	5.6
	опыт I	250	183.2	2.9	158.3	6.0
	опыт 2	250	170.3	2.8	142.7	6.1
	опыт 3	250	194.1	2.1	177.8	5.5
	опыт 4	250	225.6	2.1	211.2	5.3

- 8) бактерии и жгутиконосцы *Pleuromonas jasculans* на полной среде Пратта с глюкозой, $D = 0.08 \text{ час}^{-1}$;
- 9) бактерии на полной среде Пратта с глюкозой, $D = 0.08 \text{ час}^{-1}$;
- 10) бактерии и жгутиконосцы *P. jasculans* на полной среде Пратта с глюкозой, $D = 0.06 \text{ час}^{-1}$;
- 11) бактерии на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.06 \text{ час}^{-1}$;
- 12) бактерии и жгутиконосцы *P. jasculans* на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.06 \text{ час}^{-1}$;
- 13) бактерии на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.05 \text{ час}^{-1}$;
- 14) бактерии и жгутиконосцы *P. jasculans* на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.05 \text{ час}^{-1}$;

Т а б л и ц а 8

Изменение численности организмов и концентрации глюкозы
в экспериментах группы 4, серия 2

Измеряемая величина	Вариант экспери- мента	Исход- ные данные	Через 48 часов		Через 96 часов	
			М	$\pm m$	М	$\pm m$
Численность инфузорий, экз./мл	контроль	0	0		0	
	опыт 1	6	26.5	1.9	86.3	5.7
	опыт 2	12	72.3	2.1	103.6	6.1
	опыт 3	24	87.4	2.3	116.2	6.0
	опыт 4	48	131.7	2.4	124.1	6.2
Численность бактерий, млн.кл./мл	контроль	73	154.1	5.1	185.1	5.8
	опыт 1	73	161.9	6.2	181.6	10.2
	опыт 2	73	125.4	3.7	156.4	7.2
	опыт 3	73	117.3	5.6	115.8	9.7
	опыт 4	73	54.2	3.4	46.1	6.7
Концентрация глюкозы, мг/л	контроль	250	179.3	2.0	149.1	2.0
	опыт 1	250	171.2	2.8	145.6	4.1
	опыт 2	250	157.4	1.9	117.4	5.3
	опыт 3	250	140.3	1.5	109.1	4.8
	опыт 4	250	183.4	2.2	168.7	4.3

I5) бактерии на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.03 \text{ час}^{-1}$;

I6) бактерии и жгутиконосцы *P. jaculans* на среде Пратта с глюкозой при недостатке азота, $D = 0.03 \text{ час}^{-1}$.

Таким образом, одна половина экспериментов служила контролем (эксперименты с нечетными номерами) для другой (эксперименты с четными номерами – опыты). Подсчет численности организмов производился так же, как и в первом разделе; для удобства составления баланса органического вещества численность организмов переводилась в единицы сухого веса. Глюкоза определялась реактивом с фенолом [2]; в экспериментах I1–I6 определялась также концентрация растворенных форм азота по гидрохимическим методикам [1]. Техника проведения экспериментов на проточных культурах описана ранее [22–24]. Для анализа взаимоотношений бактерий и простейших в процессе разрушения РОВ были использованы математические модели [22,24].

Во всех экспериментах в культиваторе устанавливались стационарные состояния, т.е. достаточно постоянные концентрации РОВ и азота и численность организмов (табл.9). Для достижения стационарного состояния в системе РОВ–бактерии–простейшие требуется больший период времени (около I месяца), чем в системе РОВ–бактерии. Как показывают данные (табл.9), в экспериментах на полной среде Пратта стационарные концентрации и глюкозы, и фенола в культиваторе выше, а численность бактерий ниже в присутствии простейших, чем без них. Это значит, что в единицу времени системой бактерии–простейшие в этих условиях разрушается органического вещества меньше, чем одними бактериями. Здесь простейшие так же, как и в экспериментах на накопительных культурах при благоприятных для бактерий условиях замедляют разрушение последними РОВ, снижая численность бактерий и не повышая их активности. Обратная картина наблюдается в экспериментах при недостатке азота. Здесь стационарные концентрации РОВ выше в культиваторе с одними бактериями (контроль), чем в присутствии простейших, т.е. при недостатке азота простейшие стимулируют разрушение РОВ бактериями. При этом органическое вещество в опыте разрушается быстрее, несмотря на то, что численность бактерий в нем меньше, чем в контроле. Это свидетельствует о том, что активность бактерий в данном случае выше в присутствии простейших.

Стационарные значения компонентов в экспериментах,
мг (сухой вес)/л

№№ экспе- римен- тов	Скорость разбав- ления (Д), час ⁻¹	Контроль		Опыт		
		РОВ	бактерии	РОВ	бактерии	простейшие
I и 2	0.04	10.4	7.6	19.7	1.6	0.9
3 и 4	0.02	4.9	10.3	10.2	0.9	1.4
5 и 6	0.02	23.2	0.8	21.8	0.8	0.4
7 и 8	0.08	8.9	11.5	9.5	10.6	0.3
9 и 10	0.06	6.7	12.2	11.0	6.3	1.9
11 и 12	0.06	27.1	8.9	17.8	6.3	1.6
13 и 14	0.05	32.2	6.6	27.2	6.5	0.7
15 и 16	0.03	34.0	4.7	30.6	3.6	0.9

Примененные здесь математические модели хорошо соответствовали поведению экспериментальных систем, что позволило использовать их для анализа взаимоотношений бактерий и простейших. Судя по величинам коэффициентов в математических моделях, в культиваторе с простейшими присутствовал азот в более приемлемой для бактерий форме, чем поступающий со средой нитратный азот. К тому же концентрация общего азота в опытах была выше, чем в контроле.

Из анализа моделей, приводимых в литературе, адекватность которых была подтверждена экспериментально [33-35,43], следует, что если скорость роста бактерий является функцией концентрации органического вещества, то простейшие, в принципе, могут лишь замедлять его разрушение бактериями. Наши результаты находятся в соответствии с результатами работ по проточным культурам бактерий и простейших. В работе с культурами инфузорий *Tetrachimena pyriformis* и бактерий *Aerobacter aerogenes* Р.Кэнейл [33] обнаружил, что после вымыва инфузорий из культиватора при $D = 0.177$ час⁻¹ концентрация сахарозы в культиваторе падала с 40 мг/л до 8 мг/л, а численность бактерий увеличивалась. В его опытах лимитирующим фактором была концентрация сахарозы. В экспериментах с искусственной сточной жидкостью Кэрдс и Фей [36] наблюдали, что на выходе

из хемостата концентрация РОВ была в серии с простейшими примерно в два раза ниже, чем без них. В сточной жидкости отношение углерода к азоту равнялось 32; это позволяет считать, что азот был лимитирующим фактором. В другой работе [42] авторы на основании результатов своих экспериментов сделали вывод, что выедание снижает численность "жертв" (бактерий) и уменьшает скорость потребления ими субстрата. Джоунс [41] получил наилучшие результаты по очистке искусственного стока на 2-х ступенчатой проточной установке, когда в культиваторе первой ступени были лишь бактерии.

III. Изучение участия простейших в круговороте биогенных элементов

В этом разделе работы эксперименты проводились так, чтобы разрушение РОВ проходило не за счет однократного использования какого-то исходного запаса биогенов, а по возможности, только за счет круговорота их внутри замкнутой системы. Для этого подходит стационарная фаза роста накопительных культур, так называемое "плато", когда исходное количество биогенов уже истрачено на синтез бактериальной биомассы, и процессы регенерации биогенов и их круговорота начинают приобретать решающее значение для деструкции РОВ. Всего были проведены три серии экспериментов, отличающиеся друг от друга исходной концентрацией общего растворенного азота и исходной численностью бактерий и инфузорий (таблица IO).

Т а б л и ц а IO

Исходные и стационарные (на "плато") значения концентраций компонентов культур в экспериментах, мг (сухой вес)/л

Серия и вариант эксперимента	Бактерии				Инфузории		Общий растворенный азот	
	Живые		Мертвые					
	исходная	на плато	исходная	на плато	исходная	на плато	исходная	на плато
I	2	3	4	5	6	7	8	9
контроль	2.95	2.44	2.04	3.87	0	0	0.18	0.06
опыт	2.95	2.60	2.04	0.61	0.20	2.83	0.18	0.20

ЭН

	I	2	3	4	5	6	7	8	9
2	контроль	3.80	4.83	8.12	8.47	0	0	0.10	0.09
	опыт	3.80	2.24	8.12	0.85	0.19	5.24	0.10	0.32
3	контроль	0.06	2.07	0	5.52	0	0	0.67	0.06
	опыт	0.06	2.46	0	0.37	0.20	3.21	0.67	0.22

Культивирование и подсчет организмов, а также химические определения производились так же, как и во втором разделе. В качестве органического вещества использовался фенол в исходной концентрации 50 мг/л. Из простейших для опытов использовались инфузории *Cyclidium glaucoma* O.F.Muller. Для того, чтобы исключить влияние атмосферного азота и иметь общее количество растворенного азота постоянным на протяжении всего эксперимента, последний проводился в колбах с атмосферой над жидкостью, состоящей из смеси аргона и кислорода. Для анализа процессов, происходящих в культурах, была составлена математическая модель [25], которая, в отличие от предыдущих моделей, учитывала отмирание организмов и динамику численности живых и мертвых бактерий. Они различались под люминесцентным микроскопом при подкрашивании акридин-оранжем.

Эксперименты продолжались 7 суток, к этому времени в большинстве вариантов фенол полностью разрушился, а бактерии и инфузории достигли относительно устойчивой максимальной численности, т.е. состояние "плато". Во второй серии, в контроле, исходные величины компонентов оказались близкими к величинам стационарного состояния и оно было достигнуто практически на третьи сутки. При этом фенол разрушался культурой бактерий, находящейся на стационарной фазе роста, относительно медленно. Разрушение шло, благодаря круговороту азота в пределах бактериального населения.

Во всех сериях экспериментов концентрация общего растворенного азота при состоянии "плато" выше в присутствии простейших, чем без них; общая численность бактерий в контроле выше за счет мертвых бактерий, которых очень мало в присутствии простейших; численность живых бактерий в опыте и контроле примерно одинакова, но скорость разрушения фенола выше в опытных вариантах. Анализ математических моделей, которые в основном хорошо соответствовали экспе-

ментальным данным [25], позволяет понять причину ускорения разрушения РОВ в присутствии консументов бактерий. Если нет выедания бактерий, круговорот биогенов осуществляется в пределах бактериальной популяции: при лизисе мертвых клеток освобождаются биогены, которые используются живыми клетками. При выедании бактерий какими-либо консументами, в частности простейшими, последние в процессе своего метаболизма выделяют биогены быстрее, чем это происходит при лизисе мертвых бактерий. Например, в экспериментах второго варианта регенерация азота лизирующимися мертвыми клетками бактерий при их концентрации около 120 млн.кл./мл происходила примерно в 1.5 раза медленней, чем при выедании популяции бактерий численностью около 50 млн.кл./мл. Кроме того продуктами выделения инфузорий являются восстановленные соединения азота, такие, как аммиак и аминокислоты [43,44], мочевины и мочевая кислота [6], которые более приемлемы для бактерий, чем, например, нитраты [13,14,21]. Таким образом, концентрация растворенного азота в воде выше и он находится в более усвояемой форме при выедании бактерий, чем без выедания. В выедаемой популяции живых клеток становится больше, чем мертвых; создается впечатление об омоложении бактериальной популяции за счет предпочтительного потребления мертвых клеток. Однако в примененной здесь математической модели, хорошо соответствующей экспериментальным данным, заложена посылка о избирательности питания простейших. Снижение численности мертвых бактерий в присутствии простейших происходит в результате увеличения скорости размножения и снижения скорости отмирания бактерий при повышении концентрации лимитирующего биогена. Концентрация же лимитирующего биогена повышается вследствие ускорения его регенерации через звено консументов. Поэтому ускорение разрушения РОВ бактериями в присутствии простейших может наблюдаться лишь в условиях недостатка биогенных элементов. Некоторые литературные данные также свидетельствуют в пользу этого. Выедание бактерий инфузориями в богатых биогенами очистных прудах уменьшало скорость разрушения органического вещества загрязнений [33]. Аналогичный результат был получен на проточных культурах [42].

Выводы

1. Роль простейших в процессе разрушения РОВ бактериями неоднозначна, а зависит от конкретных условий среды. При обеспечении биогенными элементами и прочих благоприятных для бактерий условиях простейшие, очевидно, лишь замедляют разрушение РОВ, снижая численность бактерий путем их выедания. В этом случае они не могут увеличить активность бактерий. При недостатке биогенных элементов для бактерий простейшие ускоряют разрушение РОВ бактериями, если выедание последних нечрезмерно.

2. Стимуляция простейшими разрушения РОВ бактериями при недостатке биогенов вызывается тем, что простейшие ускоряют круговорот биогенов и выделяют их в наиболее приемлемой для бактерий форме. Ускорение круговорота биогенов в системе бактерии-простейшие наблюдается потому, что регенерация биогенов из тел бактерий через звено простейших происходит быстрее, чем при посмертном лизисе бактерий. В природных водоемах, как правило, наблюдается нехватка биогенных элементов, поэтому консументы бактерий должны ускорять деструкцию органического вещества. Это является очевидно, частным случаем более общей закономерности, согласно которой, как было показано в работе М.М.Камшилова с сотрудниками [10], увеличение разнообразия в биоценозе вызывает ускорение процессов круговорота биогенов и, как следствие этого, ускорение деструкции органического вещества.

Л и т е р а т у р а

1. А л е к и н О.А., С е м е н о в А.Д., С к о п и н ц е в Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
2. Б и к б у л а т о в Э.С., С к о п и н ц е в Б.А. Определение общего содержания растворенных углеводов в природных водах в присутствии гумусовых веществ. — Гидрохим.матер., 1974, т.60, с.179-185.
3. В е л и ч к е в и ч А.К. Определение фенолов с диметиламинантипирином (пирамидоном). Методич.указ.М., 1966, № 30, с.12-14.
4. Г а к Д.З. Применение новых принципов расчета бактериальной продукции водоема на примере Киевского водохранилища. — В кн.:

Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Лиственичное на Байкале, 1969, ч.2, с.39-41.

5. Г а к Д.З. О роли бактерий в питании зоопланктона водохранилищ Днепра.- ДАН СССР, 1972, т.203, № 3, с.696-697.
6. Д о г е л ь В.А. Общая протистология. М., 1951. 371 с.
7. Ж у к о в Б.Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиконосцев подотряда *Vodonida*, Holland. Автореф.канд.дисс. Борок. 1970. 17 с.
8. З а и к а В.Е., А в е р и н а Т.Ю. О темпах деления некоторых видов черноморских инфузорий.- Вестн. зоол., 1969, № 2, с.64-68.
9. К а л а б и н а М.М. Распад фенолов в стоячих и текущих водоемах. М.-Л., 1934, с.63-67.
10. К а м ш и л о в М.М., К о с т я е в В.Я., Л а п т е в а Н.А., Ж у к о в Б.Ф., Г о р я ч е в а Н.В., М и к р я к о в а Т.Ф., У м о р и н П.П., Б а р о н к и н а Л.И., З а х а р о в а Л.А., Изучение деструкции фенола в модельных биоценозах.- В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с.184-200.
11. К о с т я е в В.Я. Некоторые закономерности разрушения фенола в р.Волге и ее притоках.- В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с.206-211.
12. К р ю ч к о в а Н.М. Роль простейших в процессах самоочищения водоемов.- Усп.соврем.биол., 1968, 65, № 3, с.466-476.
13. М и к р я к о в а Т.Ф., К л а й н Н.П. Влияние различных факторов на распад фенола.- В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с.135-139.
14. Н а б и в а н е ц Б.И., Г а р а с е в и ч И.Г., К а ч а н В.И. Влияние различных факторов на скорость разложения глюкозы в природных водах.- Гидробиол.ж., 1975, т.11, № 4, с.729-734.
15. Н и к и т и н с к и й Я . Я . Отчет Комиссии по производству опытов биологической очистки сточных вод на полях орошения г.Москвы. отд.1.1. М., 1907.
16. П е т р о в а М.А. Пути ассимиляции растворенного органического вещества планктонными организмами.- Экология, 1973, № 4, с.5-12.

17. П у ш к и н а Н.Н. Биохимические методы исследования. Руководство для врачей-гигиенистов и профпатологов. М., 1963, с.96-99.
18. Р о г о в с к а я Ц.И., Л а з а р е в а М.Ф. Интенсификация процессов биохимической очистки сточных вод.- Микробиол., 1959, т.28, вып.4, с.429-435.
19. Р о м а н е н к о В.И. К методике определения продукции бактерий в воде и выедание их дафниями.- В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Лиственичное на Байкале, 1969, ч.2, с.39-41.
20. Р о м а н е н к о В.И., К о р е н ь к о в В.Н. Бактериальное восстановление ионов CrO_4 - Информ.бюлл. "Биол. внутр.вод", 1975, № 25, с.5-8.
21. Т и м о ф е е в а А.Г. Азотное и углеродное питание почвенных спорообразующих бактерий.- Тр.Ин-та микробиол., 1954, вып.3, с.98-124.
22. У м о р и н П.П. Разрушение фенола системой "хищник-жертва".- Ж.общ.биол., 1974, т.35, № 1, с.119-125.
23. У м о р и н П.П. Дозирующее устройство для проточных культур.- Информ.бюлл. "Биол.внутр.вод", 1975, № 27, с.69-70.
24. У м о р и н П.П. Взаимоотношения бактерий и жгутиконосцев при разрушении органического вещества.- Ж.общ.биол., 1976, т.37, № 6, с.831-835.
25. У м о р и н П.П., К л а й н Н.П. Влияние простейших на разрушение органического вещества бактериями.- Ж.общ.биол., 1977, т.38, № 4, с.573-580.
26. Щ е р б а к о в А.П. Продуктивность Глубокого озера. Сообщение III. Планктонные простейшие.- Тр.ВГБО, 1963, № 13, с.13-24.
27. Щ е р б а к о в А.П. Численность и биомасса простейших в планктоне евтрофного озера.- Гидробиол.ж., 1969, т.5, № 2, с.14-22.
28. B a r s d a t e R.J., P r e n t k i R.T., F e n c h e l T. Phosphorus cycle of model ecosystem: significance for decomposer food chains and effect of bacterial grazers.- Oikos, 1974, v.25, N 3, p.239-251.

29. B u e c h l e r D.G., D i l l o n R.D. Phosphorus regeneration in fresh water paramecia.- J.Protozool., v.21, N 2, p.339-343.
30. B u s w e l l J.A., T w o m e y D.G. Utilization of phenols and cresols by *Bacillus stearatothermophilis*, strain PH 24.- J.Gen.Microbiol., 1975, v.87, N 2, p.377-379.
31. C a n a l e R.P. Predator-prey relationship in a model for activated sludge process.- Biotechn.Bioeng., 1970, v.11, N 5, p.887-907.
32. C a n a l e R.P. An analysis of model describing predator-prey interaction.- Biotechn. Bioeng., 1970, v.12, N 3, p.373-378.
33. C a n a l e R.P., L u s t i g T.D., K e h r b e r g e r P.M., S a l o G.E. Experimental and mathematical modelling studies of protozoan predation on bacteria.- Biotechn. Bioeng., 1970, v.15, N 4, p.707-728.
34. C a n a l e R.P., A s c e A.M., C h e n g F.E. Oxygen utilization in bacterial-protozoan community.- J.Env.Engin. Division EEI, 1974, p.171-185.
35. C u r d s C.R., F e y J.G. The effect of ciliated protozoa on the fate of *Escherichia coli* in the activated sludge process.- Water Res.1969, v.3, N 11, p.853-869.
36. C u r d s C.R. Computer simulation of some complex microbial food chains.- Water Res., 1974, v.8, N 10, p.769-780.
37. J e n s e n A.L., B a l l R.S. Variation in the availability of food as a cause of fluctuations in predator and prey population densities.- Ecology, 1970, v.51, N 3, p.517-520.
38. J o h a n n e s R.E. Phosphorus excretion and body size in marine animals: Microzooplankton and nutrient regeneration. - Science, 1964, N 3646, p.923-924.
39. J o h a n n e s R.E. Influence of marine protozoa on nutrient regeneration.- Limnol. Oceanogr., 1965, v.10, N 3, p.434-442.
40. J o h a n n e s R.E. Nutrient regeneration in lakes and oceans.- Advances Microbiol. Sea, 1968, v.1, p.203-218.

41. J o n e s G.L. Role of protozoa in waste purification systems.
- Nature, 1973, v.243, N 5409, p.546-547.
42. P i r t S.J., B a z i n M.J. Possible adverse effect of protozoa on effluent purification system.- Nature, 1972, v.239, N 5370, p.290-292.
43. R u i c h i S., K o b e e K., S h u i c h i A. Some experiments and analysis of a predator-prey model interactions between Colpidium campylum and Alcaligenes faecalis in continuous and mixed culture.- Biotechn. Bioeng., 1975, v.17, N 2, p.167-184.
44. S o l d o A.T., von W a g t e n d o n k W.J. Nitrogen metabolism in Paramecium aurella.- J.Protozool., 1961, N 8 (1), p.41-45.
45. S t r a s k r a b o v a V., L e g n e r M. The quantitative relation of bacteria and ciliates to water pollution.- In: Advances in water pollution research. Oxford and N.Y., 1969, p.57-67.

УДК 577.472(028)

Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище в 1973-74 гг. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. - В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.3-17.

Приводятся данные по концентрации хлорофиллов "а", "б", "с", феопигментов, каротиноидов, измеренных спектрофотометрически, и величинам их отношений в русловой зоне, пойменных и прибрежно-мелководных участках водохранилища в разные сроки безледного периода 1973-74 гг. Отмечено значительное повышение содержания хлорофилла по сравнению с наблюдавшимся в 1958 и 1970 гг. Делается заключение об усилившемся эвтрофировании водоема. Лит.- 13 назв., илл.-3, табл. - 7.

УДК 577.472(028)

Влияние продолжительного затемнения на жизнеспособность и пигменты некоторых пресноводных планктонных диатомей. Елизарова В.А. - В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.18-35.

Установлено, что потенциальная выживаемость планктонных диатомей в условиях продолжительного отсутствия света 1) варьирует в зависимости от видовой принадлежности; 2) зависит от температуры среды; 3) снижается с увеличением срока затемнения. Фотосинтетические пигменты водорослей при длительном затемнении разрушаются, причем скорость деструкции хлорофилла опережает таковую каротиноидов. К моменту полной гибели у исследованных культур остается 40-60% хлорофилла "а" от первоначальной концентрации, а содержание его в расчете на клетку снижается примерно вдвое. Лит.- 39 назв., илл. - 3, табл. - 7.

УДК 582.26(282.247.41) + 574.633

Фитопланктон как индикатор сапробности вод Главного плеса Рыбинского водохранилища. Кузьмин Г.В., Охупкин А.Г., Ильинский А.Л. - В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.36-52.

Впервые приводятся данные о сапробности воды Рыбинского водохранилища по материалам 20-летних наблюдений (1954-1973 гг.). Показано, что довольно стабильный состав индикаторных видов фитопланктона, характерный для периода 1954-1965 гг., в дальнейшем стал изменяться в сторону снижения числа и обилия чистоводных элементов. Параллельно увеличивалась сапробность в весенний сезон, она стала превышать сапробность в летний и осенний сезоны. Лит.- 18 назв., илл. - 5, табл. - 4.

УДК 582.26 (282.247.41) + 574.633

Характеристика сапробности Куйбышевского водохранилища. Оханкин А.Г. Кузьмин Г.В. - В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.53-63.

По методу Пантле-Бука с применением списка индикаторных видов Сладечека, проведен анализ фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Материал получен авторами в 13 рейсах 1969, 1970, 1972 и 1975 гг. Показано, что в целом по водохранилищу наиболее высокая сапробность наблюдается весной. Летом в озерном участке происходит ее заметное снижение. Сравнение современного сапробного состояния водохранилища с таковым реки до зарегулирования показало, что сапробность возросла. Лит. - 18 назв., илл. - 1, табл. - 3.

УДК 582.26 - I4:537.533.35

О морфологической изменчивости панциря в популяциях *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. (Bacillariophyta). Генкал С.И. - В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.64-72.

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа было проведено изучение четырех популяций *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. и выявлен диапазон изменчивости панциря. Показано, что во всех изученных популяциях *S. astraea* проявляет значительную морфологическую изменчивость структурных элементов створки. Лит. - 9 назв., илл. - 24, табл. - 4.

УДК 582.251.72 + 582.264.12

Влияние солей свинца и кадмия на зеленых жгутиконосцев. Аникиши-

на Л.А., Виноградова Г.И., Аникушин Н.Ф., Саралова Е.Е. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.73–83.

Исследовано влияние солей свинца и кадмия на рост, пигментный комплекс, ультраструктуру и проницаемость цитоплазматической мембраны для ионов K^+ и Na^+ у эвглен и хламидомонад. Установлено, что малые дозы токсикантов (0.001 мг-мон/л) стимулировали рост жгутиконосцев. Высокие концентрации вызывали глубокие изменения в структуре хлоропластов, пигментном комплексе, снижалась способность цитоплазматической мембраны удерживать ионы. Лит. — 11 назв., илл. — 10.

УДК 582.282.23-115.1

Устойчивость розовых дрожжей к коротковолновому ультрафиолетовому облучению. Солнцева И.О. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.84–103.

1. Изучено отношение к УФ-облучению ($\lambda = 254$ нм, доза 4300 и 1×10^5 эрг/мм²) 24-х природных штаммов розовых дрожжей. 2. Проведены опыты по отбору на устойчивость к коротковолновому УФ-облучению с культурой клеток *Rhodotorula glutinis*. 3. Выявлено отношение к однократному облучению УФ-радиации $\lambda = 254$ нм доз от 430 — 6.9×10^5 эрг/мм² клеток *Rhodotorula glutinis*. Лит. — 25 назв., илл. — 5, табл. — 2.

УДК 593.16.08

Система воротничковых жгутиконосцев (*Choanoflagellida* Kent, Protozoa). Жуков Б.Ф. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.104–112.

Статья посвящена выяснению связей между отдельными таксонами в пределах отряда *Choanoflagellida*. Рассмотрены основные пути развития и усложнения воротничковых жгутиконосцев от исходной наиболее простой формы типа *Monosiga*. Предложена система отряда. Лит. — 8 назв., табл. — 1.

УДК 593.16.08

Новые и редкие виды зоофлагеллат в бассейне р.Волги. Жуков Б.Ф.,

Мыльников А.П., Моисеев Е.В. – В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.113-127.

В статье приведены результаты фаунистических исследований, проведенных в последние 2-3 года лабораторией биологии низших организмов. Приведены описания и рисунки редких и новых видов зоофлагеллат из пяти отрядов: *Choanoflagellida*, *Vicosoecida*, *Kinetoplastida*, *Retortamonadida* и *Diplomonadida*. Впервые для фауны СССР отмечено 18 видов, 1 род и 6 видов новые для науки. Лит. – 13 назв., табл. – 3.

УДК 593.161:574.5(28)

Анаэробные поли- и ризомастигины некоторых полисапробных зон. Мыльников А.П. – В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.128-136.

Изучена фауна анаэробных жгутиконосцев (31 вид) очистных сооружений, полей фильтрации и прудов зоопарка г.Москвы. Преобладают полимастигины. Общая численность жгутиконосцев составила в среднем 200-400 экз./мл, максимальная – 30 тыс.экз./мл. Выявлена гибель анаэробных форм при аэрации. Определены границы выживаемости по отношению к окислительно-восстановительному потенциалу. Дана методика культивирования некоторых видов. Анаэробнозис выделенных в культуру видов оказался различным. Лит. – 16 назв., илл. – 3, табл. – 1.

УДК 576.8:547.562

Роль простейших в разрушении растворенного органического вещества. Уморин П.П. – В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с.137-158.

Изучено разрушение фенола и глюкозы в накопительных и проточных культурах бактерий и простейших (жгутиконосцев и инфузорий). Предложены математические модели процессов, происходящих в экспериментах. Показано, что роль простейших в процессе разрушения растворенного органического вещества неоднозначна и зависит от обеспеченности среды биогенами. Лит. – 45 назв., илл. – 2, табл. – 10.

И.Л.Пырина, Л.Е.Сигарева. Содержание пигментов фитопланкто- на в Иваньковском водохранилище в 1973-1974 гг.	3
В.А.Елизарова. Влияние продолжительного затемнения на жизнеспособность и пигменты некоторых пресноводных планктонных диатомей	18
Г.В.Кузьмин, А.Г.Охупкин, А.Л.Ильинский. Фитопланктон как индикатор сапробности вод Главного плеса Рыбин- ского водохранилища	36
А.Г.Охупкин, Г.В.Кузьмин. Характеристика сапробности Куй- бышевского водохранилища	53
С.И.Генкал. О морфологической изменчивости панциря в по- пуляциях <i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun. (<i>Bacillariophyta</i>)	64
Л.А.Аникушина, Г.И.Виноградова, Н.Ф.Аникушин, Е.Е.Сара- лова. Влияние солей свинца и кадмия на зеленых жгу- тиконосцев	73
И.О.Солнцева. Устойчивость розовых дрожжей к коротковолно- вому ультрафиолетовому облучению	84
Б.Ф.Жуков. Система воротничковых жгутиконосцев (<i>Choano- flagellida</i> Kent, Protozoa)	104
Б.Ф.Жуков, А.П.Мыльников, Е.В.Моисеев. Новые и редкие виды зоофлагеллят в бассейне р.Волги	113
А.П.Мыльников. Анаэробные поли- и ризомастигины некото- рых полисапробных зон	128
П.П.Уморин. Роль простейших в разрушении растворенного органического вещества	137
Рефераты	159