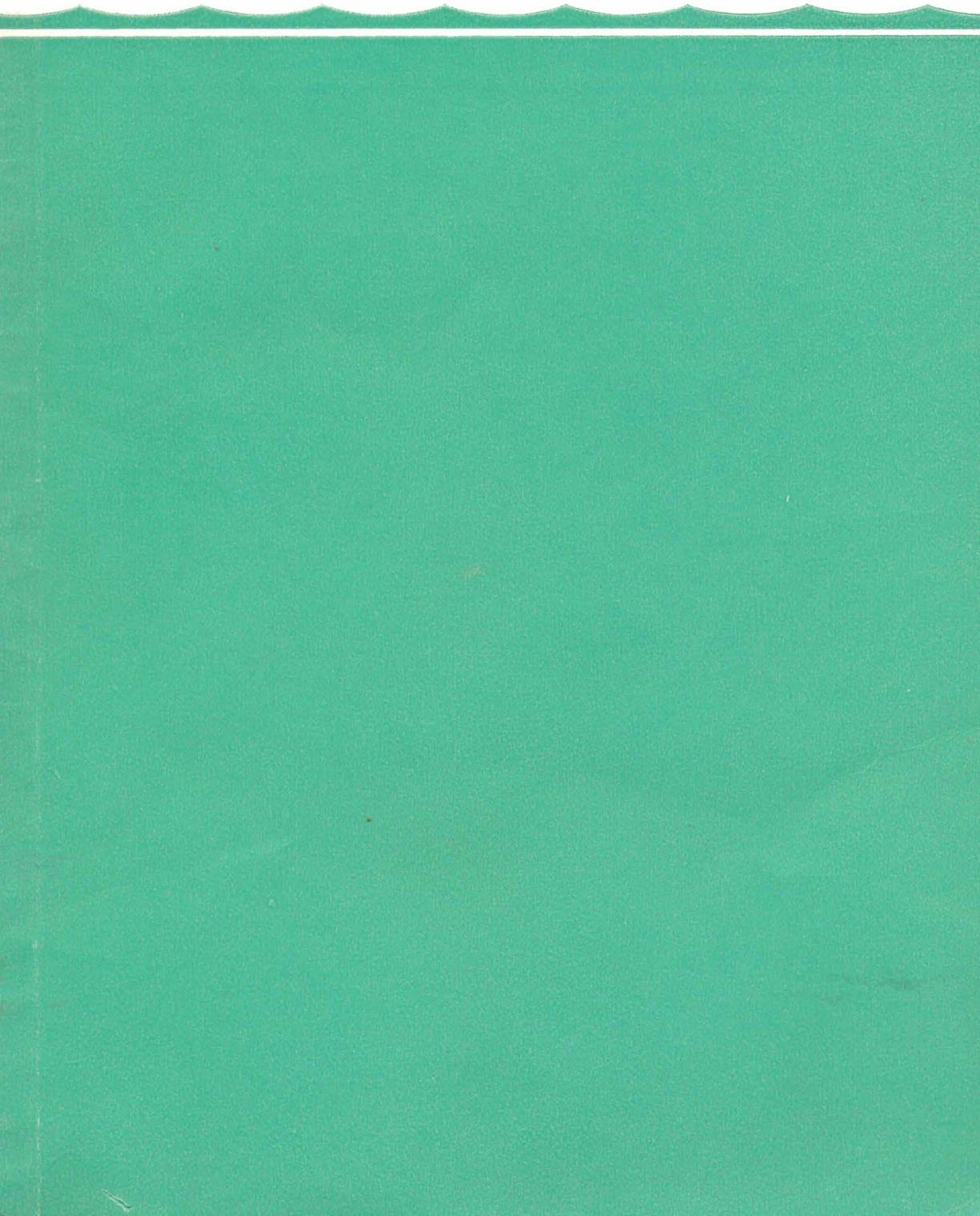


орф

# **БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ**



БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА  
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Л Е Н И Н Г Р А Д • 1976

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR  
INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS  
TRANSACTIONS, VOL. 31 (34)

BIOLOGY, MORPHOLOGY  
AND TAXONOMY OF AQUATIC ORGANISMS

Ответственный редактор  
докт. биол. наук *М. М. Камшилов*

Б  $\frac{21009-520}{055 (02)-76}$  619-76

© Издательство «Наука», 1976

## ВОДОРΟΣЛИ ПЛАНКТОНА ШЕКСНИНСКОГО И СОПРЕДЕЛЬНОЙ АКВАТОРИИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Литературные данные о флоре водорослей водоемов, вошедших в состав Рыбинского водохранилища, а затем (в 1963 г.) и Шекснинского водохранилища крайне скудны, а по Белому озеру и его притокам нет ни одной флористической работы. На недостаточную изученность биологии Белого озера указывает и И. А. Киселев [19] в своем обзоре работ по планктону континентальных вод СССР за полувековой период.

Видовому составу водорослей р. Шексны посвящены всего 3 работы, наиболее полная из которых принадлежит В. И. Есыревой [17]. Ею было проведено обследование устьевое участка реки в период с 1935 по 1937 г., при этом найдено 125 видов, разновидностей и форм водорослей. Второе исследование принадлежит В. И. Полянскому [37, 38], который в июле 1936 г. провел флористическое изучение водорослей (кроме диатомовых) р. Шексны в районе г. Череповца. Систематический список, приводимый им, не богат (53 таксона), но исключительно интересен, так как содержит ряд новых и редких видов. И наконец, третье исследование принадлежит Н. В. Кордо, которая в конце августа 1935 г. совершила один маршрутный рейс по всей реке. Эти материалы не опубликованы, но часть их нашла отражение в докладе на первой конференции по изучению водоемов бассейна р. Волги, состоявшейся в г. Тольятти [26].

В некоторых гидробиологических и ихтиологических работах содержатся лишь краткие указания на присутствие в планктоне исследуемых водоемов массовых таксонов водорослей, определенных до рода [1, 15, 16, 28]. В несколько более подробной работе Б. С. Грезе [6] приводятся данные по фитопланктону устьевое участка реки за летний период 1924 г., но видовой список очень беден (19 таксонов), причем только 10 из них определены до вида. В работе К. А. Гусевой [10], освещающей вопросы гидробиологии Белого озера и р. Шексны, также приводятся лишь массовые формы фитопланктона.

Из-за малочисленности исследований и их разрозненности в отношении места и времени сбора материала полного анализа изменения флоры водорослей провести нельзя. Можно лишь с той или иной степенью полноты дать общую характеристику фитопланктона Шексны до образования Рыбинского и Шекснинского водохранилищ.

Видовой состав фитопланктона Шексны до образования Рыбинского водохранилища (1941 г.), по обобщенным литературным данным, насчитывал 158 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых *Cyanophyta* — 42, *Chrysophyta* — 4, *Bacillariophyta* — 46, *Pyrrophyta* — 1, *Euglenophyta* — 2, *Chlorophyta* — 63.

Среди более разнообразно представленных зеленых водорослей значительного обилия достигали *Pediastrum duplex*,<sup>1</sup> *P. boryanum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Crucigenia rectangularis*, *Scenedesmus quadricauda*,

<sup>1</sup> Авторы видов указаны в табл. 2.



*Eudorina elegans*, *Pandorina morum*, *Staurastrum gracile*, *S. paradoxum*, а среди диатомовых доминировали виды *Melosira* (*M. islandica*, *M. granulata*, *M. italica*), а также *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus binderanus*. Им сопутствовали *Fragilaria crotonensis*, *F. capucina* и *Stephanodiscus astraea*. Среди синезеленых по численности преобладали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi*, *Microcystis pulverea*.

Вследствие значительных скоростей течения в верховьях Шексны (до 3 м/сек.) и ее шлюзованности переработка озерного планктона шла быстро. Уже на первых 10—20 км из планктона выпадали многие виды синезеленых водорослей, а зеленые значительно сокращали свое обилие. В то же время видовой состав диатомовых увеличивался, но в основном за счет бентосных и эпифитных водорослей. Ниже по течению ряд мощных притоков, таких как Северо-Двинский канал, реки Сизьма и Ковжашексинская, значительно видоизменяли планктон Шексны, пополняя его видами родов *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Closterium*, *Synura* и др., из которых в нижнем течении сохранялись лишь некоторые. И только *Stephanodiscus binderanus*, поступающий из Сиверского озера через Северо-Двинский канал, на течении р. Шексны резко увеличивал свое обилие [26].

Н. В. Кордэ [25], рассматривая генезис планктона р. Шексны, классифицирует его для верхнего течения реки как зависимый потамопланктон озерного типа, а для среднего и нижнего течения — как оформленный, обособленный потамопланктон, так как, пройдя ряд стадий переработки, он постепенно стабилизируется и на его составе уже почти не сказывается влияние небольших очагов продукции планктонных форм: заводов, участков литорали, дна самой реки и мелких притоков.

Таким образом, как видно из приведенных данных, наиболее изученной во флористическом отношении была средняя и нижняя части р. Шексны. Несмотря на значительное видовое разнообразие зеленых водорослей, по численности в планктоне всей Шексны преобладали диатомовые в сопровождении протококковых и десмидиевых, в то время как численность синезеленых была незначительна.

Как же изменился видовой состав фитопланктона Шексны после образования в 1941 г. Рыбинского водохранилища? К сожалению, детально ответить на этот вопрос не представляется возможным, ибо, несмотря на длительный срок существования Рыбинского водохранилища, флористических исследований на нем не проводилось. Отсутствуют также и гидробиологические работы в первые годы его существования, если не считать весьма кратких сведений об обильном развитии нитчаток в прибрежной зоне и о цветении водохранилища синезелеными, которые приводит Д. А. Ласточкин [30].

Первая подробная гидробиологическая работа на водохранилище была проведена в 1946 и 1948 гг. Е. И. Киселевой [21]. Сравнение этих двух лет особенно ценно и интересно, так как водохранилище до проектной отметки было доведено лишь в 1947 г. За два года исследований Е. И. Киселевой было обнаружено 93 формы водорослей (к сожалению, список не приводится), причем 75 видов (80.6%) были общими для двух лет наблюдений, что указывает на известную стабильность планктонного комплекса на этой стадии существования водоема.

При сопоставлении данных Е. И. Киселевой с данными авторов, исследовавших планктон Шексны до образования Рыбинского водохранилища, оказалось, что в составе и численности основных форм произошли существенные изменения, которые в первую очередь относятся к сильно возросшей роли синезеленых водорослей в летнем планктоне. Среди них по-прежнему преобладает *Aphanizomenon flos-aquae*, но теперь уже в сопровождении *Microcystis aeruginosa*, который до зарегулирования реки встречался крайне редко и одиночными экземплярами. Произошла перегруппировка и среди видов рода *Anabaena*. Так, на первое место по численности выходит *A. lemmermannii*, а *A. scheremetievi* и *A. flos-aquae*

значительно сокращают свое обилие. Реже и в меньшем количестве стали встречаться *Coelosphaerium kuetzingianum* и *Glaeocapsa limnetica*.

В последующие годы, как показали исследования К. А. Гусевой [8—13] и А. Д. Приймаченко [40], перестройки или существенной перегруппировки основных форм фитопланктона не происходило. Это подтверждается нашими данными, полученными в 1962 г. при обработке сетных проб, собранных в Главном и Шекснинском плёсах Рыбинского водохранилища.

Остановимся на характеристике понятия «фитопланктон», поскольку оно является одним из основных в планктонологии.

Встречающиеся в толще воды организмы по своей биологии резко различны: одни из них проводят всю жизнь во взвешенном состоянии, а другие — только часть ее; одни предпочитают открытые глубоководные пространства, другие — мелкие водоемчики; одни монотопны, весь цикл развития их проходит в одном биотопе, другие — гетеротопны и в зависимости от стадии развития меняют место своего обитания [35]; одни развиваются при низких температурах, другие — при высоких и т. д. В основе всего этого лежит различная потребность организмов к условиям среды, выработанная в процессе эволюции и отбора. При сходстве физических условий существования возникают экологически эквивалентные виды. В связи с этим почти везде, где есть водная толща, в ней будут развиваться организмы — планктон. Население планктона разнообразно, а степень и форма его участия в общем круговороте веществ весьма различны. Поэтому необходимость классификации планктона диктуется как теоретическими, так и практическими потребностями науки.

Со времени появления термина «планктон» прошло более 90 лет, и за это время были предложены десятки классификаций, в основу которых различными исследователями были положены различные принципы: по географическому положению водоема, по отношению к температуре, солености, инсоляции; по качественному составу или количественному развитию; по горизонтальному и вертикальному распределению и даже по технике сбора материала. Однако, как показал И. А. Киселев [20], все классификации, выходящие за пределы подразделений, — фитопланктон, зоопланктон и ультрапланктон или продуценты, консументы и редуценты — неестественны и совершенно излишни.

Во взглядах на содержание и объем понятия «фитопланктон», несмотря на неоднократно проводившиеся научные дискуссии, единообразия нет. Одни исследователи трактуют понятие «планктон» в широком смысле и включают в списки все найденные в планктонной пробе виды водорослей, другие сужают рамки до признания лишь облигатно- и факультативно-планктонных и тихо-планктонных организмов.

Обосновывая свою точку зрения, А. П. Скабичевский [45] указывает, что все пришельцы из бентоса являются временными и при их учете понятие «планктон» перестает быть понятием экологическим. И. А. Киселев [20], детально проанализировав взгляды многих исследователей, приходит к такому выводу: «Если даже согласиться с тем, что основных групп в планктоне две — истинно-планктические и факультативно-планктические, то игнорировать случайно-планктические организмы планктологу нельзя, ибо вряд ли бентолог всегда и одновременно, как полагает Скабичевский, их будет учитывать, а их роль в толще воды и в процессах взаимодействия с другими категориями организмов планктического биоценоза и со средой несомненна. Разумеется, учитывая их не следует смешивать их с истинно-планктическими организмами, помещая их вместе, необходимо всякий раз по возможности выделять их в общем списке, определяя хотя бы приблизительно их качественный состав, количественное развитие, степень их наличия в толще воды, выражая ее в процентах к общему составу, их физиологическое состояние (живое или мертвое), продолжительность их нахождения во взвешенном состоянии» [20, стр. 111].

Уже на первых этапах изучения планктона стало ясно, что он как экологическая группа не является резко обособленным от дна и его обитателей [22, 46, 47, 49]. Если разделение типично планктонных пелагических форм и типично бентосных не вызывает трудностей, то граница между планктонными формами литорали и теми, которые по своей биологии частично связаны с дном и макрофитами, значительно ступенчата [39]. В бентосе Шекснинского водохранилища в большом количестве развивается *Navicula cryptocephala*, она же обрастает и высшие водные растения. Эти водоросли постоянно присутствуют в планктоне; они были найдены нами в плейстоне среди затопленного леса в Сизьменском расширении. В дельте Волги, по нашим наблюдениям, *N. cryptocephala* — основной компонент планктона на обширных мелководьях, занятых лотосом. В планктоне Белого озера постоянно встречаются различные виды *Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella* и *Cymatopleura*.

При изучении фитопланктона Шекснинского и Рыбинского водохранилищ мы учитывали все встречающиеся в толще воды виды водорослей, отмечая при этом их жизненное состояние, степень участия и частоту встречаемости, а также количественное развитие. Основываясь на литературных данных и собственных наблюдениях, мы считаем целесообразным выделять планктонные формы пелагиали и литорали, формы бентоса и формы, прикрепляющиеся к планктонным животным и растениям.

С 1962 по 1966 г. нами собрано и обработано 987 проб. Кроме того, обработаны батометрические пробы за 1954 и 1955 гг. (112 проб), любезно предоставленные К. А. Гусевой.

Материал для флористического изучения собирался на 50 станциях (рис. 1) сеткой Апштейна из мельничного сита № 76. На глубоких местах лов проводился от дна к поверхности, а на мелководьях применялось буксирование за лодкой. В каждом рейсе обрабатывался живой материал, что совершенно необходимо, так как многие нежные формы или совсем не выдерживают фиксации или деформируются настолько, что их точное определение становится невозможным.

В качестве консервирующей жидкости использовался уксусно-кислый йодно-формалиновый фиксатор, приготовленный на базе раствора Люголя.

Раствор I		Раствор II	
KJ . . . . .	10 г	Хромовая кислота 10%-я . . . . .	5 мл
H <sub>2</sub> O . . . . .	50 мл	Ледяная уксусная кислота . . . . .	10 мл
J . . . . .	5 г	Формалин 40%-й . . . . .	80 мл

Оба раствора сливались и хранились в темной склянке. Введение хромовой кислоты необходимо, так как она ведет к уплотнению объекта, в то время как уксусная кислота, наоборот, приводит к его разбуханию. В зависимости от густоты пробы в нее добавлялось от 3 до 10 капель фиксатора.

Указанный фиксатор испытывался нами в течение 10 лет и показал хорошие результаты. По сравнению с фиксатором Утермёля [51] он имеет преимущество, так как введенный в него формалин полностью предохраняет пробу от загнивания.

Вся качественная обработка планктона сопровождалась визуальным определением частоты встречаемости видов водорослей по 6-балльной шкале С. М. Вислоуха [4]. На тех станциях, где качественные сборы сопровождалась количественными, в шкалу вносились коррективы.

Очень редко . . . . .	1—5 тыс. кл./л
Редко . . . . .	5—50 тыс. кл./л
Нередко . . . . .	50—500 тыс. кл./л
Часто . . . . .	500—5 млн кл./л
Очень часто . . . . .	5—50 млн кл./л
Масса (цветение) . . . . .	более 50 млн кл./л

За период наших исследований (1954, 1955, 1962—1966 гг.) в составе фитопланктона Шекснинского и сопредельной ему акватории Рыбинского водохранилища было отмечено 1186 видов, разновидностей и форм водорослей, распределение которых по систематическим отделам, водоемам и годам иллюстрирует табл. 1.

Из общего числа видов в Шекснинском водохранилище было зарегистрировано 1099, а в Шекснинском и северной части Главного плёсов

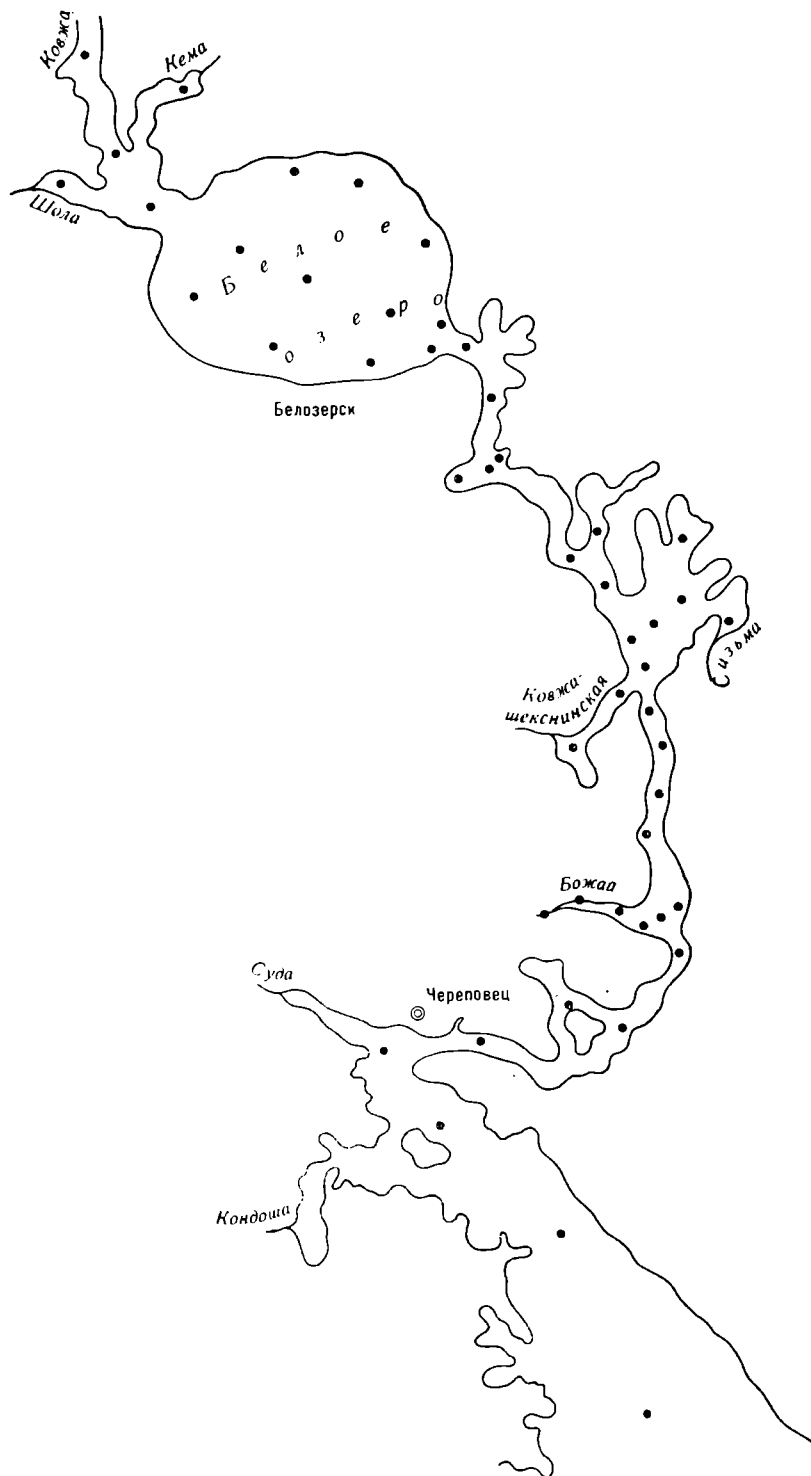


Рис. 1. Схема обследованной акватории с сеткой станций.

Изменение таксономического разнообразия фитопланктона водохранилищ по годам

Отдел	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище (Шекснинский плёс)					Всего	По литературным данным
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966		
<i>Cyanophyta</i> . . .	28	30	62	91	84	63	88	72	78	84	162	42
<i>Chrysophyta</i> . . .	20	41	61	57	49	10	27	22	29	30	83	4
<i>Bacillariophyta</i> . . .	78	151	222	321	145	69	123	130	102	75	439	46
<i>Xanthophyta</i> . . .	1	6	19	17	13	2	9	8	9	8	30	0
<i>Pyrrophyta</i> . . .	5	12	16	17	10	4	4	6	7	7	31	1
<i>Euglenophyta</i> . . .	26	49	89	55	27	19	24	26	20	25	112	2
<i>Chlorophyta</i> . . .	66	134	217	169	155	61	145	107	104	122	329	63
Всего . . .	224	423	686	727	483	228	420	371	349	351	1186	158

Рыбинского — 621. Такое обилие видов в Шекснинском водохранилище объясняется тем, что в зону затопления попали очень разнородные водоемы, процессы экологической сукцессии в которых протекали своеобразно, а также тем, что глубины исследуемых участков были невелики и во взвешенном состоянии постоянно находились формы дна и обрастаний.

Относительно небольшое видовое разнообразие фитопланктона Шекснинского и Главного плёсов Рыбинского водохранилища объясняется, с одной стороны, большими глубинами станций, где, естественно, процент литоральных видов резко снижался, а, с другой — тем, что Рыбинское водохранилище находится в климаксовой стадии и видовых осцилляций в нем не наблюдается.

#### СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Представлены во флоре исследованных водоемов значительным обилием видов и форм — 162 (табл. 2). Большинство из них довольно широко распространено в водоемах всех широт. Однако 38 видов (23%) из нашего списка относятся к бореальным, арктическим и североальпийским, что в известной степени указывает на холодолюбивый характер флоры синезеленых и только один вид — *Anabaenopsis raciborskii* — может быть отнесен к теплолюбивым формам южных областей, да и то условно, так как, по последним данным [43], его географическое распространение представляется много шире, чем считалось до сих пор.

Почти все найденные нами виды (98.2%) — или типичные представители планктона пелагиали (110 видов и форм), или развиваются в планктоне литоральной зоны (44), или эпифиты планктонных форм (6). Только два вида — *Gloeocapsa alpina* и *Gloeotheca confluens* — развиваются в бентосе и были встречены нами среди зарослей водной растительности в Крохинской горловине Белого озера.

По отношению к солености воды все обнаруженные виды — олигогалобы, среди которых преобладают индифференты и слабые галофилы. Мезогалобов не встречено. Некоторые формы являются эвригалинными и, естественно, не могут служить индикаторами солености.

Наибольшее количество найденных нами видов (80) относится к порядку *Chroococcales*. Почти все они, за исключением *Synechocystis* (2 вида) и *Synechococcus* (2 вида), представлены колониальными формами. Наиболее богат по видовому составу род *Microcystis* (24), за ним идут *Gloeocapsa* (12), *Aphanotheca* (9), *Merismopedia* (6) и *Coelosphaerium* (6). Порядок *Nostocales* значительно беднее видами (48), но роль его в планктоне наибольшая. Подавляющее большинство видов и форм принадлежит роду *Anabaena* (33), разнообразие других родов незначительно. Порядок *Oscillato-*

riales как по числу видов (34), так и по обилию особей стоит на третьем месте.

Видовой состав синезеленых водорослей до образования Шекснинского водохранилища не отличался богатством. Основными формами, обильно представленными в планктоне как Белого озера, так и р. Шексны, были *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Microcystis pulvereae*, *M. aeruginosa*, *Anabaena lemmermannii*, *A. flos-aquae*, *A. scheremetievi*, *Oscillatoria agardhii* (табл. 2).

В 1963 г., хотя общее количество видов по сравнению с 1954—1955 гг. несколько увеличилось, ряд форм, характерных для планктона тех лет, не был найден, а многие другие значительно сократили свое обилие. В первую очередь это относится к *Microcystis aeruginosa*, который отсутствовал в 1963 г. во всех пробах из Шекснинского водохранилища, а *M. pulvereae* был встречен всего несколько раз. Почти полностью выпала из планктона *Gomphosphaeria lacustris* f. *lacustris*, но зато на смену ей пришла *Gomphosphaeria lacustris* f. *compacta*, которая довольно редко встречалась в 1954—1955 гг.

В общих чертах можно сказать, что первый год наполнения (1963) водохранилища был очень неблагоприятен для развития синезеленых водорослей. Из 30 зарегистрированных в 1963 г. видов только 3 можно отнести к обильным: *Pseudanabaena galeata*, *Anabaena lemmermannii* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Все остальные виды встречались редко или единично (табл. 2).

В 1964 г. видовой состав синезеленых водорослей увеличивается более чем вдвое (рис. 2) в основном за счет видов и форм *Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Oscillatoria* и особенно *Anabaena*, достигающих пышного развития. Параллельно увеличению видового разнообразия нарастает и обилие синезеленых по всему водохранилищу. В большей степени это относится к Белому озеру, в котором численность только *Anabaena lemmermannii* достигала 9 млн кл./л. Устьевой участок р. Ковжи-белозерской и вся Шексна по-прежнему оставались бедны синезелеными, хотя их численность несколько возросла против 1954—1955 гг.

В 1965 г., т. е. на третий год существования водохранилища, синезеленые водоросли дали еще более мощную вспышку развития, вызвав сильное, хотя и кратковременное, цветение воды как в Белом озере, так и в р. Шексне. Этот год являлся и самым богатым в видовом отношении (рис. 2).

В 1966 г. разнообразие синезеленых водорослей несколько сократилось, но основной комплекс массовых и обильных форм не изменился. На всех участках водохранилища доминировал *Aphanizomenon flos-aquae* в сопровождении *Microcystis aeruginosa*. В меньшем количестве развивались *Gomphosphaeria lacustris*, *Oscillatoria agardhii*, *Microcystis pulvereae*, *Anabaena spiroides*, *A. scheremetievi*, *A. lemmermannii*, *Aphanothece clathrata* f. *brevis*.

Таким образом, в 1965—1966 гг. комплекс доминирующих видов Шекснинского водохранилища идентичен таковому 1954—1955 гг., но видовой состав и продуктивность синезеленых водорослей при этом значительно возрастают. Различные участки Шекснинского водохранилища по видовому составу синезеленых водорослей не однородны. Наибольшее количество видов и форм за все годы исследования было найдено в р. Шексне (94), на втором месте стоит Белое озеро (87) и на третьем — устьевой участок р. Ковжи-белозерской (23). Годовые же изменения числа видов

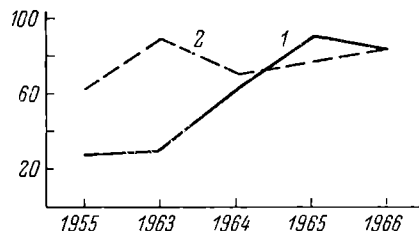


Рис. 2. Изменение видового разнообразия синезеленых водорослей в Шекснинском (1) и Рыбинском (2) водохранилищах.

По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — годы исследований.



Годичные изменения видового состава водорослей в Шекснинском и на сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение	
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище									
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
CYANOPHYTA																
Chroococcales																
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>S. endobiotica</i> Elenk. et Hollerb.	0	0	0	1	1		0	0	0	1	1	1	i	Ep	b	
<i>Synechococcus aeruginosus</i> Näg.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	0	i	L	b	
<i>S. major</i> Schröt.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	0	hb	L	b	
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Laut. emend. Hol- lerb.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0	hb	P	b	
<i>Dactylococcopsis acicularis</i> Lemm.	0	0	0	1	0		0	0	1	1	1	0	hb	P	k	
<i>D. irregularis</i> G. M. Smith	0	0	1	1	1		0	1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>D. raphidioides</i> Hansg. f. <i>raphidioides</i>	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0	hl	P	b	
<i>D. raphidioides</i> f. <i>falciformis</i> Printz	0	1	0	1	1		0	1	1	1	1	1	hl	P	b	
<i>D. raphidioides</i> f. <i>pannonica</i> ( <i>Hortobagyi</i> ) Hollerb.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	0	hl	P	=	
<i>Holopedia geninata</i> Lagerh.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	0	i	P	k	
<i>Merismopedia minima</i> G. Beck	0	0	0	0	0		0	0	0	1	1	0	i	P	k	
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>M. punctata</i> Meyen f. <i>punctata</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>M. punctata</i> f. <i>arctica</i> Kossinsk.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	0	i	P	b	
<i>M. glauca</i> (Ehr.) Näg. f. <i>glauca</i>	0	0	1	1	1		0	0	1	1	1	1	i	L	k	
<i>M. elegans</i> A. Br.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	i	L	k	
<i>Pseudoholopedia convoluta</i> (Breb.) Elenk.	0	0	0	1	1		0	0	0	1	1	0	hl	P	b	
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk. f. <i>aeruginosa</i>	2	0	0	1	5		2	2	2	2	2	2	hl	P	k	
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>flous-aqua</i> (Witt.) Elenk.	1	0	0	1	2		1	5	5	5	6	i	P	k		
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>pseudofilamentosa</i> (Crow) Elenk.	0	0	0	1	0		0	1	1	1	1	0	hl	P	k	
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>sphaerodictyoides</i> Elenk.	0	0	0	0	0		0	1	1	1	2	1	i	P	b	
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>protocystis</i> (Crow) Elenk.	0	0	0	0	1		0	1	1	1	1	1	hl	P	k	
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>viridis</i> (A. Br.) Elenk.	0	0	0	0	1		0	3	4	4	4	3	i	P	k	
<i>M. marginata</i> (Menegh.) Kütz.	0	0	0	0	1		0	1	0	1	0	1	hl	P	k	
<i>M. ichthyoblabe</i> Kütz.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>M. puberea</i> (Wood) Fort. emend. Elenk. f. <i>puberea</i>	3	1	1	5	2		1	4	2	4	4	5	i	P	k	
<i>M. puberea</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk.	0	0	0	3	3		0	4	4	4	4	4	i	P	k	

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1953	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Microcystis pulverea</i> f. <i>racemiformis</i> (Nyg.) Hollerb.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	i	L	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>parasitica</i> (Kütz.) Elenk.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	Ep	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>delicatissima</i> (W. et G. West) Elenk.	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>elachista</i> (W. et G. West) Elenk.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	i	P	b
<i>M. pulverea</i> f. <i>conferta</i> (V. et G. West) Elenk.	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	i	P	b
<i>M. pulverea</i> f. <i>planctonica</i> (G. M. Smith) Elenk.	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>holsatica</i> (Lemm.) Elenk.	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>minor</i> (Lemm.) Hollerb.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	i	P	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>stagnalis</i> (Lemm.) Elenk.	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	i	P	k
<i>M. pulverea</i> f. <i>prasina</i> (Witt.) Hollerb.	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	i	P	b
<i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>M. grevillei</i> f. <i>pulchra</i> (Kütz.) Elenk.	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	hl	P	k
<i>M. grevillei</i> f. <i>rivularis</i> (Hass.) Elenk.	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	hl	P	k
<i>M. endophytica</i> (G. M. Smith) Elenk.	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	i	Ep	k
<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) B.-Peters. et Geitl. f. <i>stagnina</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>A. stagnina</i> f. <i>prasina</i> (A. Br.) Elenk.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>A. elabens</i> (Breb.) Elenk.	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>A. clathrata</i> W. et G. West f. <i>clathrata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	L	k
<i>A. clathrata</i> f. <i>brevis</i> (Bachm.) Elenk.	1	2	1	6	1	1	5	5	5	5	i	P	b
<i>A. microscopica</i> Näg.	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	hb	P	n-a
<i>A. saxicola</i> Näg. f. <i>saxicola</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	i	L	n-a
<i>A. saxicola</i> f. <i>endophytica</i> (W. et G. West) Elenk.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	i	Ep	k
<i>A. saxicola</i> f. <i>minutissima</i> (W. West) Elenk.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Gloeocapsa alpina</i> Näg. emend. Brand	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb. f. <i>turgida</i>	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	hl	L	k
<i>G. turgida</i> f. <i>subnuda</i> (Hansg.) Hollerb.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a
<i>G. turgida</i> f. <i>mipitanensis</i> (Volosz.) Hollerb.	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	i	L	k
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb. f. <i>minuta</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>G. minuta</i> f. <i>consociato-dispersa</i> (Elenk.) Hollerb.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	P	b
<i>G. limnetica</i> (Lemm.) Hollerb. f. <i>limnetica</i>	1	0	3	2	2	2	2	2	2	2	i	P	k
<i>G. limnetica</i> f. <i>distans</i> (G. M. Smith) Hollerb.	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	i	P	a
<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb. f. <i>minor</i>	0	0	0	3	2	2	3	2	2	3	hl	P	k
<i>G. minor</i> f. <i>dispersa</i> (Keissl.) Hollerb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	hl	P	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Таловость	Место-обитание	Распространение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Gloeocapsa minima</i> (Keissl.) Hollerb.	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>G. vacuolata</i> (Skuja) Hollerb.	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	i	L	b
<i>Gloethece confluens</i> Näg.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	a
<i>Eucapsis alpina</i> Clem. et Shantz f. <i>alpina</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	i	P	a
<i>E. alpina</i> f. <i>major</i> V. Poljansk.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	i	P	b
<i>Coelosphaerium dubium</i> Grün.	1	0	0	1	2	3	4	5	4	3	i	P	k
<i>C. kuetzingianum</i> Näg. f. <i>kuetzingianum</i>	1	0	1	3	1	2	3	4	4	3	i	P	k
<i>C. kuetzingianum</i> f. <i>aeruginum</i> (Lemm.) Elenk. et Woronich.	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	i	P	k
<i>C. pusillum</i> van Goor	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	i	P	k
<i>C. natans</i> Lemm.	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	i	P	k
<i>C. minutissimum</i> Lemm.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	hl	P	k
<i>Lemmermannia pallida</i> (Lemm.) Elenk.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz. f. <i>aponina</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	hl	P	k
<i>G. aponina</i> f. <i>delicatula</i> (Vir.) Elenk.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	i	P	k
<i>G. aponina</i> f. <i>limnetica</i> (Vir.) Elenk.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>G. lacustris</i> Chod. f. <i>lacustris</i>	4	1	4	4	5	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>G. lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk.	1	3	2	2	3	1	0	0	1	1	i	P	a
<i>Snowella rosea</i> (Snow) Elenk.	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	i	P	b
<i>Woronichinia naegeltiana</i> (Ung.) Elenk.	0	0	0	3	4	4	4	4	4	4	i	P	b
Nostocales													
<i>Sphaerostoc kuhlmani</i> (Lemm.) Elenk.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>S. coeruleum</i> (Lyngb.) Elenk.	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	i	L	k
<i>S. prunifforme</i> (Ag.) Elenk.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Stratonostoc linckia</i> (Roth) Elenk. f. <i>linckia</i>	0	1	2	2	2	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>S. linckia</i> f. <i>rivulare</i> (Kütz.) Elenk.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>S. linckia</i> f. <i>spongiaeforme</i> (Ag.) Kütz.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Anabaena contorta</i> Bachm.	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	i	P	k
<i>A. variabilis</i> Kütz.	0	0	3	2	0	0	1	0	0	1	i	L	k
<i>A. macrospora</i> Kleb. f. <i>macrospora</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	i	P	k
<i>A. macrospora</i> f. <i>robusta</i> (Lemm.) Elenk.	1	0	0	2	2	0	2	0	0	0	i	P	b
<i>A. spiroides</i> Kleb. f. <i>spiroides</i>	1	0	2	1	3	2	2	4	4	3	i	P	k

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекспинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Anabaena spiroides</i> f. <i>contracta</i> (Klob.) Elenk.	0	0	1	0	1		0	0	0	1	0	i	P	b
<i>A. spiroides</i> f. <i>meyeriana</i> (Meyer) Elenk.	1	0	2	1	2		2	1	1	2	1	i	P	b
<i>A. spiroides</i> f. <i>crassa</i> (Lemm.) Elenk.	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. spiroides</i> f. <i>woronichiniana</i> Elenk.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	b
<i>A. scheremetievi</i> Elenk.	2	2	1	2	3		4	3	3	3	3	i	P	k
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>rotundospira</i> Elenk.	1	1	0	1	2		1	2	1	2	1	i	P	k
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>ovalispora</i> Elenk.	0	0	0	0	1		0	0	2	0	0	i	P	k
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>macrospiroides</i> (Troitzk.) Elenk.	0	0	0	0	0		1	1	1	0	0	hl	P	b
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>ovospira</i> (Kissel.) Elenk.	0	0	0	0	0		1	1	0	0	1	i	P	k
<i>A. planctonica</i> Brunnth.	0	0	0	0	0		0	0	0	1	1	i	P	k
<i>A. augstumalis</i> Schmidle f. <i>augstumalis</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>A. augstumalis</i> f. <i>incrassata</i> (Nygaard) Elenk.	0	0	1	1	2		0	1	1	2	2	i	P	b
<i>A. tenericaulis</i> Nygaard	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>A. solitaria</i> Kleb.	0	0	0	0	0		0	1	0	1	1	i	P	b
<i>A. ellipsoides</i> Bolochonz. emend. Woronich.	0	0	0	2	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. circinalis</i> (Kütz.) Hansg.	1	0	0	1	4		1	2	1	2	2	i	P	k
<i>A. flos-aquae</i> (Lymgh.) Breh. f. <i>flos-aquae</i>	2	2	3	1	2		1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>gracilis</i> (Kleb.) Elenk.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>intermedia</i> (Woronich.) Elenk.	0	0	0	1	0		0	1	0	1	1	i	P	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>spiroides</i> (Woronich.) Elenk.	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	P	k
<i>A. A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr. f. <i>hassalii</i>	0	0	1	0	0		0	1	0	0	0	i	P	k
<i>A. hassalii</i> f. <i>minor</i> V. Poljansk.	0	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	b
<i>A. hassalii</i> f. <i>macrospora</i> (Wittr.) Elenk.	0	0	0	0	0		0	1	0	1	0	i	P	k
<i>A. sphaerica</i> Born. et Flah. f. <i>sphaerica</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. sphaerica</i> f. <i>conioidea</i> Elenk.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. oscillarioides</i> Bory f. <i>oscillarioides</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	1	i	L	k
<i>A. oscillarioides</i> f. <i>caucasica</i> (Schmidle) Elenk.	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	3	3	5	3	1		3	3	5	4	3	hl	P	b
<i>Anabaenopsis raciborskii</i> Wolosz.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	st
<i>Cylindropermum stagnale</i> (Kütz.) Born. et Flah.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs f. <i>flos-aquae</i>	6	3	4	6	6		6	6	6	6	6	hl	P	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>klebahnii</i> Elenk.	0	1	1	0	0		0	0	0	1	0	i	P	k
<i>A. flos-aquae</i> f. <i>gracile</i> (Lemm.) Elenk.	2	1	2	3	2		1	2	1	2	1	hl	P	k
<i>A. issatschenkoii</i> (Usacz.) Pr.-Lavr.	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0	hl	P	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Nodularia spumigena</i> Mert.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	hl	P	k
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J. S. Smith) P. Richt.	0	0	0	0	0	0	3	2	2	2	i	P	k
<i>G. natans</i> (Hedw.) Rabenh.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	hl	L	k
Oscillatoriales													
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher f. <i>galeata</i>	0	5	4	2	1	1	3	1	1	1	hl	L	=
<i>P. galeata</i> f. <i>tenuis</i> (Böcher) V. Poljansk.	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	hl	L	=
<i>P. catenata</i> Lauterb.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>Oscillatoria sancta</i> (Kütz.) Gom.	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	hl	L	k
<i>O. limosa</i> Ag.	1	0	0	2	1	1	1	1	1	2	hl	L	k
<i>O. princeps</i> Vauch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	i	L	k
<i>O. curviceps</i> Ag.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>O. lacustris</i> (Kleb.) Geitl.	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	i	P	k
<i>O. mougeotii</i> (Kütz.) Forti f. <i>mougeotii</i>	1	0	0	2	2	2	2	1	2	2	i	L	k
<i>O. mougeotii</i> f. <i>major</i> Elenk.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	i	L	k
<i>O. tenuis</i> Ag. f. <i>tenuis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	L	k
<i>O. tenuis</i> f. <i>tergestina</i> (Kütz.) Elenk.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>O. ingrata</i> Woronich.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	i	P	b
<i>O. chalybea</i> (Mert.) Gom. f. <i>chalybea</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	hl	L	k
<i>O. chalybea</i> f. <i>conoidea</i> V. Poljansk.	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	hl	L	b
<i>O. amphibia</i> Ag. f. <i>amphibia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>O. amphibia</i> f. <i>tenuis</i> (Anissim.) Elenk.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	L	=
<i>O. terebriformis</i> (Ag.) Elenk.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	hl	L	k
<i>O. agardhii</i> Gom. f. <i>agardhii</i>	2	1	4	5	3	4	4	4	5	6	hl	P	k
<i>O. agardhii</i> f. <i>wislouchii</i> Elenk.	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	oh	P	k
<i>O. agardhii</i> f. <i>aequicrassa</i> Elenk.	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	oh	P	=
<i>O. agardhii</i> f. <i>lemmermannii</i> Elenk.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	i	P	=
<i>O. brevis</i> (Kütz.) Gom.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	hl	L	b
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pestalozzi et Naum.	0	0	0	1	1	2	4	1	3	2	i	Ep	k
<i>P. molle</i> (Kütz.) Gom. f. <i>molle</i>	0	0	0	2	0	1	0	2	0	0	i	L	k
<i>P. tenue</i> (Menegh.) Gom.	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	i	L	k
<i>P. ambiguum</i> Gom. f. <i>ambiguum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. retzii</i> (Ag.) Gom. f. <i>retzii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	L	n-a

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Габоб- ность	Место- обитание	Распро- странение	
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище									
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
<i>Phormidium uncinatum</i> (Ag.) Gom.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k		
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.	1	2	3	1	1		0	3	2	3	2	hl	P	k		
<i>L. hieronymusii</i> Lemm.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	i	P	k		
<i>L. endophytica</i> Elenk. et Hollerb.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	i	Ep	k		
<i>L. aestuarii</i> (Mert.) Liebm.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	k		
<i>L. aerugineo-coerulea</i> (Kütz.) Gom.	0	0	1	0	0		0	1	1	0	0	i	L	k		
CHRYSOPHYTA																
Chromulinales																
<i>Chromulina rosanoffii</i> (Woronin) Bütschli	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k		
<i>C. ovalis</i> Klebs	0	2	3	2	2		0	0	0	0	0	i	L	k		
<i>C. freiburgensis</i> Dofl.	0	0	3	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<i>C. flavicans</i> (Ehr.) Bütschli	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	hl	L	k		
<i>Chrysococcus punctiformis</i> Pasch.	1	2	2	1	1		1	1	1	1	1	hb	L	k		
<i>C. rufescens</i> Klebs var. <i>rufescens</i>	1	2	3	3	2		0	1	3	2	2	hb	P	k		
<i>C. biporus</i> Skuja	1	1	3	2	1		0	1	1	2	1	hb	P	k		
<i>C. triporus</i> Matv.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	P	k		
<i>C. cordiformis</i> Naum.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	k		
<i>C. klebsianus</i> Pasch.	0	0	1	1	0		0	0	0	1	0	oh	P	k		
<i>C. heverlensis</i> Conr.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	oh	P	k		
<i>Stenokalyx monilifera</i> Schmid	0	1	1	0	0		0	0	1	0	0	oh	L	k		
<i>S. inconstans</i> Schmid	0	1	1	1	0		0	0	1	0	0	oh	L	k		
<i>S. laticollis</i> Conr.	0	0	1	1	0		0	0	1	0	0	oh	L	k		
<i>S. cylindrica</i> Schmid	0	1	1	1	1		0	0	1	1	0	oh	L	k		
<i>S. densata</i> Schmid	1	0	1	0	1		0	0	1	0	1	oh	L	k		
<i>Kephyrion rubri-claustri</i> Conr.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<i>K. mastigophorum</i> Schmid	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<i>K. francevi</i> Guseva	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	i	L	k		
<i>K. mosquense</i> Guseva	0	0	0	0	1		0	0	0	0	1	i	L	k		
<i>K. spirale</i> (Lack.) Conr.	1	1	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<i>K. littorale</i> Lund	0	0	0	1	0		0	0	0	0	1	oh	L	k		
<i>K. campanulaeforme</i> Khmel.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<i>Microglana punctifera</i> (Müller) Ehr.	1	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k		



Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Гало- бность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище								
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966				
<i>Mallomonas akrokomos</i> Ruttn. var. <i>akrokomos</i> . . . . .	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	P	k	
<i>M. denticulata</i> Matv. . . . .	0	0	0	0	1		1	1	0	0	1	i	P	k	
<i>M. coronifera</i> Matv. . . . .	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	hb	P	=	
<i>M. producta</i> Ivan. . . . .	2	5	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>M. caudata</i> Ivan. . . . .	1	3	2	1	3		2	2	2	2	2	i	P	k	
<i>M. acaroides</i> Perty var. <i>acaroides</i> . . . . .	0	2	2	1	2		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>M. tonsurata</i> Teil. var. <i>tonsurata</i> . . . . .	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>M. tonsurata</i> var. <i>alpina</i> (Pasch. et Ruttn.) Krieg. . . . .	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>M. longiseta</i> Lemm. . . . .	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	hb	P	b	
<i>M. bolochontzevii</i> Voronich. . . . .	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	oh	P	=	
<i>M. coronata</i> Boloch. var. <i>coronata</i> . . . . .	1	2	2	3	2		0	1	1	1	1	i	P	n-a	
<i>M. coronata</i> var. <i>pulchella</i> I. Kiss. . . . .	1	2	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	b	
<i>M. punctifera</i> Korsch. . . . .	1	2	2	2	1		0	1	1	1	1	hb	L	b	
<i>M. teilingii</i> Conr. . . . .	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	oh	P	=	
<i>M. fastigata</i> Zach. var. <i>fastigata</i> . . . . .	0	3	3	2	1		0	2	1	1	1	i	P	k	
<i>M. fastigata</i> var. <i>macrolepis</i> Conr. . . . .	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	P	b	
<i>M. dubia</i> (Selig) Lemm. . . . .	0	0	1	1	1		0	1	0	0	0	oh	P	b	
<i>M. elegans</i> Lemm. . . . .	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	P	k	
<i>Conradiella calva</i> (Conr.) Pasch. . . . .	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	b	
Ochromonadales															
<i>Ochromonas mutabilis</i> Klebs . . . . .	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	hl	L	=	
<i>Uroglena volvox</i> Ehr. . . . .	0	0	0	1	1		0	0	0	1	0	oh	L	b	
<i>Syncrypta volvox</i> Ehr. . . . .	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>Uroglenopsis americana</i> (Calk.) Lemm. . . . .	0	1	2	1	2		1	1	0	1	0	oh	L	k	
<i>U. apiculata</i> Reverd. . . . .	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	Ep	=	
<i>Dinobryon utriculus</i> (Ehr.) Klebs . . . . .	0	1	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k	
<i>D. korschikovii</i> Matv. f. <i>korschikovii</i> . . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	oh	L	=	
<i>D. korschikovii</i> f. <i>glabra</i> (Korsch.) Matv. . . . .	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	oh	L	k	
<i>D. spirale</i> Ivan. . . . .	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	L	n-a	
<i>D. suecicum</i> Lemm. var. <i>suecicum</i> . . . . .	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	P	n-a	
<i>D. suecicum</i> var. <i>longispinum</i> Lemm. . . . .	0	1	0	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>D. sertularia</i> Ehr. var. <i>sertularia</i> . . . . .	1	2	3	3	2		0	1	0	0	2	i	P		

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Dinobryon sertularia</i> var. <i>protuberans</i> (Lemm.) Krieg.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>D. cylindricum</i> Imhof var. <i>cylindricum</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>D. cylindricum</i> var. <i>alpinum</i> (Imhof) Bachm.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	hb	P	n-a
<i>D. cylindricum</i> var. <i>palustre</i> Lemm.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>D. sociale</i> Ehr. var. <i>sociale</i>	1	2	2	2	3	0	1	1	1	1	i	P	k
<i>D. sociale</i> var. <i>americanum</i> (Brunnth.) Bachm.	0	0	2	1	0	0	0	0	0	2	i	P	k
<i>D. sociale</i> var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemm.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	i	P	n-a
<i>D. bavaricum</i> Imhof var. <i>bavaricum</i>	1	3	1	2	3	1	1	2	2	1	i	P	b
<i>D. bavaricum</i> var. <i>medium</i> (Lemm.) Krieg.	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	i	P	b
<i>D. pediforme</i> (Lemm.) Steinecke	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	i	P	k
<i>D. divergens</i> Imhof var. <i>divergens</i>	2	2	3	5	3	2	2	2	2	3	i	P	k
<i>D. divergens</i> var. <i>angulatum</i> (Seligo) Brunnth.	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	i	P	=
<i>Pseudokephyron entzii</i> Contr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>P. piliatum</i> Schill.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>P. schilleri</i> Contr.	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	oh	L	=
<i>P. conicum</i> (Schill.) Schmid	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>P. minutissimum</i> Contr.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>Hyalobryon ramosum</i> Laut.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Mallomonopsis elliptica</i> Matv.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Synura sphagnicola</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>S. adamsii</i> G. M. Smith	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	hl	P	=
<i>S. splendida</i> Korsch.	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	i	P	=
<i>S. uvela</i> Ehr.	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	i	P	k
<i>S. spinosa</i> Korsch.	2	3	4	5	4	1	2	2	2	2	i	P	=
<i>S. echinulata</i> Korsch.	0	1	2	2	1	0	1	0	0	0	i	P	=
<i>S. petersenii</i> Korsch. var. <i>petersenii</i>	0	5	5	2	1	0	1	0	1	0	i	L	=
<i>S. petersenii</i> var. <i>glabra</i> (Korsch.) Huber-Pest.	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	i	L	=
<i>Chrysosphaerella longispina</i> Laut.	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	i	P	k
BACILLARIOPHYTA													
Discinales													
<i>Melosira varians</i> Ag.	1	4	3	2	2	2	2	2	2	2	hl	P	k
<i>M. islandica</i> O. Müll. subsp. <i>islandica</i>	2	2	6	6	6	4	5	6	6	6	i	P	b

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское вооружение						Рыбинское вооружение					Глоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекснинское вооружение						Рыбинское вооружение							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Melosira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O. Müll. . . . .	1	1	2	1	1		2	2	2	2	3	i	P	b
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>distans</i> . . . . .	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	b
<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun. . . . .	2	2	3	4	4		3	2	4	3	4	i	P	b
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>granulata</i> f. <i>granulata</i> . . . . .	2	2	4	4	4		3	6	5	6	5	i	P	k
<i>M. granulata</i> var. <i>granulata</i> f. <i>curvata</i> (Grun.) Hust. . . . .	0	0	0	0	1		0	1	2	1	1	i	P	k
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müll.) Hust. f. <i>angustissima</i> . . . . .	2	6	6	3	2		3	4	5	5	5	i	P	k
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>curvata</i> O. Müll. . . . .	0	0	1	0	0		0	1	1	0	0	i	P	k
<i>M. granulata</i> var. <i>muzzanensis</i> (Meist.) Hust. . . . .	0	0	0	0	1		0	1	0	0	1	i	P	k
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>italica</i> f. <i>italica</i> . . . . .	2	1	3	2	2		3	4	4	4	4	i	P	b
<i>M. italica</i> var. <i>italica</i> f. <i>curvata</i> Pant. . . . .	0	0	0	0	0		0	1	2	1	1	i	P	k
<i>M. italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müll. . . . .	1	1	3	2	1		2	1	2	2	2	i	P	k
<i>M. italica</i> var. <i>valida</i> (Grun.) Hust. . . . .	0	1	0	0	0		0	0	1	0	1	i	P	k
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> O. Müll. f. <i>subarctica</i> . . . . .	1	1	1	4	2		2	2	3	4	3	i	P	n-a
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> f. <i>curvata</i> Hust. . . . .	0	0	0	0	0		0	0	1	0	0	i	P	n-a
<i>M. ambigua</i> (Grun.) O. Müll. . . . .	2	3	5	4	4		5	6	6	5	5	i	P	b
<i>Cyclotella kuetzingiana</i> Thw. var. <i>kuetzingiana</i> . . . . .	0	1	0	0	1		1	0	2	1	1	hl	P	k
<i>C. kuetzingiana</i> var. <i>radiosa</i> Fricke . . . . .	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>C. meneghiniana</i> Kütz. . . . .	2	1	2	2	2		1	2	1	1	1	hl	P	k
<i>C. stelligera</i> Cl. et Grun. . . . .	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>C. operculata</i> (Ag.) Kütz. . . . .	0	1	1	0	0		0	0	1	1	1	i	L	k
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>comta</i> . . . . .	2	2	2	2	1		1	2	1	1	1	i	P	k
<i>C. comta</i> var. <i>radiosa</i> Grun. . . . .	0	1	0	1	0		0	0	1	0	0	i	P	k
<i>Stephanodiscus dubius</i> (Fricke) Hust. . . . .	1	1	1	1	1		0	1	1	0	0	i	L	k
<i>S. astraea</i> (Ehr.) Grun. var. <i>astraea</i> . . . . .	1	3	3	3	3		2	2	2	2	2	i	P	k
<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun. . . . .	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k
<i>S. astraea</i> var. <i>intermedius</i> Fricke . . . . .	0	0	0	0	0		0	0	0	1	1	i	P	k
<i>S. hantzschii</i> Grun. var. <i>hantzschii</i> . . . . .	0	0	0	1	1		0	1	1	1	1	i	P	b
<i>S. hantzschii</i> var. <i>pustillus</i> Grun. . . . .	0	3	3	6	3		1	6	2	5	5	i	P	k
<i>S. subtilis</i> (V. Goor) A. Cl. . . . .	0	0	0	0	0		0	1	0	1	2	hl	P	k
<i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krieg. . . . .	5	0	0	1	5		5	4	2	4	5	oh	P	=
<i>S. tenuis</i> Hust. . . . .	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>S. alpinus</i> Hust. . . . .	0	0	0	0	0		0	0	1	0	0	hl	P	=
<i>Coscinodiscus lacustris</i> Grun. var. <i>lacustris</i> . . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hl	P	n-a

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение		
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966					
<b>Soleniales</b>															
<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zacharias . . . . .	0	2	3	3	2		1	1	0	1	0	i	P	k	
<i>R. eriensis</i> H. L. Sm. var. <i>eriensis</i> . . . . .	0	1	1	1	1		2	3	2	3	2	i	P	п-а	
<b>Biddulphiales</b>															
<i>Attheya zachariasii</i> Brun . . . . .	1	5	3	2	2		1	1	1	1	1	i	P	k	
<b>Araphinales</b>															
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>fenestrata</i> . . . . .	1	1	1	2	1		1	2	2	1	1	i	P	k	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>intermedia</i> Grun. . . . .	1	1	1	1	1		0	1	2	0	0	i	P	b	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>geniculata</i> Cl. . . . .	0	0	1	0	1		0	1	0	0	0	i	P	b	
<i>T. fenestrata</i> var. <i>asterionelloides</i> Grun. . . . .	2	2	3	5	5		5	3	5	5	6	i	P	k	
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz. . . . .	1	1	1	1	1		1	1	0	0	0	hb	P	п-а	
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag. var. <i>circulare</i> . . . . .	1	0	0	1	1		1	1	1	1	1	hb	L	k	
<i>M. circulare</i> var. <i>constrictum</i> (Ralfs) V. H. . . . .	1	0	0	1	1		1	1	1	1	1	hb	L	п-а	
<i>Diatoma anceps</i> (Ehr.) Kirchn. var. <i>anceps</i> . . . . .	0	0	2	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	п-а	
<i>D. anceps</i> var. <i>linearis</i> M. Perag. . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hb	B	п-а	
<i>D. hiemale</i> (Roth) Heib. . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>D. tenue</i> Ag. var. <i>tenue</i> . . . . .	0	0	0	1	1		0	0	2	2	0	hl	P	k	
<i>D. tenue</i> var. <i>elongatum</i> Lyngb. . . . .	3	1	2	5	4		2	5	5	5	2	hl	P	k	
<i>D. tenue</i> var. <i>pachycephalum</i> Grun. . . . .	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>D. vulgare</i> Bory var. <i>vulgare</i> . . . . .	1	1	2	4	1		1	2	2	1	1	i	L	k	
<i>D. vulgare</i> var. <i>ovale</i> (Fricke) Hust. . . . .	1	2	1	1	1		1	2	1	2	2	i	B	k	
<i>D. vulgare</i> var. <i>breve</i> Grun. . . . .	0	0	1	2	0		0	1	1	1	0	i	B	k	
<i>D. vulgare</i> var. <i>grande</i> (W. Sm.) Grun. . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k	
<i>D. vulgare</i> var. <i>linearis</i> V. H. . . . .	0	0	0	2	0		0	0	0	0	0	i	B	k	
<i>Opephora martyi</i> Herib. var. <i>martyi</i> . . . . .	0	1	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	b	
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt. . . . .	5	3	1	2	4		5	4	4	4	4	hl	P	k	
<i>F. capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i> . . . . .	4	2	3	5	3		3	4	4	5	4	i	P	k	
<i>F. capucina</i> var. <i>lanceolata</i> Grun. . . . .	0	1	0	0	1		0	0	0	1	0	i	P	k	
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh. . . . .	1	2	4	3	1		1	1	2	4	1	i	P	k	

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Гало- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Fragilaria intermedia</i> Grun. var. <i>intermedia</i> . . . . .	0	0	2	3	1	0	0	0	0	1	i	L	k
<i>F. bicapitata</i> A. Mayer . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>F. virescens</i> Ralfs . . . . .	0	0	1	1	0	0	2	1	1	0	i	L	a
<i>F. constricta</i> f. <i>trinodis</i> (Hust.) Pr.-Lavr. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	L	b
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust. var. <i>leptostauron</i> . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	hb	L	k
<i>F. leptostauron</i> var. <i>rhomboides</i> Grun. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	=
<i>F. inflata</i> (Heid.) Hust. var. <i>inflata</i> . . . . .	0	2	1	1	1	0	1	0	0	0	i	L	b
<i>F. inflata</i> var. <i>istvanffy</i> (Pant.) Hust. . . . .	2	0	1	5	1	0	0	0	0	0	i	P	a
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun. var. <i>construens</i> . . . . .	1	3	2	3	2	2	2	2	2	2	i	L	k
<i>F. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun. . . . .	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	hl	B	k
<i>F. construens</i> var. <i>subsalina</i> Hust. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>F. construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>F. construens</i> var. <i>triundulata</i> Reich. . . . .	0	1	1	2	1	0	1	2	2	2	i	L	k
<i>F. pinnata</i> Ehr. var. <i>pinnata</i> . . . . .	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	hl	L	k
<i>F. pinnata</i> var. <i>intercedens</i> Grun. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>F. pinnata</i> var. <i>lancetula</i> (Schum.) Hust. . . . .	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	hl	L	b
<i>F. brevistriata</i> Grun. var. <i>brevistriata</i> . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>F. brevistriata</i> var. <i>elliptica</i> Grun. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	L	a
<i>F. brevistriata</i> var. <i>inflata</i> (Pant.) Hust. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	L	a
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehr.) Kütz. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	a
<i>Synedra berolinensis</i> Lemm. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>S. actinastroides</i> Lemm. . . . .	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	i	P	b
<i>S. uternoehlii</i> Hust. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kütz. . . . .	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	mh	Ep	k
<i>S. vaucheriae</i> Kütz. var. <i>vaucheriae</i> . . . . .	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	i	Ep	k
<i>S. vaucheriae</i> var. <i>capitellata</i> Grun. . . . .	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	i	Ep	k
<i>S. vaucheriae</i> var. <i>truncata</i> (Greg.) Grun. . . . .	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	i	Ep	k
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i> . . . . .	1	2	2	3	2	1	2	3	4	1	i	L	k
<i>S. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>S. ulna</i> var. <i>biceps</i> (Kütz.) Schönf. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>S. ulna</i> var. <i>amphirhynchus</i> (Ehr.) Grun. . . . .	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> Kütz. . . . .	1	3	1	2	1	1	2	2	1	1	i	P	k
<i>S. ulna</i> var. <i>spathulifera</i> Grun. . . . .	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>S. ulna</i> var. <i>oxyrhynchus</i> (Kütz.) V. H. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение	
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966				
<i>Synedra capitata</i> Ehr.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k	
<i>S. amphicephala</i> Kütz.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	=	
<i>S. acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	1	1	1	4	1	1	1	2	2	1	i	P	k	
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> Kütz.	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	i	P	k	
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	1	5	1	4	1	1	1	4	5	3	i	P	k	
<i>S. parasitica</i> (W. Sm.) Hust. var. <i>parasitica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	i	Ep	k	
<i>S. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	i	Ep	k	
<i>S. rumpens</i> Kütz. var. <i>rumpens</i>	1	1	1	3	2	0	1	1	0	0	i	L	k	
<i>S. rumpens</i> var. <i>meneghiniana</i> Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k	
<i>S. rumpens</i> var. <i>familiaris</i> (Kütz.) Grun.	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	i	L	k	
<i>S. rumpens</i> var. <i>fragilaroides</i> Grun.	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	i	P	k	
<i>S. rumpens</i> var. <i>scotica</i> Grun.	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	i	L	k	
<i>S. minuscula</i> Grun.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	i	Ep	k	
<i>S. tenera</i> W. Sm.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	L	n-a	
<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kütz. var. <i>tabulata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	mh	L	k	
<i>S. tabulata</i> var. <i>acuminata</i> Grun.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	L	k	
<i>Asterionella formosa</i> Hass. var. <i>formosa</i>	4	4	6	6	6	4	6	6	6	6	i	P	k	
<i>A. formosa</i> var. <i>acaroides</i> Lemm.	0	0	0	1	0	1	2	1	1	2	i	P	b	
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch) Heib.	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	i	P	k	
Raphinales														
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehr.) Grun. var. <i>lunaris</i>	1	1	2	3	1	0	1	1	0	0	hb	L	k	
<i>E. lunaris</i> var. <i>subarcuata</i> (Näg.) Grun.	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	hb	L	k	
<i>E. lunaris</i> var. <i>capitata</i> Grun.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	nb	L	k	
<i>E. tenella</i> (Grun.) Hust.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a	
<i>E. fallax</i> A. Cl. var. <i>fallax</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k	
<i>E. fallax</i> var. <i>gracillima</i> Krasske	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k	
<i>E. gracilis</i> (Ehr.) Rabenh.	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	i	L	k	
<i>E. pectinalis</i> (Dillw. Kütz.) Rabenh. var. <i>pectinalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k	
<i>E. pectinalis</i> var. <i>minor</i> (Kütz.) Rabenh.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k	
<i>E. parallela</i> Ehr.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	i	L	b	
<i>E. veneris</i> (Kütz.) O. Müll.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a	
<i>E. praeurupta</i> Ehr. var. <i>praeurupta</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a	



Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шексинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Eunotia praerupta</i> var. <i>inflata</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a
<i>E. praerupta</i> var. <i>bidens</i> (W. Sm.) Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	n-a
<i>E. arcus</i> Ehr.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. diodon</i> Ehr.	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	i	L	b
<i>E. formica</i> Ehr.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. monodon</i> Ehr. var. <i>monodon</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>E. monodon</i> var. <i>major</i> (W. Sm.) Hust.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr. var. <i>pediculus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>C. placentula</i> Ehr. var. <i>placentula</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	i	B	k
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib. et Perag.) Cl.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. placentula</i> var. <i>rouzii</i> (Brun et Herib.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	1	1	4	5	4	1	1	1	1	1	i	B	k
<i>C. disculus</i> (Schum.) Cl. var. <i>disculus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. disculus</i> var. <i>diminuta</i> (Pant.) Scheshuk.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	i	B	b
<i>Achnanthes minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. minutissima</i> var. <i>cryptocephala</i> Grun.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. affinis</i> Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. hungarica</i> Grun.	1	1	1	2	1	0	0	0	1	0	hl	B	b
<i>A. exigua</i> Grun.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>A. clevei</i> Grun.	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. kryophila</i> Boye P.	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun. f. <i>lanceolata</i>	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	hb	B	n-a
<i>A. lanceolata</i> f. <i>ventricosa</i> Hust.	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>A. lanceolata</i> f. <i>capitata</i> O. Müll.	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	i	B	k
<i>A. lanceolata</i> var. <i>rostrata</i> (Östr.) Hust.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	B	k
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	0	0	1	2	1	0	0	1	0	0	i	B	n-a
<i>Achnanthes</i> sp.	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	oh	B	=
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>Amphipleura pellicuda</i> Kütz.	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) D. T. var. <i>rhomboides</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>F. rhomboides</i> var. <i>sazonica</i> (Rabenh.) D. T.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>Anomoeoneis exilis</i> (Kütz.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>A. zettensis</i> (Grun.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	b

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение		
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище									
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> Ehr. f. <i>phoenicenteron</i> . . . . .																
<i>S. phoenicenteron</i> f. <i>gracilis</i> (Dipp.) Hust. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>S. anceps</i> Ehr. f. <i>anceps</i> . . . . .	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>S. anceps</i> f. <i>linearis</i> (Ehr.) Cl. . . . .	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	k
<i>S. acuta</i> W. Sm. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>S. legumen</i> Ehr. f. <i>legumen</i> . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>S. legumen</i> f. <i>gracilis</i> Tschernow . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>S. smithii</i> Grun. var. <i>smithii</i> . . . . .	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	b
<i>S. smithii</i> var. <i>karelica</i> Wist. et Kolbe . . . . .	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>Navicula cuspidata</i> Kütz. var. <i>cuspidata</i> . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. cuspidata</i> var. <i>ambigua</i> (Ehr.) Grun. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. minima</i> Grun. var. <i>minima</i> . . . . .	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	B
<i>N. minima</i> var. <i>atomoides</i> (Grun.) Cl. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	B
<i>N. mutica</i> Kütz. var. <i>mutica</i> . . . . .	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	B
<i>N. mutica</i> var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) Cl. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. bacillum</i> Ehr. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	B
<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i> . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. pupula</i> var. <i>capitata</i> Hust. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	B
<i>N. pupula</i> var. <i>rostrata</i> Hust. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. pupula</i> var. <i>mutata</i> (Krasske) Hust. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	L
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i> . . . . .	1	3	3	3	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grun. . . . .	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>lata</i> Poretzky et Anissim. . . . .	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>veneta</i> (Kütz.) Grun. . . . .	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>exilis</i> (Kütz.) Grun. . . . .	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>perminuta</i> Grun. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz. var. <i>rhynchocephala</i> . . . . .	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	b
<i>N. rhynchocephala</i> var. <i>orientalis</i> I. Kiss. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. rostellata</i> Kütz. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. viridula</i> Kütz. var. <i>viridula</i> . . . . .	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. viridula</i> var. <i>slesvicensis</i> (Grun.) Cl. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	k
<i>N. vulpina</i> Kütz. var. <i>vulpina</i> . . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. costulata</i> Grun. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>hungarica</i> . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Гало- ность	Место- обитание	Распо- странение	
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище									
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
<i>Navicula hungarica</i> var. <i>capitata</i> Cl.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	k
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Kütz.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. cari</i> Ehr.	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. radiosa</i> Kütz. var. <i>radiosa</i>	1	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	k
<i>N. radiosa</i> var. <i>tenella</i> (Breb.) Grun.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. gracilis</i> Ehr.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>peregrina</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. peregrina</i> var. <i>asiatica</i> Skv.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. menisculus</i> Schum.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>tuscula</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	k
<i>N. tuscula</i> f. <i>rostrata</i> Hust.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. tuscula</i> f. <i>minor</i> Hust.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm. var. <i>dicephala</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. anglica</i> Ralls var. <i>anglica</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. anglica</i> var. <i>subsalsa</i> Grun.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. anglica</i> var. <i>minuta</i> Cl.	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. diluviana</i> Krasske	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>placentula</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> A. Mayer	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. gastrum</i> Ehr. var. <i>gastrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. exigua</i> (Greg.) O. Müll. var. <i>exigua</i>	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	k
<i>N. exigua</i> var. <i>elliptica</i> Hust.	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	k
<i>N. pusilla</i> W. Sm. var. <i>pusilla</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. lacustris</i> Greg. var. <i>lacustris</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. lacustris</i> var. <i>parallela</i> Wistl. et Kolbe	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. lacustris</i> var. <i>apiculata</i> Östr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>N. scutelloides</i> W. Sm. var. <i>scutelloides</i>	1	2	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	b
<i>Pinnularia gracillima</i> Greg.	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>P. sublinearis</i> Grun.	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>P. fasciata</i> (Lagerst.) Hust.	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>P. subcapitata</i> Greg. var. <i>subcapitata</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>P. subcapitata</i> var. <i>paucistriata</i> Grun.	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>P. interrupta</i> W. Sm.	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. f. <i>mesolepta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Габоб- ность	Место- обитание	Распро- странение	
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966				
<i>Pinnularia mesolepta</i> f. <i>angustata</i> Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. globiceps</i> Greg. var. <i>globiceps</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>P. globiceps</i> var. <i>krookei</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. karelica</i> Cl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>P. divergens</i> W. Sm. var. <i>divergens</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>P. divergens</i> var. <i>elliptica</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	a
<i>P. borealis</i> Ehr.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	i	B	n-a
<i>P. gibba</i> Ehr. var. <i>gibba</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>P. gibba</i> var. <i>parva</i> (Ehr.) Grun.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	b
<i>P. gibba</i> var. <i>mesogongyla</i> (Ehr.) Hust.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	b
<i>P. gibba</i> var. <i>linearis</i> Hust.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>P. stauroptera</i> Grun. var. <i>stauroptera</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>P. stauroptera</i> var. <i>interrupta</i> Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>P. rangoonensis</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	oh	B	=
<i>P. major</i> (Kütz.) Cl. var. <i>major</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. major</i> var. <i>lactustris</i> Meist.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. major</i> var. <i>linearis</i> Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. dactylus</i> Ehr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	B	n-a
<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>viridis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. viridis</i> var. <i>leptogongyla</i> (Ehr.? Grun.) Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>P. viridis</i> var. <i>clevei</i> Meist.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>P. viridis</i> var. <i>sudetica</i> (Hilse) Hust.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	n-a
<i>P. nobilis</i> Ehr.	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	i	B	b
<i>P. streptorhaphis</i> Cl.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	b
<i>P. cardinalis</i> (Ehr.) W. Sm.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	B	b
<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerst.) Cl.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	b
<i>N. affine</i> (Ehr.) Cl. var. <i>affine</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>N. affine</i> var. <i>longiceps</i> (Greg.) Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	n-a
<i>N. productum</i> (W. Sm.) Cl.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>N. iridis</i> (Ehr.) Cl. var. <i>iridis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>N. iridis</i> var. <i>ampliatum</i> (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Mer. var. <i>bacillum</i>	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. bacillum</i> var. <i>lanceetula</i> (Schulz) Hust.	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Гало- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cl. var. <i>silicula</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. silicula</i> var. <i>minuta</i> Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. silicula</i> var. <i>alpina</i> Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	n-a
<i>C. silicula</i> var. <i>tumida</i> Hust.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. silicula</i> var. <i>truncatula</i> Grun.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. schumanniana</i> (Grun.) Cl. var. <i>schumanniana</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. schumanniana</i> var. <i>biconstricta</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>acuminatum</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	i	B	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>lacustre</i> Meist.	1	1	1	3	1	1	1	1	0	0	i	B	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>gallicum</i> Grun.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	hl	L	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>curtum</i> Grun.	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	i	B	k
<i>G. strigile</i> (W. Sm.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	mh	B	k
<i>G. kuetzingii</i> (Grun.) Cl.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	i	B	k
<i>Amphiprora paludosa</i> W. Sm. var. <i>paludosa</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	mh	P	k
<i>A. paludosa</i> var. <i>subsalina</i> Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	mh	P	k
<i>A. ornata</i> Bail.	1	1	1	2	1	1	2	1	0	0	i	P	k
<i>Amphora ovalis</i> Kütz. var. <i>ovalis</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	i	L	k
<i>A. ovalis</i> var. <i>libyca</i> Ehr.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	i	L	k
<i>A. ovalis</i> var. <i>pediculus</i> Kütz.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	i	L	k
<i>A. perpusilla</i> Grun.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	i	B	k
<i>A. normanii</i> Rabenh.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>Cymbella amphicephala</i> Näg. var. <i>amphicephala</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	i	B	k
<i>C. cuspidata</i> Kütz.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. turgida</i> (Greg.) Cl.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	i	B	k
<i>C. ventricosa</i> Kütz. var. <i>ventricosa</i>	0	1	1	3	2	0	0	0	1	0	i	B	k
<i>C. ventricosa</i> var. <i>ovata</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. ventricosa</i> var. <i>silesiaca</i> (Bleisch) A. Cl.	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	oh	B	k
<i>C. ventricosa</i> var. <i>acuminata</i> A. Cl.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. ventricosa</i> var. <i>hankensis</i> Skv.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. hebratica</i> (Greg.) Grun.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>C. gracilis</i> (Rabenh.) Cl.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	n-a
<i>C. aequalis</i> W. Sm.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Гало- бность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Cymbella sinuata</i> Greg. f. <i>sinuata</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. tumidula</i> Grun. var. <i>tumidula</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. turgidula</i> Grun.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>C. affinis</i> Kütz.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	st
<i>C. cymbiformis</i> (Kütz.) V. H.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Grun. var. <i>cistula</i>	0	0	1	3	1		0	0	0	1	0	i	B	k
<i>C. cistula</i> var. <i>maculata</i> (Kütz.) V. H.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V. H. var. <i>lanceolata</i>	0	1	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>C. aspera</i> (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	b
<i>C. tumida</i> (Breb.) V. H. var. <i>tumida</i>	1	1	1	0	0		0	0	0	1	0	oh	B	st
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr. var. <i>acuminatum</i>	1	0	1	2	2		1	0	0	1	1	i	B	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>coronatum</i> (Ehr.) W. Sm.	0	0	1	2	2		0	0	0	1	0	i	B	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>brebissonii</i> (Kütz.) Cl.	0	0	1	2	1		0	1	0	0	0	i	B	k
<i>G. acuminatum</i> var. <i>trigonocephalum</i> (Ehr.) Grun.	0	0	0	2	1		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. augur</i> Ehr. var. <i>augur</i>	0	0	1	2	1		0	0	0	1	0	i	B	k
<i>G. augur</i> var. <i>gautieri</i> V. H.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>parvulum</i>	0	0	0	2	2		0	0	1	0	0	hl	B	k
<i>G. parvulum</i> var. <i>subellipticum</i> Cl.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	1	i	B	k
<i>G. parvulum</i> var. <i>exilissimum</i> Grun.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. parvulum</i> var. <i>micropus</i> (Kütz.) Cl.	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. parvulum</i> var. <i>lagenulum</i> (Kütz. Grun.) Hust.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>angustatum</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. angustatum</i> var. <i>productum</i> Grun.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. angustatum</i> var. <i>undulatum</i> Grun.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. longiceps</i> Ehr. var. <i>longiceps</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. longiceps</i> var. <i>subclavatum</i> Grun. f. <i>subclavatum</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. longiceps</i> var. <i>subclavatum</i> f. <i>gracile</i> Hust.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. intricatum</i> Kütz. var. <i>intricatum</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>G. intricatum</i> var. <i>pumilum</i> Grun.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. lanceolatum</i> Ehr. var. <i>lanceolatum</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. lanceolatum</i> var. <i>insigne</i> (Greg.) Cl.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	B	k
<i>G. gracile</i> Ehr. var. <i>gracile</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>G. gracile</i> var. <i>dichotomum</i> W. Sm.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	b
<i>G. gracile</i> var. <i>lanceolatum</i> Kütz.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	B	b



Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Gomphonema gracile</i> var. <i>naviculaceum</i> W. Sm.	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	i	B	b
<i>G. subtile</i> Ehr. var. <i>subtile</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>G. constrictum</i> Ehr. var. <i>constrictum</i>	1	1	2	3	1	0	0	0	1	1	i	B	b
<i>G. constrictum</i> var. <i>capitatum</i> (Ehr.) Cl. f. <i>capitatum</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	i	B	b
<i>G. constrictum</i> var. <i>capitatum</i> f. <i>curtum</i> Fricke	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	B	=
<i>G. ventricosum</i> Greg. var. <i>ventricosum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	B	n-a
<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>olivaceum</i>	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	i	B	k
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> Cl.	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	i	B	k
<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissimum</i> Hust.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Epithemia argus</i> Kütz. var. <i>argus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>E. argus</i> var. <i>alpestris</i> (Grun.) Hust.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	B	k
<i>E. ocellata</i> Kütz.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>zebra</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	i	L	k
<i>E. zebra</i> var. <i>sazonica</i> (Kütz.) Grun.	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	i	L	k
<i>E. zebra</i> var. <i>porcellus</i> (Kütz.) Grun.	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	i	L	k
<i>E. intermedia</i> Fricke	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>turgida</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	hl	L	k
<i>E. turgida</i> var. <i>capitata</i> Fricke	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehr.) Grun. f. <i>granulata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> f. <i>vertagus</i> (Kütz.) I. Kiss.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	B	k
<i>E. turgida</i> var. <i>zebrina</i> Rabenh.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hl	B	=
<i>E. hyndmannii</i> W. Sm. var. <i>hyndmannii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>E. sores</i> Kütz. var. <i>sores</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	hl	B	k
<i>E. sores</i> var. <i>gracilis</i> Hust.	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	hl	L	k
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll. var. <i>gibba</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	i	B	k
<i>R. gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Grun.	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	i	B	k
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. f. <i>amphioxys</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	i	L	k
<i>H. amphioxys</i> f. <i>capitata</i> O. Müll.	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	i	L	k
<i>H. amphioxys</i> var. <i>major</i> Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>H. amphioxys</i> var. <i>vivar</i> (Hantzsch) Grun.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>H. amphioxys</i> var. <i>subsalsa</i> Wisl. et Poretzky	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>H. elongata</i> (Hantzsch) Grun.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmelin	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	mh	B	k
<i>Nitzschia angustata</i> (W. Sm.) Grun. var. <i>angustata</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	i	B	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение		
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище									
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
<i>Nitzschia angustata</i> var. <i>acuta</i> Grun.																k
<i>N. angustata</i> var. <i>producta</i> Pant.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. dubia</i> W. Sm.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. thermalis</i> Kütz. var. <i>thermalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. amphibia</i> Grun. var. <i>amphibia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. microcephala</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. capitellata</i> Hust.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. heufleriana</i> Grun. var. <i>heufleriana</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grun. var. <i>frustulum</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. frustulum</i> var. <i>subsalina</i> Hust.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. frustulum</i> var. <i>perminuta</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. subtilis</i> (Kütz.) Grun. var. <i>subtilis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. intermedia</i> Hantzsch	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. romana</i> Grun.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. fonticola</i> Grun. var. <i>fonticola</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	k
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	1	2	2	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. palea</i> var. <i>capitata</i> Wisl. et Poretzky	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	b
<i>N. kuetzingiana</i> Hilse	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. paleacea</i> Grun.	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	k
<i>N. holsatica</i> Hust.	1	3	2	2	1	1	1	1	1	6	0	0	0	0	0	k
<i>N. gracilis</i> Hantzsch var. <i>gracilis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. gracilis</i> var. <i>minor</i> Skabitsch.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Sm. var. <i>sigmoidea</i>	1	1	2	4	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	k
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Grun.	0	1	1	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>sigma</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. sigma</i> var. <i>curvula</i> (Ehr.) Brun	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>N. acicularis</i> W. Sm. var. <i>acicularis</i>	2	1	2	4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	k
<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>solea</i>	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>C. solea</i> var. <i>gracilis</i> Grun.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	k
<i>C. solea</i> var. <i>regula</i> (Ehr.) Grun.	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище								
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966				
<i>Cymatopleura solea</i> var. <i>apiculata</i> (W. Sm.) Ralls	0	1	0	1	0		0	1	1	1	0		i	P	k
<i>C. solea</i> var. <i>laticeps</i> O. Müll.	0	0	0	1	1		0	1	0	0	0		i	P	=
<i>C. solea</i> var. <i>rugosa</i> O. Müll.	0	0	0	1	1		0	1	0	0	0		i	P	k
<i>C. solea</i> var. <i>subcoarctata</i> O. Müll.	0	0	0	2	1		0	2	0	0	0		i	P	k
<i>C. solea</i> var. <i>vulgaris</i> Meist.	0	1	0	1	0		0	1	0	0	0		i	P	=
<i>C. solea</i> var. <i>clavata</i> O. Müll.	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0		i	P	k
<i>C. elliptica</i> (Breb.) W. Sm. var. <i>elliptica</i>	0	1	1	1	0		0	1	1	1	0		i	P	b
<i>C. elliptica</i> var. <i>nobilis</i> (Hantzsch) Hust.	0	1	1	1	1		0	1	1	1	1		i	P	k
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) Hust.	1	4	3	1	1		1	1	1	1	0		i	P	k
<i>C. elliptica</i> var. <i>discoidea</i> Wisl. et Kolbe	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0		i	P	=
<i>Surirella biseriata</i> Breb. var. <i>biseriata</i>	1	2	1	1	1		1	1	1	1	0		i	P	k
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> (Ehr.) Hust. f. <i>bifrons</i>	0	2	1	1	1		0	1	1	1	0		i	P	b
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> f. <i>amphioxys</i> (W. Sm.) Hust.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0		i	P	b
<i>S. biseriata</i> var. <i>rostrata</i> Schulz.	1	3	3	1	1		1	1	1	1	1		i	P	k
<i>S. biseriata</i> var. <i>ussuriensis</i> Skv.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0		i	L	=
<i>S. turgida</i> W. Sm. var. <i>turgida</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	0	0		i	L	k
<i>S. turgida</i> var. <i>marginata</i> Pant.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0		i	L	k
<i>S. linearis</i> W. Sm. var. <i>linearis</i>	0	0	1	1	0		0	1	0	0	0		i	L	k
<i>S. linearis</i> var. <i>helvetica</i> (Brun) Meist.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0		i	L	k
<i>S. linearis</i> var. <i>lata</i> (O. Müll.) Hust.	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0		i	L	=
<i>S. gracilis</i> (W. Sm.) Grun.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0		i	B	k
<i>S. angustata</i> Kütz.	0	0	1	1	0		0	1	0	0	0		i	L	k
<i>S. delicatissima</i> Lewis	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0		hl	L	k
<i>S. didyma</i> Kütz.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0		hl	L	k
<i>S. robusta</i> Ehr. var. <i>robusta</i>	0	1	0	0	0		0	0	1	0	0		hb	P	k
<i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> Ehr. f. <i>splendida</i>	1	2	3	2	1		1	1	1	1	1		i	P	k
<i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> f. <i>punctata</i> Hust.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0		i	P	=
<i>S. distinguenda</i> A. Cl.	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0		oh	B	k
<i>S. tenera</i> Greg. var. <i>tenera</i>	0	1	0	1	0		0	1	0	0	0		i	P	k
<i>S. tenera</i> var. <i>nervosa</i> A. S.	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0		i	P	k
<i>S. capronii</i> Breb. var. <i>capronii</i>	0	1	1	1	1		0	1	1	0	0		i	B	k
<i>S. capronii</i> var. <i>obtusata</i> Hust.	0	0	0	0	1		0	0	0	1	0		i	B	k
<i>S. capronii</i> var. <i>hankensis</i> Skv.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0		i	B	k
<i>S. elegans</i> Ehr.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0		i	L	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Surirella ovata</i> Kütz. var. <i>ovata</i> . . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	B	k
<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Hust. . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (W. Sm.) Hust. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>S. ovata</i> var. <i>pseudopinnata</i> A. Mayer . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>S. spiralis</i> Kütz. . . . .	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehr. var. <i>noricus</i> . . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>C. noricus</i> var. <i>hibernicus</i> (Ehr.) Grun. . . . .	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	i	P	k
XANTHOPHYTA													
Heterococcales													
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi . . . . .	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	hb	L	k =
<i>Tetraedriella acuta</i> Pasch. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>Pseudostaurastrum hastatum</i> (Reinsch) Chod. . . . .	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	hl	P	k
<i>P. enorm</i> (Ralfs) Chod. . . . .	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Goniocloris mutica</i> (A. Br.) Fott . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	oh	L	k
<i>G. fallax</i> Fott . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>G. smithii</i> (Bourr.) Fott . . . . .	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	hb	L	k
<i>G. cochleata</i> Pasch. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	k =
<i>Isthmochloron lobulatum</i> (Näg.) Skuja . . . . .	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>Botryochloris cumulata</i> Pasch. . . . .	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>Istertia quadrifuncta</i> Skuja . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	k =
<i>Characiopsis borziana</i> Lemm. . . . .	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>C. anabaenae</i> Pasch. f. <i>anabaenae</i> . . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	oh	Ep	k
<i>C. tuba</i> (Herm.) Lemm. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	oh	Ep	k
<i>C. umbilicata</i> Skuja . . . . .	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	oh	Ep	k
<i>Peroniella hyalothecae</i> Gobi . . . . .	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	i	Ep	b
<i>Centrित्रactus beloniphorus</i> Lemm. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	Ep	k
<i>Ophiocytium parvulum</i> A. Br. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	oh	L	k
<i>O. cochleare</i> A. Br. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>O. lagerheimii</i> Lemm. . . . .	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	oh	L	k
<i>O. maius</i> Näg. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>O. capitatum</i> Wolle f. <i>capitatum</i> . . . . .	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>O. capitatum</i> f. <i>longispinum</i> Lemm. . . . .	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	i	L	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение		
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966					
<b>Tribonematales</b>																
<i>Tribonema angustissimum</i> Pasch.	0	0	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k		
<i>T. minus</i> Hazen	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	k		
<i>T. ambiguum</i> Skuja	0	0	0	0	0		0	1	2	1	1	i	P	b		
<i>T. affine</i> G. West	0	0	2	1	1		1	0	1	3	3	hb	P	b		
<i>T. subtilissimum</i> Pasch.	1	1	2	1	1		1	1	1	2	2	i	P	b		
<i>T. vulgare</i> Pasch.	0	0	1	1	1		1	0	0	1	1	i	P	k		
<i>T. viride</i> Pasch.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	1	i	P	k		
<b>PYRROPHYTA</b>																
<b>Cryptomonadales</b>																
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	0	0	1	2	1		0	0	0	0	1	i	P	k		
<i>C. nordstedtii</i> Hansg. f. <i>nordstedtii</i>	0	2	2	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k		
<i>C. nordstedtii</i> f. <i>latviensis</i> I. Kiss	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hb	L	=		
<i>Cryptomonas obovata</i> Skuja	0	2	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	b		
<i>C. ozolinii</i> Skuja	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hl	L	=		
<i>C. rufescens</i> Skuja	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	b		
<i>C. marssonii</i> Skuja	1	2	3	1	1		0	0	0	0	1	i	P	k		
<i>C. reflexa</i> (Marsson) Skuja	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	b		
<i>C. erosa</i> Ehr.	0	1	3	1	1		0	0	0	1	1	hl	L	k		
<i>C. ovata</i> Ehr.	0	3	3	1	1		1	1	1	1	1	hl	P	k		
<i>Chilomonas paramoecium</i> Ehr.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k		
<b>Gymnodiniales</b>																
<i>Gymnodinium fuscum</i> (Ehr.) Stein	0	0	1	1	1		0	0	0	0	1	hb	L	b		
<i>G. palustre</i> Schilling	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	b		
<i>G. aeruginosum</i> Stein	0	3	2	2	2		0	0	0	0	0	i	P	k		
<b>Peridinales</b>																
<i>Glenodinium pulvisculus</i> (Ehr.) Stein	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k		
<i>G. penardii</i> Lemm. f. <i>penardii</i>	1	1	0	2	1		1	0	0	0	0	hl	P	k		

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Glenodinium penardiforme</i> (Lind.) Schil. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	i	P	k
<i>G. gymnodinium</i> Penard . . . . .	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Peridinium cinctum</i> (O. F. M.) Ehr. . . . .	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>P. bipes</i> Stein . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>P. aciculiferum</i> Lemm. . . . .	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	i	P	k
<i>P. umbonatum</i> Stein . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh . . . . .	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Furcoidestypus</i> Schröd. . . . .	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	i	P	k
<i>Silestacumtypus</i> Schröd. . . . .	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Yunnanensetypus</i> (Skuja) H.-P. . . . .	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Carinthiacumtypus</i> (Zederb.) Bachm. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Graciletypus</i> Bachm. . . . .	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Robustumtypus</i> (Amberg) Bachm. . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Austriacumtypus</i> (Zederb.) Bachm. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Piburgensetypus</i> (Zederb.) Bachm. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
EUGLENOPHYTA													
Euglenales													
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. var. <i>volicina</i> . . . . .	2	3	3	2	1	1	2	1	1	1	i	P	k
<i>T. volvocina</i> var. <i>punctata</i> Playf. . . . .	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	i	P	k
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i> Lemm. emend. Swir. . . . .	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. ornata</i> (Swir.) Skv. . . . .	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>T. volvocinopsis</i> Swir. f. <i>volicinopsis</i> . . . . .	1	2	2	1	1	1	0	0	0	0	oh	L	b
<i>T. curta</i> f. <i>crassatijera</i> Safon. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>T. dybowskii</i> Drez. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>T. verrucosa</i> Stokes var. <i>verrucosa</i> . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>T. komarovii</i> Skv. . . . .	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>T. nigra</i> Swir. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	L	b
<i>T. intermedia</i> Dang. f. <i>intermedia</i> . . . . .	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	oh	L	b
<i>T. intermedia</i> f. <i>papillijera</i> (Popova) Popova . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	L	b
<i>T. intermedia</i> f. <i>spinijera</i> (Popova) Popova . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	L	b
<i>T. fominii</i> Roll. . . . .	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	i	L	k
<i>T. oblonga</i> Lemm. var. <i>oblonga</i> . . . . .	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	i	L	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Trachelomanas oblonga</i> var. <i>punctata</i> Lemm.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. cylindrica</i> Ehr. sec. Playf. var. <i>cylindrica</i>	1	1	2	1	1		0	1	1	0	0	i	L	k
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. var. <i>hispida</i>	1	2	2	1	1		1	0	0	1	1	i	P	k
<i>T. hispida</i> var. <i>granulata</i> Playf.	0	0	1	1	0		1	0	0	0	0	hb	P	k
<i>T. hispida</i> var. <i>coronata</i> Lemm.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>T. hispida</i> var. <i>crenulatocollis</i> (Maskell) Lemm.	0	1	0	1	1		1	0	1	0	0	hb	P	k
<i>T. hispida</i> var. <i>spinulosa</i> Skv.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>T. hispida</i> var. <i>volicensis</i> Drez.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>T. bacillifera</i> Playf. var. <i>bacillifera</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>T. bacillifera</i> var. <i>minima</i> f. <i>sparsispina</i> Defl.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>T. sydneyensis</i> Playf. var. <i>sydneyensis</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. allia</i> Drez.	0	0	0	1	1		0	2	1	1	1	i	P	k
<i>T. abrupta</i> Swir. var. <i>abrupta</i>	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>T. abrupta</i> var. <i>arcuata</i> (Playf.) Defl. f. <i>arcuata</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>T. lacustris</i> Drez. emend. Balech var. <i>lacustris</i>	1	1	1	1	1		0	1	1	1	1	hb	L	k
<i>T. lacustris</i> var. <i>klebsii</i> (Defl.) Popova	0	0	1	0	0		0	1	0	1	0	hb	L	k
<i>T. rotunda</i> Swir. var. <i>rotunda</i>	1	1	1	1	1		0	1	0	0	0	hb	L	k
<i>T. acanthostoma</i> Stokes (sensu Swir. et Defl.) var. <i>acanthostoma</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>T. superba</i> f. <i>echinata</i> (Roll) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>T. robusta</i> Swir. emend. Defl.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>T. armata</i> (Ehr.) Stein var. <i>armata</i>	0	0	1	1	1		0	1	1	0	0	hb	L	k
<i>T. armata</i> var. <i>heterospina</i> Swir.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. scabra</i> Playf. var. <i>scabra</i>	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>T. euehlora</i> (Ehr.) Awer.	1	1	1	1	1		1	0	0	0	0	i	P	k
<i>T. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	1	2	2	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k
<i>T. planctonica</i> f. <i>oblonga</i> (Drez.) Popova	0	1	1	1	1		0	1	1	1	1	i	P	k
<i>T. planctonica</i> f. <i>ornata</i> (Skv.) Popova	0	1	1	0	1		0	0	1	0	0	i	P	k
<i>T. paulovskoensis</i> (V. Poljan.) Popova f. <i>paulovskoensis</i>	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>T. similis</i> Stokes f. <i>similis</i>	0	1	1	1	1		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. dubia</i> Swir. emend. Defl. f. <i>dubia</i>	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>T. bulla</i> Stein	0	0	0	0	1		0	0	0	0	1	i	L	k
<i>Strombomonas acuminata</i> (Schmarda) Defl.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	1	i	P	k
<i>S. urceolata</i> (Stokes) Defl. var. <i>urceolata</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Strombomortas tambowika</i> (Swir.) Defl.	0	1	1	1	0		0	0	0	0	1	oh	P	k
<i>S. schauinslandii</i> (Lemm.) Defl.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	1	oh	P	k
<i>Eutreptia pyrenoidifera</i> Matv.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>E. viridis</i> Perty	1	1	1	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>Euglena viridis</i> Ehr. f. <i>viridis</i>	1	2	2	1	2		1	1	1	0	0	i	L	k
<i>E. granulata</i> (Klebs) Schmitz var. <i>granulata</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. granulata</i> var. <i>polymorpha</i> (Dang.) Popova	1	1	2	2	0		1	0	0	1	1	i	L	k
<i>E. pisciformis</i> Klebs	0	1	2	1	0		0	0	0	1	0	i	L	k
<i>E. proxima</i> Dang.	1	1	1	1	1		1	1	1	0	0	i	L	=
<i>E. deses</i> Ehr. f. <i>deses</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	1	hl	L	k
<i>E. deses</i> f. <i>intermedia</i> Klebs	0	1	1	1	1		1	1	0	0	0	i	L	k
<i>E. deses</i> f. <i>klebsii</i> (Lemm.) Popova	0	1	1	1	0		0	0	1	0	0	hl	L	k
<i>E. texta</i> (Duj.) Hübner var. <i>texta</i>	1	1	1	2	1		1	1	0	1	0	i	P	k
<i>E. texta</i> var. <i>salina</i> (Fritsch) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. limnophila</i> Lemm. var. <i>limnophila</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. limnophila</i> var. <i>swirenkoi</i> (Arnoldi) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	b
<i>E. acus</i> Ehr. var. <i>acus</i>	1	2	2	1	1		1	1	1	1	1	i	L	k
<i>E. acus</i> var. <i>minor</i> Hansg.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>E. acus</i> var. <i>longissima</i> Defl.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>E. acus</i> var. <i>hyalina</i> Klebs	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>E. pavlovskoënsis</i> (Elenk. et V. Poljan.) Popova	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>E. spirogyra</i> Ehr. var. <i>spirogyra</i>	1	2	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. spirogyra</i> var. <i>lati clavus</i> Hübner	0	2	0	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>E. spirogyra</i> var. <i>fusca</i> Klebs	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. oxyuris</i> Schmarda f. <i>oxyuris</i>	1	1	1	0	0		1	1	1	0	0	i	L	k
<i>E. oxyuris</i> f. <i>major</i> (Woronich.) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>E. oxyuris</i> f. <i>skvortzovi</i> (Popova) Popova	0	1	1	0	0		0	0	0	0	1	oh	L	k
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs var. <i>tripteris</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Lepocinctus ovum</i> (Ehr.) Mink. var. <i>ovum</i>	1	1	1	1	0		1	0	1	1	1	i	L	k
<i>L. ovum</i> var. <i>palatina</i> Lemm.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>L. steinii</i> Lemm.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>L. marssonii</i> Lemm. var. <i>marssonii</i>	1	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Monomorphina pyrum</i> (Ehr.) Mereschk. var. <i>pyrum</i>	0	0	1	0	0		0	1	1	0	1	i	P	b
<i>M. pyrum</i> var. <i>pseudonordstedtii</i> (Pochm.) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	b



Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Глобальность	Местообитание	Распространение
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Monomorphina pyrum</i> var. <i>costata</i> (Conrad) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>Phacus monilatus</i> Stokes var. <i>monilatus</i>	1	1	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>P. monilatus</i> var. <i>succicus</i> Lemm.	1	1	0	1	0		0	0	0	0	0	hb	L	b
<i>P. striatus</i> France	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. parvulus</i> Klebs var. <i>parvulus</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. oscillans</i> Klebs	0	1	1	0	0		0	0	0	0	1	hb	L	k
<i>P. curvicauda</i> Swir.	1	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. alatus</i> var. <i>lemmermannii</i> Swir.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	1	i	L	k
<i>P. arnoldii</i> Swir. var. <i>arnoldii</i>	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>P. arnoldii</i> var. <i>ovatus</i> Popova	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	=
<i>P. breuicaudatus</i> (Klebs) Lemm.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. acuminatus</i> Stokes var. <i>acuminatus</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>P. acuminatus</i> var. <i>acuticauda</i> (Roll) Pochm.	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. pleuronectes</i> (Ehr.) Duj. var. <i>pleuronectes</i>	1	1	1	1	1		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>P. pleuronectes</i> var. <i>prunoideus</i> (Roll) Popova	0	0	1	1	1		0	0	0	0	1	i	L	k
<i>P. pleuronectes</i> var. <i>hyalinus</i> Klebs	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	oh	L	b
<i>P. caudatus</i> Hübner var. <i>caudatus</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	=
<i>P. caudatus</i> var. <i>tenuis</i> Swir.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. caudatus</i> var. <i>minor</i> Drez.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. orbicularis</i> Hübner var. <i>orbicularis</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	b
<i>P. lismorensis</i> Playf.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>P. longicauda</i> (Ehr.) Duj. f. <i>longicauda</i>	1	1	1	1	1		0	1	1	1	1	i	L	b
<i>P. longicauda</i> f. <i>cordatus</i> (Pochm.) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	L	k
<i>P. longicauda</i> f. <i>rotundus</i> (Pochm.) Popova	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>P. longicauda</i> f. <i>victorius</i> I. Kissel.	1	1	1	1	1		0	1	1	0	0	i	L	k
<i>Colacium cyclopicola</i> (Gickl.) Woronich. et Popova	0	0	1	2	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>C. sideropys</i> Skuja	0	0	1	0	0		0	0	0	0	1	Ep	Ep	k
<i>C. vesiculosum</i> Ehr. var. <i>vesiculosum</i>	0	2	3	4	2		0	1	1	0	0	oh	Ep	k
<i>C. arbuscula</i> Stein f. <i>arbuscula</i>	0	0	1	0	0		0	0	1	1	0	i	Ep	k
<i>Astasia klebsii</i> Lemm.	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	L	=
CHLOROPHYTA														
<i>Chlamydomonadales</i>														
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Dang.	0	0	0	0	0		0	1	1	1	1	oh	P	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Chlamydomonas atactogama</i> Korsch.	0	0	1	1	0		0	0	0	1	0	i	P	k
<i>C. clathrata</i> (Korsch.) Pasch.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Carteria globosa</i> Korsch.	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>C. crucifera</i> Korsch. var. <i>crucifera</i>	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>C. crucifera</i> var. <i>inversa</i> Korsch.	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Phacotus coccifer</i> Korsch.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	=
<i>Pteromonas aculeata</i> Lemm. var. <i>aculeata</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>P. angulosa</i> Lemm. var. <i>angulosa</i>	0	0	1	1	0		0	0	1	1	1	i	P	k
<i>P. angulosa</i> var. <i>elongata</i> Skvortz.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>P. torta</i> Korsch.	0	0	1	0	0		0	0	1	1	1	i	P	=
<i>P. cruciata</i> Playf.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	L	=
Volvocales														
<i>Paschertiella tetras</i> Korsch.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	—	P	=
<i>Pyrobotrys gracilis</i> Korsch.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>P. incurva</i> Arnoldi	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	P	=
<i>Spondylomorom quaternarium</i> Ehr.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hl	L	k
<i>Gonium pectorale</i> Müll.	0	1	1	1	1		0	1	0	0	0	i	P	k
<i>G. sociale</i> Warm.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	2	2	3	2	2		2	2	2	2	2	i	P	k
<i>P. charcovtensis</i> Korsch.	1	1	1	1	1		1	1	0	0	1	i	P	k
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	1	1	2	2	3		1	2	2	2	2	i	P	k
<i>E. cylindrica</i> Korsch.	0	1	0	0	0		0	1	0	0	0	—	P	k
<i>E. echidna</i> Swir. (?)	0	1	1	1	0		0	1	0	0	0	—	P	k
<i>E. illinoisensis</i> Pasch.	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	hl	P	=
<i>Volvox globator</i> (L.) Ehr.	0	2	3	3	3		0	1	0	0	0	i	P	k
<i>V. aureus</i> Ehr.	1	1	3	2	2		1	1	1	1	1	i	P	k
Vacuolales														
<i>Chlorophysetema sessilis</i> Anachin	0	0	0	0	1		0	2	0	0	0	i	Ep	=
<i>C. adnata</i> Korsch.	0	0	0	1	0		0	1	0	0	0	oh	Ep	=
<i>Stylosphaeridium epiphyticum</i> Korsch.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	Ep	b
<i>Chlorangioptopsis piriformis</i> Korsch. var. <i>piriformis</i>	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	Ep	=

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Apiocystis caputmedusae</i> (Bohl.) Korsch.	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	i	Ep	=
<i>Tetrastora tenera</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>T. limnetica</i> W. et G. West	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	P	b
Chlorococcales													
<i>Golenkinia radiata</i> Chod.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>G. brevispina</i> Korsch.	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	i	P	=
<i>Trochiscia aciculifera</i> (Lagerh.) Hansg.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>T. granulata</i> (Reinsch) Hansg.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	oh	P	=
<i>T. spinosa</i> Hansg.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	=
<i>T. varia</i> Tiff. et Ahlstr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>S. nitzschoides</i> (G. West) Korsch.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>S. spiralis</i> (Printz) Korsch.	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	i	P	k
<i>S. robusta</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	i	P	k
<i>Characium obtusum</i> A. Br.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Ch. ornithocephalum</i> A. Br. var. <i>ornithocephalum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	Ep	k
<i>Ch. ornithocephalum</i> var. <i>harpochytriforme</i> Printz	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Ch. bulbosum</i> Korsch.	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Pseudocharacium acuminatum</i> Korsch. var. <i>acuminatum</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	i	Ep	k
<i>Bicuspidellopsis triangularis</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	i	Ep	b
<i>Pseudochlorothecium mucigenum</i> Korsch. (?)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	Ep	=
<i>Lambertia limnetica</i> (Lemm.) Korsch.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	i	Ep	k
<i>L. judayi</i> (G. M. Smith) Korsch.	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	i	P	k
<i>L. ocellata</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	oh	P	=
<i>L. lanceolata</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>Fernandinella alpina</i> Chod. et Korsch.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Dictyochloris globosa</i> Korsch.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>D. reniformis</i> Korsch.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Korsch.	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	hb	P	b
<i>Palmetocystis planctonica</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Euastropsis richteri</i> (Schmidle) Lagerh.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	oh	L	=

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбнское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Pediastrum simplex</i> Meyen var. <i>simplex</i> . . . . .	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	i	Р	k
<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle . . . . .	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>tetras</i> . . . . .	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	i	Р	k
<i>P. tetras</i> var. <i>tetraodon</i> (Corda) Rabenh. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	Р	b
<i>P. angulosum</i> (Ehr.) Menegh. var. <i>angulosum</i> . . . . .	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	hl	Р	k
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Menegh. var. <i>boryanum</i> . . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	Р	=
<i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i> Racibor. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	Р	=
<i>P. integrum</i> Naeg. . . . .	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	i	Р	=
<i>P. duplex</i> Meyen var. <i>duplex</i> . . . . .	2	1	1	2	3	1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>P. duplex</i> var. <i>clathratum</i> (A. Braun) Lagerh. . . . .	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	hb	Р	k
<i>P. duplex</i> var. <i>reticulatum</i> Lagerh. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	Р	k
<i>P. cornutum</i> Troitzk. . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>P. biradiatum</i> Meyen . . . . .	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	hb	Р	=
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh. . . . .	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	i	В	k
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyer. . . . .	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	hl	Р	k
<i>Tetraëdron triangulare</i> Korsch. . . . .	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	i	Р	k
<i>T. caudatum</i> (Corda) Hansg. var. <i>caudatum</i> . . . . .	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	i	Р	k
<i>T. caudatum</i> var. <i>punctatum</i> Lagerh. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	i	Р	k
<i>T. caudatum</i> var. <i>incisum</i> Lagerh. . . . .	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	i	Р	k
<i>T. caudatum</i> var. <i>longispinum</i> Lemm. . . . .	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>T. pentaëdricum</i> W. et G. West. . . . .	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	i	Р	k
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg. var. <i>minimum</i> . . . . .	1	1	0	2	1	0	1	1	0	1	i	Р	k
<i>T. incus</i> (Telling) G. M. Smith var. <i>incus</i> . . . . .	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	i	Р	k
<i>T. limneticum</i> Borge var. <i>limneticum</i> . . . . .	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	i	Р	k
<i>Siderocelis ornata</i> Fott . . . . .	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>Francia echidna</i> (Bohl.) Korsch. . . . .	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	oh	Р	=
<i>F. elongata</i> Korsch. . . . .	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	i	Р	n-a
<i>F. tenuispina</i> Korsch. . . . .	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	oh	Р	=
<i>Siderocystis fusca</i> Korsch. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>Lagerheimia tetraëdrica</i> Roll . . . . .	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>L. wratislaviensis</i> Schroed. var. <i>wratislaviensis</i> . . . . .	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	i	Р	k
<i>L. wratislaviensis</i> var. <i>trisetigera</i> G. M. Smith . . . . .	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	i	Р	k
<i>L. genevensis</i> Chod. var. <i>genevensis</i> . . . . .	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	i	Р	k
<i>L. genevensis</i> var. <i>subglobosa</i> (Lemm.) Chod. . . . .	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	i	Р	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Гало- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Lagerheimia quadriseta</i> (Lemm.) G. M. Smith	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>L. citriformis</i> (Snow) G. M. Smith	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Printz	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	i	P	k
<i>Golenkinopsis</i> (Woronich.) Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	i	P	k
<i>G. longispina</i> Korsch.	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	i	P	k
<i>G. solitaria</i> Korsch. var. <i>solitaria</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>G. solitaria</i> var. <i>mucosa</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Oocystis verrucosa</i> Roll	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	i	P	=
<i>O. pseudocoronata</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	=
<i>O. borgei</i> Snow var. <i>borgei</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>O. gigas</i> Archer var. <i>gigas</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	i	P	k
<i>O. gigas</i> var. <i>incrassata</i> f. <i>minor</i> W. et G. West	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>O. submarina</i> Lagerh.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	hl	P	k
<i>O. elliptica</i> W. West var. <i>elliptica</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>O. elliptica</i> var. <i>elliptica</i> f. <i>minor</i> W. West	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>O. pelagica</i> Lemm.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>O. novae-semilae</i> Wille	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	i	P	=
<i>O. pusilla</i> Hansg.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	oh	P	k
<i>O. solitaria</i> Witt.	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	oh	P	k
<i>O. crassa</i> Witt.	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>O. marssonii</i> Lemm.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	hl	P	k
<i>O. lacustris</i> Chod.	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>O. parva</i> W. et G. West	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>Oocystidium ovale</i> Korsch.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> (Lemm.) Wille var. <i>longis-</i> <i>simus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	oh	P	=
<i>A. longissimus</i> var. <i>acicularis</i> (Chod.) Brunnth.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. obtusus</i> Korsch.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. mucosus</i> Korsch.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	oh	L	k
<i>A. acicularis</i> (A. Br.) Korsch. var. <i>acicularis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. acicularis</i> var. <i>stipitatus</i> (Chod.) Korsch.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. acicularis</i> var. <i>mirabilis</i> (W. et G. West) Korsch.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. subcapitatus</i> Korsch.	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	i	L	k
<i>A. minutissimus</i> Korsch.	1	3	1	1	1	0	0	1	0	0	i	L	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Гало-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекснинское водохранилище					Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1968	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Ankistrodesmus arcuatus</i> Korsch.	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. pseudomirabilis</i> Korsch. var. <i>pseudomirabilis</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. pseudomirabilis</i> var. <i>spiralis</i> Korsch.	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. angustus</i> Bern.	2	3	3	3	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. densus</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	hb	L	b
<i>A. fusiformis</i> Corda	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. gibratianus</i> (Reinsch) Korsch.	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	i	P	k
<i>A. gracilis</i> (Reinsch) Korsch.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs var. <i>falcatus</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	i	L	k
<i>Hyaloraphidium rectum</i> Korsch.	0	1	2	1	0	0	1	1	0	0	i	L	k
<i>H. contortum</i> Pasch. et Korsch. var. <i>contortum</i>	0	2	2	1	1	0	1	1	0	0	i	L	k
<i>H. contortum</i> var. <i>tenuissimum</i> Korsch.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	L	k
<i>Kirchneriella obesa</i> (W. West) Schmidle var. <i>obesa</i>	1	1	1	2	3	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>K. obesa</i> var. <i>aperta</i> (Teiling) Brunnth.	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	i	P	k
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb. var. <i>lunaris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>K. lunaris</i> var. <i>dianae</i> Bohl.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>K. intermedia</i> Korsch. var. <i>intermedia</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	i	P	k
<i>K. intermedia</i> var. <i>major</i> Korsch.	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>K. contorta</i> (Schmidle) Bohl.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	i	P	k
<i>K. subcapitata</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>K. irregularis</i> (Smith) Korsch. var. <i>irregularis</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>K. irregularis</i> var. <i>spiralis</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	k
<i>K. cornuta</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	0	1	2	2	1	0	1	0	0	1	i	P	k
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	i	P	k
<i>Coenochloris pyrenoidosa</i> Korsch.	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	hl	P	k
<i>C. ovalis</i> Korsch.	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	i	P	k
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i> Chod.	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>S. polycoeca</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>Coenocystis planctonica</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>C. subcylindrica</i> Korsch.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>C. reniformis</i> Korsch.	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	i	L	b
<i>Dictosphaerium simplex</i> Korsch.	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	hl	P	k
<i>D. pulchellum</i> Wood var. <i>pulchellum</i>	1	1	3	3	3	1	3	3	3	3	hl	P	k

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Галоб- пость	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> var. <i>ovatum</i> Korsch.	1	1	1	1	3		1	2	0	0	2	i	Р	k
<i>D. anomalum</i> Korsch.	0	0	0	1	1		0		0	0	0	i	Р	= k
<i>D. ehrenbergianum</i> Naeg.	0	0	1	0	0		0	1	0	0	0	i	Р	b
<i>Botryosphaera sudetica</i> (Lemm.) Chod.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	hb	Р	k
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	1	1	2	3	1		0	1	1	1	1	hl	Р	= k
<i>B. protuberans</i> W. et G. West	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>Coelastrum sphaericum</i> Naeg.	0	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	= k
<i>C. microporum</i> Naeg.	1	1	1	3	2		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>C. pseudomicroporum</i> Korsch.	0	1	1	1	0		0	1	0	0	0	i	Р	= k
<i>C. intermedium</i> (Bohl.) Korsch.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Р	b
<i>C. proboscideum</i> Bohl.	0	0	1	0	0		0	1	0	0	0	i	Р	k
<i>C. canbriicum</i> Archer var. <i>canbriicum</i>	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>C. canbriicum</i> var. <i>intermedium</i> (Bohlin) G. West	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	i	Р	b
<i>C. chodatii</i> Duce.	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	i	Р	k
<i>Crucigenia apiculata</i> Schmidle	0	0	0	0	0		0	0	1	1	1	i	Р	k
<i>C. fenestrata</i> Schmidle	0	0	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>C. lauterborni</i> (Schmidle) Korsch.	0	0	0	0	2		2	2	1	1	2	i	Р	k
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G. West	0	1	1	1	1		1	2	2	2	2	i	Р	k
<i>C. quadrata</i> Morren	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>C. rectangularis</i> (A. Br.) Gay	1	2	3	2	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>C. irregularis</i> Wille	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>Westella botryoides</i> (W. West) de Wild.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	1	i	Р	k
<i>Tetrachlorella alternans</i> Korsch.	0	1	0	0	0		0	0	1	0	0	i	Р	k
<i>T. coronata</i> Korsch.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>Tetrasstrum staurogenaeforme</i> (Schroed.) Lemm.	0	0	1	1	0		1	1	0	0	0	i	Р	= k
<i>T. elegans</i> Playf.	0	0	1	1	1		1	1	0	1	1	i	Р	k
<i>T. hastiferum</i> (Arnoldi) Korsch.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	Р	= k
<i>T. glabrum</i> (Roll) Ahlstr. et Tiff.	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>A. hantzschii</i> var. <i>gracile</i> Roll	1	1	0	1	1		0	0	1	0	0	oh	Р	= k
<i>Scenedesmus incrassatulus</i> Bohl. var. <i>incrassatulus</i>	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz. var. <i>obliquus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k
<i>S. obliquus</i> var. <i>alternans</i> Christjuk	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	k
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище						Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966				
<i>Scenedesmus acuminatus</i> var. <i>biseriatus</i> Reinh.	0	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>S. acuminatus</i> var. <i>elongatus</i> Smith	0	0	1	0	0		0	1	0	0	1	i	P	= k	
<i>S. bijugatus</i> (Turp.) Kütz. var. <i>bijugatus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>S. bijugatus</i> var. <i>alternans</i> (Reinsch) Hansg.	0	0	0	0	0		0	1	1	0	1	i	P	k	
<i>S. arcuatus</i> Lemm var. <i>arcuatus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>S. arcuatus</i> var. <i>platydiscus</i> Smith	0	1	1	1	1		0	1	1	1	1	i	P	= k	
<i>S. curvatus</i> Bohl.	0	0	1	0	0		0	1	0	1	0	oh	P	= k	
<i>S. apiculatus</i> (W. et G. West.) Chod. var. <i>apiculatus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	k	
<i>S. apiculatus</i> var. <i>apiculatus</i> f. <i>skujae</i> Chod.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>S. denticulatus</i> Lagerh. var. <i>denticulatus</i>	0	0	1	1	1		0	1	1	1	1	i	P	k	
<i>S. denticulatus</i> var. <i>linearis</i> Hansg.	0	0	1	0	0		0	1	0	1	1	oh	P	= k	
<i>S. denticulatus</i> var. <i>australis</i> Playf.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. granulatus</i> W. et G. West var. <i>granulatus</i>	0	0	0	0	0		0	0	0	0	1	i	P	= k	
<i>S. hystrix</i> Lagerh.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	0	1	1	0	1		0	0	0	1	1	hl	P	= k	
<i>S. brasiliensis</i> Bohl. var. <i>brasiliensis</i>	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>S. acutiformis</i> Schroed.	0	0	1	0	0		0	0	1	1	1	i	P	= k	
<i>S. costatus</i> Schmidle	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	hl	P	k	
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadricauda</i>	1	1	1	1	1		2	2	2	2	2	hl	P	k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>eualternans</i> Proschk.	0	0	0	0	0		0	0	0	1	0	oh	P	k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>dentatus</i> Deduss.	0	0	0	0	0		0	1	1	0	1	oh	P	k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>africanus</i> Fritsch.	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	oh	P	k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>spinosus</i> Deduss.	0	0	0	0	1		0	1	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>setosus</i> Kirchn.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	P	k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>abundans</i> Kirchn.	0	1	1	1	1		0	1	1	1	1	i	P	= k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>lefevrii</i> (Deflandre) Deduss.	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>armatus</i> (Chod.) Deduss.	0	0	1	1	1		0	0	1	1	1	i	P	= k	
<i>S. quadricauda</i> var. <i>helveticus</i> (Chod.) Deduss.	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. gracilis</i> Matv.	0	0	0	0	0		0	0	0	1	0	hb	P	= k	
<i>S. opoliensis</i> Richt. var. <i>opoliensis</i>	0	0	0	1	0		0	0	0	0	1	i	P	= k	
<i>S. opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemm.	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	P	= k	
<i>S. opoliensis</i> var. <i>abundans</i> Printz	0	1	0	0	0		0	0	0	0	1	oh	P	= k	
<i>Didymocystis tuberculata</i> Korsch.	0	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	P	=	



Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб- ность	Место- обитание	Распро- странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Didymocystis inconspicua</i> Korsch.	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	i	P	=
<i>D. lineata</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	i	P	=
<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Br.	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	i	P	=
<i>Micractinium bornhemense</i> (Conrad) Korsch.	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	oh	P	k
<i>M. appendiculatum</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	oh	P	k
<i>M. pusillum</i> Fres.	0	0	0	1	0	1	1	1	3	1	oh	P	k
<i>M. quadrisetum</i> (Lemm.) G. S. Smith	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	oh	P	k
<i>Paradoxia multiseta</i> Swir.	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	oh	P	k
<i>Elakatothrix gloeocystiformis</i> Korsch.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>E. subacuta</i> Korsch.	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>E. acuta</i> Pasch.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	P	=
<i>E. lacustris</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	i	P	k
<i>E. gelatinosa</i> Wille	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	i	P	k
<i>E. pseudogelatinosa</i> Korsch.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	oh	P	k
<i>Raphidonema longiseta</i> Vischer	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	i	P	=
<i>R. spirotaenia</i> (G. West) Korsch.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	oh	P	=
Ulothrichales													
<i>Ulothrix mucosa</i> Thuret	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	i	B	k
<i>U. zonata</i> Kütz.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	i	B	b
<i>Ulothrix</i> sp. sp.	0	0	2	2	1	0	0	0	0	0	i	B	k
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.-Lavr. var. <i>lauterbornii</i>	1	1	2	3	3	1	2	2	2	2	hl	P	k
Chaetophorales													
<i>Stigeoclonium tenue</i> Kütz.	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	oh	B	k
<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Agardh	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	oh	B	k
Microsporales													
<i>Microspora stagnorum</i> (Kütz.) Lagerh.	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	oh	B	k

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище					Рыбинское водохранилище					Галоб-ность	Место-обитание	Распро-странение
	1955	1963	1964	1965	1966	1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Microspora amoena</i> (Kütz.) Rabenh. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	oh	B	k
Oedogoniales													
<i>Oedogonium</i> sp. sp. . . . .	0	1	2	3	2	0	1	1	1	1	oh	B	—
Siphonocladales													
<i>Cladophora fracta</i> (Kütz.) . . . . .	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	oh	L	k
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz. . . . .	0	1	2	2	1	0	0	0	0	1	oh	B	k
Zygnemales													
<i>Spirogyra calospora</i> Cl. . . . .	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>S. inflata</i> (Vauch.) Rabenh. . . . .	0	0	3	3	0	0	0	1	1	0	oh	B	k
<i>S. porticalis</i> (Müll.) Petit . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>Zygnema insigne</i> (Hass.) Kütz. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	oh	B	k
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock . . . . .	1	1	2	2	3	1	1	1	1	2	i	P	k
<i>M. viridis</i> (Kütz.) Wittrock . . . . .	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	i	L	k
<i>M. scalaris</i> Hass. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	i	L	k
Gonatozygales													
<i>Gonatozygon kinahani</i> (Arch.) Rabenh. . . . .	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	oh	L	b
<i>G. monotaenium</i> De-Bary . . . . .	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	hb	L	k
Desmidiiales													
<i>Closterium acutum</i> (Lyngb.) Breb. var. <i>acutum</i> . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>C. acutum</i> var. <i>linea</i> (Perty) W. et G. West. . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	hb	P	k
<i>C. aciculare</i> (Tuffen) W. West var. <i>aciculare</i> f. <i>aciculare</i> . . . . .	1	1	1	4	2	0	1	0	0	1	i	P	k
<i>C. aciculare</i> var. <i>aciculare</i> f. <i>minus</i> Kissel. . . . .	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	i	P	==
<i>C. aciculare</i> var. <i>subpronum</i> W. et G. West . . . . .	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	i	P	==

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Гало-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекнинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Closterium prorum</i> Breb. f. <i>prorum</i> . . . . .	1	1	1	2	1		0	1	1	1	1	i	Р	к
<i>C. prorum</i> f. <i>brevius</i> (W. West) Kossinsk. . . . .	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	б
<i>C. gracile</i> Breb. f. <i>gracile</i> . . . . .	0	1	1	2	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. gracile</i> f. <i>elongatum</i> (W. et G. West) Kossinsk. . . . .	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. praelongum</i> Breb. f. <i>praelongum</i> . . . . .	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Л	к
<i>C. praelongum</i> f. <i>brevius</i> Nordst. . . . .	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Л	к
<i>C. lanceolatum</i> Kütz. f. <i>lanceolatum</i> . . . . .	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. lanceolatum</i> f. <i>parvum</i> (W. et G. West) Kossinsk. . . . .	1	1	1	2	1		0	1	1	1	1	i	Р	к
<i>C. acerosum</i> (Schränk) Ehr. var. <i>acerosum</i> f. <i>acerosum</i> . . . . .	0	1	1	1	1		0	1	0	0	1	i	Р	к
<i>C. acerosum</i> var. <i>acerosum</i> f. <i>elongatum</i> (Breb.) Kossinsk. . . . .	0	0	1	1	1		0	0	0	0	1	i	Р	к
<i>C. acerosum</i> var. <i>angolense</i> W. et G. West . . . . .	0	0	1	1	0		0	0	0	0	0	i	Л	к
<i>C. acerosum</i> var. <i>rolitatum</i> Kossinsk. . . . .	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	Л	к
<i>C. peracerosum</i> Gay var. <i>peracerosum</i> . . . . .	0	0	1	1	1		0	0	1	1	0	i	Р	к
<i>C. incurvum</i> Breb. . . . .	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. venus</i> Kütz. f. <i>venus</i> . . . . .	0	1	1	2	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. parvulum</i> Näg. var. <i>parvulum</i> . . . . .	0	1	1	1	1		0	1	1	1	1	i	Р	к
<i>C. parvulum</i> var. <i>angustum</i> W. et G. West . . . . .	0	1	1	0	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. leibleinii</i> Kütz. . . . .	0	1	1	1	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr. var. <i>moniliferum</i> . . . . .	0	1	2	1	1		0	1	0	0	0	i	Р	к
<i>C. moniliferum</i> var. <i>concauum</i> Klebs . . . . .	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	hb	Л	к
<i>C. ehrenbergii</i> Menegh. . . . .	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. kuetzingii</i> Breb. . . . .	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	к
<i>C. setaceum</i> Ehr. var. <i>setaceum</i> . . . . .	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>C. juncidum</i> Ralfs . . . . .	0	1	1	1	1		0	0	0	1	0	hb	Р	к
<i>Dicidium baculum</i> Breb. f. <i>baculum</i> . . . . .	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Л	к
<i>D. undulatum</i> Bail. . . . .	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Л	к
<i>Pleurotaenium trabecula</i> (Ehr.) Näg. f. <i>trabecula</i> . . . . .	0	0	1	1	1		0	0	1	0	1	i	Л	к
<i>P. trabecula</i> f. <i>maximum</i> (Reinsch) Roll . . . . .	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Л	к
<i>Euastrum denticulatum</i> (Kirchn.) Gay . . . . .	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>E. validum</i> W. et G. West var. <i>validum</i> . . . . .	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>E. validum</i> var. <i>glabrum</i> W. Krieg. . . . .	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>Cosmarium undulatum</i> Corda var. <i>undulatum</i> . . . . .	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. undulatum</i> var. <i>crenulatum</i> (Näg.) Wittr. . . . .	0	0	1	1	1		0	0	0	0	1	hb	Р	к

Таблица 2 (продолжение)

Видовой состав	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище					Гало-ность	Место-обитание	Распро-странение
	Шекснинское водохранилище						Рыбинское водохранилище							
	1955	1963	1964	1965	1966		1955	1963	1964	1965	1966			
<i>Cosmarium granatum</i> Breb.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	oh	Р	к
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	0	1	1	1	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. rectangulare</i> Grun.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. meneghinii</i> Breb.	0	0	1	1	1		0	0	0	0	0	oh	Р	к
<i>C. laeve</i> Rabenh.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. turpinii</i> Breb. var. <i>turpinii</i>	1	1	1	1	1		0	0	1	1	1	oh	Р	к
<i>C. turpinii</i> var. <i>podolicum</i> Gutw.	0	0	1	0	0		0	0	1	0	0	i	Р	к
<i>C. margaritifera</i> Menegh.	0	1	1	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. subcrenatum</i> Hantzsch.	0	1	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. botrytis</i> Menegh. var. <i>botrytis</i>	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. botrytis</i> var. <i>depressum</i> W. et G. West.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. ochthodes</i> Nordst.	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. subbroomei</i> Schmidle	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. broomei</i> Thwaites	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>C. impressulum</i> Elfv.	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>Xanthidium antilopeum</i> (Breb.) Kütz.	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	к
<i>Staurastrum defectum</i> Breb.	0	0	0	1	1		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>S. echinatum</i> Breb.	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	oh	Р	к
<i>S. brebissonii</i> Arch.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	i	Р	к
<i>S. gracile</i> Ralfs	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	i	Р	к
<i>S. paradoxum</i> Meyen	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	oh	Р	к
<i>S. longiradiatum</i> W. et G. West	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	oh	Р	к
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) W. et G. West	0	0	1	1	1		0	0	1	0	0	i	Р	к
<i>S. pulchellum</i> Arch.	0	0	1	0	0		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Sm.) Breb.	0	1	0	1	0		0	0	0	0	0	hb	Р	к
<i>Desmidiium schwarzii</i> Ag.	0	1	1	1	0		0	0	0	1	0	hb	Р	к

Примечание. oh — олигогалоф, mh — мезогалоф, hb — галофил, i — индифферент, hl — галофил. Виды: Р — планктонный, В — бентосный, Л — литоральный, Ер — эпибонт планктонных организмов, к — космополит, а — арктический, п-а — североазиатский, б — бореальный, ст — субтропический. Знак равенства — вид, малоизученный в фитогеографическом отношении, тире — отсутствие данных.

на каждом из них подчинялись закономерности, характерной для водохранилища в целом: максимальное видовое разнообразие было зарегистрировано в 1965 г., т. е. на третьем году его существования.

Несколько иная картина складывалась в Рыбинском водохранилище — водоеме старом и в отношении фитопланктона вполне сформированном. В его Шекснинском и Главном плёсах найдено 123 вида и формы синезеленых водорослей (рис. 2). Колебание числа видов, особенно с 1963 по 1966 г., было небольшим. Массовые и обильные формы для водохранилища в целом из года в год сохраняли свое лидирующее положение, и лишь незначительно менялось их численное соотношение (табл. 2). Весь комплекс доминирующих видов синезеленых водорослей, характерных для планктона Шекснинского и Главного плёсов Рыбинского водохранилища в 1954—1955 гг., сохранился и в 1963—1966 гг. увеличилась лишь их численность.

По числу найденных видов синезеленых водорослей различные участки исследованной акватории Рыбинского водохранилища также неодинаковы. Наибольшее количество видов и форм обнаружено в озерной части Шекснинского плёса — 94, тогда как в его речной части было зарегистрировано 84, причем этот участок находится под сильным влиянием предплотинного плёса Шекснинского водохранилища — содержит значительный процент его видов. Северная часть Главного плёса Рыбинского водохранилища, где развиваются преимущественно пелагиальные планктонные формы, много беднее видами (48). Однако массовые и обильные виды одинаковы на всех трех участках: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanothece clathrata* f. *brevis*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Coelosphaerium dubium*, *Anabaena lemmermannii*, *Woronichinia naegeliana*, *Oscillatoria agardhii* и др.

### ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ

Довольно широко распространены в водоемах земного шара, однако в эколого-географическом отношении они до сих пор остаются одними из наименее изученных.

Во флоре исследованных водоемов золотистые водоросли представлены 83 видами, разновидностями и формами, большинство которых встречается в различных климатических зонах мира. Только 14 видов (табл. 2) можно отнести к холодолюбивым, которые, однако, развиваются и в южных районах, но исключительно в зимний, ранневесенний и осенний периоды [14]. Впрочем это относится ко всем золотистым водорослям, развитие которых, по мнению ряда авторов [2, 14, 33, 34, 44], лимитируется прежде всего температурой. Однако, как показали экспериментальные исследования К. А. Гусевой [7], температура играет лишь подчиненную роль, а ведущим фактором является химизм воды, в частности содержание железа и азота. Исходя из полевых наблюдений, мы пришли к такому же выводу. В реках Ковже и Шексне золотистые водоросли развивались в течение всего вегетационного периода, не снижая обилия даже в самые жаркие месяцы лета при температуре воды 20°. И только в тех местах, где концентрация железа падала, наблюдалась депрессия в развитии этой группы, что отмечалось не только в теплое, но и в холодное время года.

Почти все найденные виды золотистых водорослей развиваются в планктоне и только *Hyalobryon ramosum* — типичный представитель бентоса. Встречен он был всего несколько раз в 1965 г. в р. Шексне в виде оторвавшихся кустиков.

В отношении галобности золотистые водоросли — олигогалобные организмы, среди которых преобладают галофобы и индифференты. Лишь несколько видов (*Chromulina flavicans*, *Ochromonas mutabilis*, *Synura adam-sii*) можно отнести к галофилам. Что касается указаний В. Д. Левшаковой [31] на развитие в весеннем планктоне Северного Каспия *Dinobryon sertularia*, то нам кажется, что этот водоем является для него скорее

областью экспатриации, в которой организм некоторое время существует, но не развивается.

Наиболее оптимальный диапазон pH для развития золотистых водорослей, как показали наблюдения в Шекснинском водохранилище, лежит в довольно узком пределе — 6.8—7.2.

Специфическая особенность золотистых водорослей — большое число родов при относительно небольшом количестве видов и разновидностей, что говорит об известной древности этой группы. Как указывает А. М. Матвиенко [33], в среднем на один род этой группы приходится примерно 5 видов. Такое же соотношение наблюдается и в нашем списке, где на 17 родов приходится 83 вида и разновидности, что составляет в среднем несколько менее 5 таксонов на род. Во флоре исследованных водоемов наиболее богато представлены видами роды *Dinobryon* (19) и *Mallomonas* (18). Им же принадлежит и основная роль в планктоне (табл. 2). Из представителей других родов чаще встречались только виды *Chryso-coccus* и *Synura*, остальные наблюдались лишь спорадически.

По разнообразию золотистых в планктоне на первом месте стоит Шекснинское водохранилище, где обнаружены почти все виды (82), за исключением *Kephyrion francevi*, найденного только в Рыбинском водохранилище. Изменение видового состава золотистых водорослей в период становления водохранилища шло следующим образом. До зарегулирования реки (1954—1955 гг.) разнообразие этой группы было незначительно. Нами найдено всего 20 видов и разновидностей (рис. 3), большинство из которых обнаружено в реках Ковже и Шексне. Обилие всех встреченных видов было низким. В первый же год существования Шекснинского водохранилища (1963) состав и обилие видов возрастают. На второй год разнообразие золотистых водорослей становится наибольшим, причем в это же время зарегистрировано и наибольшее количество наннопланктонных форм. В последующие годы разнообразие и численность несколько снижаются.



Рис. 3. Изменение видового разнообразия золотистых водорослей. Обозначения те же, что на рис. 2.

Основная часть видов (84%) найдена в Шексне в районе затопленных болот (Сизьменское расширение), а также в Ковже-шекснинской и р. Божай, впадающей в предплотинный плёс и во многом определяющей специфику его планктона. На втором месте по числу видов стоит р. Ковжа-белозерская (32), на третьем — Белое озеро (22). Причем в озере большая часть видов найдена в зоне влияния р. Ковжи и в прибрежье. Пелагическая же зона очень бедна представителями этой группы.

В Рыбинском водохранилище обнаружено 47 видов золотистых водорослей, из которых 42 — в речном участке Шекснинского плёса, куда они попадали из Шекснинского водохранилища. В озерной же части Шекснинского плёса обнаружено 19, а в Главном плёсе Рыбинского водохранилища — только 11 таксонов. Все это говорит о том, что большинство видов этой группы развивается в литорали и предпочитает зоны с гуминовым подтоком.

Если рассматривать видовой состав золотистых в сезонном аспекте, то наибольшее количество видов встречается, как правило, в весеннем планктоне, что связано как с благоприятными физико-химическими условиями, так и с заносом многих из них из пойменных водоемов в период половодья и паводка.

При сопоставлении флоры золотистых водорослей Шекснинского и Рыбинского водохранилищ оказалось, что общих им видов довольно много (45), что указывает на известную близость этих водоемов.

Во флоре исследованных водохранилищ представлены наибольшим числом видов — 439, относящихся к 38 родам. Наиболее обильно представлен род *Navicula* (52 вида и разновидности). Водоросли этого рода очень широко распространены во всех исследованных речках и в озере, но в планктоне встречаются единичными экземплярами, за исключением *N. cryptocephala*, популяции которой в планктоне достигают большой плотности (до 500 тыс. кл./л). Вслед за *Navicula* по видовому разнообразию стоят *Pinnularia* — 33, виды и разновидности *Gomphonema* — 33, *Nitzschia* — 32, *Synedra* — 30, *Surirella* — 29, *Fragilaria* — 23 и *Melosira* — 17. Остальные роды представлены меньшим количеством видов или только одним.

Несмотря на большое разнообразие диатомей в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах, только 107 видов и разновидностей (24.5%) можно отнести к формам пелагической зоны. В планктоне литоральной зоны было найдено 113 видов (25.8%), которые встречаются и в планктоне открытых плёсов, но здесь они никогда не достигают такого обилия, как на мелководьях. И наконец, 217, что составляет почти половину (49.7%) всех найденных видов, являются типичными представителями бентоса, но изредка попадают и в планктон.

Большинство видов диатомовых водорослей из нашего списка (429) характерно для пресных маломинерализованных вод. Основная их часть представлена индифферентами (288) и галофобами (47). Причем почти все галофобы были найдены в планктоне Шекснинского водохранилища над затопленными болотами (Сизьменский разлив) и в реках с гуминовым подтоком (Ковжа, Кема, Шола, Сизьма, Гнилуха, Пидьма, Шексна). Галофильные диатомеи довольно обильны и представлены 58 видами, большинство которых характерно для Рыбинского водохранилища. По некоторым видам, кроме указаний на то, что они относятся к олигогалабам, литературных данных нет; другие же виды являются эвригалинными формами и не могут служить индикаторами.

Восемь видов из приведенного нами списка (*Synedra tabulata* var. *tabulata*, *S. pulhella*, *Navicula peregrina*, *Gyrosigma strigile*, *Amphiprora paludosa* var. *paludosa* et var. *subsalina*, *Bacillaria paradoxa*, *Nitzschia sigma*) по шкале галобности [41] относятся к мезогалабам. При этом, если учитывать, что все они достаточно эвригалинные и в исследованных водоемах не достигали большой численности, то показателями какого-либо засоления служить не могут.

В связи с тем что в зону затопления как Рыбинского, так и Шекснинского водохранилищ попали большие массивы болот, и весь бассейн стока сильно заболочен, в планктоне постоянно присутствует заметное количество диатомовых, являющихся ацидофилами. Особенно много их естественно в заливах с гуминовым подтоком и в речках, берущих начало из болот. К наиболее типичным видам, preferring слабокислые или кислые воды, относятся *Melosira distans* var. *distans*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Fragilaria constricta*, *Eunotia tenella*, *E. pectinalis* var. *pectinalis* et var. *minor*, *E. parallela*, *E. veneris*, *E. praerupta* var. *praerupta* et var. *inflata* et var. *bidens*, *E. monodon* et var. *monodon* et var. *major*, *Frustulia rhomboides* var. *rhomboides* et var. *saxonica*, *Anomoeoneis zellensis*, *Pinnularia subcapitata*, *P. interrupta*, *Neidium affine* var. *longiceps*, *N. productum*, *Cymbella hebridica*, *Surirella delicatissima*. Остальные виды являются индифферентными и только *Navicula tuscula*, *Caloneis schumanniana*, *Epithemia zebra*, *Rhopalodia gibba* и *Nitzschia fonticola* предпочитают сильно щелочные воды (pH > 8.5).

Поскольку диатомовые — наиболее широко распространенная на земном шаре группа водорослей, то и число космополитных форм среди них наиболее велико. Так, из 439 найденных нами видов и разновидностей

диатомей 328 (75%) считаются космополитами и убиквистами. Естественно, что эти виды не представляют интереса для эколого-географической характеристики водоемов, в то время как менее многочисленная группа видов с ограниченным ареалом до некоторой степени выявляет физиономичность водохранилищ. Нами было встречено 6 арктических видов, характерных для северных равнинных водоемов, 31 североальпийская форма и 54 бореальных. В сумме эти виды составляют 20.8% от общего числа найденных диатомей. Присутствие такого значительного количества северных элементов характеризует флору диатомовых водорослей как холодолюбивую, тем более что типично тропических видов нами не встречено.

Как же изменялся флористический состав диатомовых водорослей по годам? В 1954—1955 гг. видовой состав фитопланктона всех обследованных водоемов не отличался богатством. Было найдено всего 78 таксонов в Ковже, Белом озере и Шексне и 69 таксонов в Рыбинском водохранилище (рис. 4).

В первый же год после образования Шекснинского водохранилища было зарегистрировано уже значительное увеличение числа видов, которое было исключительно за счет литоральных и бентосных форм, относящихся к порядкам *Araphinales* и *Raphinales* (табл. 2). На этом фоне разнообразие *Centrophyceae* увеличилось незначительно. Удивительное постоянство видового состава этого класса сохранялось на протяжении всех лет наблюдений как в Рыбинском, так и в Шекснинском водохранилищах. Причем даже те небольшие осцилляции видового состава, которые естественны для любых водоемов и групп водорослей, в этом классе шли в основном по линии внутривидовых таксонов, но не видов. Это объясняется более однородными, чем в прибрежье, условиями, создающимися в толще воды, и высокой приспособленностью видов класса *Centrophyceae*.

Класс *Pennatophyceae* в филогенетическом отношении более молодой и более разнообразный как по числу видов, так и по количеству морфологических приспособлений и более лабилен в отношении экологических факторов. Иллюстрацией к сказанному может служить флористический состав представителей этого класса и его изменение на протяжении всех лет становления Шекснинского водохранилища. Особенно наглядно это проявилось в р. Шексне, где интенсивно идущие процессы выщелачивания почв, заиливание болот, переработка берегов и разложение затопленной растительности каждый год меняли физические и химические условия, особенно в литорали. Из года в год обогащается и видовой состав диатомей, который в 1965 г., т. е. на третий год существования водохранилища, достигает апогея (табл. 2, рис. 4). И это не случайно, ибо только в 1965 г. прекратилось разрушение береговой зоны, мелководья стали интенсивно зарастать водными растениями, ослабло влияние залитых болот и установился круговорот веществ в водоеме. Кроме этого, огромные массивы затопленных лесов явились прекрасным субстратом для поселения и развития видов *Pennatophyceae*. В сходных условиях протекали изменения флоры устьевого участка р. Ковжи. Становление видового состава фито-

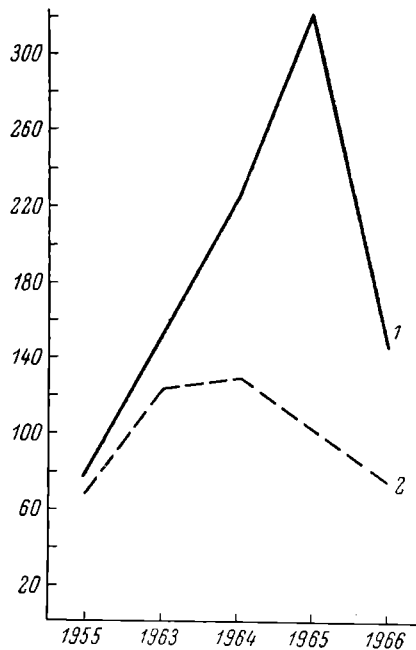


Рис. 4. Изменение видового разнообразия диатомовых водорослей.

Обозначения те же, что на рис. 2.



планктона Белого озера протекало более спокойно, так как этот водоем и в прошлом представлял собой водохранилище с сезонным регулированием стока.

Рыбинское водохранилище по видовому составу диатомовых водорослей значительно беднее Шекснинского. В нем найдено только 185 видов и разновидностей против 424, обнаруженных в Шекснинском. Хотя годовые осцилляции количества видов в нем соответствовали таковым Шекснинского водохранилища, ход кривой был более пологим. К тому же увеличение видового состава шло исключительно за счет иммигрантов, а не в результате внутренних причин (табл. 2, рис. 4).

### ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Это одна из самых малочисленных групп во флоре исследованных водоемов. Нами обнаружено всего 30 видов, разновидностей и форм, относящихся к двум классам: *Heterococcyphycea* (порядок *Heterococcales*) и *Heterotrichophyceae* (порядок *Tribonematales*). К порядку *Heterococcales* относится 11 найденных нами родов с 23 видами, а к *Tribonematales* — только 1 род *Tribonema* с 7 видами.

Все виды желтозеленых водорослей, за исключением *Tribonema affine*, *T. subtilissimum* и *T. ambiguum*, встречались спорадически и единичными экземплярами (табл. 2).

Несмотря на редкую встречаемость и малую роль в общей продуктивности водохранилищ, с экологической точки зрения эта группа представ



Рис. 5. Изменение видового разнообразия желтозеленых водорослей. Обозначения те же, что на рис. 2.

ляет существенный интерес, ибо почти все найденные формы — индикаторы чистой воды. Поэтому основная часть видов была зарегистрирована в относительно чистом Шекснинском водохранилище и в речном участке Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища, тогда как в озерной части, в зоне влияния промышленных и бытовых стоков г. Череповца, обнаружены только виды рода

*Tribonema* (табл. 2), являющиеся показателями бета-альфа-мезосапробных условий.

Из общего числа отмеченных видов 13 относятся к литоральным формам, 12 представлены типичными планктонами и 5 видов ведут прикрепленный образ жизни на планктонных организмах. Водорослей, которые могли бы развиваться только в бентосе и никогда в планктоне, нами не встречено.

Все найденные виды желтозеленых водорослей являются олигогалобными и довольно широко распространены в пресных водоемах.

Видовой состав желтозеленых водорослей Шекснинского водохранилища много разнообразнее Рыбинского. В его водах, преимущественно на мелководьях Белого озера и р. Шексны, обнаружено 30 видов, тогда как в Рыбинском водохранилище — только 16. В то же время видовые флуктуации в Рыбинском водохранилище в период с 1963 по 1966 г. были незначительны, а в Шекснинском характеризовались параболической кривой, вершина которой приходилась на 1964 г. (рис. 5).

Все 16 видов, обнаруженные в Рыбинском водохранилище, были найдены и в Шекснинском, что свидетельствует о значительном сходстве видового состава этих водохранилищ и по этой группе водорослей.

### ПИРОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Малочисленная в видовом отношении группа водорослей. Нами за 7 лет исследования был найден всего 31 вид, разновидность и форма, подавляющее большинство которых являются обитателями планктона, но

предпочитают заросшие заливы и заводи. Только *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas marssonii*, *C. ovata*, *Gymnodinium aeruginosum*, *Glenodinium penardii*, *G. gymnodinium*, *Peridinium cinctum*, *Ceratium hirundinella* f. *robustum* легко переносят волнения открытых плёсов и течения речных участков.

В отношении солености все найденные формы — типичные олигогалобы, среди которых преобладают индифференты (21), но много и галофилов (6). Почти все пиропитовые широко представлены во всех климатических зонах и только 5 видов относятся к бореальным.

Во флоре Шекснинского водохранилища было отмечено 30 видов и разновидностей, а в Рыбинском только 14, причем и роль их в продукционном процессе была ниже. Как правило, наибольшее видовое разнообразие пиропитовых отмечалось в весенне-летний период. Чаше и обильнее из этой группы водорослей встречались криптомонады, которые предпочитали речные участки водохранилищ и впадающие реки.

Гимнодиниевые и перидиниевые водоросли чаще встречались в зоне выклинивания подпора и уже в самом водохранилище.

Видовой состав пиропитовых водорослей Рыбинского водохранилища в период исследований изменялся незначительно, в то время как в Шекснинском он увеличился более чем в 4 раза (рис. 6).



Рис. 6. Изменение видового разнообразия пиропитовых водорослей.

Обозначения те же, что на рис. 2.

## ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДРОСЛИ

В подавляющем большинстве — обитатели планктона, но обильно развиваются лишь в мелких стоячих или малопроточных водоемах или в литорали больших озер и водохранилищ с подтоком органических загрязнений. В пелагической зоне крупных водоемов разнообразие эвгленовых невелико и численность мала.

Экология и география эвгленид находятся все еще в зачаточном состоянии, что объясняется, с одной стороны, небольшой их ролью в общем продукционном процессе относительно чистых водоемов, а с другой — трудностью определения многих видов.

В то же время с экологической точки зрения эвгленовые водоросли представляют огромный интерес в силу своей необыкновенной чувствительности к изменениям факторов среды. Даже незначительные колебания солености воды, концентрации и состава органических веществ, инсоляции и температуры воды влияют не только и не столько на численность населения эвгленид, сколько на их состав. Иллюстрацией этому может служить весь ход экологической сукцессии представителей этого отдела водорослей в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. В этих водоемах за все годы исследования нами найдено 112 видов, разновидностей и форм эвгленовых водорослей, относящихся к одному порядку *Euglenales* с девятью родами, из которых наиболее богаты видами и разновидностями три: *Trachelomonas* (46 таксонов), *Euglena* (24 таксона) и *Phacus* (24 таксона), что составляет 84% от общего числа видов эвгленид. Остальные роды представлены небольшим числом видов: *Strombomonas* — 4, *Lepocinclis* — 4, *Colacium* — 4, *Monomorphina* — 3, *Eutreptia* — 2, *Astasia* — 1.

Все обнаруженные водоросли являются строгими олигогалобами, среди которых преобладают индифференты (65) и галофобы (19) (табл. 2). Некоторые виды населяют и солоноватые водоемы, но в них никогда не развиваются в значительном количестве. Что касается географического распространения этой группы, то оно изучено недостаточно. Большинство найденных форм (86) можно отнести к космополитам. Некоторые формы (14) были найдены всего в нескольких местах земного шара. Ти-

пично арктических или альпийских форм нами не встречено, но 12 видов, довольно хорошо изученных в эколого-географическом отношении, бореальные. Последнее в общих чертах указывает на холодноводность исследованных водоемов, тем более что тепловодных видов нами не встречено.

Из 112 видов эвгленовых водорослей 111 были найдены в Шекснинском водохранилище, причем подавляющее большинство (97 таксонов) разви-

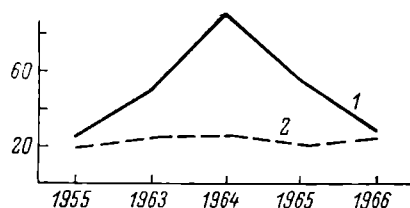


Рис. 7. Изменение видового разнообразия эвгленовых водорослей.

Обозначения те же, что на рис. 2.

валось в р. Шексне (зарастающие заливы, затопленные леса, устья подпертых рек, впадающих в Шексну, и т. д.). В устьевых участках Ковжи, Шолы и Кемы найдено 43 вида и разновидности, а в Белом озере — 35, из которых большая часть обнаружена в прибрежной зоне озера.

Рыбинское водохранилище беднее эвгленовыми водорослями. Нами встречено всего 47 видов и разновидностей, которые по участкам распределялись следующим образом: в речном — 46,

в озерном — 20, в северной части Главного плёса — 6. По всей вероятности, основная масса этих видов попадала в Рыбинское водохранилище из Шекснинского.

До образования Шекснинского водохранилища видовое разнообразие эвгленовых водорослей было невелико (рис. 7). Все виды, за исключением *Trachelomonas volvocina*, встречались спорадически. В первый же год после образования водохранилища резко увеличивается численность особей и число видов, которые достигают максимума на втором году его существования, а в последующие 2 года разнообразие и обилие плавно снижаются.

Годовая динамика количества видов в Рыбинском водохранилище выявляется не так рельефно, как и следовало ожидать в водоеме уже сложившемся и прошедшем стадию формирования.

### ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

По видовому разнообразию стоят на втором месте после диатомовых, но по продуктивности значительно уступают им. Причина малой численности кроется в малоблагоприятных условиях: недостаток биогенных элементов, особенно азота и фосфора, большая цветность, низкая температура воды, малая инсоляция, так как в силу частых ветровых волнений большая часть планктонных водорослей проводит значительное время ниже компенсационной точки.

Только в некоторых заливах, условия которых идентичны условиям прудов или мелких озер эвтрофной зоны, в большом количестве развиваются *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Pediastrum*, *Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina* и различные нитчатки. В целом же для водохранилищ их роль в общем продукционном процессе невелика.

В исследованных водоемах нами обнаружено 329 видов, разновидностей и форм зеленых водорослей, из которых 212 принадлежат порядку *Chlorococcales*. Представители этого порядка широко и всюду распространены (табл. 2), но наибольшего разнообразия они достигают в мелководных заливах по затопленным притокам, в бесприточных заливах и на открытых песчано-илистых мелководьях, покрытых разреженной водной растительностью. На участках с гуминовым подтоком их разнообразие падает, но возрастает количество видов десмидиевых водорослей. Особенно много последних было найдено в Сизьменском расширении Шекснинского водохранилища и на торфянистых мелководьях Рыбинского.

Обычно десмидиевые водоросли хорошо развиваются в чистых пресноводных водоемах с незначительным содержанием кальция и кислой реакцией среды [27], однако имеются данные, что они встречаются и в водах с повышенной минерализацией, щелочной реакцией среды и даже в местах со значительным органическим загрязнением, но при этом видовое разнообразие их резко падает [5, 18, 23, 29, 36]. Неблагоприятными факторами, влияющими на качественное разнообразие и количественное развитие десмидиевых, являются также проточность водоемов, колебание уровня в течение сезона и длительные заливания водоемов водами половодья [32, 42, 48]. Вполне возможно, что именно поэтому в Шекснинском и особенно в Рыбинском водохранилищах разнообразие десмидиевых невелико (64 вида, разновидности и формы).

Из общего числа отмеченных нами зеленых водорослей 270 видов являются планктонными формами и обитают как в литорали, так и в пелагиали водохранилищ, 30 видов обнаружены только среди зарослей высших водных растений, 10 являются эпифитами планктонных водорослей и только 19 видов относятся к типично бентосным формам. В планктонных пробах они чаще встречаются в виде обрывков нитей или кустиков.

Почти все найденные виды зеленых водорослей относятся к космополитам. Типично соленюбивых форм не встречено, а 13 галофильных видов, обитающих в этих водоемах, не достигают высокой численности. Основная масса видов (215) относится к индифферентам, а 36 — к галофобам. По 65 видам, кроме указаний на их пресноводность, более подробных данных в литературе нет.

Флора зеленых водорослей Шекснинского водохранилища богаче таковой Рыбинского. Это объясняется лучшей прогреваемостью мелководного Шекснинского водохранилища, наличием разнообразных мелководий, своеобразием биотопов затопленных лесов, подтоком биогенных и органических веществ с колхозных полей и деревень (особенно вдоль Шексны).

По количеству найденных видов зеленых водорослей участки исследованной акватории распределялись следующим образом. На первом месте как по разнообразию видов, так и по численности особей стоит р. Шексна (253 вида и разновидности), второе место занимает речной участок Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища (174), который по своей топографии и физико-химическим условиям близок выпележащему отрезку реки, на третьем месте — Белое озеро (139) и на четвертом — озерный участок Шекснинского плёса и северная часть Главного плёса Рыбинского водохранилища (121).

Годичные изменения видового состава зеленых водорослей в Шекснинском водохранилище очерчиваются параболической кривой, верхняя точка которой приходилась на 1964 г. (рис. 8). В то же время в Рыбинском водохранилище достоверное увеличение видов зарегистрировано только в 1963 г., когда стока воды из Шекснинского водохранилища не было. На этом фоне резко возросла роль мелких рек как поставщиков транзитного планктона (табл. 2).

Смена общего видового состава двух сравниваемых водоемов отражена в табл. 2, а изменения видового разнообразия иллюстрирует рис. 9,

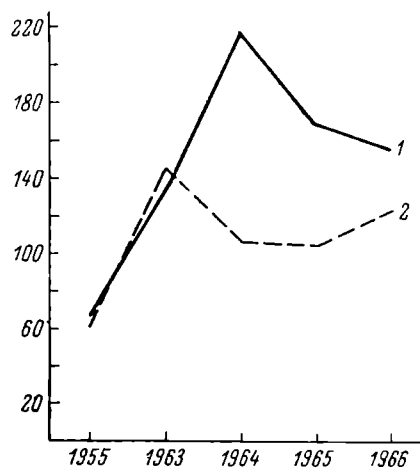


Рис. 8. Изменение видового разнообразия зеленых водорослей.

Обозначения те же, что на рис. 2.

из которого видно, что число видов в Шекснинском водохранилище в первые два года увеличивалось очень быстро, затем несколько стабилизировалось и довольно резко снизилось на четвертом году. Совершенно иная картина наблюдалась в стабилизированной экосистеме Шекснинского и Главного плёсов Рыбинского водохранилища, где небольшое увеличение видового разнообразия отмечалось только в первый год после перекрытия р. Шексны, когда сбросов воды из водохранилища не было. В последующие годы видовое разнообразие Рыбинского водохранилища было постоянным (рис. 9).

В общих чертах изменения, происходящие в видовом составе, могут иллюстрировать коэффициенты общности. Нами при вычислении коэффициентов была применена формула Сёренсена (Sørensen [50]), так как

она отражает общие положения теории множеств, в то время как формула Жаккара выведена эмпирически и дает занижение результатов на 15—20 % [3, 24].

$$K = \frac{2c}{a+b} \cdot 100,$$

где  $a$  — число видов на участке А,  $b$  — на участке В,  $c$  — число видов, общих для участков А и В.

В табл. 3 приведено изменение коэффициентов общности видового состава фитопланктона Шекснинского и Рыбинского водохранилищ по годам. При сравнении флористических списков водорослей до образования Шекснинского водохранилища и в первый год после этого оказалось, что видовой состав значительно обогатился, но почти все виды, характерные для 1955 г., были найдены и в 1963 г. Поэтому коэффициенты общности видового состава как планктона в целом, так и отдельных групп, его составляющих, были высокими (табл. 3). В 1964 и, особенно, в 1965 г. видовой состав планктона резко меняется, так

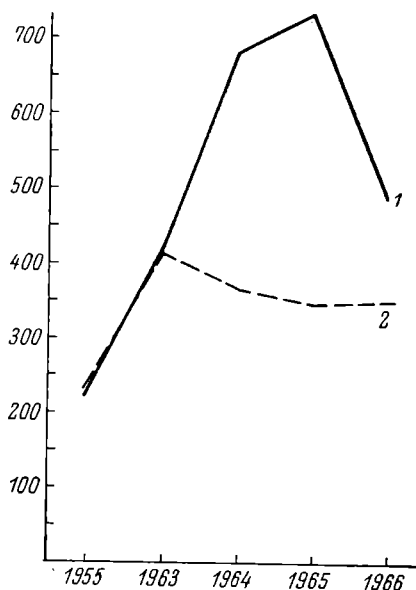


Рис. 9. Изменение общего видового разнообразия фитопланктона. Обозначения те же, что на рис. 2.

как, с одной стороны, он еще больше обогащается новыми видами, а с другой — ряд форм, характерных для незарегулированной реки, выпадает из планктона. В связи с этим коэффициент общности падает до 43.1. Однако уже в 1966 г. (после созревания водохранилища и стабилизации его химического и гидрологического режимов) в планктоне вновь преобладают аборигенные виды, а эмигранты или резко сокращают ареал, или исчезают вовсе; при этом коэффициент общности возрастает до 56.3 (табл. 3). Другими словами, костяк видов, характерный для реки, характерен и для стабилизированного водохранилища.

В Рыбинском водохранилище — водоеме, уже прошедшем стадию формирования, подобных видовых осцилляций не наблюдалось. С 1963 по 1966 г. коэффициенты общности видового состава оставались высокими (65.3—72.5) (табл. 3). Только при сравнении с 1955 г. они были несколько ниже, что связано, по всей вероятности, с недостаточной изученностью флоры этого участка в тот год.

Поскольку Шекснинское и Рыбинское водохранилища лежат в одной климатической зоне и имеют сходный состав боковой приточности, то, естественно, они должны быть близки и во флористическом отношении. Сравнение коэффициентов общности видового состава водоемов подтверждает это предположение (табл. 4).

Таблица 3

Коэффициенты общности видового состава фитопланктона  
Шекснинского и Рыбинского водохранилищ

Годы	Шекснинское водохранилище							
	синезе- леные	золотис- тые	диато- мовые	желто- зеленые	пирофи- товые	эвглено- вые	зеленые	общий состав
1955—1963	55.2	62.3	63.8	28.6	58.8	66.7	63.0	62.4
1955—1964	45.2	46.9	47.3	10.0	28.6	40.0	43.8	43.5
1955—1965	47.1	44.2	38.1	11.1	45.4	54.3	51.9	43.1
1955—1966	50.0	49.3	64.6	14.3	53.3	52.8	57.0	56.3
1963—1964	50.0	72.5	54.7	32.0	64.3	59.4	64.4	59.3
1963—1965	38.0	69.4	47.5	26.1	55.2	67.3	64.0	54.3
1963—1966	40.3	91.1	60.8	31.6	63.6	50.0	62.3	60.3
1964—1965	54.9	66.1	59.3	61.1	66.7	58.3	69.4	62.3
1964—1966	53.4	63.6	53.9	62.5	61.5	34.5	62.4	55.9
1965—1966	73.1	75.5	42.1	53.3	74.1	58.5	71.6	59.5

Таблица 3 (продолжение)

Годы	Рыбинское водохранилище							
	синезе- леные	золотис- тые	диато- мовые	желто- зеленые	пирофи- товые	эвглено- вые	зеленые	общий состав
1955—1963	75.5	54.0	66.7	36.4	100.0	55.8	58.2	64.5
1955—1964	66.7	50.0	62.3	40.0	80.0	48.9	61.9	61.4
1955—1965	70.9	51.3	67.8	36.4	72.7	51.3	64.2	64.7
1955—1966	73.5	45.0	75.0	40.0	72.7	54.5	63.4	66.7
1963—1964	77.5	61.2	76.7	58.8	80.0	68.0	67.5	72.1
1963—1965	75.9	53.6	64.9	44.4	72.7	54.5	64.3	65.3
1963—1966	79.1	66.7	63.6	70.6	72.7	49.0	74.9	70.6
1964—1965	76.0	70.6	67.2	58.8	92.3	60.9	78.7	72.5
1964—1966	73.1	69.2	62.4	75.0	61.5	54.9	75.1	68.8
1965—1966	76.5	64.4	73.4	58.8	57.1	71.1	77.0	73.7

Особенно близок видовой состав фитопланктона р. Шексны и Рыбинского водохранилища был в 1955 г. После перекрытия р. Шексны (1963) процент общих видов начинает снижаться, но к 1966 г. возрастает почти до прежней величины, что еще раз указывает на окончание формирования фитопланктона в Шекснинском водохранилище.

Таблица 4

Коэффициенты общности видового состава фитопланктона  
Шекснинского и Рыбинского водохранилищ по годам

Годы	Синезеле- ные	Золотисты- тые	Диатомо- вые	Желтозе- леные	Пирофи- товые	Эвглено- вые	Зеленые	Общий состав
1955	59.3	46.7	74.8	66.7	66.7	57.8	69.3	66.5
1963	35.6	73.5	63.5	40.0	50.0	54.8	59.5	57.7
1964	40.3	45.8	48.8	44.4	45.5	38.3	52.5	47.3
1965	61.5	51.2	43.5	53.8	50.0	45.3	59.3	51.5
1966	71.4	65.8	53.6	57.1	58.8	53.8	65.7	62.6

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, за семь лет исследований в Шекснинском и сопредельной ему акватории Рыбинского водохранилища нами выявлено 1186 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых 589 являются планктонными, 332 — литоральными, 239 — бентосными и 26 — эпибионтами

планктонных организмов. Большинство видов и разновидностей — 849 — довольно широко распространено в водоемах северных и умеренных широт, 127 — типично бореальные, 42 — североальпийские, 11 — арктические, 3 вида — субтропические и 154 вида мало изучены в фитогеографическом отношении.

По отношению к солености воды только 8 видов и разновидностей относятся к мезогаломам, все остальные — олигогалофы, из которых галофобов — 126, индифферентов — 749 и галофилов — 136. В отношении 167 видов и разновидностей конкретных указаний в литературе на их спектр галобности нами не найдено.

Видовое разнообразие Шекснинского водохранилища значительно, чем Рыбинского (1099 и 621 вид и разновидность соответственно), что связано не только с многообразием биотопов, но и с процессами экологической сукцессии молодого водоема, в результате которой из года в год менялся и видовой состав и видовое разнообразие.

Наиболее существенная структурная перестройка планктонного сообщества Шекснинского водохранилища произошла в речных участках (Шексна, Ковжа-белозерская, Ковжа-шекснинская и др.), фитопланктон которых до зарегулирования носил потамофильный характер с преобладанием в течение всего вегетационного периода диатомовых водорослей. В период экологической сукцессии фитопланктон этих участков прошел четыре стадии формирования. Первая стадия охватывала первый год (1963) существования водохранилища, когда шла коренная ломка старых биоценозов. В это время выпали из планктона *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Stephanodiscus binderanus*, резко сократили численность *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melosira italica*, *Diatoma tenue* var. *elongatum*, *Fragilaria crotonensis* и мн. др. На смену им пришли новые, ранее не свойственные этим рекам виды *Pseudanabaena galeata*, *Mallomonas fastigata*, *M. caudata*, *Synura petersenii*, *Melosira granulata* var. *angustissima*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Synedra acus* var. *angustissima*, виды родов *Cryptomonas*, *Chroomonas* и *Trachelomonas*. Во второй стадии формирования (1964 г.) фитопланктон приобрел типично прудовые черты. Разнообразие планктона резко увеличилось, большую часть вегетационного периода преобладали эвгленовые, золотистые, пирофитовые и зеленые (в основном виды родов *Ankistrodesmus*, *Lambertia*, *Schroederia* и *Scenedesmus*). Среди диатомей в большом количестве появляются представители дна и обрастаний (*Eunotia lunaris*, *Cocconeis placentula*, *Achnanthes lanceolata*, *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *N. exigua*, различные виды *Gomphonema*, *Epithemia*, *Nitzschia*, *Cymatopleura*, *Surirella* и др.). В период третьей стадии (1965 г.) формирования фитопланктона видовое разнообразие достигает максимума, однако ряд форм, свойственных прудовому планктону, уже начинает выпадать. Появляются черты озерности. Вновь встречаются *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Aphanothece clathrata* f. *brevis*, *Gloeocapsa limnetica*, *Coelosphaerium dubium* и *Stephanodiscus binderanus*, а такие виды, как *Aphanizomenon flos-aquae* и *Melosira islandica*, достигают наивысшего расцвета. На четвертом году (1966 г.) существования водохранилища видовое разнообразие резко беднеет. Почти полностью выпадают бентосные и эпифитные формы, прудовой комплекс сменяется на озерно-речной, а планктон в периоды максимума носит монодоминантный характер.

В меньшей степени образование водохранилища сказалось на фитопланктоне Белого озера, так как и в прошлом оно было подперто Крохинской плотиной. Однако подъем уровня воды почти на 2 м увеличил как видовое разнообразие планктона, особенно в прибрежной зоне, так и общую продуктивность озера.

При сопоставлении коэффициентов общности видового состава Шекснинского водохранилища до и после его образования (1955 г. с 1963—1966 гг.) оказалось, что наибольшее число общих видов было в 1963 г. — 62.4%,

а наименьшее — в 1964 и 1965 гг. — 43.5 и 43.1% соответственно. К 1966 г. число общих видов вновь возрастает (56.3%). В то же время в Рыбинском водохранилище на протяжении всех лет исследования видовой состав почти не менялся (число общих видов составляло 61.4—66.7%).

До перекрытия р. Шексны видовой состав фитопланктона Рыбинского водохранилища и вышележащих водоемов был близок (66.5%), а во время формирования фитопланктона Шекснинского водохранилища коэффициент общности между ними снизился до 47.3%, однако к 1966 г. он возрастает до 62.6%, что указывает на окончание формирования фитопланктона Шекснинского водохранилища.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд И. Н. Материалы по описанию рыболовства на озере Белом. — Изв. отд. прикл. ихтиол. и научн. промысл. иссл., 1925, 3, 1.
2. Арнольди В. М. Введение в изучение низших организмов. М., 3-е изд. Госиздат, 1925.
3. Васильевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
4. Вислоух С. М. Биологический анализ воды (приложение). См.: Златогоров С. И. Руководство по теоретич. и практич. микробиол. — Практич. медицина, 1915, 7, 8.
5. Воронихин Н. Н. Водоросли озер Курганской лесостепи. — В кн.: Спорные растения. Л., «Наука», 1940, 4.
6. Грезе Б. С. О планктоне Шексны, Мологи и Сити. — Тр. Яросл. естественно-историч. и краеведч. о-ва, 1928, 4, 2.
7. Гусева К. А. Условия массового развития и физиология питания *Synura*. — Микробиол., 1935, 4, 1.
8. Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). — Тр. Биол. ст., «Борок», 1956, 2.
9. Гусева К. А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. — Тр. Биол. ст. «Борок», 1958, 3.
10. Гусева К. А. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, 2 (5).
11. Гусева К. А. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоеме. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961.
12. Гусева К. А. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития. — В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л., «Наука», 1965.
13. Гусева К. А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей. — Гидробиол. ж., 1968, 3.
14. Данилова Л. Я. О сезонной динамике наннопланктонных золотистых водорослей придунайских лиманов. — Гидробиол. ж., 1967, 2.
15. Десбах Н. К. Колонии Волги и некоторых ее притоков в пределах губерний Ярославской, Костромской и отчасти Новгородской. — Тр. Ярославск. естественно-историч. о-ва, 1921, 3, 1.
16. Десбах Н. К. Протокол осмотра озера Ягорба. — Тр. Яросл. естественно-историч. о-ва, 1921, 3, 1.
17. Есyreва В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького. — Уч. зап. МГУ, 1945, 82.
18. Киселев И. А. Фитопланктон Невской губы и восточной части Финского залива. — Российск. гидр. инст. Исслед. р. Невы и ее бассейна, 1924, 88, 2.
19. Киселев И. А. Исследование планктона континентальных вод СССР за полувеквой период. — Гидробиол. ж., 1967, 3, 6.
20. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., «Наука», 1969.
21. Киселева Е. И. Планктон Рыбинского водохранилища. — Тр. пробл. и тематич. совещ., 1954, 2.
22. Кипович Н. М. Гидрология морей и солоноватых вод. М.—Л., Пищепромиздат, 1938.
23. Коган Ш. И., Горбань В. Е. К флоре десмидиевых водорослей водоемов Туркменской СССР. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., «Наука», 1964.
24. Константинов А. С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе. — Успехи соврем. биол., 1969, 67, 1.
25. Кордэ Н. В. Об объеме понятия «речной плактон» в связи с вопросом о генезисе последнего. — Изв. Ивановск. с.-х. ин-та, 1941, 3.
26. Кордэ Н. В., Кузьмин Г. В. Фитопланктон р. Шексны до и после образования Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. — Первая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги (тез. докл.). Тольятти, 1968.



27. Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли. Конъюгаты или сцеплянки. — В кн.: Флора споровых растений СССР, М.—Л., «Наука», 1960, 5, 1.
28. Кучин И. В. Исследование рыболовства на Белом озере, оз. Чардынского (или Воже) и других озер Белозерского и Кирилловского уездов Новгородской губернии. — Вестн. рыбпром., 1902, 6, 8.
29. Кываск В. О. О распространении конъюгат в озерах Эстонии. — Тез. докл. XIII научной конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики в Таллине. Тарту, 1966.
30. Ласточкин Д. А. Рыбинское водохранилище. — Природа, 1947, 5.
31. Левшакова В. Д. Весенний фитопланктон Северного Каспия. — Тр. КаспНИРО, 1963, 17.
32. Матвиенко О. М. Матеріали до вивчення водоростей УРСР, I (Водорості клюквенного болота). — Уч. зап. Харків. держ. унів., 1938, 14.
33. Матвиенко А. М. Эколого-морфологические особенности золотистых водорослей. — Тез. докл. делегатов съезда Всесоюзн. ботан. о-ва, 1957.
34. Матвиенко О. М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР, III, 1. Золотисті водорості *Chrysophyta*. Київ, «Наукова думка», 1965.
35. Николаев И. И. Гетеротопные циклы популяций и их значение в экологии сообществ фауны и флоры внутренних водоемов. — Гидробиол. ж., 1968, 4, 6.
36. Паламар-Мордвинцева Г. М. Десмидієві водорості заплавної водойми Стеблівська (понижся Дніпра). — Укр. бот. ж., 1965, 22, 1.
37. Полянский В. И. Новые формы пресновидных водорослей из окрестностей Череповца Вологодской области. — Бот. матер. отд. споровых растений Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1941, 5, 7—9.
38. Полянский В. И. К флоре водорослей Череповецкого района Вологодской области. — Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1950, 2, 6.
39. Порецкий В. С. Наблюдения над диатомовым планктоном р. Большой Невки в 1923—1926 гг. — Тр. Ботан. сада АН СССР, 1931, 44.
40. Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, 1 (4).
41. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солесности воды. — Диатомовый сб. ЛГУ, 1953.
42. Прошкина-Лавренко А. И. Экологический очерк водорослей водоемов левобережных терасс долины реки Северный Донец. — Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1954, 2, 9.
43. Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л., «Наука», 1968.
44. Ролл Я. В. Фитопланктон придунайских водоемов. — Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, 1961, 36.
45. Скабичевский А. П. Об объеме понятия «планктон» и «планктонный организм». — Советск. ботан., 1939, 4.
46. Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süßwassers. Binnengewässer, 1938, 16, 1.
47. Kolbe R. W. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. — Ergebn. Biol., 1932, 8.
48. Krieger W. Die Desmidiaceen. Rabenhorst's Kryptogamen Flora Deutsch. Östrerr. Schweiz., 1933—1937, 13, lief. 1—4.
49. Naumann E. Zur Kritik des Plankton begriffes. — Arkiv bot., 1927, 21.
50. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. — Kongel. Danske Vid. beres Selskab. Biol. Krifter, 1948, 5, 4.
51. Untermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. — Intern. Ver. Limnol. Mittell. Com., 1958, 9.

# РОД *SYNURA* EHRL. (CHRYSTOPHYTA) БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА

В 1838 г. Эренбергом [29] была описана колониальная планктонная водоросль, покрытая исчерченной оболочкой с шипиками. По данным более поздних работ [21, 27, 41, 42, 51], оболочка состоит из отдельных кремниевых чешуек, образующих панцирь клетки. Хотя уже первые исследования чешуек различных особей, проведенные Петерсеном, показали вариабельность их архитектоники, автор тем не менее считал, что все они принадлежат одному известному в то время виду — *Synura uvella* Ehrh. [51]. А. А. Коршиков [8] высказывал сомнение относительно правильности выводов Петерсена и в 1929 г. [41] убедительно доказал, что вид *S. uvella* — сборный, в нем четко выделяется несколько видов. Специфической для каждого вида является форма чешуек, в то время как формы колоний и клеток могут быть очень схожими. Коршиков [40—42] подробно описал и снабдил точными рисунками 7 видов: *S. uvella*, *S. spinosa*, *S. echinulata*, *S. petersenii*, *S. glabra*, *S. sphagnicola* и *S. splendida*. С этого времени в основу определительных таблиц рода *Synura*, ранее базировавшихся только на форме колоний и клеток [49], была положена и морфология чешуек [12, 13, 38, 60]. Применение электронного микроскопа подтвердило, что субмикроскопическое строение чешуек совершенно специфично, маловариабельно для каждого вида и может служить надежным таксономическим признаком [19, 20, 23, 31, 34, 35, 45, 48, 52, 55, 65].

Сравнение фотографий водорослей этого рода, найденных в Японии, США (Аляска), Дании, Англии, Шотландии, Исландии, Румынии и Чехословакии со снимками, полученными нами на материале из водоемов СССР, показало, что чешуйки одного и того же вида, взятые из различных мест земного шара, имеют идентичный план строения. Работы, касающиеся этих водорослей, довольно многочисленны, но разбросаны зачастую в малоизвестных изданиях. В связи с этим в настоящее время возникает необходимость в сведении воедино имеющихся данных. Это обусловлено тем, что при все более широком применении электронного микроскопа для изучения различных биологических объектов исследователи все чаще сталкиваются с чешуйками различной конфигурации и строения, идентифицировать которые не могут. Это в ряде случаев приводит к парадоксу — изучению отдельной чешуйки панциря золотистых водорослей как самостоятельного организма [5, 14, 15, 63].

К роду *Synura* принадлежат колониальные свободно плавающие организмы. Колонии более или менее округлые, состоящие из 2—180 клеток и относящиеся к центрально-сферическому типу [18]. Клетки от почти шаровидных до удлинено-обратно-яйцевидных, покрыты панцирем из кремниевых чешуек и соединены оттянутыми, иногда очень длинными дихотомически разветвленными задними концами. От переднего конца клетки отходят 2 неравных жгутика (рис. 1). Более длинный — главный жгутик перистого строения, а боковой — короткий и гладкий. Благодаря их активным движениям колония может свободно перемещаться в толще

воды со скоростью до 120 мкм/сек. Наиболее подвижны колонии средних размеров (20—40 клеток).

Два хорошо заметных корытовидных хроматофора лежат по бокам клетки. Стигма у большинства представителей этого рода отсутствует, однако бесцветный фоторецептор имеется. Он расположен у основания бокового жгута. Окрашивание 1%-м водным раствором малахитового зеленого или голубого крезолового позволяет выявить ядро, расположен-

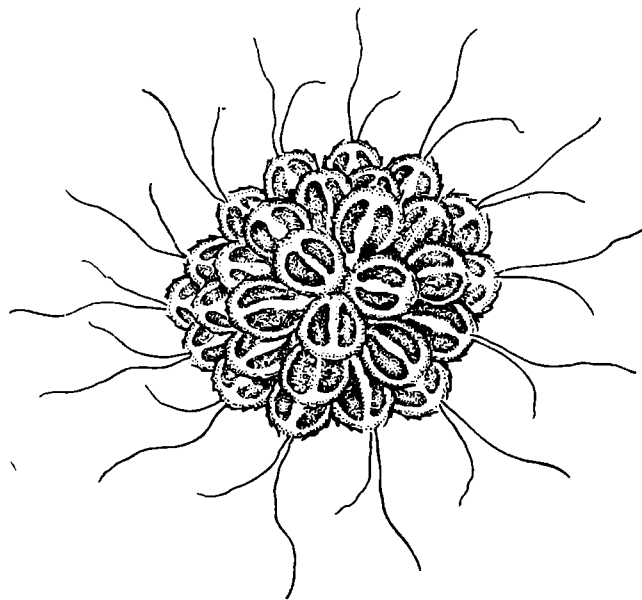


Рис. 1. Колония *Synura* sp.

ное обычно в верхней или средней части клетки. Пульсирующие вакуоли помещаются в нижней, реже в верхней или средней части. Хризаламерин в виде капель различной формы и размера находится в нижней части клетки (рис. 2).

Изучение жгутов с помощью электронного микроскопа, впервые проведенное Мanton [48], показало, что они имеют типичное расположение фибрилл — 9+2. Отходящие от перистого жгута мастигонемы содержат лишь одну конечную фибриллу. Длина мастигонемы 1.6 мкм. Жгутиковая мембрана окружает аксонему, которая представляет собой

Т а б л и ц а 1

Чешуйки жгутов у некоторых представителей рода *Synura*  
(по: Hibberd [37])

Вид	Перистый жгут		Гладкий жгут	
	форма чешуек	размеры чешуек	форма чешуек	размеры чешуек
<i>S. petersenii</i> . .	Кольцевидная	1000 Å в диаметре	Кольцевидная	1000 Å в диаметре
<i>S. spinosa</i> . .	Прямоугольная	2500×1500 Å	—	—
<i>S. uvella</i> . .	Подкововидная	600—700×200 Å	—	—
<i>S. sphagnicola</i>	Палочковидная	2000—3000× ×600 Å	Палочковидная	3000×600 Å
<i>S. echinulata</i> . .	Булавовидная	2000×600 Å	Кольцевидная	1000 Å в диаметре
	Кольцевидная	1000 Å в диаметре		

систему трубок 300 Å длиной. Мастоноемы проникают через мембрану и соединяются с аксономой [24]. На мембране жгутов располагаются мелкие чешуйки до 3000 Å длиной, размеры и форма которых специфичны для каждого вида (табл. I, 4 и табл. II, 1—2, см. вклейки). Поэтому они наряду с чешуйками тела клетки могут служить дополнительным систематическим признаком (табл. 1).

Панцирь клетки составлен спирально расположенными, черепитчато покрывающими друг друга чешуйками, поверхность которых орнаментирована порами и ребрами, плохо различимыми в световой микроскоп. Электронный микроскоп, обладающий значительно большей разрешающей способностью, позволил выявить ультратонкое строение чешуек (рис. 3).

Чешуйка *S. sphagnicola* — одна из наиболее простых. Плоская базальная пластинка покрыта мелкими сквозными перфорациями. Фронтальный край снабжен утолщенной апикальной кромкой. Базальный край загнут и нависает над щитом, окружая его наподобие скобы. Полный шип отогнут наружу. В основании его — пора, ведущая во внутреннюю полость шипа (рис. 4).

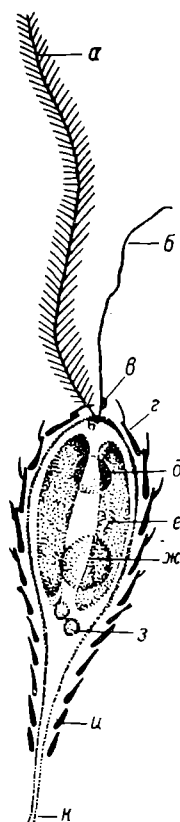


Рис. 2. Клетка *Synura spinosa*.

а — главный перистый жгутик, б — боковой гладкий жгутик, в — фоторецептор, г — чешуйка панциря, д — ядро, е — хроматофор, ж — капля хризоламерина, з — сократительная вакуоль, и — чешуйка стелька, к — кончик стелька.

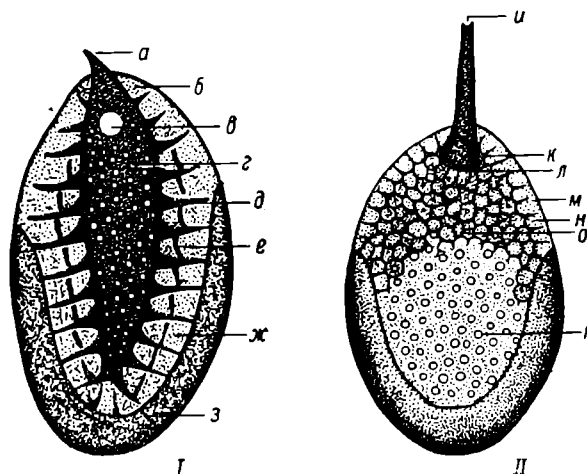


Рис. 3. Схематическое строение основных морфологических частей чешуек *Synura petersenii* (I) и *S. spinosa* (II).

а — апикальный конец чешуйки, б — фронтальный край, в — пора, г — медиальный гребень, д — поперечные ребра, е — продольные ребра, ж — перфорация, з — базальный загнутый край, и — зубцы шипа, к — пора шипа, л — основание шипа, м — апикальная кромка, н — радиальные ребра, о — область сотообразной структуры, п — базальная пластинка чешуйки.

Чешуйка *S. petersenii* несколько сложнее (рис. 5). Полный медиальный гребень лежит поверх базальной пластинки, образуя 3-слойное покрытие. Причем более крупные поры медиального гребня обычно совпадают с мелкой перфорацией базальной пластинки, образуя подобие воронки. На апикальном конце чешуйки в медиальном гребне видна большая пора (табл. I, 2, 3). Конец медиального гребня пронизывают мелкие пороиды неправильной формы, различимые лишь в области поры при больших увеличениях электронного микроскопа. Острие медиального гребня приподнято над

базальной пластинкой. Край загнут и опирается своим концом на ребра чешуйки или щит.

По нашим подсчетам, в целом панцирь клеток видов *Synura* составлен приблизительно из 30—100 чешуек, которые покрывают не только клетку, но и большую часть стебелька, лишь самое основание которого свободно. При этом различие чешуек стебелька и тела клетки весьма значительно. Рисунки, сделанные с сухих препаратов, показывают морфологическое разнообразие строения чешуек в пределах одной клетки (рис. 6).

Особое строение имеют чешуйки, расположенные в основании жгутиков. Это свернутые в виде трубочки или кулька пластинки, лишенные шипов

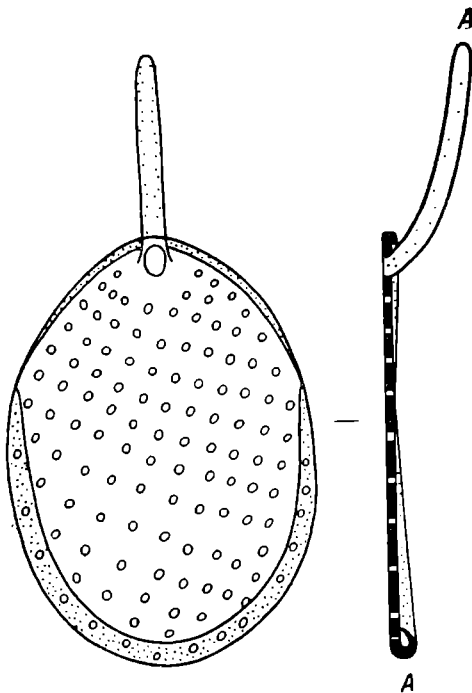


Рис. 4. Схематическое изображение строения чешуйки *Synura sphagnicola*.

А—А — продольный разрез чешуйки.

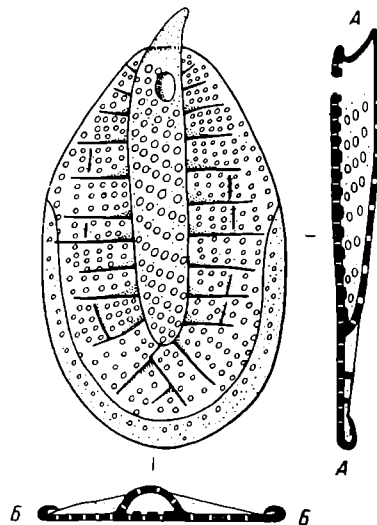


Рис. 5. Схематическое изображение строения чешуйки *Synura petersenii*.

А—А — продольный разрез чешуйки,  
Б—Б — поперечный разрез чешуйки.

и перфораций. И хотя имеются указания на их видовое различие, однако материалов для окончательного утверждения еще недостаточно (табл. II, 3—5).

Изучение ультратонкого строения панциря позволило уточнить границы вида и выявить ряд новых таксонов. Однако при описании видов все большее значение авторы уделяют морфологии, часто забывая о необходимости учета экологии и географии [11]. Так, при описании *S. favus* и *S. mammillosa* Takah. не отмечены даже температура и активная реакция среды. В установлении вариабельности чешуек в пределах одного и того же вида может помочь их изучение как из различных мест обитания, так и из разных частей клетки с учетом уродств.

Основные аномалии чешуек можно разделить на классы по 3 основным особенностям: изменение базальной пластинки и ее орнаментации (1-й класс), искажение медиального гребня или шипа (2-й класс), нарушение строения базального загнутого края (3-й класс). Безусловно все встречающиеся аномалии не могут быть причислены только к одному из этих классов. Гипертрофическое развитие одной части чешуйки или почти полная редукция ее всегда вызывают изменение в строении других ча-

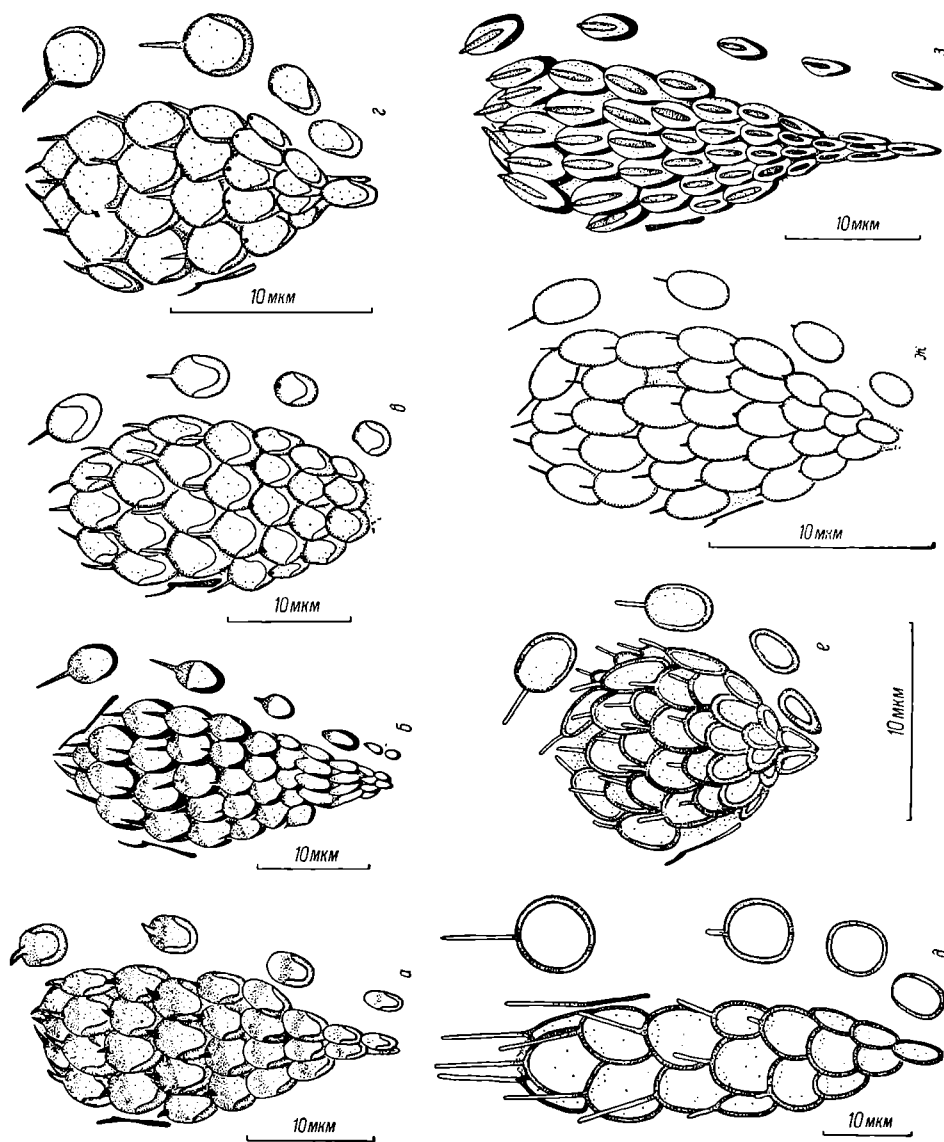


Рис. 6. Схематическое изображение строения панирей клеток *Symplocarion* Ehr. (Для наглядности здесь чешуйки расположены прямыми рядами, а не спиральными, как это имеет место в действительности).

а — *S. uvella*, б — *S. spinosa*, в — *S. biserialata*, г — *S. echinulata*, д — *S. splendida*, е — *S. sphagnicola*, ж — *S. punctulosa*, з — *S. petersenii*.

стей, поэтому сочетания, которые они образуют, могут быть весьма разнообразны. Так, может иметь место гипертрофическое развитие медиального гребня (2-й класс) и загнутого базального края (3-й класс) с редукцией радиальных ребер и перфораций (1-й класс) (табл. III, 1). Нередко встречаются изменения базальной пластинки с нарушением ее орнаментации (1-й класс) и частичной редукцией базального загнутого края (3-й класс) (табл. III, 2), а иногда и нарушение орнаментации с началом удвоения структуры (1-й класс) (табл. III, 3).

Поэтому следует с осторожностью относиться к изменениям в строении чешуек, если они наблюдались лишь в одном водоеме и тем более в одной пробе [11].

Вегетативное размножение клеток синуры происходит путем простого продольного деления (монотомия). Образование молодых колоний идет за счет распада старых, деление которых обусловлено ростом колонии и воздействием внешней среды. Перед делением колония обычно вытягивается, а потом делится на две, иногда неравные части — дочерние колонии. Встречающиеся ленточные колонии являются результатом вытягивания колонии без последующего расхождения. Подобные колонии были отмечены Кристиансенем [43] и Шнейдером [56].

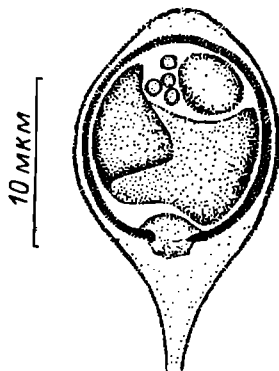


Рис. 7. Циста *Synura petersenii* внутри панциря клетки.

При наступлении неблагоприятных условий возможен переход клеток синур в пальмеллоидное состояние, которое обычно начинается с замедления движения и значительного удлинения стебельков клеток. При этом жгутики отпадают и клетки покрываются слизью. Иногда часть колонии отделяется от ослизнившейся, сохраняя типичное строение и подвижность.

Нередко при резком повышении температуры или солености воды колонии могут распадаться на отдельные свободно плавающие клетки, которые со временем переходят к образованию цист. Однако чаще инцистирование происходит в клетках, объединенных в колонию. В этом случае, как правило, цисты образуются во всех клетках колонии одновременно. Цисты округлые или овальные, чаще с гладкой оболочкой, невысоким воротничком и горлышком, закрытым пробочкой (рис. 7). Некоторое время циста находится внутри панциря, окружающего клетку, а затем теряет его (табл. I, 4).

Половой процесс изучен Вавриком [68] и отнесен к изогамному типу, однако, судя по приведенному автором подробному описанию, он должен быть отнесен к гологамному типу [9], для которого характерна «копуляция взрослых или почти взрослых особей, морфологически полностью схожих с вегетативными» [9: 26]. Это явление и имеет место в половом процессе рода *Synura*, когда 2 клетки, совершенно не отличающиеся от вегетативных, соединяются протоплазматическими ножками, а затем сливаются.

Образовавшаяся зигота отбрасывает жгутики и покрывается нежной оболочкой, сохраняя при этом кремниевый панцирь. Гологамия считается первичным типом полового процесса, сводящегося к копуляции 2 недифференцированных вегетативных клеток [18].

Образовавшаяся зигота отбрасывает жгутики и покрывается нежной оболочкой, сохраняя при этом кремниевый панцирь. Гологамия считается первичным типом полового процесса, сводящегося к копуляции 2 недифференцированных вегетативных клеток [18].

Виды этого рода обитают в пресных водоемах: лужах, карьерах, болотах, прудах, реках, озерах и водохранилищах с активной реакцией среды (4.5—9) и температурой 0—27°, хотя и предпочитают нейтральные довольно холодные воды. Они одними из первых заселяют вновь образовавшиеся водоемы и длительное время в них сохраняются [4, 16]. Некоторые из них способны при благоприятных условиях развиваться в массе

и занесены в списки организмов, вызывающих цветение воды и ухудшающих ее качество [7, 17].

В северной полосе европейской части СССР в сезонном развитии видов этого рода наблюдается 2 максимума, один из которых приходится на май—июнь, а второй на конец сентября. В зимний и летний периоды эти водоросли также могут встречаться нередко. В водоемах южных районов они развиваются обычно зимой, ранней весной и поздней осенью. В летний период, по одним данным [12, 30], они почти выпадают из планктона, а по другим [50], развиваются в значительном количестве и при температуре воды 27°. Это, очевидно, связано с тем, что температура воды играет лишь косвенную роль, а определяющим фактором их развития служит количество железа и азота. Как показали эксперименты К. А. Гусевой [6], оптимальными для развития *S. petersenii* явились концентрации железа 1.2—1.4 мг/л и концентрации азота в нитратной форме 1.0—2.0, а в аммонийной 0.1—0.2 мг/л.

Наиболее широким экологическим спектром в пределах рода *Synura* обладает вид *S. petersenii* (рис. 8). Он встречается как в кислых (рН 6), так и в щелочных водах (рН 8.4) и способен развиваться при температуре 0—27°. Чаще встречается в  $\beta$ -мезосапробной зоне с индексом сапробности 2.25 [58].

Т а б л и ц а 2

Распространение видов и форм рода *Synura* на основе данных электронной микроскопии

Вид и форма	СССР	Дания	США (Аляска)	Румыния	Япония	Чехословакия	Швеция	Шотландия	Франция	Англия	Исландия
<i>Synura uvella</i>	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—
<i>S. curtispina</i>	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—
f. <i>curtispina</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>reticulata</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. spinosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
f. <i>spinosa</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>mollispina</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
f. <i>nygaardii</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>longispina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. javus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. biseriata</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. echinulata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
f. <i>echinulata</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>leptorrhabda</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>multidentata</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. mammosa</i>	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. splendida</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>S. sphagnicola</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. punctulosa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. petersenii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
f. <i>petersenii</i>	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>praefracta</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
f. <i>kufferathii</i>	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—
var. <i>glabra</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>S. macracantha</i>	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>S. lapponica</i>	+	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Общее число видов	17	13	12	9	8	7	7	6	6	5	3



*S. spinosa* обитает в более чистой воде (индекс сапробности 1.6), достигает массового развития при pH 6.8—7.8 и температуре воды 5—12°. *S. uvella* наиболее обильна в β-мезосапробной зоне (индекс сапробности 1.85) [58].

Несмотря на то что виды рода *Synura* распространены от заполярья до тропиков, электронномикроскопическими исследованиями в настоящее время охвачена только область от 70 до 35° с. ш. (табл. 2). По этим данным,

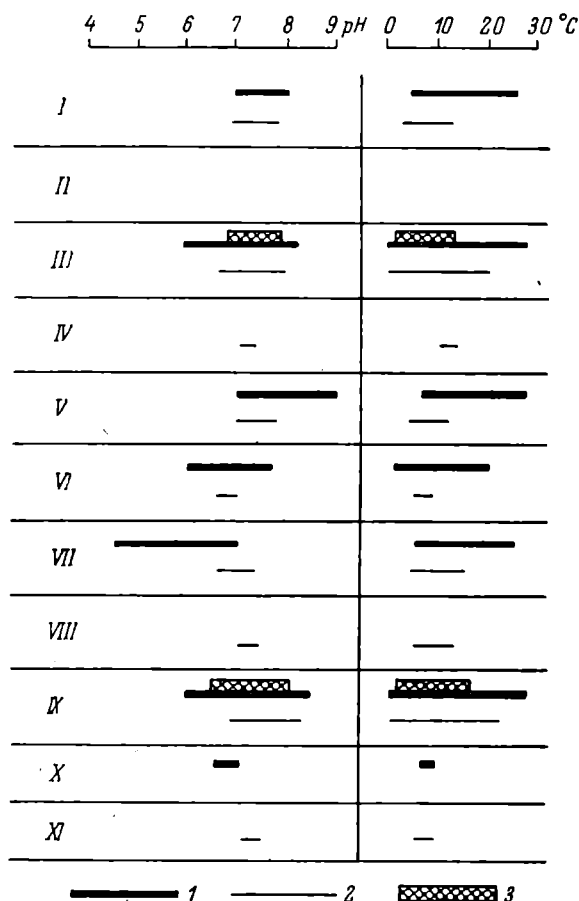


Рис. 8. Отношение представителей *Synura* к активной реакции среды и температуре.

I — *S. uvella*, II — *S. curtispina*, III — *S. spinosa*, IV — *S. biseriata*, V — *S. echinulata*, VI — *S. splendida*, VII — *S. sphagnicola*, VIII — *S. punctulosa*, IX — *S. petersenii*, X — *S. macroantha*, XI — *S. lapponica*.  
1 — литературные данные, 2 — собственные наблюдения, 3 — границы массового развития.

Челябинской обл. — М. И. Ярушиной, за что автор приносит им свою благодарность. Таким образом, исследованиями был охвачен район с 46 по 68° с. ш. и с 36 по 63° в. д.

Пробы фитопланктона отбирались на крупных водоемах батометром с нескольких горизонтов от поверхности до дна и смешивались, а в мелких — с поверхности или сетью Апштейна. Концентрирование материала проводилось с помощью фильтрации через мембранные фильтры с диаметром пор 1—2 мкм. Во всех экспедиционных рейсах, когда представлялась возможность, нами просматривался живой материал.

<sup>1</sup> Автор признателен Г. В. Кузьмину за постановку задачи и критические замечания при обсуждении результатов исследования.

наиболее распространенными оказались виды, обладающие наибольшей экологической валентностью, — *S. petersenii*, *S. spinosa*, *S. echinulata*.

Несмотря на сравнительно хорошую изученность этого рода, в настоящее время еще существует достаточно много сомнительных видов. В большинстве своем это водоросли, в описании которых отсутствуют указания на форму и структуру чешуек: *Synura adamsii* Smith [59], *S. adamsii* f. *malabarica* Philipose [54], *S. australiensis* Playfair [55], *S. granulosa* Playfair [55], *S. intermedia* (Bioret) Kufferrath (in.: Conrad [28]), *S. uvella* var. *laevis* Kisselew [39], *S. uvella* var. *punctata* Kisselew [39], *S. uvella* var. *longipes* Virieux. [67].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился в 1968—1974 гг. на болотах, прудах и небольших речках в районе Борка (Ярославской обл.), водохранилищах волжского каскада, в дельте р. Волги, прудах и озерах Пермской обл. Обработан архивный материал лаборатории, собранный ранее в этих водоемах, включая верхнее течение р. Волги и Шекснинское водохранилище, любезно предоставленный нам Г. В. Кузьминым,<sup>1</sup> а также пробы из озер Карелии и Серебрянского водохранилища, предоставленные Т. А. Чекрыжевой, Ладожского и Онежского озер — Е. Л. Башкатовой, а по рыбоводным прудам

Для консервации проб применялся формалин или уксуснокислый-йодно-формалиновый фиксатор [10].

При изучении видового состава пробы обрабатывались ранее описанными методами [2]. Однако, как показали дальнейшие опыты, при очистке кремниевых чешуек персульфатом лучшие результаты могут быть получены при использовании концентрированной серной кислоты взамен фосфорной.

Для исследования жгутиков объекты фиксировались 2%-м раствором четырехокси осмия, а затем 2%-м нейтральным раствором ФВК. Через 5—6 мин. взвесь наносилась на сетки для электронной микроскопии. После оседания клеток на пленку-подложку (2—3 мин.) капля удалялась углом фильтровальной бумаги. Эта методика позволяет получить необходимую концентрацию ФВК, поскольку большое количество ее значительно уплотняет пленку-подложку, которая становится почти непроницаемой для пучка электронов. Изучение клеток и панцирей проводилось на чешских электронных микроскопах Тесла BS-613 и BS-242В при ускоряющем напряжении 80 кВ и 40, 60 кВ соответственно и увеличениях 1650—127000×.

Поскольку с помощью световой микроскопии точно идентифицировать виды этого рода весьма трудно, а электронномикроскопическое изучение их в Советском Союзе не проводилось, то распространение по СССР дано лишь на основании полученных нами данных.

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ РОДА *SYNURA* EHR.

В настоящее время род *Synura* насчитывает 20 действительных таксонов (11 видов, 1 разновидность и 8 форм). В данной статье описываются еще 2 новых для науки вида, а 1 вид (*S. curtispina* f. *curtispina*) и 1 форма (*S. spinosa* f. *nygaardii*) приводятся впервые для флоры Советского Союза.

Мы выделяем в роде *Synura* 3 секции: I — *Synura* с типом *S. uvella* Ehr., II — *Petersenia* с типом *Synura petersenii* Korsch., III — *Lapponica* с типом *Synura lapponica* Skuja [3].

При распределении секций внутри рода и видов внутри секций мы исходили из того, что прогрессирующим признаком в филогении планктонных видов является облегченность панциря, что уменьшает удельный вес клетки и колонии в целом.

Определительные таблицы составлены на основе литературных и собственных данных таким образом, что с их помощью можно определить до вида любую особь этого рода всего по одной из чешуек, составляющих панцирь клетки. Однако особый план строения панциря в секции *Synura* вызвал необходимость построения для нее отдельной определительной таблицы, основанной на чешуйках стебля, которые можно отличить от прочих по отсутствию у них шипа, медиального гребня и возвышения в центре.

### КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВИДОВ РОДА *SYNURA*

I. Чешуйки с медиальным гребнем или с шипом, кратерообразное возвышение в центральной части чешуйки отсутствует.

А. Чешуйки с медиальным гребнем.

1. Поперечных ребер не менее 5 в 1 мкм . . . . . 12. *S. macracantha*.

2. Поперечных ребер не более 4 в 1 мкм . . . . . 11. *S. petersenii*.

Б. Медиальный гребень отсутствует.

1. Чешуйки с ребрами.

а. Ребра образуют область сотообразной структуры.

0. Область сотообразной структуры покрывает только фронтальный край чешуйки . . . . . 5. *S. biseriata*.

00. Область сотообразной структуры более развита.

§. Базальный край чешуйки с хорошо развитыми радиальными ребрами . . . . . 1. *S. uvella*.

§§. Радиальные ребра базального края очень тонкие или отсутствуют.

+ Поры щита окружены ободком . . . . . 2. *S. curtispina*.

++ Поры щита без ободка.

! Ширина базального загнутого края не менее 0.6 мкм . . . . . 4. *S. favus*.

- !! Ширина базального загнутого края не менее 0.5 мкм  
 . . . . . 3. *S. spinosa*.  
 б. Ребра не образуют области сотообразной структуры.  
 0. Фронтальный край хорошо развит.  
 §. Папиллярные выросты на щите имеются . . . . . 7. *S. mamilliosa*.  
 §§. Папиллярные выросты отсутствуют . . . . . 6. *S. echinulata*.  
 00. Фронтальный край отсутствует.  
 §. Чешуйки округлые, не менее 6 мкм длиной . . . . . 8. *S. splendida*.  
 §§. Чешуйки овальные, не более 3.7 мкм длиной . . . . . 10. *S. punctulosa*.  
 2. Чешуйки без ребер . . . . . 9. *S. sphagnicola*.  
 II. Медиального гребня и шипа нет, в центральной части чешуек имеется  
 кратерообразное возвышение . . . . . 13. *S. lapponica*.

КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВИДОВ ПО ЧЕШУЙКАМ  
 СТЕБЛЯ СЕКЦИИ *SYNURA*

- I. Чешуйки с ребрами.  
 А. Область сотообразной структуры есть.  
 1. Сотообразная структура только на фронтальном крае чешуйки  
 . . . . . 5. *S. biseriata*.  
 2. Область сотообразной структуры развита сильнее.  
 а. Радиальные ребра на базальном крае имеются . . . . . 1. *S. uvella*.  
 б. Базальный край без радиальных ребер . . . . . 3. *S. spinosa*.  
 Б. Область сотообразной структуры отсутствует.  
 1. Фронтальный край имеется . . . . . 6. *S. echinulata*.  
 2. Фронтальный край отсутствует.  
 а. Ребра только поперечные . . . . . 4. *S. favus*.  
 б. Ребра расположены беспорядочно . . . . . 10. *S. punctulosa*.  
 II. Чешуйки без ребер.  
 А. Чешуйки не менее 5.5 мкм длиной, округлые . . . . . 8. *S. splendida*.  
 Б. Чешуйки не менее 4 мкм длиной, овальные или остроконечные.  
 1. Базальный край покрыт пересекающимися рядами пор . . . . . 9. *S. sphagnicola*.  
 2. Поры на базальном крае немногочисленны, расположены беспорядочно, иногда отсутствуют.  
 а. Край загнут по всему периметру . . . . . 3. *S. spinosa*.  
 б. Не весь край чешуек загнут.  
 0. Край загнут лишь на узком конце чешуек . . . . . 7. *S. mamilliosa*.  
 00. Край загнут только на широком конце чешуек.  
 §. Загнутый край занимает не менее  $\frac{2}{3}$  периметра . . . . . 2. *S. curtispina*.  
 §§. Загнутый край занимает не более  $\frac{1}{2}$  периметра . . . . . 4. *S. favus*.

Sectio I. *Synura* (Petersen et Hansen) Balonov et Kuzmin  
 1974. Бот. ж., 59, 11 : 1675.

Syn.: Sectio *Spinosae* Petersen et Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid.  
 Selsk., 23, 2 : 6.

Передние чешуйки панциря имеют более или менее развитый полый шип, задние чешуйки без шипа. Медиальный гребень отсутствует.

Тип секции: *Synura uvella* Ehr.

1. *Synura uvella* Ehrenberg emend. Korschikov. E h r e n b e r g, 1838. Die Infusionstiere als vollkommene Organismen, Leipzig. — S t e i n, 1878. Der Organismus der Infusionstiere (3, tab. 13, fig. 24). — K o r s h i k o v, 1929. Arch. Protistenk., 67, 2 (3) : 279—283 (tab. 11, fig. 31—37). — P e t e r s e n, H a n s e n, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 13 (fig. 6, tab. II, fig. a, b, tab. VI).

Syn.: *S. reticulata* L e m m e r m a n n, 1904. Arkiv bot., 2 : 119. — *S. verrucosa* P a s c h e r, 1913, Süßwasser flora, 2 : 51 (fig. 78, b, c.).

Колонии шаровидные или овальные, длиной до 150 мкм. Клетки обратнойцевидные, длиной 20—29, шириной 8—13 мкм. Стебелек короткий. Чешуйки очень грубые, поэтому основную морфологическую структуру удается рассмотреть и в световой микроскоп (рис. 6, а). По данным электронной микроскопии, передние чешуйки панциря широкоэллиптические,  $4.3-4.5 \times 4.6-5.0$  мкм. Шип на широком основании 0.7—1.6 мкм, быстро сбежистый, тупой. На вершине несет 2—6 мелких зубцов. Длина шипа достигает 2.2 мкм, по Петерсену и Хенсену [52] — до 3 мкм. Сотообразная ячейка, затянута тонкой мембраной, с одним пороидом в центре диаметром 0.10—0.15 мкм. Базальная пластинка грубо перфорирована, отверстия 0.05—0.08 мкм в диаметре, по 6—8 на 1 мкм. Чешуйки стебелька без шипа, эллипсовидные,  $3.2-4.5 \times 5.6-6.0$  мкм. Радиальные ребра, идущие от периферии к базальной пластинке, на всех чешуйках хорошо развиты. Длина их у верхних чешуек 0.8—0.6, у чешуек стебелька — 0.2—0.6 мкм (табл. III, 4—7; табл. IV, 1—3).

Место обитание: болота, пруды, озера, реки и водохранилища.

Весной и осенью — редко, летом — единично.

Общее распространение: СССР, Чехословакия [31, 32], Румыния [50], Дания [52], Шотландия [24], Франция [22], Англия [34, 35], США (Аляска) [20], Япония [65].

По литературным данным, самый распространенный вид, встречающийся в разных климатических зонах мира. О действительном распространении судить очень трудно, так как, очевидно, многие авторы отождествляют его с другими видами. Поэтому здесь и ниже мы отмечали вид лишь в том случае, если автор приводит его фотографию.

В исследованных нами водоемах встречается редко.

Найден в Рыбинском, Шекснинском, Ивановском и Камском водохранилищах, в реках Сылве, Чусовой, Керженце, Сундовике, в Пертозере и Онежском озере, прудах и болотах окрестностей пос. Борок.

2. *Synura curtispina* (Petersen et Hansen) A s m u n d, 1968. Hydrobiologia, 31, 3—4 : 506—508.

Колонии округлые. Клетки обратнойцевидные,  $25 \times 12$  мкм. Передние чешуйки панциря эллиптические, длиной 3.0—4.3, шириной 1.3—3.1 мкм. Область сотообразной структуры четко выражена. Диаметр полигональных ячеек до 0.3 мкм. Поры их покрыты тонкой мембраной с пороидом диаметром 0.03—0.06 мкм. Поры на базальной пластинке грубые, диаметром до 0.2 мкм, каждая из них окружена ободком. Шип короткий, длиной 1.3—2.4, диаметром 0.4—0.7 мкм. Конец его с 3—4 мелкими зубцами. Чешуйки стебелька овальные, длиной 2.7, шириной 0.8 мкм. Край их загнут не менее чем на  $2/3$  периметра. Поры и ребра на них отсутствуют.

#### Forma CURTISPINA

Syn.: *S. spinosa* f. *curtispina* Petersen et Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 22 (pl. III, figs. a, b, pl. IV, fig. b.).

Ободок вокруг перфораций базальной пластинки округлый. Передние чешуйки длиной 3.5—4.3, шириной 2.8—3.1 мкм. Длина шипа 1.5—2.4, диаметр — 0.4—0.7 мкм (табл. IV, 4—5).

Местообитание: озера, водохранилища. Осенью — редко.  
Общее распространение: СССР, Дания [53], Чехословакия [31], Япония [65].

Найдена в Камском водохранилище.

*Forma reticulata* Asmund, 1968. Hydrobiologia, 31, 3—4: 508 (fig. 9, 10).

Ободок вокруг пор базальной пластинки имеет вид полигональных ячеек. Передние чешуйки длиной 3—4, шириной 1.3—1.7 мкм. Длина шипа 1.3—1.7, диаметр — 0.42 мкм (табл. IV, 6—7).

Местообитание: озера. Весной — единично.

Общее распространение: США (Аляска) [20].

В СССР не обнаружена.

3. *Synura spinosa* Korschikov, 1929. Arch. Protistenk., 67, 2 (3): 281 (tab. 11, fig. 38—41). — Petersen, Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2: 20 (fig. 9, tab. II, fig. c, d, tab. V, VI).

Syn.: *S. bioretii* Huber-Pestolozzi, 1941. Binnengewässer, 16, 2 (1): 141 (fig. 197).

Колонии от шаровидных до удлиненоовальных, длиной 45—80 мкм, клетки обратнойцевидные, длиной 19—27, шириной 8—12 мкм. Передние чешуйки панциря эллиптические, с хорошо выраженным фронтальным краем и развитым шипом (рис. 6, 6). Чешуйки длиной 3.7—5.2, шириной 2.2—3.8 мкм. Длина шипа 2.8—5.0, в основании — 0.3—0.7 мкм. Ширина базального загнутого края не более 0.5 мкм. Область сотообразной структуры четко выражена, диаметр полигональных пор 0.20—0.25 мкм. Пory покрыты тонкой мембраной с пороидом 0.01—0.05 мкм в центре. Базальная пластинка с грубой перфорацией по 4—5 на 1 мкм диаметром 0.10—0.15 мкм. Чешуйки стебелька обратнойцевидные, длиной 3.4—5.4, шириной 1.3—2.2 мкм, гладкие, край их загнут по всему периметру. Перфорированность наблюдается обычно лишь в расширенной части чешуйки.

Петерсен и Хенсен [52], основываясь на электронномикроскопическом изучении ретикулярного рисунка чешуйки, строении и длине шипа, выделяют 5 форм, одна из которых в настоящее время приобрела статус вида — *S. curtispina* (Petersen et Hansen) Asmund [20].

#### КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ФОРМ *SYNURA SPINOSA*<sup>1</sup>

- I. Область сотообразной структуры покрывает всю чешуйку . . . . . f. *mollispina*.
- II. Область сотообразной структуры занимает не более  $\frac{1}{3}$  чешуйки.
  - A. Шип длиной не менее 3.5 мкм, конец его тупо закруглен . . . . . f. *longispina*.
  - Б. Шип короче, конец его зазубрен.
    - 1. На конце шипа 5—7 мелких зубцов . . . . . f. *nygaardii*.
    - 2. На конце шипа 2—3 зубца . . . . . f. *spinosa*.

*Forma spinosa*.

Шип длиной 2.8—3.5 мкм, заканчивается 2—3 зубчиками. Область сотообразной структуры на передних чешуйках панциря занимает не более  $\frac{1}{3}$  длины. Базальный загнутый край шириной 0.35—0.50 мкм (табл. IV, 8—11; табл. V, 1—2).

Местообитание: торфяные карьеры, пруды, болота, озера, реки и водохранилища. Весной и осенью — довольно часто, летом — редко.

Общее распространение: СССР, Чехословакия [31, 32], Румыния [50], Исландия [23], Шотландия [24], Швеция [45], Франция [22], Дания [52], Англия [34], США (Аляска) [20], Япония [63, 65]. Найдена в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Шекснинском, Горьковском, Камском, Куйбышевском, Саратов-

<sup>1</sup> Здесь и во всех последующих случаях определение может быть проведено только по чешуйкам тела клетки.

ском, Волгоградском, Серебрянском водохранилищах, реках Сылве, Чусовой, Оке, Сутке, Сундовике и Керженце, озерах Онежском, Ладожском, Урозере и Риндозере, а также в торфяных карьерах Горьковской обл., рыбоводных прудах Челябинской обл. и болотах в районе пос. Борок.

Forma *mollispina* Petersen et Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 20 (pl. IV, fig. a.).

Область сотообразной структуры покрывает всю поверхность передних чешуек, хотя в базальной части они довольно тонкие. Шип тоньше, чем у типа, длиной 2.8, диаметром 0.3 мкм. Передние чешуйки длиной 4.9, шириной 3.3 мкм. Базальный край загнут лишь до половины периметра чешуйки (табл. V, 3).

Местообитание: озера. Осенью — единично.

Общее распространение: Дания [32], США (Аляска) [20]. В СССР не обнаружена.

Forma *nygaardii* Petersen et Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 22 (pl. III, fig. e).

Длина шипов 2.3—3, диаметр у основания 0.57—0.70, у верхушки — 0.35 мкм, с 5—7 мелкими зубцами. Стенки шипа толстые, не спадающиеся. Чешуйки одного вида длиной 4.8—5.2, шириной 3.1—3.4 мкм (табл. V, 4).

Местообитание: озера, водохранилища. Весной и осенью — единично.

Общее распространение: СССР, Швеция [52]. Найдена в Камском водохранилище.

Поскольку все чешуйки панциря, по указаниям Петерсена и Хансена [52], одного типа и есть значительные отличия от типовой формы, то f. *nygaardii* может быть выделена в самостоятельный вид. Однако данные по его экологии отсутствуют.

Forma *longispina* Petersen et Hansen, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 19—24 (fig. 10, tab. III, fig. c, d).

Длина шипа 3.5—5.0, ширина 0.5 мкм, тупозакругленный, без зубцов. Полное тело шипа с очень тонкими стенками (0.02—0.03 мкм), легко спадающими при электронной микроскопии (табл. V, 5). Апикальные чешуйки длиной 3.9—5.0, шириной 2.5—3.7 мкм.

Местообитание: в прудах и водохранилищах. Весной — единично.

Общее распространение: СССР, Дания [52]. Найдена в Рыбинском водохранилище.

4. *Synura favus* Bradley, 1966. J. Protozool., 13, 1 : 5—6 (fig. 18, 19, 23, 24).

Типичные колонии из 10—15 клеток. Клетки обратнойцевидной формы, длиной 20—25, шириной 12—16 мкм. Чешуйки овальные, длиной 4.5—5.0, шириной 3.0—4.0 мкм. Базальный загнутый край шириной 0.60—0.75 мкм. Область сотообразной структуры занимает половину чешуйки. Базальная пластинка мелко перфорирована порами диаметром 0.06 мкм. Длина шипа 1.2—1.7 мкм, с 2—3 зубчиками на конце. Чешуйки стебелька обратнойцевидные, 2.5×0.8 мкм. Край их загнут лишь в расширенной части не более чем на 1/2 периметра чешуйки. Пор нет. Чешуйки верхней части стебля с горизонтальными ребрами (табл. V, 6—7).

Местообитание: пруды. Зимой — редко.

Общее распространение: Шотландия [24]. В СССР не обнаружена.

5. *Synura biseriata* sp. nov.

Colonia ex cellulis 20—56, globosae aut ovaes, diametro 54—68  $\mu$ . Cellulae late inversae ovaes 27—34  $\mu$  longitudine. Squamae ab ovalibus ad rotunde triangulares, 2.5—4×2.0—3.1  $\mu$ . Spina cylindrica ad 3.4  $\mu$  longitudine, ad 0.42  $\mu$  diametro. Finis spinae cum 2—5 dentibus subtilibus. In basi spinae osculum ad 0.17  $\mu$  diametro. Margo frontalis squamae cum duobus seriebus cellularum polygonalium, omnis 0.2  $\mu$ .

Crista, marginem frontalem determinata, ad  $0.37\ \mu$  latitudine est, interdum cum 1—3 osculis ad  $0.08\ \mu$  diametro. Scutulum osculis subtilibus ( $0.01\ \mu$ ) et grossis ( $0.04\ \mu$ ) obductum est. Margo basalis reclinata latior, quam apud species alias. Eius latitudo  $0.6\ \mu$  in squamis stipitis et  $1.3\ \mu$  in squamis superioribus. Cystae ignotae.

Колонии шаровидные или овальные, диаметром 54—68 мкм, из 20—56 клеток. Клетки широко-обратнойцевидные, длиной 27—34 мкм. Чешуйки от овальных до округлотреугольных,  $2.5\text{—}4 \times 2\text{—}3.1$  мкм (рис. 6, е). Шип цилиндрический, длиной до 3.4, диаметром 0.42 мкм. Конец шипа с 2—5 мелкими зубцами. Пора в основании шипа диаметром до 0.17 мкм. Фронтальный край чешуйки с 2 рядами полигональных ячеек, каждая размером 0.2 мкм. Гребень, ограничивающий фронтальный край шириной до 0.37 мкм, иногда с 1—3 небольшими порами, диаметром до 0.08 мкм. Щит пронизывают одновременно мелкие (0.01 мкм) и более крупные поры (0.04 мкм). Базальный загнутый край значительно больше, чем у остальных видов, хорошо заметный при самых малых увеличениях электронного микроскопа, ширина его 0.6 мкм на чешуйках стебелька и 1.3 мкм — на чешуйках тела клетки (табл. V, 8—11). Циста неизвестна.

Т и п: РСФСР, Рыбинское водохранилище, Моложский плёс; 11 V 1972,  $t^\circ$  — 13, pH — 7.15; 12 V 1972,  $t^\circ$  — 11.2, pH — 7.3. И. М. Балонов; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Борок Ярославской обл.).

Чешуйка подобного вида без идентификации была описана Асмунд [20] из материала с Аляски (Naraskiak), где была найдена в июне 1955 г.

6. *Synura echinulata* Korshikov, 1929. Arch. Protistenk., 67, 2 (3) : 282 (tab. 11, fig. 42—53). — Petersen, Hansen, 1956, Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 16 (fig. 7, 8, tab. I, figs. g. h.).

Syn: *S. Conradii* Kufferath in et. Conrad, 1946. Bull. Musee roy. Hist. natur. Belgique, 22, 11 : 10 (figs. c d, 3, 31—34).

Колонии округлые, до 75 мкм длиной. Клетки широко-обратнойцевидные, весьма различные по размерам, отчего колония обычно имеет «неряшливый» вид. Передние чешуйки панциря эллипсоидные или широкоовальные, длиной 2.5—3.6, шириной 1.0—3.0 мкм (рис. 6, з). Фронтальный край хорошо выражен, с радиальными ребрами (5 в 1 мкм) и одним рядом довольно крупных пор между ними. Область сотообразной структуры отсутствует. На ее месте развивается область червеобразно извитых гребней или (у форм) они объединяются в одно ребро, четко ограничивающее фронтальный край. Базальная пластинка с круглыми перфорациями в тангентально пересекающихся рядах. Шип толстый, почти цилиндрический, на апикальном конце резко сбежистый, относительно короткий (длина 1.0—2.5 мкм), острый или тупо закругленный, с зубцами. В основании его крупная пора до 0.25 мкм в диаметре. Стенки шипа с мелкими отверстиями.

#### КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ФОРМ *SYNURA ECHINULATA*

- I. Область червеобразно извитых гребней имеется . . . f. *echinulata*.
- II. Область червеобразно извитых гребней отсутствует.
  - A. Конец шипа заострен . . . . . f. *leptorrhabda*.
  - Б. Конец шипа зазубрен . . . . . f. *multidentata*.

#### Forma *ECHINULATA*

Передние чешуйки панциря эллипсоидные или овальные (длиной 3.0—3.4, шириной 2.3—2.6 мкм) с хорошо выраженной областью червеобразноизвитых гребней, толщиной 0.03—0.04, длиной 0.25—0.50 мкм. Шип острый, длиной 1.0—2.0, толщиной 0.4—0.6 мкм, в основании с порой диаметром 0.20—0.25 мкм. Базальная пластинка мелко перфорирована,

поры диаметром 0.05 мкм, по 8 на 1 мкм. У чешуек стебелька шип редуцирован до небольшого треугольного возвышения. Область червеобразно извитых гребней занимает почти  $1/2$  чешуйки (табл. VI, 1—5).

Местообитание: болота, старицы, озера, реки, водохранилища. Весной — редко.

Общее распространение: СССР, Чехословакия [31, 32], Румыния [50], Дания [52, 53], Швеция [45], Исландия [23], Шотландия [24], Франция [22], Англия [34—36], США (Аляска) [20], Япония [63, 65, 66]. Найдена в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

Forma *leptorrhabda* Asmund, 1968. Hydrobiologia, 31, 3—4: 510—512 (fig. 12, 13).

Передние чешуйки панциря широкоовальные, длиной 2.5—3.0, шириной 1.6—2.0 мкм. Область червеобразноизвитых гребней едва намечается, чаще они слиты в один гребень, резко отделяющий фронтальный край чешуйки. Перфорированность базальной пластинки, как у f. *echinulata*.

Шип острый, 1.3—2.5 мкм длиной и 0.5 мкм шириной, в основании с порой диаметром 0.17—0.21 мкм (табл. VI, 6).

Местообитание: пруды, озера и водохранилища.

Общее распространение: СССР, США (Аляска) [20]. Найдена в Моложском плёсе Рыбинского водохранилища.

Forma *multidentata* Balonov et Kuzmin, 1974, Бот. ж., 59, 11: 1681.

Передние чешуйки панциря овальные, длиной 3.2—3.6, шириной 2.2—3.0 мкм. Фронтальный край чешуйки отделен от базальной пластинки высоким гребнем. Шип цилиндрический, длиной до 2.3 мкм, постепенно укорачивающийся на задних чешуйках. Диаметр шипа в основании 0.33—0.50 мкм, конец его тупо обрублен, с 3—4 зубцами. Пора в основании шипа диаметром 0.20 мкм. Фронтальный край с одним рядом пор и неправильно расположенными радиальными ребрами. Базальная пластинка покрыта одновременно мелкими (0.03) и крупными (0.05—0.06 мкм) перфорациями, 6—9 в 1 мкм (табл. VI, 7—9).

Местообитание: водохранилища. Весной — единично.

Общее распространение: СССР. Найдена в Моложском и Волжском плёсах Рыбинского водохранилища.

7. *Synura mammillosa* Takahashi, 1972. Bot. Mag., Tokyo, 85: 296 (fig. 11—16).

Колония с небольшим числом клеток, которые имеют округлую форму, 10—14 мкм длиной. Чешуйки тела клетки от овальных до эллиптических, длиной 2.15—3.60, шириной 1.80—2.50 мкм. Шип острокопечный длиной 2.27—2.70, шириной 0.32—0.47 мкм. Фронтальный край чешуек хорошо выражен и снабжен радиальными ребрами, с одним рядом довольно крупных пор между ними и отделен от щита многочисленными мелкими папиллярными выростами, расположенными короткими искривленными рядами. Чешуйки стебелька длиной 3.8—7.2, шириной 0.2—0.3 мкм, треугольные. Папиллярная арнаментация на них отсутствует (табл. VII, 1—3).

Местообитание: болота, рисовые поля и горные озера.

Общее распространение: Япония [66]. В СССР не обнаружена.

8. *Synura splendida* Korshikov, 1941. Arch. Protistenk., 95, 1: 27 (fig. 5). — Kristiansen, 1963. Bot. tidsskr., 58, 4: 281—289 (figs. 3—7).

Колонии округлые, до 96 мкм в диаметре. Клетки узко-обратнояцевидные, длиной 44—51, шириной 8—10 мкм, стебелек длинный (рис. 6, д). Передние чешуйки панциря почти круглые, размером 6.0—8.0 (9.0) × 6.0—7.8 мкм. Шип цилиндрический, длинный (7—11 мкм) и тонкий



(0.30—0.60 мкм) с 2—3 мелкими зубцами на конце. Тело чешуйки очень мелко перфорировано. В месте соединения с шипом от 4 до 7 мелких складок. Край чешуйки с невысоким валикообразным утолщением. Задние чешуйки панциря округлые, без шипа, утолщенный край по всему периметру (табл. VII, 4—7).

Местообитание: сфагновые болота, пруды, озера, бассейны с талой водой, водохранилища. Весной — единично.

Общее распространение: СССР, Дания [44], Румыния [50]. Найдена в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

9. *Synura sphagnicola* (Korsh.) Korshikov, 1929. Arch. Protistenk., 67, 2(3) : 287. — Fott, Ludvik, 1957. Preslia, 29 : 9 (tab. IV).

Syn.: *Skadovskiella sphagnicola* Korshikov, 1927. Arch. Protistenk., 58 : 450 (tab. 7).

*S. uvella* var. *punctata* Awerinzew, 1899. Тр. Имп. об-ва натуралистов СПб., 30, 1(6) : 251.

*S. uvella* f. *turfacea* Steinecke, 1916. Ges. zu Königsberg, 56 : 32.

Колонии 18—40 мкм длиной, округлые. Клетки почти шаровидные, до 13 мкм длиной, стебелек очень короткий.

Передние чешуйки панциря овальные, длиной 2.7—4.0, шириной 1.9—3.6 мкм (рис. 6, е). Фронтальный край отсутствует. По апикальному концу чешуйки проходит небольшое гребневидное утолщение, которое постепенно переходит в базальный загнутый край. Шип цилиндрический, длиной 2.2—4.0, диаметром 0.2—0.3 мкм, прикреплен к внутренней части гребневидного утолщения. Апикальный конец шипа с 2—3 мелкими зубцами. Чешуйки стебелька овальные или яйцевидные, без шипов, с краем, загнутым по всему периметру.

Тело всех чешуек с крупными (0.06 мкм) порами, расположенными пересекающимися рядами, по 7—8 в 1 мкм (табл. VII, 8—10).

Местообитание: сфагновые болота, пруды, реки, водохранилища. Весной — единично.

Распространение: СССР, Чехословакия [31, 32], Румыния [50], Шотландия [24,] Дания [53], Англия [36], Швеция [45], США (Аляска) [20], Япония [63, 65]. Найдена в Ивановском, Рыбинском, Шекснинском водохранилищах, в болотах в окрестностях Борка, в р. Сувожке.

#### 10. *Synura punctulosa* sp. nov.

Colonia typica ex cellulis 6—17 constat. Cellulae inversae ovaes ad 22  $\mu$  longitudinae et 8  $\mu$  latitudinae. Superficies cellulae squamis spiniferis obducta est. Squamae ovaes 2.3—3.7  $\mu$  longitudinae, 1.8—2.3  $\mu$  latitudinae. Spinae cylindricae ad 1.9  $\mu$  longitudine, in squamis posterioribus paulatim abbreviatae. Diametrum spinae ad basim 0.18—0.26  $\mu$ . Osculum in basi spinae ad 0.20  $\mu$  diametro. Lamella basalis squamae tenuis, minutatim perforans est (0.015—0.023  $\mu$ ), 15—19 in 1  $\mu$ . Margines in omne lamella basali irregulariter dispositae sunt. Cysta ignota.

Колония типичного вида состоит из 6—17 клеток. Клетки обратно-яйцевидной формы, длиной до 22 мкм, шириной 8 мкм. Передние чешуйки овальные, длиной 2.3—3.7, шириной 1.8—2.3 мкм. Шип цилиндрический, длиной до 1.9 мкм, постепенно укорачивающийся на чешуйках стебля (рис. 6, ж). Диаметр шипа при основании 0.18—0.26 мкм. Пора в основании шипа диаметром до 0.20 мкм. Базальная пластинка чешуйки тонкая, покрыта мелкими (0.015—0.023 мкм), беспорядочно расположенными перфорациями, 15—19 в 1 мкм. Циста неизвестна (табл. VIII, 1—5).

Тип: РСФСР, Камское водохранилище, 17 X—1968 г.  $t^{\circ}$  — 5; Рыбинское водохранилище, 12 V — 1973,  $t^{\circ}$  — 12.1, pH 7.4, 24 IV—1974,  $t^{\circ}$  — 6.2, pH — 7.0. И. М. Балонов; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Борок Ярославской обл.).

Sectio II. *Petersenia* (Petersen et Hansen) Balonov et Kuzmin, 1974. Бот. ж., 59, 11 : 1682.

Petersen, Hansen, 1956, Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 6.

Все чешуйки панциря с полым медиальным гребнем. Шип отсутствует. Иногда апикальный конец медиального гребня выступает за края чешуйки, имитируя шип.

Тип секции: *Synura petersenii* Korsch.

11. *Synura petersenii* K o r s c h i k o v, 1929. Arch. Protistenk., 67, 2(3): 283 (tab. 11, fig. 54—58).

Syn.: *S. caroliniana* Whitford, 1943, J. Elisha Mitchell Scient. soc., 59: 159 (fig. 6, 7).

*S. caroliniana* Whitford in Manton, 1955. Proc. Leeds. Philosophical soc., 4, 5: 311 (tab. V).

Колонии шаровидные или овальные, до 180 мкм длиной. Клетки обратнойцевидные, 22—29 мкм длиной. Стебелек длинный (рис. 6, з), (табл. VIII, 6).

Чешуйки от почти круглых до узкоэллиптических,  $1.9-2.7 \times 3.5-6.5$  мкм. Шипы отсутствуют. Вдоль чешуйки проходит полый гребень, апикальный заостренный или тупой конец которого может выступать за фронтальный край чешуйки, имитируя шип. В передней части медиального гребня находится крупная пора. Базальный конец чешуйки подковообразно загнут и нависает над телом чешуйки. Передние и задние чешуйки, покрывающие клетку, несут поперечные ребра, отходящие от медиального гребня (3—4 в 1 мкм), а срединные, помимо поперечных, имеют еще и продольные. Тело чешуйки мелко перфорировано (поры 0.03 мкм диаметром, по 12 в 1 мкм).

#### КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВАРИАЦИЙ И ФОРМ *SYNURA PETERSENII*

I. Чешуйки эллиптической или узкоовальной формы. Поперечные ребра имеются.

А. Ребра в базальной части чешуйки пересекаются, образуя сеть . . . . . var. *petersenii* f. *kufferathii*.

Б. Ребра в базальной части чешуйки не пересекаются.

1. Выступающий за фронтальный край чешуйки конец медиального гребня заострен . . . . . var. *petersenii* f. *petersenii*.

2. Конец медиального гребня мелко зазубрен . . . . . var. *petersenii* f. *prae fracta*.

II. Чешуйки широкоэллиптические, часто несимметричные. Поперечные ребра отсутствуют . . . . . var. *glabra*.

Var. *petersenii*.

Чешуйки от эллиптических до узкоовальных,  $1.9-2.7 \times 4.3-6.5$  мкм. Медиальный гребень неширокий, выступающий за край чешуйки. Рисунок поперечных ребер четкий.

#### Forma PETERSENII

Типовая форма в электронном микроскопе впервые была исследована Петерсеном и Хенсеном [53].

Медиальный гребень заканчивается острием. Срединные чешуйки клетки наряду с поперечными ребрами несут и продольные (табл. VIII, 7—8; табл. IX, 1—3).

Место обитания: болота, торфяные карьеры, пруды, озера, реки, водохранилища. Весной — часто, летом и осенью — редко.

Общее распространение: СССР, Чехословакия [31, 32], Румыния [50], Исландия [23], Шотландия [24], Дания [52], Франция [22], Англия [34], США (Аляска) [20], Япония [63—65]. Найдена в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Шекснинском, Горьковском, Камском, Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском и Серебрянском водохранилищах, в притоках Волги (Оке, Керженце, Еруслане), в озерах Вендюрском, Уросозеро, Пертозеро, Риндозеро, Ладожском и Онежском,

а также в торфяных карьерах Горьковской обл., болотах в окрестностях Борка, в рыбных прудах Челябинской обл.

Forma *prae fracta* A s m u n d, 1968. Hydrobiol., 31 (3—4): 501 (fig. 2).

Отличается от f. *petersenii* сильно поднятым над телом чешуйки медиальным гребнем, конец которого тупо заострен и несет несколько очень мелких зубцов. Базальная часть чешуйки с радиальными ребрами (табл. IX, 4—5).

Местообитание: лужи, пруды, водохранилища. Весной — единично.

Общее распространение: СССР, США (Аляска) [20].

Найдена в Моложском плёсе Рыбинского водохранилища.

Приведенные на снимке характерные для f. *prae fracta* чешуйки в составе панциря из типичных чешуек f. *petersenii* показывают сомнительность таксономической ценности этого признака и могут быть скорее отнесены к аномальному развитию чешуек (2-й класс).

Forma *kufferathii* P e t e r s e n et H a n s e n, 1958. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 7: 8 (tab. V).

Отличается от других форм этого варьетета более коротким телом медиального гребня, более грубой структурой поперечных ребер и наличием сети радиальных ребер в базальной части чешуйки (табл. IX, 6—7).

Местообитание: лужи, пруды, озера, водохранилища.

Общее распространение: СССР, Дания [53], США (Аляска) [20]. Найдена в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища.

Нам кажется нерациональным выделять чешуйки подобного строения в отдельную форму. Исследования Асмунд [20] и наши наблюдения показывают, что встречаются клетки, часть чешуек которых содержат признаки этой формы, в то время как другие не отличаются от типа, т. е. могут быть сведены к аномалиям 1-го класса. На основании этого мы считаем таксономическую ценность этих признаков сомнительной (табл. IX, 8).

Var. *glabra* (Korshikov) H u b e r - P e s t o l o z z i, 1941. Binnen-gewässer, 16, 2 (1): 144 (abb. 199). — P e t e r s e n, H a n s e n, 1956. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2: 11 (figs. 4, 5).

Syn.: *S. glabra* K o r s h i k o v, 1929, Arch. Protistenk., 67, 2 (3): 285 (tab. 11, figs. 59—65).

Отличается от var. *petersenii* более округлой формой чешуек (длина передних чешуек превышает ширину не более чем в 2 раза), широким и коротким, не выступающим за край, медиальным гребнем, отсутствием продольных ребер на всех чешуйках, покрывающих клетку. Рисунок поперечных ребер более нежный, перфорированность несколько грубее (поры 0.025—0.035 мкм в диаметре, по 14 в 1 мкм) (табл. X, 1—4).

Местообитание: болота, пруды, реки, старицы, водохранилища. Весной и летом — единично.

Общее распространение: СССР, Чехословакия [31], Румыния [50], Франция [22], Дания [52], Япония [65]. Найдена в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах и в р. Керженце.

12. *Synura macracantha* (Petersen et Hansen) A s m u n d, 1968. Hydrobiologia, 31, 3—4: 503 (fig. 6).

Syn.: *S. petersenii* f. *macracantha* P e t e r s e n et H a n s e n, 1958. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 7: 8—10 (pl. 6).

Колония типичного вида. Клетки обратнойцевидные. Чешуйки эллиптические или овальные,  $4.3 \times 2.2$  мкм. Медиальный гребень неправильной формы, сильно выдается вперед, образуя подобие шипа длиной 1.5 и диаметром 0.5 мкм. В передней части чешуйки крупная пора. Базальная пластинка покрыта сильно развитой сетью пересекающихся

ребер, не менее 5 на 1 мкм. Тело чешуйки мелко перфорировано. Базальный конец подковообразно загнут (табл. X, 5).

Место обитание: тундровые лужи и озера. Весной — единично.

Общее распространение: Северная Швеция [53], США (Аляска) [20]. В СССР не обнаружена.

Весьма вероятно, что *S. intermedia* (Bioret) Kufferath, для которой характерен чрезвычайно длинный медиальный гребень, является синонимом *S. macracantha*.

Sectio III. *Lapponica* Balonov et Kuzmin, 1974. Бот. ж., 59, 11 : 1685.

Все чешуйки панциря лишены шипа и медиального гребня. Тело чешуйки плоское, мелко ареолированное, с небольшим кратерообразным возвышением в центре.

Тип секции: *Synura lapponica* Skuja.

13. *Synura lapponica* Skuja, 1956. Nova acta Regiae soc. scient. upsaliensis, 4, 16, 3 : 275 (tab. 47, figs. 10—14, tab. 48, figs. 1, 2). — Petersen, Hansen, 1958. Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 7 : 7 (pl. III, IV).

Колонии шаровидные, 38—100 (150) мкм диаметром, из 12—80 и более клеток. Клетки эллипсоидно-яйцевидные, длиной 20—27, шириной 7—10 мкм. Стебелек длинный.

Передние чешуйки панциря эллиптические, 6.1—10.5 мкм длиной и 3.2—5.2 мкм шириной. Периферическая часть чешуйки по всей окружности узко загнута и нависает над плоскостью тела. Чешуйки плоские с многочисленными мелкими отверстиями (0.03 мкм в диаметре, 16 в 1 мкм) и кратерообразным возвышением (0.4—0.5 мкм в диаметре) в центре (табл. X, 6).

Место обитание: озера, водохранилища. Весной — единичные.

Общее распространение: СССР, Шведская Лапландия [57], Дания [53]. Найдена в Моложском плёсе Рыбинского водохранилища.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев С. К. фаунистике *Protozoa* озера Бологова и его окрестностей. Предварительное сообщение. — Тр. Имп. о-ва натуралистов, СПб., 1899, 30, 1.
2. Балонov И. М., Кузьмин Г. В. Методика подготовки кремниевых фрагментов водорослей к электронной микроскопии. — V конф. по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, «Билым», 1974.
3. Балонov И. М., Кузьмин Г. В. Виды рода *Synura* Ehr. (*Chrysophyta*) в водохранилищах Волжского каскада. — Бот. ж., 1974, 59, 11.
4. Брюхатова А. Биологические и физико-химические наблюдения над Воронцовским прудом. — В кн.: Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., изд-во Гос. ин-та народного здравоохран., 1928.
5. Воларович М. П., Тропин В. П. Электронномикроскопические исследования микрофлоры в различных видах торфа. — Тр. Калининского торф. ин-та, 1963, 8.
6. Гусева К. А. Условия массового развития и физиология питания *Synura*. — Микробиол., 1935, 4.
7. Гусева К. А. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. — Тр. ВГБО, 1952, 4.
8. Коршиков А. А. Некоторые данные о распространении водорослей и жгутиковых в Луцином болоте. — В кн.: Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., изд. Гос. ин-та народного здравоохран., 1928.
9. Коршиков О. А. Визначник прісноводних водоростей УССР. 4. *Volvocinae*. Київ, Вид-во АН УССР, 1938.
10. Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. — Автореф. канд. дисс. Л., Ботан. ин-т АН СССР, 1971.
11. Макарова И. В. О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей. — Бот. ж., 1974, 59, 2.
12. Матвиенко А. М. Определитель пресноводных водорослей СССР, 3. Золотистые водоросли. «Советская наука», 1954.

13. М а т в и я н к о О. М. Золотисті водорості — *Chrysophyta*. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, «Наукова думка», 1965, 3, 1.
14. Н и к и т и н Д. И. Применение электронной микроскопии для изучения почвенных суспензий и культур микроорганизмов. — Почвоведение, 1964, 6.
15. Н и к и т и н Д. И., В а с и л ь е в а Л. В., Л о х м а ч е в а Р. А. Новые и редкие формы почвенных микроорганизмов. Методы и результаты исследований. М., «Наука», 1966.
16. Р е з в о й П. Л. Наблюдение над заселением вновь образовавшегося мелкого водоема. Тр. I Всероссийского съезда зоологов, М.—Л., 1923.
17. Т е л и т ч е н к о М. М., К о к и н К. А. Санитарная гидробиол. М., Изд-во МГУ, 1968.
18. Т о п а ч е в с к и й А. В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев, Изд-во АН УССР, 1962.
19. A s m u n d B. Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their occurrence in some Danish ponds and lakes III. — Dansk bot. arkiv., 1959, 18, 3.
20. A s m u n d B. Studies on *Chrysophyceae* from some Ponds and Lakes in Alaska VI. Occurrence of *Synura* species. — Hydrobiologia, 1968, 31, 3—4.
21. B i o r e t G. Les ecailles de *Synura uvella* Stein. — Trav. Cryptog. (L. Mangin), Paris, 1931.
22. B o u r r e l l y P. Les algues d'eau douce, 1968, II.
23. B r a d l e y D. E. A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. — J. Gen. Microbiol., 1964, 37, 3.
24. B r a d l e y D. E. The ultrastructure of the flagella of three Chrysomonads with particular reference to the mastigonemes. — Exp. cell Res., 1966, 41.
25. B r a d l e y D. E. Observations on some Chrysomonads from Scotland. — J. Protozool., 1966, 13, 1.
26. C a l k i n s N. The Biology of the Protozoa. Philadelphia—New York, 1926.
27. C o n r a d W. Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres. II. *Chrysomonadines*. — Arch. Protistenk., 1926, 56.
28. C o n r a d W. Notes protistologiques XXXI. Matériaux pour la morphologie des *Synura* Ehrenberg. — Bull. Musée roy. Hist. natur. Belgique, 1946, 22, 11.
29. E h r e n b e r g C. Die Infusionsthier als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838.
30. F o t t B. Algenkunde. Jena, 1959.
31. F o t t B., L u d v i k J. Die submikroskopische Struktur der Kieselshuppen bei *Synura* und ihre Bedeutung für die Taxonomie der Gattung. — Preslia, 1957, 29.
32. F o t t B., L u d v i k J. Submicroscopical structure of silica—scales in Chrysomonads and its use in taxonomy. — Progr. Protozoology, Prague, 1961.
33. F r i t s c h F. E. The structure and reproduction of the algae I. Cambridge, Univ. press., 1935.
34. H a r r i s K., B r a d l e y D. E. Electron microscopy of *Synura* scales. — Discovery, 1956, 2, 6.
35. H a r r i s K., B r a d l e y D. E. Potentialities of the Carbon replica technique in the examination of the scales of *Synura* and *Mallomonas* under the electron microscope. — Res. Correspond., 1956, 9.
36. H a r r i s K., B r a d l e y D. E. Some unusual *Chrysophyceae* studied in electron microscope. — J. Gen. Microbiol., 1958, 18, 1.
37. H i b b e r d D. J. Observations on the Ultrastructure of flagellar scales in the Genus *Synura* (*Chrysophyceae*). — Arch. Microbiol., 1973, 89.
38. H u b e r - P e s t o l o z z i G. Das Phytoplankton des Süßwassers. — Binnengewässer, 1941, 14, 2 (1).
39. K i s s e l e w J. A. Zur Morphologie einiger neuer und seltener Vertreter des pflanzlichen Microplanktons. — Arch. Protistenk., 1931, 73, 2.
40. K o r s h i k o v A. A. *Skadovskiiella sphagnicola* a new colonial Chrysomonad. — Arch. Protistenk., 1927, 58.
41. K o r s h i k o v A. A. Studies on the Chrysomonads I. — Arch. Protistenk., 1929, 67, 2-3.
42. K o r s h i k o v A. A. On some new or little known Flagellates. — Arch. Protistenk., 1941, 95, 1.
43. K r i s t i a n s e n J. Flagellates from same Danish lakes and ponds. — Dansk Bot. arkiv., 1959, 18, 4.
44. K r i s t i a n s e n J. Observations on the structure and ecology of *Synura splendida*. — Bot. tidsskr., 1963, 58, 4.
45. K r i s t i a n s e n J. *Chrysosphaerella multispina* Bradley and some other remarkable *Chrysophyceae* from Lake Stråken, Aneboda, Sweden. — Österr. bot., Z., 1969, 116.
46. L e m m e r m a n n E. Phytoplankton sächsischer Teiche. — Plöner Forsch., 1899, 7.
47. L e m m e r m a n n E. Das Plankton schwedischer Gewässer. — Arkiv bot., 1904, 2, 2.
48. M a n t o n I. Observations with the electron microscope on *Synura caroliniana* Whitford. — Proc. Leeds philosophical soc. (Sci. sect.), 1955, 4, 5.

49. Pascher A. Die Süßwasser — flora Deutschlands. — Österr. Schweiz., 1913, 2, 2.
50. Peterfi L. S. Observations on *Synura* Ehrenb. in Rumania with special attention to *Synura splendida* Korschik. — Rev. algol., 1965, 8, 1.
51. Petersen B. Om *Synura uvella* Stein og nogle andre Chrysomonadiner. — Vid. medd. Dansk naturhistor. foren, 1918, 69.
52. Petersen J. B., Hansen J. B. On the scales of some *Synura* species. — Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 1956, 23, 2.
53. Petersen J. B., Hansen J. B. On the scales of some *Synura* species II. — Biol. medd. Dan. Vid. Selsk., 1958, 23, 7.
54. Philipose M. T. Contributions to our knowledge of Indian algae. I. *Chrysophyceae*. — Proc. Indian Acad. Sci. 1953, 37.
55. Playfair G. I. Freshwater-algae of the Lismore district. — Proc. Linnean Soc. N.-S. Wales., 1915, 40.
56. Schneider H. Eine bandförmige *Synura* — *Kononia*. — Mikrokosmos, 1969, 58, 4.
57. Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. — Nova acta Regiae soc. sci. Upsaliensis, 1956, 4, 16, 3.
58. Slagel'čëk V. System of water quality from the Biological Point of View. Ergebnisse der Limnologie. — Arch. Hydrobiol., 1973.
59. Smith G. M. Ecology of the plankton algae etc. — Roosevelt Wild Life Bull., 1924, 2.
60. Starmach K. Chrysophyta I. Flora słodkowodna Polski. Warszawa, 1968, 5.
61. Stein F. Der Organismus der Infusionsthiere. 1878, 3.
62. Steinecke F. Algen des Zehlbraches in systematischer und biologischer Hinsicht. — Schr. physik.-ökonom. Ges. Königsberg, 1916, 56.
63. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. (I). — Bull. Jamata Univ., 1959, 3, 1.
64. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope (II). — Bull. Jamata Univ., 1960, 3, 2.
65. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope (VI). Morphological and ecological observations on genus *Synura* in ponds and lakes in Jamata Prefecture. — Bull. Jamata Univ., 1967, 5, 2.
66. Takahashi E. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura*, and other plankton in fresh-water with the electron microscope (VIII). On three new species of *Chrysophyceae*. — Bot. Mag., Tokyo, 1972, 85.
67. Virieux J. Recherches sur le plancton des lacs du Jura central. — Ann. Biol. Lacustre, 1916, 8.
68. Wawrik F. Isogamie bei *Synura petersenii* Korschikov. — Arch. Protistenk., 1970, 112.
69. Whitford L. A. The fresh-water algae of North-Carolina. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1943, 59.

# СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА В ИВАНЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ПО НАБЛЮДЕНИЯМ 1970 г.

Относительная простота измерения концентрации растительных пигментов в водоеме и существование определенной зависимости между концентрацией и количеством планктонных водорослей позволяют широко использовать эти определения для оценки биомассы фитопланктона, его продуктивности, видового разнообразия, сезонного, географического и вертикального распределения, а также физиологического состояния доминирующих водорослей. Исследование содержания пигментов может также дать прямую информацию об уровне евтрофикации того или иного водоема [8, 11, 14, 15]. Для Иваньковского водохранилища такие данные представляют особенный интерес, поскольку оно является основным источником водоснабжения Москвы.

Исследование фотосинтетических пигментов в Иваньковском водохранилище начато в 1958 г. И. Л. Пыриной [6] с фотометрического определения общего хлорофилла. Наши наблюдения в 1970 г. велись по более расширенному плану: спектрофотометрическим методом учитывались отдельно хлорофиллы *a*, *b*, *c*, сумма растительных каротиноидов и продукты распада хлорофилла *a* — феопигменты.

Пробы воды отбирались 1 раз в месяц с мая по ноябрь из верхнего 2-метрового слоя (фотическая зона) и придонного горизонта на 10 русловых и 2 мелководных станциях (рис. 1).

Фитопланктон из 0.5—3.0 л воды осаждался фильтрацией на мембранный фильтр № 6 и для нейтрализации клеточной кислотности посылался углекислым кальцием. До анализа пигментов (1—2 недели) фильтр с осадком хранился в затемненном экспикаторе над силикагелем в бытовом холодильнике (4°).

Пигменты из разрушенных с помощью магнитной мешалки клеток извлекались 90%-м ацетоном при 2-часовом настаивании в холодильнике. Экстракт очищался фильтрацией через стеклянный фильтр № 4 отечественного производства (размер пор 0.7 мкм), а затем делился на 2 части. Одна из них спектрофотометрировалась сразу же при длинах волн 665, 663, 645, 630, 480 и 750 нм, а другая — при 665 и 750 нм через 5 мин. после подкисления 5 каплями 0.5 н. соляной кислоты.

Концентрация хлорофиллов рассчитывалась по формулам ЮНЕСКО [16], каротиноидов — по уравнению Парсонса и Стрикленда [13], феопигментов и «чистого» хлорофилла *a*<sup>1</sup> — по формулам Лоренца [12]. Абсолютная ошибка большинства определений хлорофилла *a* равнялась 0.45 мкг/л, *b* — 0.90, *c* — 2.33 мкг/л, каротиноидов — 0.31 мкг SPU/л,<sup>2</sup> чистого хлорофилла *a* — 1.67 мкг/л, феопигментов — 2.26 мкг/л.

Параллельно с анализом пигментов В. Г. Девяткиным [2] и Е. Л. Башкатовой<sup>3</sup> определялся видовой состав и биомасса фитопланктона.

За время наблюдений в фотическом слое русловой зоны водохранилища концентрация хлорофилла *a* колебалась от 1.6 до 33.0 мкг/л, *b* — от 0 до 4.7, *c* — от 0 до 10.3 мкг/л, растительных каротиноидов — от 1.7

<sup>1</sup> Вместе с хлорофиллидом *a*.

<sup>2</sup> Единица измерения каротиноидов, близкая к 1 мкг.

<sup>3</sup> Выражаю глубокую благодарность Е. Л. Башкатовой за предоставленные данные, которые будут опубликованы в отдельной работе.

до 25 мкг СПУ/л (рис. 2). Среди зеленых пигментов количественно постоянно выделялся основной компонент фотосинтетического аппарата клетки — хлорофилл *a*. На его долю приходилось 62—100% суммарного хлорофилла. Из дополнительных пигментов преобладал специфический пигмент диатомовых водорослей — хлорофилл *c* — до 24% от общего хлорофилла. Содержание хлорофилла *b* не превышало 17%.

Средняя по водохранилищу концентрация общего хлорофилла равнялась 16 мкг/л, т. е. оказалась величиной одного порядка с содержанием

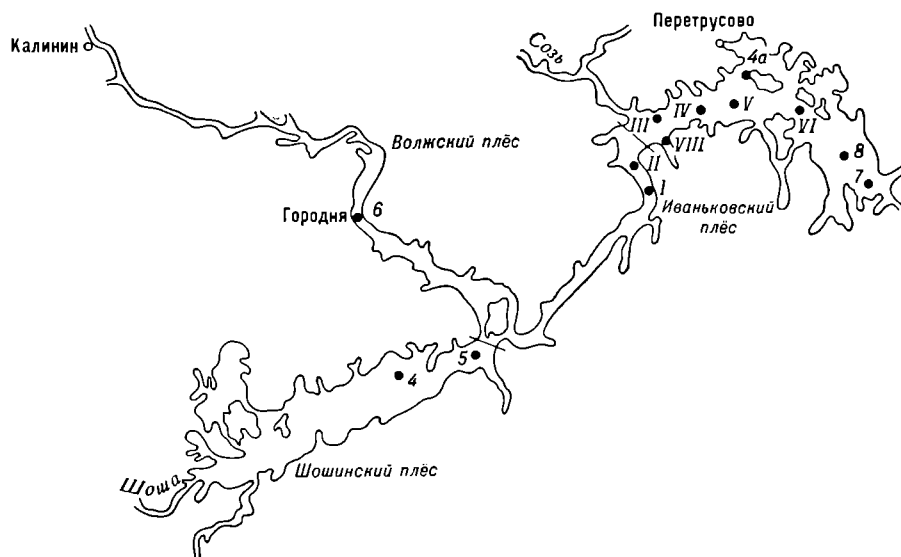


Рис. 1. Расположение станций наблюдения в Иваньковском водохранилище.

хлорофилла в слабо или умеренно евтрофных озерах (табл. 1). По сравнению с 1958 г. (временем первых определений хлорофилла) она несколько возросла лишь за счет Шосинского плёса, где хлорофилла стало вдвое больше (табл. 2). Содержание хлорофилла в планктоне Волжского плёса осталось на уровне 1958 г., а в планктоне Иваньковского даже несколько снизилось.

Хотя данные И. Л. Пыриной относятся к 3-метровому слою воды, они вполне сопоставимы с нашими, поскольку разница в содержании хлорофилла на горизонтах 2 и 3 м в 1958 г. была незначительной.

Таблица 1

Содержание хлорофилла (мкг/л) в некоторых умеренно евтрофных водоемах

Водоем	Местоположение	Хлорофилл	Время наблюдений, годы	Литературный источник
Озера:				
Мендота	Северная Америка	12.4	1948—1949	[17]
Мястро	СССР	16.6	1956	[1]
Строцкое	»	15.5	1957	[1]
Яново	»	17.9	1963	[5]
Мазурские	Польша	12.4—22.3	1961—1962	[9]
Тразимено	Италия	18.7	1963—1964	[10]
Иваньковское водохранилище	СССР	16.0	1970	Наши данные



Содержание хлорофилла (мкг/л) в планктоне разных плёсов  
Иваньковского водохранилища

	Хлорофилл	
	данные И. Л. Пы- риной за 1958 г.	наши данные за 1970 г.
Волжский плёс . .	10.1	11.2
Иваньковский плёс . .	13.6	9.4
Шошинский плёс . .	12.3	27.0
Водохранилище в це- лом . . . . .	12.5	16.0

Кривая сезонного изменения концентраций общего хлорофилла (рис. 2) на большинстве станций имеет 2 отчетливых пика: весенний, как правило, более значительный, и осенний, совпадающие с периодами интенсивного развития планктонных водорослей. В нижней части Иваньковского плёса (ст. 7, VI, V, IV), а также в Волжском (ст. 6) и Шошинском плёсах (ст. 4, 5) первый пик наблюдался в мае—начале июня. Содержание хлорофилла в это время составляло 13.5—42.5 мкг/л. Господствующее положение в фитопланктоне занимали диатомовые, среди которых доминировали *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *S. astraea* (Ehr.) Grun., *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll. На долю этих водорослей приходилось до 90% всей биомассы. Лишь на ст. VI почти половину общей биомассы составляли золотистые. В июле на большинстве станций концентрация хлорофилла снижалась, что связано со спадом развития весеннего комплекса диатомовых водорослей. Однако по сравнению с Рыбинским водохранилищем [3] здесь это уменьшение выражено менее резко.

В верхней части Иваньковского плёса и в нижней части Волжского (ст. I, II) первый максимум как биомассы водорослей, так и хлорофилла (14—18 мкг/л) прослеживался только в июле, когда развивался смешанный фитопланктон из диатомовых (около 60% биомассы), зеленых (23—24% биомассы), пиррофитовых и эвгленовых.

Осенний подъем концентраций хлорофилла наблюдался в начале сентября. Как и весной, в фитопланктоне Иваньковского и Волжского плёсов преобладали диатомовые, но в большом количестве встречались и зеленые водоросли. В планктоне Шошинского плёса заметную долю общей биомассы составляли синезеленые *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. scheremetievi* Elenk., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Coelosphaerium dubium* Grun. Вспышка их развития здесь наблюдалась в июле—августе. В это же время на ст. 4 отмечался и максимум пигментов.

В сентябре—октябре содержание хлорофилла в фитопланктоне значительно снизилось — 2—5 мкг/л. Исключением был Шошинский плёс, где концентрации пигмента оставались высокими. Небольшое повышение содержания хлорофилла снова было отмечено в конце октября для планктона Иваньковского плёса, но оно не сопровождалось увеличением биомассы водорослей, которая продолжала снижаться. Это могло быть связано либо с относительно большим (в среднем до 40% биомассы) распространением в планктоне протококковых водорослей, содержащих в 3—4 раза больше хлорофилла по сравнению с диатомовыми [7], либо с уменьшением освещенности.

Вышеописанная кривая сезонного изменения концентрации общего хлорофилла характеризует главным образом сезонную изменчивость хлорофилла *a*. Аналогичные кривые для хлорофиллов *b* и *c*, а также каротиноидов повторяют ее ход (рис. 2).

Концентрация хлорофилла различна для планктона фотического и придонного слоев воды (рис. 3, верхний ряд). Весной и летом она обычно

выше в верхнем слое. Однако в распределении биомассы фитопланктона в это время наблюдается обратная картина (рис. 3, нижний ряд). Можно полагать, что повышенное содержание хлорофилла у водорослей фотической зоны обусловлено их лучшим физиологическим состоянием. На это указывают более низкие, чем у дна, величины отношения каротиноиды / хлорофилл *a*. К тому же в пробах воды из придонного горизонта могли

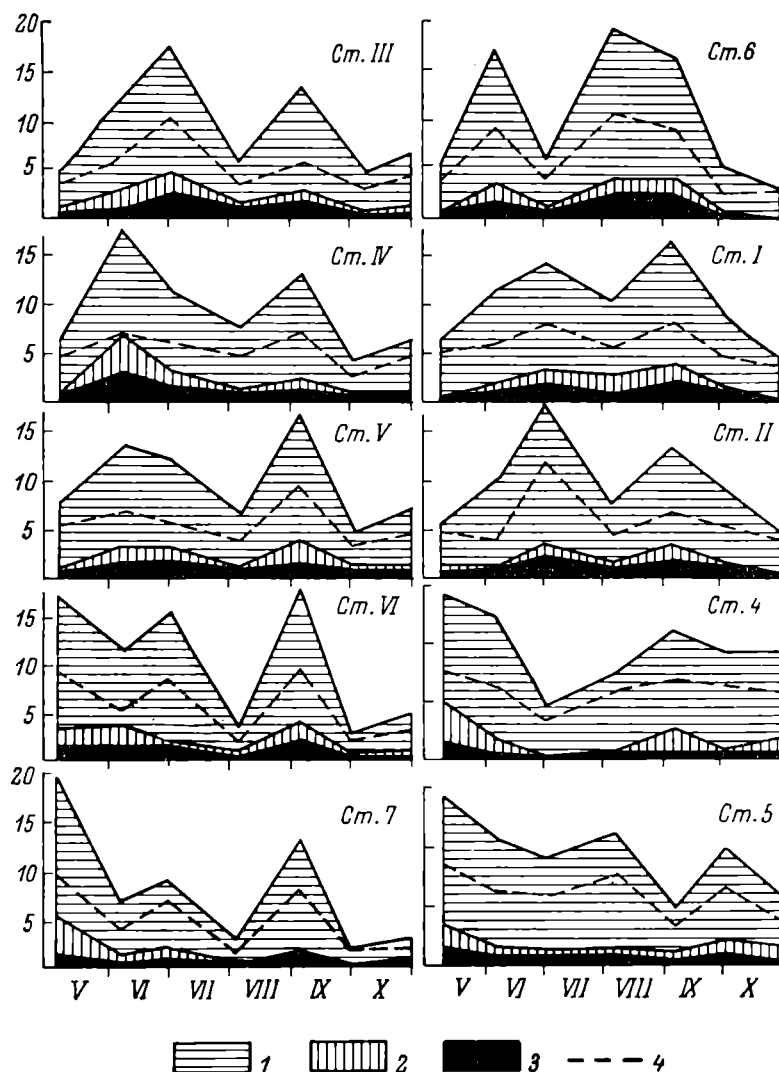


Рис. 2. Сезонная динамика содержания пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище.

1 — хлорофилл *a*, 2 — хлорофилл *c*, 3 — хлорофилл *a*, 4 — каротиноиды. По оси ординат — хлорофиллы (мг/л) и каротиноиды (мк СПУ/л); по оси абсцисс — месяцы.

учитываться клетки с частично разрушенным хлорофиллом. Осенью (октябрь—ноябрь) максимум концентрации хлорофилла наблюдался у дна, совпадая с таковым биомассы, что, вероятно, связано с оседанием фитопланктона.

Распределение пигментов по акватории каждого плёса довольно равномерное (рис. 4). Только в Иваньковском плёсе несколько выделяются станции 7 и 4а, из которых первая характеризуется пониженными, а вторая — повышенными концентрациями хлорофилла и фитопланктона.

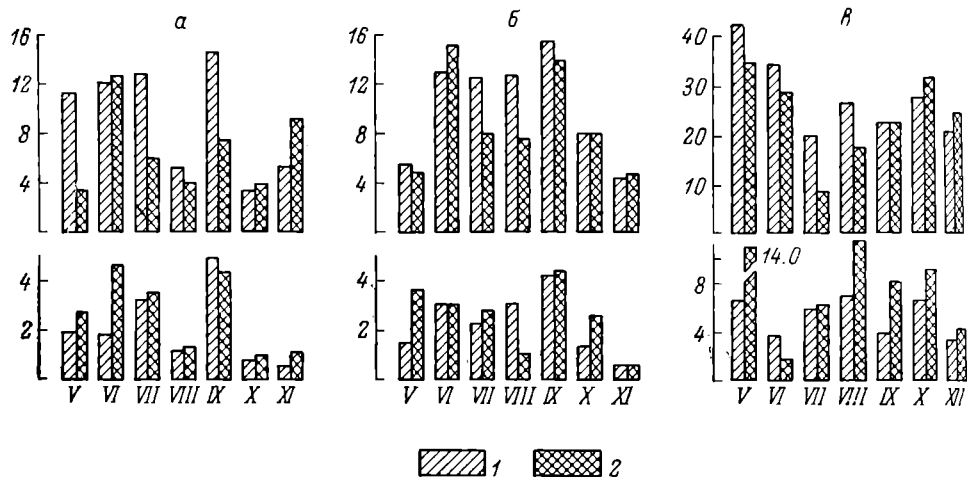


Рис. 3. Содержание хлорофилла и биомасса фитопланктона в верхнем 2-метровом слое воды (1) и у дна (2) в разные сезоны.

а — Иваньковский плёс, б — Волжский плёс, в — Шопинский плёс.  
По оси ординат: верхний ряд — общий хлорофилл, мкг/л, нижний — биомасса, мг/л; по оси абсцисс — месяцы.

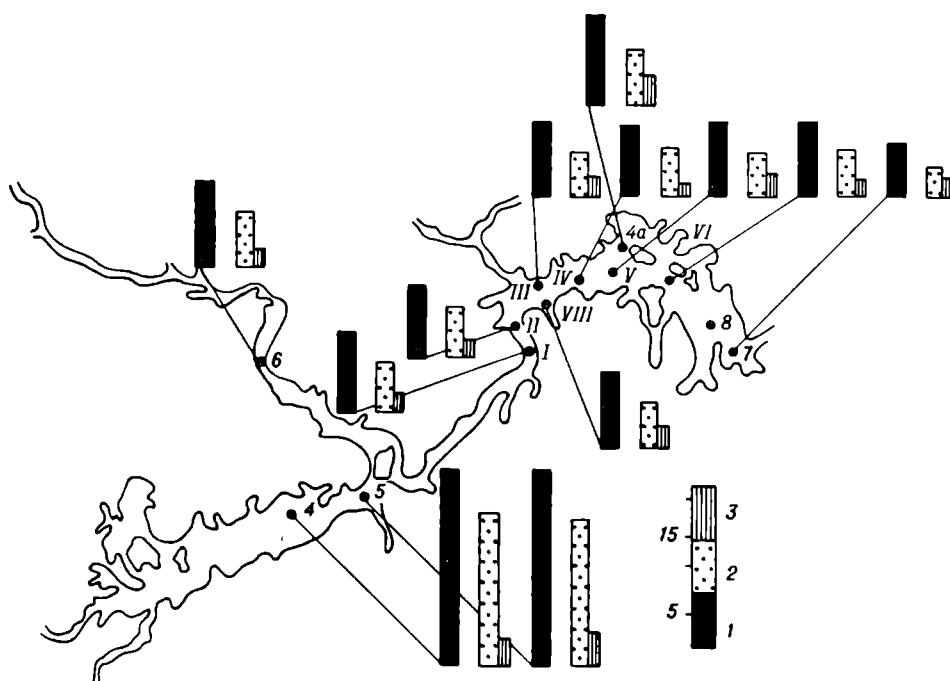


Рис. 4. Распределение пигментов фитопланктона по акватории Иваньковского водохранилища.

1 — общий хлорофилл, мкг/л, 2 — «чистый» хлорофилл а, мкг/л, 3 — феопигменты, мкг/л.

Более низкое содержание водорослей в верхнем слое ст. 7 обусловлено постоянным поступлением в него обедненной фитопланктоном придонной воды, связанным с усиленной ее циркуляцией близ плотины. На ст. 4а, расположенной в мелководном заливе, развитие водорослей, вероятно, стимулируется более благоприятными, чем в русловой части водоема, условиями термического и гидрохимического режимов.

В целом самыми высокими концентрациями хлорофилла характеризуется Шошинский плёс (табл. 2) — 27 мкг/л. Ивановский и Волжский плёсы по этому показателю близки — соответственно 9.4 и 11.2 мкг/л. Такое же соотношение сохраняется и по чистому хлорофиллу — 20.4, 5.8, 7.5 мкг/л соответственно в планктоне Шошинского, Ивановского и Волжского плёсов, хотя, казалось бы, в мелководном Шошинском плёсе должно быть больше продуктов распада хлорофилла.

Содержание феопигментов в освещенном слое водохранилища за время наблюдений довольно сильно колебалось (5—71 % от их суммы с чистым хлорофиллом). Его сезонная динамика в разных плёсах приведена на рис. 5. Особенно много дериватов хлорофилла отмечено летом (июнь—август) в Ивановском и Волжском плёсах — 25—45 %. Весной они распределены довольно равномерно по всему водохранилищу, составляя около 30 % от суммы с чистым хлорофиллом. Этой же величиной характеризуются Шошинский и Ивановский плёсы осенью, а в Волжском плёсе содержание феопигментов достигает 40 %. Для отдельных станций в среднем за вегетационный период самые высокие концентрации феопигментов отмечены в Ивановском плёсе — 20—34 %. Особенно выделяются станции 7, 4а и VIII (рис. 4). На ст. 7, как упоминалось, постоянно имеет место поступление воды из придонных слоев. При этом, вероятно, в верхние слои воды выносятся осевшие отмирающие водоросли и частицы детрита — источники феопигментов. Последние могут легко суспендировать в воду и на ст. 4а и VIII, расположенных в мелководных заливах. Волжский плёс по содержанию феопигментов занимает промежуточное положение между Ивановским и Шошинским (около 26 %), а Шошинский стоит на последнем месте — 14—18 %.

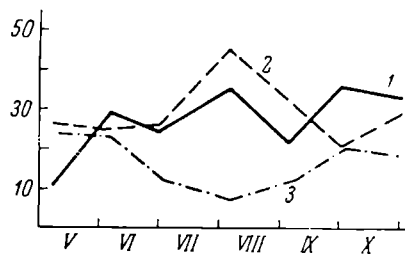


Рис. 5. Сезонная динамика содержания феопигментов в разных плёсах Ивановского водохранилища.

1 — Волжский плёс, 2 — Ивановский плёс, 3 — Шошинский плёс. По оси ординат — феопигменты (% от суммы с «чистым» хлорофиллом  $a$ ); по оси абсцисс — месяцы.

Таблица 3

Содержание хлорофилла (мкг/мг) и каротиноидов (мкг SPU/мг) в фитопланктоне Ивановского водохранилища

Биомасса, мг/л	Хлорофилл			Каротиноиды
	общий	<i>a</i>	чистый	
Весна, лето				
1—2	6.8	4.9	4.1	4.0
2—3	6.2	4.6	3.9	3.6
3—5	6.0	4.4	3.8	3.3
О с е н ь				
1—2	6.0	5.3	4.4	3.7
2—3	5.2	4.2	3.3	3.0
3—4	4.6	3.6	3.0	2.6

Количество пигментов, приходящееся на единицу биомассы фитопланктона Иваньковского водохранилища (табл. 3), рассчитано по кривым (рис. 6—8), иллюстрирующим соотношение между концентрацией пигментов и биомассой преимущественно диатомового по составу (70—90% биомассы) фитопланктона в разные сезоны. Оно снижается с нарастанием веса планктонных водорослей. Однако это снижение особенно в весенне-

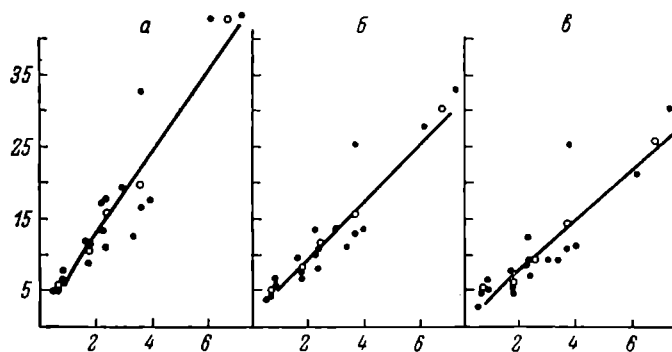


Рис. 6. Соотношение между концентрацией хлорофилла и биомассой фитопланктона в Иваньковском водохранилище весной и летом.

*a* — общий хлорофилл, *б* — хлорофилл *a*, *в* — «чистый» хлорофилл *a*. По оси ординат — хлорофилл, мкг/л; по оси абсцисс — биомасса, мг/л.

летний период незначительно. Также невелико оно и в сезонном аспекте. Последнее выражено отчетливее в мезотрофном Рыбинском водохранилище. Например, содержание хлорофилла *a* в его фитопланктоне при характерных биомассах (2—4 мг/л) изменяется от 1.7 до 3.7 мкг/мг [4], тогда как в планктоне Иваньковского водохранилища (при тех же типичных биомассах) — лишь от 3.6 до 4.6 мкг/мг. Обращает на себя внимание также более высокий общий уровень содержания хлорофилла

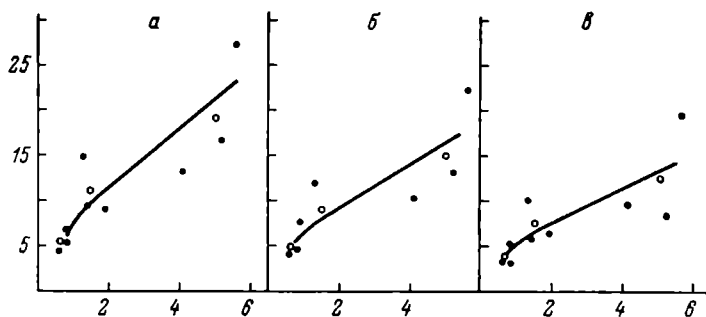


Рис. 7. Соотношение между концентрацией хлорофилла и биомассой фитопланктона в Иваньковском водохранилище осенью.

Обозначения те же, что на рис. 6.

в фитопланктоне Иваньковского водохранилища, чем в таковом Рыбинского водохранилища, состав которого сходен (превалируют диатомовые), но беднее количественно.

Непостоянное содержание пигментов в единице биомассы фитопланктона свидетельствует о криволинейном характере связи между этими показателями. Однако результаты статистической обработки (табл. 4) показали, что практически эту связь можно принимать за прямолинейную: величины критерия  $t_r$  были ниже его предельного значения (2.5), и не соблюдалось равенство между коэффициентом корреляции и корреляционным отношением.

Таблица 4

Показатели корреляционной связи между концентрацией  
разных пигментов и биомассой фитопланктона  
в Иваньковском водохранилище

Сезон	Пигмент	N	$\eta$	$r$	$\gamma$	$t_\gamma$
Весна, лето	$\epsilon$	18	0.93	0.92	0.01	0.24
	$a$	18	0.92	0.93	0.02	0.28
	$a'$	18	0.85	0.88	0.05	0.47
	$k$	18	0.92	0.90	0.02	0.34
Осень	$\epsilon$	9	0.75	0.86	0.17	0.57
	$a$	9	0.73	0.84	0.18	0.58
	$a'$	9	0.68	0.78	0.13	0.52
	$k$	9	0.67	0.78	0.16	0.56

Примечание.  $\epsilon$  — общий хлорофилл,  $a$  — хлорофилл  $a$ ,  $a'$  — чистый хлорофилл  $a$ ,  $k$  — каротиноиды,  $\eta$  — корреляционное отношение,  $r$  — коэффициент корреляции,  $\gamma$  — показатель линейности связи,  $t_\gamma$  — критерий достоверности показателя линейности связи,  $N$  — число данных.

Таким образом, результаты наблюдений за содержанием растительных пигментов в планктоне Иваньковского водохранилища позволяют сделать следующее заключение.

Концентрация хлорофилла  $a$  колеблется от 1.6 до 33.0 мкг/л,  $b$  — от 0 до 4.7,  $c$  — от 0 до 10.3 мкг/л, каротиноидов — от 1.7 до 25 мк SPU/л. Среднее по водоему содержание общего хлорофилла составляет 16 мкг/л,

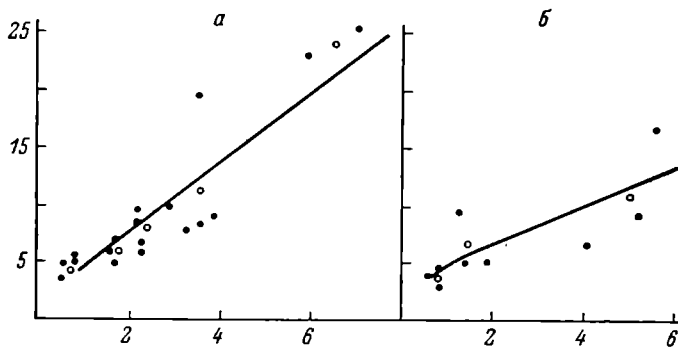


Рис. 8. Соотношение между концентрацией растительных каротиноидов и биомассой фитопланктона в Иваньковском водохранилище в разные сезоны.

$a$  — весной и летом,  $b$  — осенью. По оси ординат — каротиноиды, мк SPU/л; по оси абсцисс — биомасса, мг/л.

что характеризует водохранилище в целом как слабевтрофный водоем. Самые высокие концентрации пигментов отмечены в Шосинском плёсе.

В течение вегетационного периода наблюдаются 2 подъема концентраций пигментов — весной и осенью. Весенний пик, как правило, выше осеннего. Концентрация хлорофилла различна в планктоне фотического и придонного слоев воды. Большую часть вегетационного периода она выше в освещенном слое. Повышенным содержанием феопигментов характеризуются воды Иваньковского плёса — 20—34% от их суммы с чистым хлорофиллом  $a$  (в среднем по станциям). В 1 мг сырой (расчетной) биомассы фитопланктона при характерных ее величинах порядка 2—4 мг/л содержится 3.6—4.6 мкг хлорофилла  $a$ .

## ЛИТЕРАТУРА

1. В и н б е р г Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960.
2. Д е в я т к и н В. Г. Влияние подогретых вод на фитопланктон Иваньковского водохранилища. — В кн.: Экология водоемов-охладителей. Л., «Наука», 1974.
3. Е л и з а р о в а В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1973, 9, 2.
4. Е л и з а р о в а В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
5. М и х е е в а Т. М. Некоторые гидрохимические данные, первичная продукция и фитопланктон семи озер Полоцкого рыбозавода (Ушачская группа). — В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, изд. БГУ, 1971.
6. П ы р и н а И. Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, 13 (16).
7. П ы р и н а И. Л., Е л и з а р о в а В. А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 21 (24).
8. B r y d g e s T. G. An intensive biochemical survey in western lake Erie. — Proc. 14<sup>th</sup> Conf. Great lakes res., Toronto, Mich., Ann Arbor, 1971.
9. C z e s z u g a B. Pionowe rozmieszczenie chlorofilu w niektórych jeziorach mazurskich. — Pol. arch. hydrobiol., 1964, 12, 1.
10. G i a n o t t i F. S. Chlorophylles, caroténoides et composition du phytoplancton dans le lac Trasimeno (Italie). — Verhandl Internat. Ver. theoret. angew. limnol., 1966, 16, 1.
11. L e a c h J. H. Distribution of chlorophyll *a* and related variables in Ontario waters of lake St. Clair. — Proc. 15<sup>th</sup> Conf. Great lakes res., Mich., Ann. Arbor, 1972.
12. L o r e n z e n C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. — Limnol. Oceanogr., 1967, 12, 2.
13. 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, 21, 3.
14. R e w i e w 1967—1968. Fisch. res. bd. Canada, Ottawa, 1969.
15. S a i j o J. [Евтрофикация в заливе Микава]. — J. Water. waste, 1973, 15, 1.
16. U N E S C O. Monographs on oceanographic methodology. 1. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Paris, 1966.
17. W o h l s c h l a g D. E., H a s l e r A. D. Some quantitative aspects of algal growth in lake Mendota. Ecology, 1951, 32.

## ЗООФЛАГЕЛЛАТЫ В ПЛАНКТОНЕ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Сведения о распространении зоофлагеллат в водоемах, их видовом составе, численности, ее динамике и биомассе весьма скудны. Имеются материалы лишь для Рыбинского водохранилища [1—3]. В зарубежных работах по этому вопросу встречаются лишь отрывочные данные [6—8].

В настоящей работе приводятся результаты изучения зоофлагеллат некоторых Волжских водохранилищ, в первую очередь Иваньковского и Рыбинского. Методика сбора и учета этих простейших приведена в нашей работе [2]. В виде дополнения можно отметить, что на Рыбинском и других водохранилищах, кроме Иваньковского, пробы отбирались по 3 горизонтам: поверхность, средний горизонт (в зависимости от глубины) и придонный слой. Результаты обработки проб усреднялись. Предварительные исследования не обнаружили какой-либо стратификации жгутиконосцев в водоемах с небольшими глубинами, поэтому мы считали достаточным отбор проб на каждой станции с 3 горизонтов. В последующем на Иваньковском водохранилище для большей точности мы перешли к интегрированным пробам, выбирая метровым батометром весь столб воды с поверхности до дна. В остальном методика работы на всех водоемах была однотипной: отбор проб батометрами, прямой подсчет и определение организмов под микроскопом в чашках Петри [2].

### ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Основное исследование фауны зоофлагеллат этого водохранилища было проведено в 1973 г. в 5 стандартных рейсах: 7—11 мая (№ 1), 12—18 июня (№ 2), 8—12 июля (№ 3), 4—8 августа (№ 4) и 26—29 сентября (№ 5). Пробы отбирались на 26 постоянных станциях, охвативших практически все основные участки водохранилища. Большинство станций располагалось в открытых участках, меньшая часть — в заливах и в устьях впадающих рек (рис. 1). Отдельно следует упомянуть 3 станции (15—17), расположенные в Мошковическом заливе, куда происходит сброс подогретых вод Конаковской ГРЭС, и 2 станции (1, 2), расположенные на типично речных участках, выше выклинивания подпора вод водохранилища.

Проведенное исследование показало, что в Иваньковском водохранилище бесцветные жгутиконосцы широко распространены. Более того, здесь же зарегистрированы максимальные из известных для других водоемов значения их численности и биомассы. Абсолютный максимум численности и биомассы составляет соответственно 4747 тыс. экз./л и 0.367 мг/л (ст. 7 — выше устья р. Шоши). Как показывают материалы (табл. 1), в мае и в конце сентября численность жгутиконосцев и соответственно их биомасса незначительны. На некоторых станциях, особенно в верхнем и нижнем участках водохранилища, встречаются лишь единичные экземпляры, не поддающиеся учету, или вообще не обнаруживаются. В июне численность этих простейших заметно увеличивается. Наибольшие показатели



Таблица 1

## Средние показатели численности и биомассы ягутиконосцев по станциям

Дата и номер рейса	Волжский плёс					Шошинский плёс						
	Мигалово р. Волга (1)	р. Тверца (2)	устье р. Орши (3)	Юрьев- ское (4)	Городня (5)	Выгощ (6)	выше устья р. Шоши (7)	Безбородово (8)	р. Шоша (9)	Свердло- во (10)	подозаборт ГРЭС (11)	Бабин (12)
7—11 V (1)	—	—	—	—	$\frac{565}{0.038}$	$\frac{452}{0.035}$	$\frac{226}{0.028}$	$\frac{904}{0.060}$	$\frac{678}{0.046}$	—	$\frac{452}{0.029}$	$\frac{904}{0.032}$
12—18 VI (2)	$\frac{678}{0.027}$	$\frac{226}{0.006}$	$\frac{226}{0.005}$	$\frac{904}{0.032}$	$\frac{1695}{0.107}$	$\frac{1582}{0.104}$	$\frac{1469}{0.089}$	$\frac{1356}{0.047}$	$\frac{1808}{0.086}$	$\frac{904}{0.063}$	$\frac{1130}{0.098}$	$\frac{904}{0.043}$
8—12 VII (3)	$\frac{452}{0.038}$	$\frac{678}{0.034}$	$\frac{1356}{0.063}$	$\frac{2938}{0.185}$	$\frac{1808}{0.078}$	$\frac{2034}{0.157}$	$\frac{4747^*}{0.367^*}$	$\frac{3842}{0.217}$	$\frac{3390}{0.210}$	$\frac{1582}{0.082}$	$\frac{904}{0.074}$	$\frac{1016}{0.064}$
4—8 VIII (4)	$\frac{678}{0.041}$	$\frac{226}{0.007}$	$\frac{2712}{0.163}$	$\frac{1130}{0.084}$	$\frac{2147}{0.219}$	$\frac{1582}{0.097}$	$\frac{2486}{0.160}$	$\frac{2260}{0.142}$	$\frac{2938}{0.202}$	$\frac{1469}{0.111}$	$\frac{1130}{0.059}$	$\frac{1017}{0.079}$
26—29 IX (5)	$\frac{452}{0.018}$	—	—	$\frac{339}{0.025}$	$\frac{452}{0.034}$	$\frac{678}{0.045}$	$\frac{113}{0.013}$	$\frac{1017}{0.049}$	$\frac{1582}{0.080}$	ед.	$\frac{226}{0.011}$	$\frac{452}{0.026}$

Таблица 1 (продолжение)

Дата и номер рейса	Иваньковский плёс													
	устье р. Соши (13)	Городище (14)	Мошковичский залив				Корчева (18)	Корчевский залив (19)	Ухолово (20)	Перетрусовский залив (21)	Перетрусовское мелководье (22)	Омутин (23)	Липин (24)	Коровинский залив (25)
7—11 V (1)	$\frac{452}{0.061}$	$\frac{672}{0.021}$	—	—	—	$\frac{452}{0.030}$	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	$\frac{226}{0.015}$	$\frac{339}{0.028}$	$\frac{226}{0.040}$
12—18 VI (2)	$\frac{1130}{0.136}$	$\frac{678}{0.041}$	678	904	$\frac{226}{0.019}$	$\frac{678}{0.049}$	$\frac{339}{0.028}$	$\frac{452}{0.030}$	$\frac{4016}{0.023}$	$\frac{904}{0.061}$	$\frac{678}{0.042}$	$\frac{452}{0.018}$	$\frac{226}{0.012}$	$\frac{339}{0.018}$
8—12 VII (3)	$\frac{1130}{0.079}$	$\frac{452}{0.030}$	226	226	$\frac{226}{0.010}$	$\frac{565}{0.026}$	$\frac{904}{0.041}$	$\frac{452}{0.030}$	$\frac{678}{0.056}$	$\frac{790}{0.055}$	$\frac{1243}{0.090}$	$\frac{452}{0.038}$	$\frac{452}{0.037}$	$\frac{226}{0.004}$
4—8 VIII (4)	$\frac{2712}{0.104}$	$\frac{904}{0.056}$	339	226	$\frac{226}{0.019}$	$\frac{452}{0.030}$	$\frac{1356}{0.090}$	$\frac{678}{0.032}$	$\frac{226}{0.015}$	$\frac{339}{0.023}$	$\frac{1808}{0.117}$	$\frac{678}{0.024}$	$\frac{1017}{0.042}$	$\frac{904}{0.038}$
26—29 IX (5)	$\frac{1130}{0.052}$	$\frac{678}{0.039}$	678	226	$\frac{226}{0.012}$	$\frac{904}{0.053}$	—	$\frac{226}{0.010}$	—	—	—	—	—	—

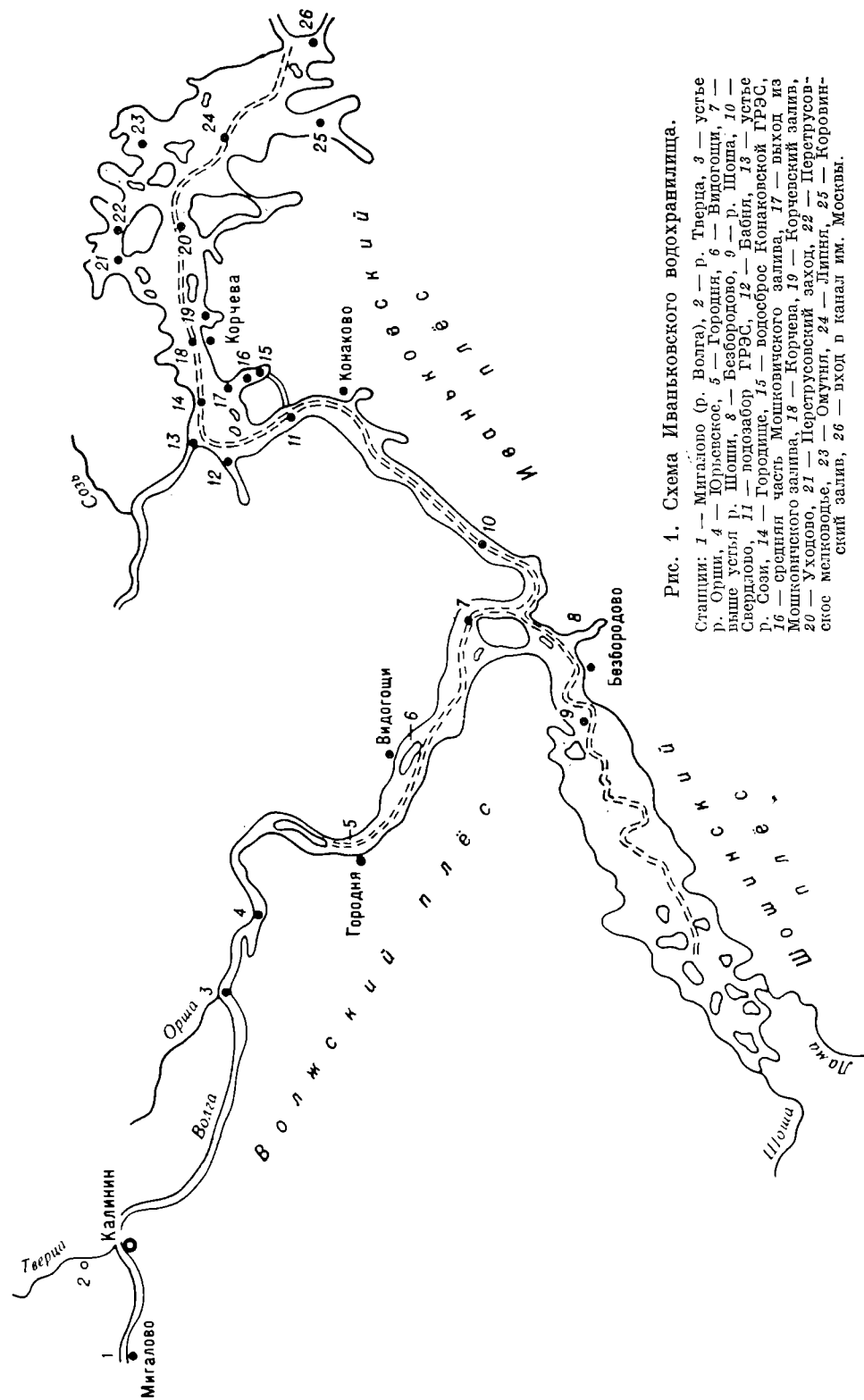


Рис. 1. Схема Ивановского водохранилища.

Станции: 1 — Мигалово (р. Волга), 2 — р. Тверца, 3 — устье р. Орши, 4 — Юрьевское, 5 — Горюшня, 6 — Видогощи, 7 — выше устья р. Шоши, 8 — Безбородово, 9 — р. Шоша, 10 — Свердловское, 11 — подзабор ГРЭС, 12 — Бабня, 13 — устье р. Соши, 14 — Городище, 15 — водосбор Конаковской ГРЭС, 16 — средняя часть Мошквичского залива, 17 — выход из Мошквичского залива, 18 — Корчева, 19 — Корчевский залив, 20 — Ухолово, 21 — Перетрусонский заход, 22 — Перетрусонский залив, 23 — Омутня, 24 — Липня, 25 — Коровинский залив, 26 — вход в канал им. Москвы.

как численности, так и биомассы наблюдаются в июле—августе при температуре воды 21.7—22.1°. Обнаружить 2 максимума в сезонном развитии жгутиконосцев, характерные, например, для Рыбинского водохранилища (см. ниже), в данных рейсах нам не удалось. Первый раннелетний пик развития не захвачен, очевидно, из-за значительного промежутка времени между первыми 2 рейсами. Позднелетний пик, как и в Рыбинском водохранилище, выражен отчетливо. Он особенно хорошо заметен при использовании усредненных данных численности (тыс. экз./л) и биомассы (мг/л) зоофлагеллат для всего водохранилища:

Месяц	Численность	Биомасса
V	252	0.017
VI	839	0.049
VII	1260	0.079
VIII	1234	0.077
IX	360	0.016

Сравнивая сезонные изменения численности и биомассы по основным группам зоофлагеллат (табл. 2), можно заметить, что весной максимальные значения численности и биомассы среди остальных жгутиконосцев наблюдаются у *Choanoflagellida*, в то время как, например, *Kinetoplastida* представлены очень бедно. По мере повышения температуры в июне—начале августа главенствующую роль начинают играть представители отрядов *Kinetoplastida* и *Bicosoecida*, к концу сентября их значение снижается, и на первое место вновь выходят воротничковые жгутиконосцы. Видимо, они наиболее холодолюбивы, особенно *Stelezomonas dichotomata*, занимающий в мае и сентябре доминирующее положение среди представителей этого отряда. Нужно отметить, что эта смена главенствующих ролей не обязательно связана со снижением численности или замедленным развитием одной из групп зоофлагеллат. Если в летний период, например *Choanoflagellida*, начинают уступать первое место по численности и биомассе другим жгутиконосцам, то это не говорит о снижении этих показателей для данного отряда. Напротив (табл. 2), эти показатели по сравнению с весенними увеличиваются вдвое. Данные процентных соотношений численности и биомассы наглядно показывают изменение положения отдельных групп зоофлагеллат по сезонам (табл. 3).

Так, *Choanoflagellida* весной дают 51% от общей численности зоофлагеллат, а летом, когда отмечается максимальное развитие жгутиконосцев, их доля снижается до 13—22%. Наиболее стабильны в сезонном аспекте *Bicosoecida*. Почти все представители этих 2 отрядов, обнаруженные нами

Таблица 2  
Средние показатели численности и биомассы основных групп зоофлагеллат

Месяц и номер рейса	<i>Choanoflagellida</i>	<i>Bicosoecida</i>	<i>Kinetoplastida</i>	<i>Protomonadida</i>
V (1)	$\frac{130}{0.008}$	$\frac{78}{0.003}$	8	$\frac{43}{0.006}$
VI (2)	$\frac{147}{0.009}$	$\frac{208}{0.016}$	$\frac{286}{0.011}$	$\frac{186}{0.012}$
VII (3)	$\frac{260}{0.016}$	$\frac{373}{0.030}$	$\frac{456}{0.024}$	$\frac{126}{0.009}$
VIII (4)	$\frac{152}{0.010}$	$\frac{543}{0.037}$	$\frac{412}{0.019}$	$\frac{121}{0.009}$
IX (5)	$\frac{147}{0.006}$	$\frac{113}{0.006}$	$\frac{73}{0.003}$	$\frac{35}{0.001}$

Таблица 3

Процентное соотношение основных групп зоофлагеллат по численности и биомассе (усредненные цифры для всего водохранилища)

Месяц и номер рейса	<i>Choanoflagellida</i>	<i>Bicosoecida</i>	<i>Kinetoplastida</i>	<i>Protomonadida</i>
V (1)	$\frac{51}{35}$	$\frac{31}{23}$	$\frac{4}{13}$	$\frac{14}{29}$
VI (2)	$\frac{18}{20}$	$\frac{24}{33}$	$\frac{34}{23}$	$\frac{23}{24}$
VII (3)	$\frac{22}{21}$	$\frac{30}{38}$	$\frac{37}{31}$	$\frac{11}{10}$
VIII (4)	$\frac{13}{14}$	$\frac{44}{49}$	$\frac{33}{25}$	$\frac{10}{12}$
IX (5)	$\frac{38}{31}$	$\frac{22}{50}$	$\frac{30}{13}$	$\frac{10}{6}$

в планктоне водохранилища, прикрепленные формы, а в качестве субстрата чаще всего используют водоросли. Причем и в весенний и в летний периоды они чаще всего связаны с диатомовыми (*Stephanodiscus*, *Asterionella*, *Melosira*).

Рассматривая распространение зоофлагеллат по акватории водохранилища, можно отметить, что наибольшие показатели численности и соответственно биомассы приурочены к определенному участку водохранилища (табл. 4) — к Волжскому (от Калинина до устья р. Шоши) и Шошинскому плёсам. Речные станции (1 и 2) отличаются бедностью зоофлагеллатами, но начиная от ст. 4 (Юрьевское) их численность сильно возрастает и остается такой до устья р. Шоши. Ниже последнего в русловом и озерном участках Ивановского плёса количество жгутиконосцев резко снижается, за исключением лишь ст. 13 (устье р. Сози). Если сравнить средние значения численности и биомассы зоофлагеллат Волжского и Шошинского плёсов (не считая ст. 1 и 2) с таковыми Ивановского плёса, то оказывается, что как по численности, так и по биомассе эти участки различаются примерно в 3 раза. Средняя численность для Волжского и Шошинского плёсов равняется 1478 тыс. экз./л с биомассой 0.091 мг/л. Эти же показатели для Ивановского плёса составляют соответственно 481 тыс. экз./л. и 0.034 мг/л. Причины такой неравномерности в распределении жгутиконосцев по водохранилищу не совсем ясны. Может быть, это связано с тем, что именно Волжский и Шошинский плёсы являются наиболее заросшими высшей водной растительностью участками водохранилища [5]. Этот же район выделяется и по богатству альгофлоры [4]. По-видимому, здесь создаются наиболее благоприятные условия для развития жгутиконосцев, и в этом месте идет формирование основной массы зоофлагеллат всего водохранилища. Выносимые течением жгутиконосцы попадают в нижний участок, где их численность снижается. В Ивановском плёсе как в русловой, так и в озерной его частях массового развития зоофлагеллат нами ни разу не отмечено, хотя некоторые станции (19, 20) располагались в районе заросших мелководий, внешне напоминающих, например, участки Шошинского плёса.

Отдельно стоит упомянуть Мошковичский залив (ст. 24—26). За все время исследования температура в заливе была значительно выше, чем в остальных участках водохранилища (табл. 5). Однако заметного влияния на зоофлагеллат эти температуры не оказали. Можно лишь отметить некоторое снижение численности жгутиконосцев в заливе по сравнению со ст. 11, откуда происходит забор воды на электростанцию. В мае, когда

Т а б л и ц а 4

Средние показатели численности и биомассы зоофлагеллат  
за все рейсы

Номер станции	Название станции	Численность, тыс. экз./л	Биомасса, г/м³
1	Мигалово	452	0.025
2	р. Тверца	226	0.009
3	устье р. Орши	859 *	0.046
4	Юрьевское	1062 *	0.065 *
5	Городня	1424 *	0.095 *
6	Видогощи	1265 *	0.088 *
7	Выше устья р. Шоши	1808 *	0.131 *
8	Безбородово	1876 *	0.103 *
9	р. Шоша	2078 *	0.123 *
10	Свердлово	791 *	0.051 *
11	Водозабор ГрЭС	768	0.054 *
12	Бабня	858 *	0.047
13	устье р. Сози	1311 *	0.086 *
14	Городище	678	0.037
15	Мошковичский залив: водосброс теплой воды Конаковской ГРЭС	384	0.027
16	середина залива	316	0.020
17	выход из залива	271	0.017
18	Корчева	640	0.038
19	Корчевской залив	519	0.032
20	Уходово	362	0.020
21	Перетрусовский заход	384	0.019
22	Перетрусовское мелко- водье	406	0.028
23	Омутинское мелко- водье	746	0.049 *
24	Липня	361	0.019
25	Коровинский залив	407	0.024
26	Вход в канал им. Москвы	339	0.020

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечены значения численности и биомассы, превышающие общую среднюю для всего водохранилища.

в водохранилище доминировали воротничковые жгутиконосцы и температура воды в месте ее забора была 12°, а в заливе 20°, в самом заливе жгутиконосцы не были обнаружены. Близлежащие ст. 14 (Городище) и ст. 18 (Корчева), иногда испытывающие влияние подогретых вод, ни по численности, ни по видовому составу от других станций Иваньковского плёса не отличались.

Видовой состав зоофлагеллат Иваньковского водохранилища довольно однообразен: обнаружены представители 4 отрядов, всего 37 видов (см. список видов). Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в местах увеличения общей численности зоофлагеллат. Какой-либо приуроченности того или иного вида к определенным участкам водохранилища не

Т а б л и ц а 5

Средние месячные значения температуры  
для Иваньковского водохранилища и Мошковичского залива

Месяц	Температура, °C		Месяц	Температура, °C	
	водохрани- лище	залив		водохрани- лище	залив
V	12.2	20	VIII	22.1	26
VI	19.1	28	IX	7.5	16.2
VII	21.7	29.3			

замечено. При более детальном обследовании мелководных, заросших растительностью участков, число обнаруженных видов, видимо, должно увеличиваться. При сравнении фауны зоофлагеллат обследованных нами водоемов видовой состав жгутиконосцев планктона Иваньковского водохранилища оказался самым богатым.

## РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Наиболее полное исследование зоофлагеллат планктона данного водохранилища проведено в 1971 г., хотя изучение фауны жгутиконосцев этого водоема было начато в 1968 г. В 1971 г. было совершено 9 стандартных рейсов: 11—17 мая (№ 1), 29 мая—2 июня (№ 2), 14—18 июня (№ 3), 3—8 июля (№ 4), 28 июля—2 августа (№ 5), 16—22 августа (№ 6), 6—9 сентября (№ 7), 16—25 сентября (№ 8), 26—29 октября (№ 9). Рейсы

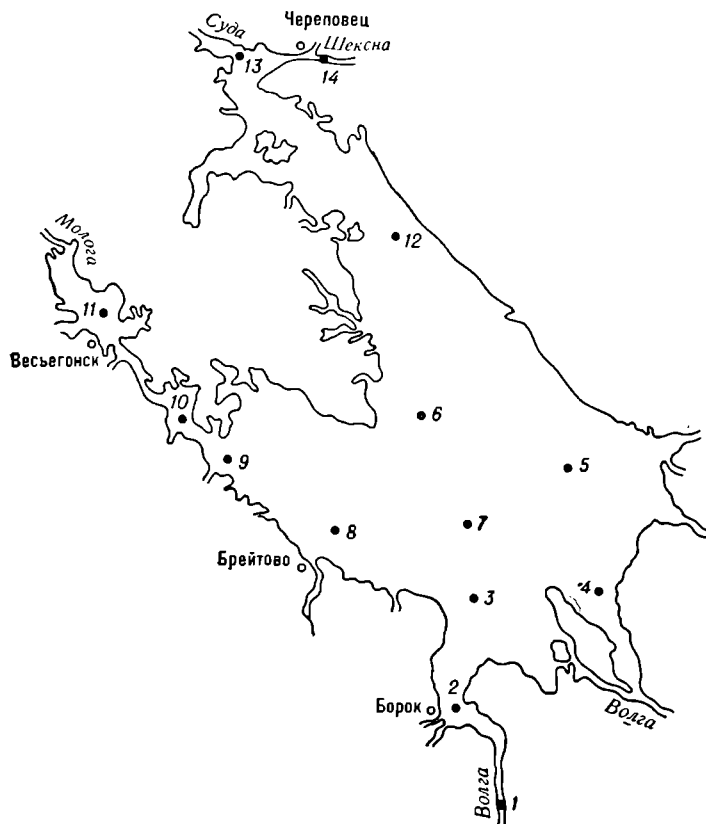


Рис. 2. Схема Рыбинского водохранилища.

Станции: 1 — Охотино, 2 — Коприно, 3 — Молога, 4 — Волково, 5 — Измайлово, 6 — Средний Двор, 7 — Наволок, 8 — Брейтово, 9 — Себла, 10 — Противье, 11 — Весьегонское расширение, 12 — Мякса, 13 — устье р. Суды, 14 — Кабачино.

проводились в среднем через 2 недели, т. е. чаще, чем на Иваньковском водохранилище. Пробы отбирались на 14 стандартных станциях (рис. 2), расположенных во всех основных частях водохранилища, — в плёсах Главном, Волжском, Моложском и Шекснинском.

В Рыбинском водохранилище зоофлагеллаты распространены довольно равномерно. Почти на всех обследованных станциях наблюдаются примерно одинаковые показатели численности и биомассы этих организмов (табл. 6). Исключение составляет только Моложский плёс, по площади

Таблица 6

Средние показатели численности и биомассы жгутиконосцев по станциям

Номер рейса	Волжский плёс			Главный плёс			
	Охотино (2)	Коприно (3)	Молога (3)	Волково (4)	Измайлово (5)	Средний Двор (6)	Наволоч (7)
1	ед. 226	ед. 366	ед. 301	ед. 150	ед. 226	ед. 376	ед. 452
2	0.033	0.033	0.025	0.010	0.023	0.031	0.034
3	ед. 602	ед. 753	ед. 678	ед. 452	ед. 226	ед. 602	ед. 452
4	0.032	0.053	0.041	0.041	0.012	0.029	0.036
5	602 0.041	602 0.057	376 0.027	527 0.031	753 0.053	301 0.014	301 0.025
6	452 0.059	376 0.036	527 0.027	376 0.023	301 0.026	150 0.014	226 0.026
7	75 0.030	150 0.012	75 0.008	301 0.022	226 0.015	75 0.002	678 0.013
8	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
9	ед.	—	—	—	—	—	—

Таблица 6 (продолжение)

Номер рейса	Моложский плёс				Шекснинский плёс		
	Брейтово (8)	Себла (9)	Противье (10)	Весьегонск (11)	Мякса (12)	Устье Суды (13)	Кабачино (14)
1	ед. 301	ед. 326	ед. 301	565 0.015	ед. 602	ед. 301	452 0.014
2	0.023	0.017	0.024	226 0.054	0.043	0.024	791 0.061
3	ед. 376	75 0.06	226 0.011	376 0.031	ед. 226	75 0.008	ед. 399
4	0.018	0.031	0.067	753 0.053	0.032	0.022	0.029
5	527 0.032	791 0.065	1054 0.081	3616 0.263	602 0.039	452 0.039	791 0.047
6	527 0.033	678 0.049	979 0.086	2410 0.273	226 0.014	452 0.035	565 0.044
7	150 0.010	301 0.026	376 0.038	527 0.044	150 0.010	150 0.011	565 0.039
8	ед.	75 0.006	75 0.06	301 0.030	ед.	75 0.005	75 0.012
9	—	—	ед.	—	—	—	—

Примечание. Цифры в скобках — номера станций.

занимающий небольшую часть водохранилища. Здесь (ст. 11, Весьегонское расширение) отмечены максимальные величины численности и биомассы — 3616 тыс. экз./л и 0.273 мг/л. По направлению от этой станции к центральному участку водохранилища численность жгутиконосцев довольно резко снижается. Так, максимальные величины численности в Главном плёсе (на станциях 6, 7 — Средний Двор и Наволоч) равня-

ются лишь 452 и 602 тыс. экз./л, т. е. меньше, чем в Весёгонском расширении, примерно в 6—8 раз. Более низкие значения численности вообще характерны для открытых участков водохранилища. Примерно такая же тенденция наблюдается и с биомассой. Максимальная биомасса зарегистрирована также на ст. 11 и равняется, как указывалось, 0.273 мг/л, в то время как в Главном плёсе (на ст. 7) она составляет 0.036 мг/л. Если сравнить усредненные данные по биомассе для каждого плёса в целом за весь сезон, то оказывается, что в Моложском плёсе биомасса жгутиконосцев в 2—3 раза превышает таковую в других плёсах — 0.038 мг/л. В Волжском, Шекснинском и Главном плёсах она соответственно равна 0.021, 0.020 и 0.013 мг/л. Главный плёс, т. е. центральный участок водохранилища, отличается наиболее низкими показателями.

В сезонной динамике развития зоофлагеллат обнаруживается 2 максимума (рис. 3). В середине мая на большинстве станций встречаются

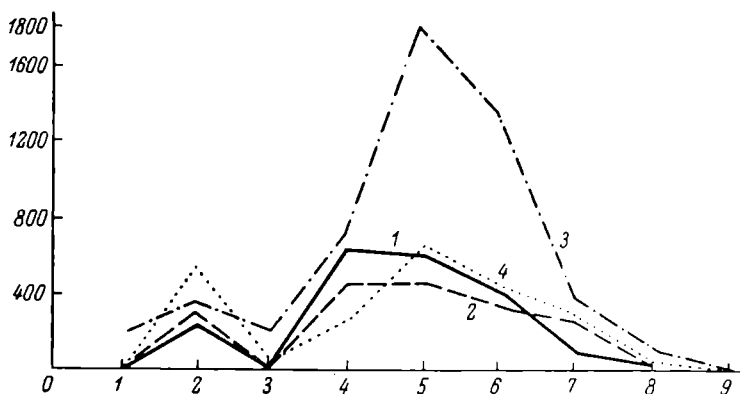


Рис. 3. Средняя численность жгутиконосцев в Волжском (1), Главном (2), Моложском (3) и Шекснинском (4) плёсах Рыбинского водохранилища.

По оси ординат — численность жгутиконосцев, тыс. экз./л; по оси абсцисс — номера рейсов.

лишь единичные экземпляры, но уже в конце мая—начале июня наблюдается резкое увеличение численности жгутиконосцев — весенний или раннелетний максимум. Затем следует резкий спад, приходящийся примерно на середину июня. Второй, более мощный максимум отмечается в июле—августе. К концу сентября—началу октября численность жгутиконосцев снова резко снижается, продолжают встречаться лишь единичные особи *Monosiga ovata* и *Bicosoeca lacustris*.

Сезонные изменения в распространении отдельных групп зоофлагеллат те же, что и в Ивановском водохранилище. Наблюдается также тесная связь *Choanoflagellida* и *Bicosoecida* с диатомовыми водорослями.

По качественному составу жгутиконосцев Рыбинское водохранилище оказывается довольно однообразным водоёмом (опять некоторое исключение составляет лишь Моложский плёс). Примерно одни и те же виды встречаются на всех обследованных станциях. Как и в Ивановском водохранилище, здесь встречаются представители 4 отрядов, всего обнаружено 26 видов (см. список видов). Меньшее, чем в Ивановском водохранилище, число видов зоофлагеллат, обнаруженных нами в планктоне Рыбинского водохранилища, конечно, не говорит о том, что ряд видов, встреченных в Ивановском водохранилище, действительно здесь отсутствует. Очевидно, существующие методики не позволяют их обнаружить.



# ДРУГИЕ ВОЛЖСКИЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Волжские водохранилища, кроме Ивановского и Рыбинского, остаются практически не изученными. Первые сведения о фауне зоофлагеллат р. Волги ниже Рыбинского водохранилища (в Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах) нами получены в июне—июле 1972 г. в рейсе, охватившем участок р. Волги от Калинина до Волгограда. Пробы отбирались в основном по фарватеру ниже и выше городов. За время рейса изучены пробы 36 станций. Хотя результаты единственного рейса не могут достаточно полно характеризовать участок такой огромной протяженности, некоторые выводы на основании полученных данных сделать, очевидно, можно. На всех обследованных

Т а б л и ц а 7

Средние показатели численности и биомассы бесцветных жгутиконосцев в р. Волге по станциям от Калинина до Волгограда (усредненные данные по 3 горизонтам)

Водохранилище	Название и номера станций	Численность, тыс. экз./л	Биомасса, мг/л
Ивановское	Ниже Калинина (1) . . . . .	519	0.04
	Корчева (2) . . . . .	745	0.06
	Мошквичский залив (3) . . . . .	587	0.05
	Выше Углича (Угличское водохранилище) (4) . . . . .	680	0.04
	Ниже Углича (5) . . . . .	587	0.05
	Переборы (Рыбинское водохранилище) (6) . . . . .	452	0.06
	Ниже Рыбинска (7) . . . . .	587	0.04
Горьковское	Выше Ярославля (8) . . . . .	520	0.03
	Ярославль (9) . . . . .	745	0.06
	Ниже Ярославля (10) . . . . .	813	0.06
	Ниже Костромы (11) . . . . .	588	0.05
	Выше Кинешмы (12) . . . . .	972	0.08
	Ниже Кинешмы (13) . . . . .	972	0.1
	Выше Горького (14) . . . . .	362	0.06
	Ниже Горького (15) . . . . .	678	0.06
Куйбышевское	Ниже Козьмодемьянска (16) . . . . .	814	0.05
	Ниже Чебоксар (17) . . . . .	813	0.05
	Ниже Зеленодольска (18) . . . . .	814	0.07
	Выше Казани (19) . . . . .	678	0.04
	Ниже Казани (20) . . . . .	452	0.03
	Устье р. Камы (21) . . . . .	384	0.03
	Выше Ульяновска (22) . . . . .	520	0.03
	Ниже Ульяновска (23) . . . . .	294	0.02
Саратовское	Предлотовный плес Куйбышевской ГЭС (24) . . . . .	361	0.02
	Выше Куйбышева (25) . . . . .	482	0.05
	Ниже Куйбышева (26) . . . . .	610	0.04
	Ниже Сызрани (27) . . . . .	746	0.05
Волгоградское	Выше Балаково (28) . . . . .	384	0.03
	Ниже Балаково (29) . . . . .	565	0.03
	Устье р. Б. Иргиз (30) . . . . .	600	0.04
	Выше Саратова (31) . . . . .	519	0.03
	Ниже Саратова (32) . . . . .	450	0.02
	Выше Камышина (33) . . . . .	570	0.03
	Ниже Камышина (34) . . . . .	680	0.03
	Предлотовный плес Волгоградской ГЭС (35) . . . . .	520	0.03
	Выше Волгограда (36) . . . . .	420	0.03

П р и м е ч а н и е. Цифры в скобках — номера станций.

водохранилищах и на участках собственно Волги видовой состав бесцветных жгутиконосцев оказался однообразным. За время рейса встречены те же самые виды, что в Ивановском и в Рыбинском водохранилищах. Наиболее обычны на всех обследованных участках р. Волги и ее водохранилищ *Monosiga ovata*, *M. fusiformis*, *Codonosiga furcata*, *Bicoeca lacustris*, а также виды родов *Monas* и *Oicomonas*.

Следует отметить довольно равномерное распределение жгутиконосцев в потоке воды. Ни в поверхностных, ни в придонных пробах не обнаруживается заметной разницы ни в видовом составе, ни в численности. Прибрежные пробы практически не отличаются от русловых (по фарватеру). Такое однообразие может быть связано с тем, что большинство из обследованных водохранилищ русловые с довольно значительными скоростями и сильным перемешиванием воды, чему способствует и интенсивное судоходство. Численность жгутиконосцев на станциях отличается не очень сильно (табл. 7). Максимальные значения численности и биомассы прихотятся на Горьковское и Ивановское водохранилища, наименьшие характерны для южных водохранилищ — Саратовского и Волгоградского.

Хотя многие бесцветные жгутиконосцы являются организмами-индикаторами загрязнений, существенных различий в видовом составе и в численности данных организмов на станциях выше и ниже городов не обнаружено.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первые исследования фауны пресноводных зоофлагеллат позволяют сказать, что забытая и неучитываемая при гидробиологических исследованиях группа простейших занимает в водоемах немаловажное место. Превышая по численности инфузорий и имея сопоставимые величины биомассы с таковыми бактерий, данные организмы должны играть в водоемах значительную, хотя пока не совсем еще ясную роль.

Более детальное обследование 2 водохранилищ волжской системы (Ивановского и Рыбинского) позволило установить, что, несмотря на в общем-то довольно равномерное распространение жгутиконосцев в водоеме, выделяются места, где их может быть значительно больше: Волжский и Шопинский плёсы в Ивановском водохранилище и Моложский плёс — в Рыбинском. Обнаружено, что сезонная динамика численности зоофлагеллат примерно совпадает с таковой для водорослей. Наблюдается тесная связь 2 ведущих отрядов зоофлагеллат — *Choanoflagellida* и *Bicosoecida* — с диатомовыми водорослями.

Обнаружена смена главенствующей роли отдельных групп зоофлагеллат в зависимости от сезона. В частности, *Choanoflagellida* занимает ведущее место весной и осенью, уступая его летом *Bicosoecida* и *Kinetoplastida*. Рейс по Волге от Калинина до Волгограда позволил обнаружить однообразие фауны зоофлагеллат по всему маршруту и некоторое снижение их численности по направлению к югу. Сравнительно небольшое число найденных видов и однообразие видового состава на обследованных участках волжской системы говорят об относительной однородности условий. Это, однако, может быть следствием особенностей отбора проб, так как при работе на судне большинство проб отбиралось на глубоких озерных или русловых участках водохранилищ, где условия сами по себе однообразнее, жгутиконосцев, как правило, меньше по численности и видовой состав их беднее, чем на мелководных заросших участках. Вероятно, дальнейшее исследование волжских водохранилищ, особенно заросших мелководий, позволит значительно дополнить список видов зоофлагеллат р. Волги.

Отряд *CHOANOFLAGELLIDA* Kent

- + *Monosiga ovata* Kent
- *M. varians* Skuja
- + *M. fusiformis* Kent
- + *Codonosiga furcata* Kent
- + *C. botrytis* (Ehrenb.) Stein
- + *Salpingoeca vaginicola* Stein
- *S. schilleri* (Schiller) Starmach
- S. cylindrica* Fott
- S. clarki* Stein
- Pachysoeca longicollis* Ellis.
- Diploeca elongata* (Fott) Bourrelley
- Lagenoeca poculiformis* Schiller
- + *Protospongia haeckeli* Kent
- + *Stelezomonas dichotomata* Lackey

Отряд *BICOSOECIDA* Grasse et Deflandre

- + *Bicoeca lacustris* Clarke
- B. tubiformis* Skuja
- B. ovata* Lemmermann
- B. oculata* Zacharias

Отряд *KINETOPLASTIDA* Honigberg

- + *Bodo saltans* Ehrenberg
- + *B. minimus* Klebs
- + *B. angustatus* (Stein) Bütschli
- + *B. repens* Klebs
- + *B. globosus* Stein
- + *B. caudatus* (Dij.) Stein
- + *B. spora* Skuja
- + *B. nasutus* Skuja
- *B. rostratus* (Kent) Klebs
- *B. uncinatus* (Kent) Klebs
- + *B. mutabilis* Klebs
- + *Pleuromonas jaculans* Perty
- + *Rhynchomonas nasuta* (Stokes) Klebs
- + *Amastigomonas caudata* Zhukev
- + *Phyllomitus apiculatus* Skuja
- *Cercobodo simplex* (Moroff.) Lemm.
- *C. longicauda* (Duj.) Stein

Отряд *PROTOMONADIDA* Blochmann

- + *Monas*
- + *Oicomonas*

Плюс — виды, обнаруженные в Рыбинском водохранилище; точка — в Угличском, Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Жуков Б. Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда *Bodonins* Hollande. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., «Наука», 1971.
2. Жуков Б. Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища. — Гидробиол. ж., 1973, 9, 6.
3. Жуков Б. Ф. О роли бесцветных жгутиконосцев в биологии водоемов. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листвничное на Байкале, Иркутск, 1973.
4. Кузьмин Г. В., Охупкин В. Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища. — В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., «Наука», 1975.
5. Экзерцев В. А. Растительность Иваньковского водохранилища. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., «Наука», 1971.
6. Braud T. Hvalrodes skrifter scientific results of marine biological research. 10 «Øst» expedition Denmark Strait, 1929, Oslo, 1935.
7. Lasky I. B. Occurrence and distribution of the marine Protozoa species the Woods-Hole area. — Biol. Bull., 1936, 70, 2.
8. Lasky I. B. A study of some ecological factors affecting the distribution of Protozoa. — Ecol. monogr., 1938, 8, 4.

## ПИТАНИЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ БОДОНИД

Бодониды имеют пищеварительную систему, представленную постоянными структурами, — околоротовой полостью и цитофарингсом. Расположение этих органелл у различных видов варьирует. Околоротовая полость и цитофарингс бодонид обладают способностью значительно растягиваться при захвате простейшими пищевых объектов. Впервые это отметил Синтон [21] для флагеллаты *Prowazekia urinaria* (*Bodo urinaria* Hassal). Наблюдаемые им жгутиконосцы способны захватывать не только бактерий, но и красные кровяные тельца. Электронномикроскопические исследования последних лет [13, 19, 20] показали, что цитофарингс и околоротовая полость выстланы системой микротрубочек, имеющих наружный диаметр 20—25 нмкм. По мнению Брокера [13], система микротрубочек и обуславливает эластичность пищеварительной системы.

Захват пищи у свободноживущих бодонид можно наблюдать, когда клетка прикреплена одним жгутиком к субстрату и относительно малоподвижна. Захват оформленных пищевых частичек происходит при помощи плавательного жгутика. Затем движением края околоротовой полости бактерии продвигаются внутрь клетки простейшего. Во время продвижения пищевых частиц по цитофарингсу в конце его образуется большая пищевая вакуоль. После включения в нее пищевых частичек вакуоль мигрирует в нижний конец клетки.

Капельки жидкости усваиваются в пиноцитозных пузырьках, которые у свободноживущих представителей семейства бодонид образуются в цитостоме [7]. Количество этих пузырьков варьирует у разных видов.

Большинство представителей семейства питается бактериями. Это отмечено для родов *Bodo*, *Pleuromonas*, *Rhynchomonas* и др. [5, 12—14, 18, 21, 22]. Рацион и спектр бактериальной пищи бодонид специально не изучались. Имеется лишь упоминание Алексеева [12] о том, что у 2 близких видов бесцветных жгутиковых (*Cercobodo fusiformis* и *C. cylindrica*) диета различна. *C. fusiformis* питается исключительно *Bac. mitochondrialis*, *C. cylindrica* — только мелкими бациллами и кокками.

Жгутиконосцы могут питаться не только бактериями, но и различными мелкими кусочками детрита [22]. Способность захватывать кусочки, не представляющие пищевой ценности (кармин), отмечена для *Bodo saltans*, *B. marina*, *Pleuromonas jiculans* [4, 5].

Ряд исследователей [1, 14, 15, 18, 22] указывают на способность бесцветных жгутиковых усваивать растворенные в природных водах органические вещества, но не обосновывают ее экспериментально. Это предположение основывалось на том, что бодониды постоянно широко представлены в старых водоемах, местах сброса сточных вод и т. д., т. е. в местах с активным окислением и разрушением органического вещества.

Кроме голозойного питания, для некоторых бесцветных жгутиковых известен эктопаразитизм [17].

В настоящей работе представлены результаты исследований питания в экспериментальных условиях мелкой формы бесцветных жгутиковых *Bodo marina*. Рассмотрены следующие вопросы: механизм захвата пищи и выбор пищевого объекта, пищевые взаимоотношения с бактериями, количественная характеристика питания бактериями и способность к питанию растворенным органическим веществом.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили мелкие бесцветные жгутиконосцы *Bodo marina* сем. *Bodonidae* размером  $4 \times 3$  мкм. Опыты проводились с монокультурой простейших. Жгутиконосцы сопутствовали бактериям *Pseudomonas* sp. — мелкие, подвижные палочки. В экспериментах с двучленной культурой (жгутиконосцы+бактерии) контролировалась численность как простейших, так и бактерий.

Методика культивирования и подсчета жгутиконосцев была во всех опытах одинаковой. Основная культуральная среда для простейших (среда Шмальца—Прата—ШП) приготавливалась по принятой ранее прописи [3].

Для культивирования использовались колбы Виноградского емкостью 400 мл, в которые заливалось по 100 мл среды. Колбы со средой стерилизовались автоклавированием при 1 атм. 20 мин. После охлаждения среда доводилась стерильным раствором двууглекислой соды до pH 7.0—7.5. В опытные колбы вносилось по 5 мл маточной культуры жгутиконосцев. Культивирование проводилось в полной темноте при температуре 20—21°.

Делались подсчеты жгутиконосцев перед опытом для определения исходной численности, а затем в зависимости от эксперимента — через сутки, трое и т. д. Простейших считали в чашках Петри под микроскопом МБИ-3, снабженным фазово-контрастным устройством, при увеличении  $150\times$ . Параллельно с учетом численности простейших в той же культуре определялась численность бактерий.

Выделенные из культуры жгутиконосцев бактерии *Pseudomonas* sp. проверялись на способность к росту на тех же средах, на которых росли простейшие. Бактерии культивировали в колбах Виноградского в том же объеме в идентичных условиях. Численность учитывали методом прямого счета на фильтрах под микроскопом «Эрговал» при увеличении  $1600\times$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### Механизм захвата и выбор пищи

Тщательное микроскопирование живой культуры *Bodo marina* при увеличении в  $1575\times$  (ок.  $15\times$ , об. В4-70 и АУ  $\times 1.5$ ) показало, что жгутиконосец захватывает пищевые частички и бактерий периферическим концом переднего (плавательного) жгутика и затем спиральным его движением продвигает пищу к ротовой полости, расположенной у основания жгутиков. Захват бактерий и других оформленных частичек лучше наблюдать у жгутиконосцев, прикрепленных рулевым жгутом к субстрату. Во время движения простейшего наблюдать этот процесс весьма трудно.

При культивировании *B. marina* на жидкой среде в чашках Петри постоянно наблюдались массовые скопления простейших на колониях бактерий и кусочках детрита. Подобное явление можно наблюдать как на дне чашки, так и в поверхностной пленке.

Представляло интерес выяснить, способны ли столь мелкие формы простейших выбирать пищу и если да, то чем обуславливается у них ее выбор — механо- или хеморецепцией? С этой целью были поставлены опыты, подобные тем, которые ранее на других простейших проводились Л. Н. Серавиным и его сотрудниками [9]. Усваиваемая пища заменялась неперевариваемой моделью пищи. В качестве таковой предлагался свежеприготовленный тщательно истолченный активированный уголь, имеющий запах пищи, либо без него. Частички активированного угля измельчали до порошкообразного состояния. Небольшое количество истолченного угля помещали в пробирку и заливали бидистиллированной водой. После тщательного перемешивания верхний слой жидкости с неосевшими мелкими частичками сливали в следующую пробирку. Многократно повто-

ря такие операции получали фракцию мелких частишек активированного угля. Для придания запаха пищи часть полученной фракции мелких частишек адсорбента помещали на 30 мин. в раствор рыбо-пептонного бульона, после чего отмывали от излишков раствора бидистиллированной водой (опыт). Вторую часть адсорбента помещали в нейтральный раствор, не имеющий пищевого запаха (контроль). Приготовленный таким образом активированный уголь использовался в опытах.

Каждый опыт содержал 4—5 серий и повторялся 5 раз. Сразу же после внесения взвеси частишек активированного угля в культуру простейших чашка Петри с культурой просматривалась под микроскопом при увеличении 1575×.

Изучался процесс включения частишек угля в клетки *B. marina* и их эвакуация. Захват частишек угля жгутиконосцами *B. marina* наблюдался и в опыте и в контроле. Однако в том случае, когда адсорбент не имел пищевого запаха (контроль), простейшие захватывали только движущи-

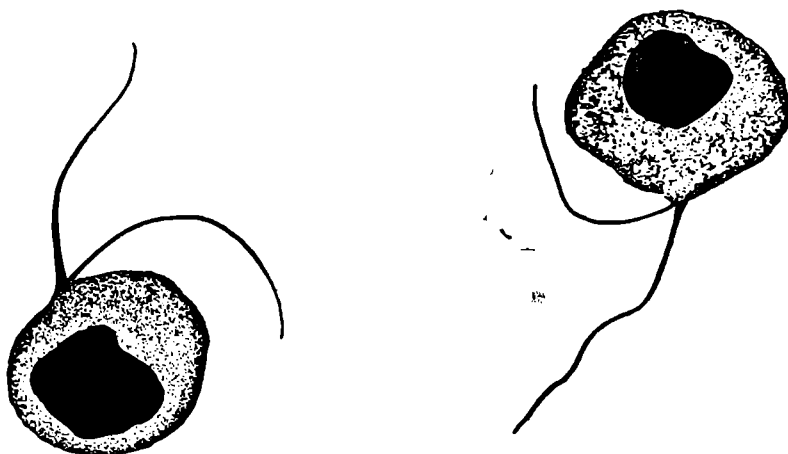


Рис. 1. Жгутиконосцы с включенными частичками угля.

еся частички угля во время их оседания на дно, примерно через 15 мин. после внесения взвеси частиц. Относительно неподвижных частишек, не обладающих «пищевым запахом», жгутиконосцы были индифферентны, т. е. пищевая реакция вызывалась подвижным объектом, хотя последний и не обладал «пищевым запахом». Захваченные простейшими частички угля выводились из клетки через 10—15 мин.

В случае, когда в чашки вносился активированный уголь, обладающий пищевым запахом, захват частишек отмечался практически сразу после их внесения. Захватывались не только подвижные частички, но и неподвижные (опустившиеся на дно). Любопытно, что жгутиконосцы способны захватывать частички, занимающие по объему больше половины клетки простейшего (рис. 1). Их цитостом при этом значительно растягивался. Вокруг частишек адсорбента (крупнее клеток жгутиконосца) на дне очень быстро образовывались скопления жгутиконосцев, ведущих себя очень активно. Активность выражалась в том, что они «атаковали» частички угля по размерам, превосходящим их собственный. Во время такой атаки все простейшие находились в плавающем состоянии и их тела были ориентированы передним концом к пищевому объекту, а плавательные жгутики совершали быстрые удары по частичке угля. Через некоторое время жгутиконосцы прикреплялись, но их скопление вокруг частишек угля с пищевым запахом сохранялось и через сутки. Сходную картину можно наблюдать внося в культуру жгутиконосцев суспензию живых бактерий сопутствующего вида, выращенных на агаровых косяках и отмытых перед внесением

стерильной средой ШП. Вокруг бактериальных агрегатов не более чем через 10 мин. скапливались десятки жгутиконосцев (рис. 2). Активно работая плавательным жгутом, простейшие как бы выгребали бактериальные клетки из агрегата и далее спиральным движением жгутика препровождали их к ротовому отверстию. Эти моменты были засняты с помощью микрокиноустановки МКУ-2 на киноплёнку.

Частички активированного угля, адсорбировавшие рыбопептонный бульон, оставались в клетках на протяжении нескольких часов, в то время

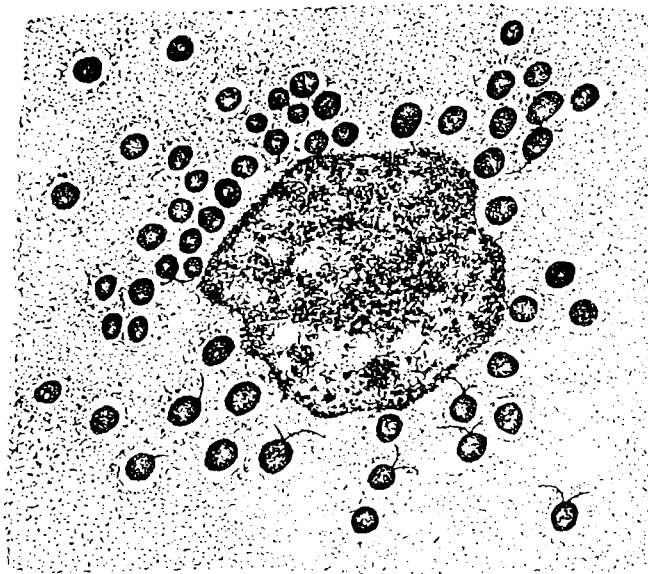


Рис. 2. Скопление жгутиконосцев вокруг колоний бактерий.

как частички адсорбента, вымоченного в бидистилляте, выводились из клеток через несколько минут. По-видимому, частички угля, вымоченные в РПБ, обладали для жгутиконосцев не только «пищевым запахом». Длительное пребывание таких частичек угля в клетках обуславливалось, вероятно, процессом усвоения клеткой РПБ, адсорбированного на них.

Проведенные опыты показали, что фагоцитоз у бесцветных жгутиконосцев стимулировался как механическим (двигающимися частичками угля, не обладающими пищевым запахом), так и химическим раздражителем (запахом пищи). Это указывает на то, что в выборе пищи играет роль как механо-, так и хеморецепция. Относительная роль механорецепции, однако, невелика. Она сводится к тому, что жгутиконосцы скорее выберут подвижный пищевой объект, чем неподвижный. В основном пищевую реакцию и выбор пищи изучаемых простейших обуславливает химический раздражитель, т. е. запах пищи.

### Способы питания

Как уже говорилось, питание *B. marina* бактериями сопутствующего вида можно наблюдать постоянно. Культивирование жгутиконосцев на минеральной среде, приготовленной на солях, очищенных от органических примесей, приводило постепенно к деградации культуры простейших. После серии последовательных пассажей с минеральной среды на минеральную титр сопутствующих бактерий с каждым последующим засевом снижался (табл. 1).

Скорость размножения сопутствующих бактерий в чистой культуре на разных средах

	Среда	Время генерации, час.	Среда	Время генерации, час.
Метиловый спирт	0.01 г/л	2.7	Глюкоза 0.1 г/л	6.1
	0.1	3.1	1.0	5.2
	1.0	4.6	10.0	5.5
Этиловый спирт	0.01 г/л	2.9	РПБ 0.01%	3.1
	0.1	2.5	0.1	2.8
	1.0	4.3	1.0	2.4
Бутиловый спирт	0.01 г/л	3.1	На минеральной среде:	
	0.1	3.0	1-й пассаж	5.3
		4.9	2-й пассаж	9.6
Ацетат	0.1 г/л	3.5	3-й пассаж	20.6
	1.0	3.5		

Снижение концентрации пищевого объекта — бактерий — приводило к постепенному подавлению размножения простейших (рис. 3).

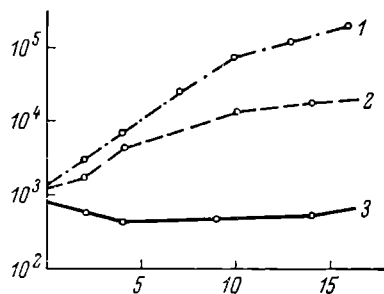
Культура жгутиконосцев активировалась добавлением в среду спиртов — метилового, этилового, бутилового — в концентрациях 10, 100 и 1000 мг/л (рис. 4, а—в), ацетата натрия — 100 и 1000 мг/л (рис. 5) или рыбопептонного бульона до конечной концентрации — 1—0.1—0.01% (рис. 6). При добавлении в среду глюкозы численность простейших увеличивалась по сравнению с контролем незначительно (рис. 7). Контролем считался рост жгутиконосцев на минеральной среде первого пассажа.

Анализ роста бактерий в чистой культуре при аналогичных условиях культивирования показал, что оптимальная скорость размножения сопутствующих бактерий не всегда приходится на те же концентрации исследованных органических добавок, на которых наблюдался максимальный рост бодо (табл. 1). Была предпринята попытка рассчитать рацион одного простейшего в экспериментальных условиях.

Расчет скорости выедания бактерий жгутиконосцами в двучленной культуре производился способом, предложенным

П. П. Умориным [11] на основе математической модели, которая предусматривает экспоненциальный рост как жертвы, так и хищника. Удельная скорость размножения бактерий сопутствующего вида определялась в параллельной серии опытов с одними бактериями. Затем рассчитывался рацион одного жгутиконосца за период между делениями как произведение средней за время опыта скорости выедания на время генерации.

Схема опытов была следующей: в колбы Виноградского со стерильной средой делался засев маточной культуры простейших. Исходная численность жгутиконосцев просчитывалась в параллельной пробе из маточной культуры. Простейшие считались под микроскопом в чашках Петри по принятой методике [3] с пересчетом числа клеток на 1 мл среды.

Рис. 3. Размножение *Bodo marina* на минеральной среде.

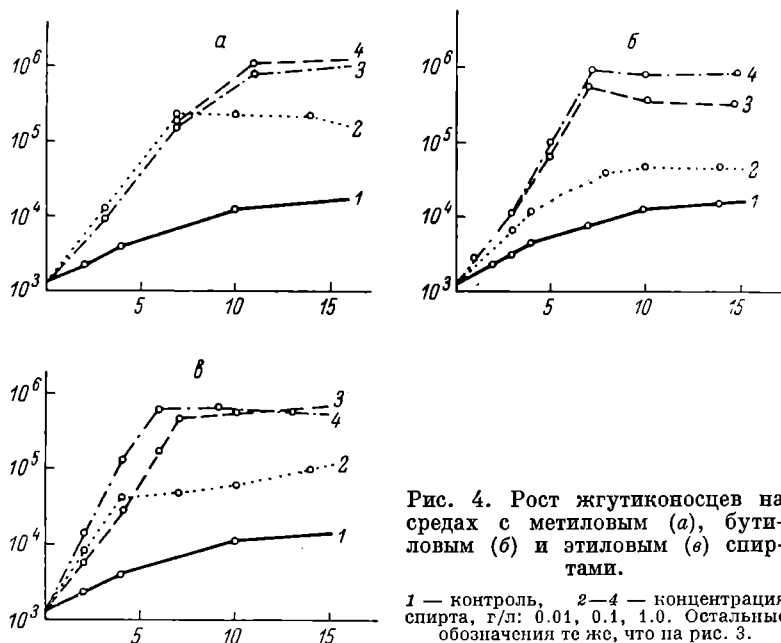
1 — 1-й пассаж, 2 — 2-й пассаж, 3 — 4-й пассаж. По оси ординат — число бодо в 1 мл среды (логарифмическая шкала); по оси абсцисс — длительность опыта, сутки.



После внесения инокулята содержимое колб тщательно перемешивалось и стерильно отбирались пробы для подсчета исходной численности бактерий, внесенных с культурой простейших.

После 24-часовой экспозиции в темноте при температуре 20° из колб отбирались пробы для подсчета численности жгутиконосцев и бактерий. Ставилась контрольная серия опытов с одними бактериями сопутствующего вида для расчета скорости их размножения. Принималось допущение, что размножение бактерий в чистой культуре при одинаковых условиях культивирования, составе среды и исходном засеве идет с той же скоростью, что и в двучленной культуре простейшие + сопутствующие бактерии.

Вся серия опытов делилась на два варианта. В первом простейшие культивировались на минеральной среде с высоким исходным титром



бактерий сопутствующего вида. Обычно в маточной культуре *B. marina* соотношение жгутиконосцев и сопутствующих бактерий было примерно 1 : 100. Как показали предварительные опыты, размножение жгутиконосцев на среде без органических добавок и при таком исходном соотношении их с пищевым объектом начиналось после лаг-фазы в 1—2 дня. Это объяснялось тем, что на минеральной среде условия для развития сопутствующих бактерий не являлись благоприятными и низкой была их исходная концентрация. Лимитирование пищевым объектом снижало интенсивность размножения простейших. Титр бактерий повышали, добавляя в опытные колбы суспензию бактерий сопутствующего вида, снятых с агаровых косяков и отмытых центрифугированием. Во втором варианте минеральная среда обогащалась растворенным органическим веществом (РОВ), в частности рыбопептонным бульоном (РПБ) до концентрации 1%. Предполагалось, что добавление РПБ создаст благоприятные условия для размножения жгутиконосцев, вызывая интенсивный рост сопутствующих бактерий. Не исключалась возможность питания жгутиконосцев РОВ.

Рационы рассчитывались только по потреблению бактерий. Пересчет биомассы потребленных бактерий на сухой вес производился по формуле В. И. Романенко [8]. Для расчета сухого веса одного жгутиконосца удельный вес принимался равным 1.05 [2], сухой вес составлял 15%

от сырой биомассы. В условиях данного эксперимента средний сухой вес одного жгутиконосца, рассчитанный по среднему объему тела, был равен  $2.45 \cdot 10^{-6}$  мкг. Если принять, что в течение индивидуальной жизни вес одной особи удваивается, то прирост одного жгутиконосца за период между двумя делениями составил  $3.27 \cdot 10^{-6}$ — $1.63 \cdot 10^{-6}$  мкг.

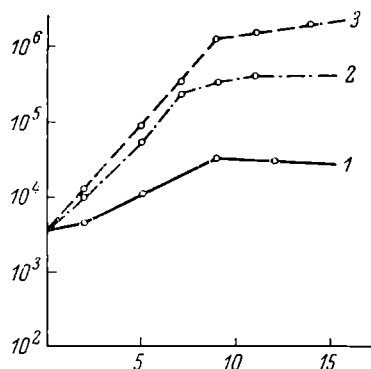


Рис. 5. Рост жгутиконосцев на среде с ацетатом натрия.

1 — контроль; 2, 3 — концентрация ацетата Na, г/л: 0.1 и 1.0. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

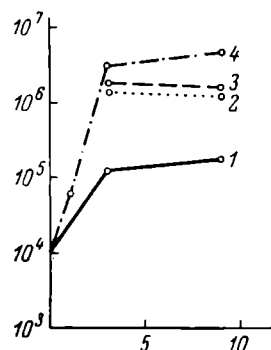


Рис. 6. Рост жгутиконосцев на среде с рыбопептонным бульоном (РПБ).

1 — контроль, 2—4 — раствор РПБ: 0.01%-й, 0.1%-й, 1.0%-й. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Полученные данные по питанию жгутиконосцев бактериями показали, что на субстрате, содержащем одни бактерии, рацион одного жгутиконосца за период между делениями почти в 2 раза выше, чем на субстрате бактерии + РОВ (табл. 2). В среднем один жгутиконосец на чисто бактериальном корме потреблял за это время 125 бактерий сопутствующего вида, что в пересчете на сухой вес составило  $3.75 \cdot 10^{-6}$  мкг. Степень использования бактерий на прирост одного жгутиконосца за период между делениями (коэффициент  $K_1$ ) была в среднем 43.9%. Эти данные сравнимы с результатами, полученными другими авторами. Для бактерий коэффициент  $K_1 = 46.1\%$  был получен Кэрдсом и Кокбэрном [16], по Ю. И. Сорокину и Л. М. Чердынцевой, он равен в среднем 55% [10]. При питании инфузории *Epiclontes ambiguus* водорослью *Amphiproga*  $K_1 = 21$ —30% [6], для инфузории *Tetrachytena pyriformis* при моноксеничном культивировании  $K_1$  составил 50%.

Высокое значение  $K_1$  на субстрате бактерии + РОВ, по всей вероятности, указывает на то, что в случае низкой исходной концентрации бактерий при наличии в среде растворенного органического вещества бесцветные жгутиконосцы переходили на прямую ассимиляцию его из среды. Скорость размножения их при этом была практически такой же, как на чисто бактериальном корме.

Из-за малых размеров, способности к метаболизму и плохой осаждаемости жгутиконосцев невозможно отделить от сопутствующих бактерий. Это воспрепятствовало применению для изучения питания данных простейших растворенным органическим веществом радиоуглеродного метода.

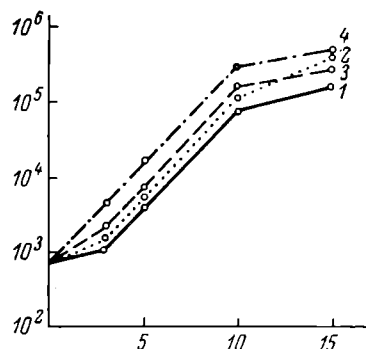


Рис. 7. Рост жгутиконосцев на среде с глюкозой.

1 — контроль, 2—4 — концентрация глюкозы, г/л: 0.1, 1.0, 10.0.

Рацион одного жгутиконосца за период между делениями

№ опыта	Субстрат	Исходная численность, млн/мл		Время генерации простейших, час.	Рацион одного жгутиконосца за время генерации		Коэффициент использования бактерий на прирост жгутиконосцев ( $K_1$ , %)
		простейших	бактерий		число потребленных бактерий	сухой вес потребленных бактерий, мкг	
1	Бактерии	0.02	27.0	8.9	118.7	$3.56 \cdot 10^{-6}$	45.7
2	»	0.04	38.1	7.2	131.2	$3.93 \cdot 10^{-6}$	41.4
3	»	0.02	33.2	7.8	122.1	$3.66 \cdot 10^{-6}$	44.5
4	Бактерии + РОВ	0.03	2.6	9.1	72.8	$2.18 \cdot 10^{-6}$	74.7
5	То же	0.05	4.8	7.2	62.0	$1.86 \cdot 10^{-6}$	87.6
6	» »	0.08	10.1	10.8	63.6	$1.91 \cdot 10^{-6}$	85.3

Для уточнения данных о пищевых потребностях бодо были поставлены опыты с антибиотиками, которые подбирались в концентрациях, не влияющих на рост простейших, но блокирующих размножение бактерий. Таковыми оказались пенициллин со стрептомицином в концентрациях соответственно 40 и 30 ед./мл.

Серия опытов с антибиотиками ставилась по системам жгутиконосцы + РОВ (контроль) и жгутиконосцы + РОВ + антибиотики (опыт). Продолжительность опытов составляла 24 часа.

Установлено, что пенициллин со стрептомицином в концентрациях соответственно 40 и 30 ед./мл оказывают в течение 2 суток бактериостатическое действие, не влияя существенно на среде с РПБ на размножение жгутиконосцев (табл. 3). Потребление бактерий простейшими на среде с антибиотиками резко снизилось. В контроле один жгутиконосец в среднем потреблял 67.6 бактерий, на среде с антибиотиками только 11.3. В пересчете на сухой вес биомасса потребленных одним простейшим бактерий в этом случае составила незначительную долю в его приросте. На среде с антибиотиками бактерии утрачивали подвижность и оседали на дно. Это обстоятельство и низкая исходная концентрация бактерий снижали, вероятно, их доступность для жгутиконосцев, поэтому питание последних на среде с антибиотиками в основном определялось растворенным органическим веществом (табл. 4).

Иными словами, при низкой концентрации и малой доступности бактериальной пищи бесцветные жгутиконосцы способны строить свое тело, включая затраты на дыхание за счет прямой ассимиляции растворенного в среде органического вещества. Таким образом, экспериментально установлена способность *B. marina* в зависимости от условий окружающей среды питаться либо чисто бактериальной пищей, либо только растворенным органическим веществом, либо комбинировать оба способа питания.

Таблица 3

Проверка влияния выбранных антибиотиков на размножение жгутиконосцев и бактерий соопутствующего вида

Условие опыта	Численность бактерий, млн/мл				Численность простейших, млн/мл		
	исходная	через 24 часа	через 48 час.	через 72 часа	исходная	через 12 час.	через 48 час.
Контроль . . . . .	0.49	9.0	240.0	311.0	0.08	0.22	0.74
С антибиотиками	0.49	0.32	0.41	11.8	0.08	0.18	0.66

## Потребление бактерий одним жгутиконосцем в опытах с антибиотиками

№ опыта	Условия опыта	Время генерации жгутиконосцев, час.	Рацион одного простейшего за время генерации		K <sub>1</sub> , %
			число потребленных бактерий	сухой вес потребленных бактерий, мкг	
1	Бактерии+РОВ+ +антибиотики	9.8	13.6	$0.41 \cdot 10^{-6}$	388.0
2	То же	12.0	11.0	$0.33 \cdot 10^{-6}$	494.0
3	» »	9.0	9.3	$0.28 \cdot 10^{-6}$	583.0
4	Бактерии+РОВ	8.1	71.0	$2.13 \cdot 10^{-6}$	76.6
5	То же	7.3	64.2	$1.93 \cdot 10^{-6}$	84.4

Очевидно, возможность комбинировать в зависимости от условий питания оформленными пищевыми частичками и РОВ способствует широкому расселению бодонид по различным биотопам. Способность питаться растворенным органическим веществом позволяет считать, что бесцветные жгутиконосцы наравне с бактериями играют существенную роль в процессах минерализации органического вещества в водоемах, являясь в то же время конденсаторами пищевых веществ для более крупного зоопланктона. Кроме того, выедая бактерий, они, видимо, влияют на процессы самоочищения водоемов.

Анализ проведенных результатов позволяет сделать следующие основные выводы.

1. Жгутиконосцы могут активно питаться оформленными пищевыми частицами — детритом, бактериями.

2. Выбор пищи у бесцветного жгутиконосца *B. marina* осуществляется как механо-, так и хеморецепцией.

3. *B. marina* хорошо развивается на полностью бактериальном корме, при этом степень использования бактерий на прирост, т. е. коэффициент  $K_1$  равен 43.9%.

4. При низкой концентрации бактерий жгутиконосцы переходят на прямую ассимиляцию растворенного органического вещества и могут за его счет строить свое тело.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бродский А. Л. Современное состояние вопроса о роли простейших в почве. — Природа, 1935, 1.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена у простейших. — Успехи совр. биол., 1949, 28, 2 (5).
- Горячева Н. В. Влияние солености, температуры и освещенности на размножение жгутиконосцев *Bodo marina*. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1969, 19 (22).
- Горячева Н. В. Культивирование бесцветного морского жгутиконосца *Bodo marina*. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 11.
- Жуков Б. Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиковых подотряда *Bodonina* Holl (Protozoa). — Автореф. канд. дисс. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1970.
- Заика В. Е., Павловская Т. В. Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями. — Тр. Ин-та биол. южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР, 1970, 19.
- Науоро-Тимоте С. Пиноцитоз у простейших по электронномикроскопическим данным. — Успехи протозоол. III Межд. конгресс протозоол., Л., «Наука», 1962.
- Романенко В. И. Гетеротрофная ассимиляция  $CO_2$  бактериальной флорой. — Микробиол., 1964, 33, 4.
- Серавин Л. Н., Орловская Э. Э. Выбор пищи у простейших. — Вестн. ЛГУ, 1972, 15, 3.
- Сорокин Ю. И., Чердынцева Л. М. Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 22 (25).

11. У м о р я н П. П. К расчету скорости выедания бактерий в экспериментальных условиях. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, 23.
12. A l e x e i e f f A. Sur la question du noyau chez les Bacteries. — Arch. Protistenk., 1924, 49, 3.
13. B r o o k e r B. E. Fine structure of *Bodo saltans* and *Bodo caudatus* (*Zoomastigophora*, *Protozoa*) and their affinities with the trypanosomatidae. — Bull. British. Mus. Zool., 1972, 22, 3.
14. C a l a w a y W. T., L a c k e y J. B. Waste treatment protozoa (*flagellata*). — Florida engineering ser., University of Florida, 1962, 3.
15. C a l k i n s G. N. The Biology of the Protozoa. — Philadelphia—New York, 1926.
16. C u r d s C. R., C u k b u r n A. Studies on the growth and feeding of *Tetrachylena pyriformis* in axenic and monoxenic culture. — J. Gen. Microbiol., 1968, 54, 3.
17. H o l l a n d e r A. *Bodo perforans* n. sp. flagelle nouveau parasite externe de *Chilomonas paramecium* Ehrenb. — Arch. zool. exptl. et gén., 1938, 79.
18. L e i b m a n n H. Handbuch der Frishwasser-Abwasser biologie. Jena, 1962, 1.
19. P i t e l k a D. R. Observation on the Kinetoplast-mitochondrion and the cytosom of *Bodo*. — Exper. Cell. Res., 1961, 25.
20. P i t e l k a D. R. Fibrillar system in Protozoa. — Res. in Protozoology. Ed. Tze-Tuan-Chen, 1968, 3.
21. S i n t o n J. A. Some observations on the morphology and biology of *Prowazekia urinarius* (*Bodo urinarius*, Hassal). — Ann. Trop. Med. and Parasitol., 1912, 6.
22. S k u j a H. Taxonomic des Phytoplanktons einiger seen Uppland. — Sweden. Symb. Bot. Uppsalla, 1948, 9, 3.

# ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЖГУТИКОНОСЦЕВ ПОДОТРЯДА BODONINA (HOLLANDE, 1952)

Жгутиконосцы подотряда *Bodonina* [7] до сих пор остаются одной из наименее изученных групп простейших. Исследование их ультраструктуры представляет интерес в первую очередь потому, что эти организмы одни из наиболее древних среди эукариотов и обладают рядом интересных особенностей. Таксономически они близки к трипаносомам — возбудителям серьезных заболеваний животных и человека. Достигая высокой численности и характеризуясь широкой экологической валентностью, бодонины, по-видимому, играют видную роль в продуктивности водоемов.

Цель данной работы — подробное исследование ультраструктуры 2 видов бодонин, а также изменений их ультраструктуры при инцистировании.

Изучались 2 вида жгутиконосцев различных родов: *Bodo caudatus* (Gtein, 1878) и *Pleuromonas jaculans* (Perty, 1852). Культуры взяты из коллекции Б. Ф. Жукова в лаборатории биологии низших организмов Института биологии внутренних вод АН СССР. По принятой в лаборатории методике они выращивались в чашках Петри на среде Прата. После 5—7 дней роста с момента пересадки на свежую питательную среду культура достигала высокой плотности. Материал собирался центрифугированием и фиксировался для электронной микроскопии по одной из 2 методик: осмием на веронал-ацетатном буфере при комнатной температуре или глутаральдегидом и осмием на фосфатном буфере при pH 7.2. Продолжительность фиксации составляла 5 мин.

После заливки в агар объекты подвергались обезвоживанию в серии опытов возрастающей концентрации. В 25°-м спирте материал обрабатывался 0.5%-м раствором уранил-ацетата. После пропитки в окиси пропилена объекты заливались в аралдит. Ультратонкие срезы приготавливались на ультрамикротоме LKB и после помещения на сеточки без пленки-подложки концентрировались уранилацетатом и цитратом свинца [10]. Наблюдения проводились под электронным микроскопом «Tesla-613».

## СВЕТОВАЯ МИКРОСКОПИЯ

Как показали исследования, проведенные со световым микроскопом, жгутиконосцы подотряда *Bodonina* — мелкие бесцветные простейшие, имеющие по 2 жгутика, отходящих от передней части тела.

*Bodo caudatus* встречается наиболее часто, имеет удлинненную форму с заостренным задним концом (8—14 мкм в длину и 5—8 мкм в ширину). Тело довольно сильно метаболирует. Передний жгутик короче заднего, во время движения значительно более активен. Отмечено наличие кинетопласта. Сократительная вакуоль расположена в переднем конце тела. Цисты шарообразные, диаметром около 4 мкм.

*Pleuromonas jaculans* имеет яйцевидную форму, слегка метаболирует, передний конец заострен и довольно сильно изогнут в виде клюва или рострума. Длина 6—10 мкм, ширина 3—5 мкм. Передний жгутик значительно короче заднего и примерно равен длине тела. Жгутики выходят из тела вентрально непосредственно за рострумом. Ядро овулярного типа. Одна сократительная вакуоль расположена в переднем конце тела. В плазме содержится большое число пищеварительных вакуолей.

*Bodo caudatus* заключен в цитоплазматическую мембрану, состоящую из 3 слоев — 2 наружных электронноплотных и центрального светлого, имеющих общую ширину около 10 нм. Поверхность мембран на поперечных срезах часто выглядит волнистой. В передней части тела находится жгутиковый карман. Он представляет собой углубление в теле жгутиконосца, со дна которого выходят оба жгутика. Мембрана, выстилающая жгутиковый карман, непрерывно переходит в цитоплазматическую мембрану и мембрану жгутов. Жгуты с аксонемой типа  $(9 + 2)$ , т. е. на поперечных срезах наблюдаются 2 центральные одиночные фибриллы и 9 двойных по периферии. Субфибриллы *A* расположены несколько ближе к центру жгута, чем субфибриллы *B*, и имеют «ручки». Параллельно аксонеме на протяжении большей части длины жгутика идет параксиальный стержень на поперечных срезах с сетчатой структурой. Жгутик отделяется от базального тела терминальной пластинкой (толщина около 30 нм), которая часто увеличивается к периферии жгутика.

На ультратонких срезах, прошедших через основание обоих жгутов, видно, что базальные тела расположены под некоторым углом друг к другу. В них располагается по 9 групп трубочек, расположенных по кругу. Каждая группа состоит из 3 трубочек, находящихся под небольшим углом к касательной окружности. Иногда в базальных телах наблюдаются изогнутые спицы, отходящие от каждой группы трубочек и идущие к центральной оси базального тела. Причем они всегда выходят из расположенной ближе к центру трубочки каждой группы. Базальные тела оканчиваются на расстоянии около 100 нм от поверхности кинетопласта. Непосредственного контакта между ними никогда не наблюдалось. Однако часто между поверхностью кинетопласта и основанием базального тела наблюдалась электронноплотная зона, также не имеющая с ними контактов (рис. 1, 2, см. вклейки).

Важную роль в формировании тела жгутиконосца играют микротрубочки. Их несколько групп. В передней части тела под цитоплазматической мембраной лежат пелликулярные микротрубочки (рис. 3, 4) диаметром около 20 нм, соединенные друг с другом тонкими нитями. Начинаясь у конца жгутикового кармана, они идут к средней части тела, но не под всеми участками цитоплазматической мембраны. Одна группа микротрубочек проходит около кинетопласта параллельно длинной оси жгутиконосца, другая, спирально загибаясь к цитоплазме, — вдоль цитостома. Микротрубочки, расположенные под цитоплазматической мембраной перпендикулярно длинной оси жгутиконосца, наблюдаются со стороны, противоположной кинетопласту. Отдельные микротрубочки встречаются в цитоплазме жгутиконосца; они принимают также участие в организации цитостома. Кроме системы из 15—20 микротрубочек с правой стороны цитостома, с других сторон идут 9 микротрубочек, 4 из которых двойные (рис. 5).

Сам цитостом (в поперечнике 0.1—0.2 мкм) окружен мембраной. Один конец цитостома оканчивается в цитоплазме, другой выходит в ротовую полость (рис. 6).

Как уже говорилось, кинетопласт овальной формы (размеры 1—3 мкм) находится в передней части тела под базальными телами жгутов (рис. 1—4, 7). ДНК-содержащая зона кинетопласта находится в центральной части и занимает большую его часть. Для ее ультраструктуры характерно наличие тонких нитей, образующих сеть, и неравномерно распределенные электронноплотные узлы. Кинетопласт покрыт 2 мембранами, идущими параллельно друг другу. Между ними и ДНК-содержащей зоной находится зона матрикса, при этом одна зона довольно резко переходит в другую. Матрикс имеет гранулярную структуру, и в нем находятся кристы, обычно идущие параллельно поверхности оболочки кинетопласта в центральной части зоны матрикса. Для ультраструктуры митохондрий характерно

наличие плоских пластинчатых крист, различным образом ориентированных. Связи между внутренней мембраной митохондрий и кристами наблюдались очень редко. На поперечных срезах они обычно выглядят в виде плоских мешочков, образованных 2 идущими параллельно друг другу мембранами с замкнутыми краями. Матрикс митохондрий имеет более высокую электронную плотность, чем окружающая цитоплазма. В нем имеются рибосомы, а также иногда неопределенной формы тела с более высокой электронной плотностью, чем матрикс. Митохондрии связаны с 2 противоположными концами кинетопласта. Мембрана, окружающая кинетопласт, плавно переходит в мембрану митохондрии и их матриксы сливаются. Митохондрии, связанные с кинетопластом, на ультратонких срезах могут достигать значительной длины. Кроме митохондрий, связанных с кинетопластом, нам на одном срезе жгутиконосца удавалось наблюдать до 10—16 митохондрий, не контактирующих с ним. Ответвлений и связей между ними на ряде серийных срезов почти не было.

Пищевые вакуоли особенно часто встречаются в задней части клетки. Они окружены мембраной. Большая часть их объема занята электронно-плотным веществом. Ядро находится рядом с капсулой кинетопласта. Для его ультраструктуры характерно наличие оболочки, состоящей из 2 мембран. Иногда в ядерной мембране наблюдаются поры. В самом ядре отчетливо видны 1—2 ядрышка, состоящие из гранулярной и фибриллярной фаз.

Хроматин сконцентрирован в отдельные скопления (рис. 8). На внешней мембране ядра иногда располагаются рибосомы. Имелись связи между эндоплазматическим ретикулом и внешней мембраной ядерной оболочки. Эндоплазматический ретикулум в цитоплазме представлен главным образом элементами гладкого эндоплазматического ретикулума в виде каналов и цистерн. Аппарат Гольджи состоит из 5—10 плоских дисков, обычно изогнутых в одну сторону. Около аппарата Гольджи находится много пузырьков. Недалеко от жгутикового кармана имеется сократительная вакуоль. Для нее характерна сильная волнистость тонопласта на поперечных срезах. В цитоплазме около сократительной вакуоли часто наблюдаются пузырьки. Из других компонентов цитоплазмы, встречающихся на ультратонких срезах, следует в первую очередь отметить лизосомы. Они окружены оболочкой, состоящей из одной мембраны, и имеют строму, значительно более плотную, чем матрикс окружающей цитоплазмы. Липидные глобулы диаметром 0.1—0.2 мкм могут встречаться в значительных количествах. В цитоплазме большое количество рибосом, обычно собранных в полисомы. В некоторых случаях в цитоплазме наблюдались бактерии. В участке цитоплазмы около бактерии имеется электронносветлая зона шириной до 0.1 мкм.

Для цист *B. caudatus* характерно наличие оболочки толщиной до 100 нм, имеющей овальную форму. Цитоплазматическая мембрана под оболочкой цисты примыкает к ней только в некоторых местах и на поперечных срезах выглядит сильно волнистой (рис. 9). Матрикс цитоплазмы выглядит значительно более плотным, чем таковой цитоплазмы нормальных жгутиконосцев. В нем равномерно распределены рибосомы. В ультраструктуре митохондрий и кинетопласта существенных изменений не наблюдалось. Под оболочкой цисты сохраняются жгуты (рис. 10).

*Pleuromonas jaculans*, как и *Bodo caudatus*, ограничен цитоплазматической мембраной, которая на поперечных срезах часто выглядит волнистой. Жгутиковый карман менее глубокий. Пелликулярные микротрубочки встречаются значительно реже и наблюдаются главным образом в месте расположения жгутикового кармана. Кинетопласт находится под базальными телами и имеет типичную ультраструктуру. С ним связаны митохондрии, которых значительно меньше, чем у *B. caudatus*. Цитостом начинается от ротовой полости и кончается в цитоплазме. Как и у *B. caudatus*, важную роль в его формировании играют микротрубочки.



В пищевых вакуолях часто встречается по 2—3 бактерии. Для ультраструктуры ядра характерно наличие ядрышек, имеющих гранулярную структуру. Хроматин компактно собран в отдельные группы, связанные с внутренней мембраной ядра. Цистерны аппарата Гольджи очень изогнуты, так что на поперечных срезах они выглядят в виде полузамкнутых колец. Рибосом в цитоплазме меньше, чем у *B. caudatus* (рис. 10, 11). Эндонлазматический ретикулум, представленный главным образом в виде цистерн, развит слабее (рис. 11, 12).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Клетки исследованных жгутиконосцев имеют типичную для эукариотов ультраструктуру. Их ядра окружены оболочкой, состоящей из 2 мембран. Перинуклеарное пространство и вакуолярная система в целом у *Pleuromonas jaculans* имеют более высокую осмотическую плотность, чем у *B. caudatus*. Фиксаторы, изотонические для этих структур у *B. caudatus*, оказались гипотоничными для *P. jaculans*. Это хорошо согласуется с выводом Б. Ф. Жукова [1] о том, что *P. jaculans* может успешно культивироваться на среде, содержащей повышенную концентрацию солей. Однако в условиях опыта жгутиконосцы культивировались на одинаковой среде.

Характерная особенность жгутиконосцев этой таксономической группы наличие кинетопласта — ДНК-содержащей органеллы, являющейся частью единого митохондрия [8]. У *Bodo caudatus* и *Plouromonas jaculans* ультраструктура кинетопласта примерно одинакова. Наличие кинетопласта у *P. jaculans* раньше считалось спорным вопросом [1, 2]. Однако после проведенных электронномикроскопических исследований можно с уверенностью констатировать его наличие и у этого жгутиконосца. У обоих видов жгутиконосцев с кинетопластом связан митохондрийон, который у *Bodo caudatus* развит значительно сильнее. Электронноплотные тела в митохондриях морфологически подобны таким же структурам, наблюдавшимся в митохондриях инфузорий при голодании [4]. У обоих видов жгутиконосцев кинетопласт находится под базальными телами жгутов. Характерная особенность жгутов — наличие параксиального стержня [9]. Аксонома и базальные тела имеют классическую ультраструктуру. Брукером [3—5] были установлены между жгутами экстрацеллюлярные связи, которые, как он считает, обеспечивают синхронность работы этих органелл во время движения. Он описывает также у некоторых видов наличие жгутиковых мастигонем. Нам не удалось наблюдать у исследованных видов этих структур.

Исследования показали, что ротовая полость и цитостом способны к значительному расширению. Это обеспечивает проглатывание значительных по размерам пищевых частиц [6]. Функционирование ротовой полости и цитостома обеспечивается, вероятно, системой микротрубочек, окружающей их. Синтон (цит. по: [4]) считает, что дальняя часть переднего жгутика способна к захватыванию бактерий, которые затем передаются к отверстию ротовой полости спиралеобразным движением. Проглатывание происходит в результате охватывающего движения ротовой полости. На некоторых снимках у начала цитостома нами наблюдались околоротовые складки, которые, вероятно, также принимают участие в заглатывании пищи. Из цитостома проглоченные бактерии поступают в пищевые вакуоли, а затем передвигаются в заднюю часть тела. Около цитостома у обоих исследованных видов имелись везикулы различного размера.

Инцистирование жгутиконосцев связано в первую очередь с образованием оболочки. При этом цитоплазма уплотнена, что происходит, вероятно, вследствие ее обезвоживания.

Бодонины являются удобным объектом для изучения влияния на клетку различных физических и химических факторов.

# ЛИТЕРАТУРА

1. Жуков Б. Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Holl. (*Protozoa*). Автореф. канд. дисс. Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1970.
  2. Жуков Б. Ф. О систематическом положении рода *Pleuromonas* Perty (подотряд *Bodonina* Holl. (*Protozoa*)). Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 10.
  3. Brooker B. E. Mastigonemes in a bodonid flagellate. — Exp. Cell. (Biol.) Res., 1965, 37.
  4. Brooker B. E. Fine structure of *Bodo saltans* and *Bodo caudatus* (*Zoomastigophora: protozoa*) and their affinities with the Trypanosomatidae. — Bull. Brit. Mus. (Natur. History) Zool., 1971, 22, 3.
  5. Brooker B. E., Preston M. The cytostome in trypanosomes and allied flagellates. — J. Protozool., 1967, 14, 41.
  6. Burzell L. A. Observations on the Proboscis—Cytopharynx Complex and Flagella of *Rhynchomonas metabolita* Pshenin, 1964 (*Zoomastigophorea: Bodonidae*). — J. Protozool., 1973, 20, 3.
  7. Hollande A. Ordre des Bodonides. — Traite de Zoologie, 1952, 1, 1.
  8. Pitelka D. R. Observations on the kinetoplast-mitochondrion and the cytostome of *Bodo*. — Exp. Cell. (Biol.) Res., 1961, 25, 4.
  9. Pyne C. K. Ultrastructure des flagelles des familles Trypanosomatidae of Bodonides. — Ann. sci. natur. Zool. et biol., anim., 1967, 12, 9.
  10. Reynolds E. S. The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. — J. Cell. Biol., 1963, 18.
-

## УСЛОВИЯ ФИКСАЦИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА СИНЕЗЕЛЕННЫМИ ВОДОРΟΣЛЯМИ

### ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА НА СВЕТУ И В ТЕМНОТЕ

Изучение интенсивности азотфиксации у водорослей, не свободных от бактерий, должно проводиться в световых и темновых условиях, что дает возможность разграничить данный процесс у этих организмов [4].

В настоящей работе исследовалась азотфиксация у *Hapalosiphon fontinalis* и *Anabaena oscillarioides* f. *torulosa* в световых и темновых условиях по принятой методике [4].

Наблюдается четкая зависимость интенсивности азотфиксации от условий предварительного освещения или затемнения (рис. 1, 2). При перенесении водорослей со света в темноту азотфиксация постепенно затухает; у анабены она полностью прекращается после 14-часового пребывания в темноте. Отмечается тесная связь между интенсивностью азотфиксации и временем выдерживания водорослей на свету и в темноте: чем дольше водоросли выдерживались в темноте, тем слабее шел процесс на свету, и наоборот, — чем продолжительнее водоросли пребывали на свету, тем интенсивнее в первые часы была азотфиксация в темноте (рис. 1, 2). После длительного выдерживания без света исследованные водоросли утрачивают способность фиксировать азот в темноте. Обязательным условием азотфиксации в темноте является предварительное освещение водорослей, в результате которого накапливаются необходимые для азотфиксации продукты АТФ, восстановители; темновая азотфиксация идет до тех пор, пока эти продукты не будут полностью израсходованы.

Исследовалось минимальное время освещения, необходимое для начала процесса азотфиксации у анабены. С этой целью водоросль предварительно выдерживалась 14 час. в темноте, затем освещалась, после чего снова переносилась на 2 часа в темноту. Условия опыта: освещенность 5000 лк, температура — 25°, расход азота-газонасителя — 30 мл/мин., водорода — 30 мл/мин., температура колонки — 35°. Минимальное время освещения водорослей, необходимое для начала азотфиксации, в условиях нашего опыта равнялось 10 мин. (рис. 3). При повышении чувствительности хроматографа эта величина, по-видимому, существенно уменьшится.

### РОЛЬ ГЕТЕРОЦИСТ В ФИКСАЦИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА

В настоящее время нет единого мнения относительно роли гетероцист в фиксации молекулярного азота синезелеными водорослями. Некоторые исследователи отводят им основную роль в азотфиксации и считают их центрами нитрогеназной активности [6—8]. Другие полагают, что гетероцисты не принимают участия в этом процессе, а центр нитрогеназной активности сосредоточен на фотосинтезирующих ламеллах вегетативных клеток [5, 9].

Эти две противоположные точки зрения основываются на исследованиях, в которых гетероцисты тем или иным способом (в результате дезинтеграции водоросли) освобождались от вегетативных клеток. Наблюдения над естественным материалом без нарушения целостности организма не проводились.

Хотя роль гетероцист в фиксации водорослями азота экспериментально окончательно и не установлена, отмечается удивительное совпадение: все водоросли, фиксирующие молекулярный азот, имеют

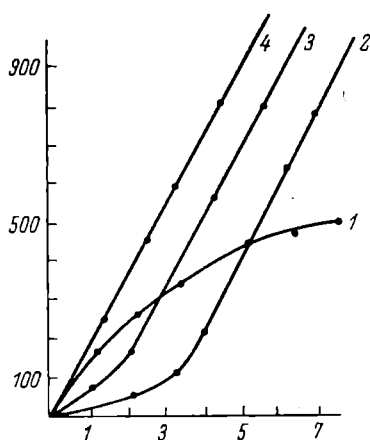


Рис. 1. Интенсивность фиксации молекулярного азота *Harposiphon fontinalis* при различных условиях освещенности.

1 — в темноте с водорослью, адаптированной к свету (8 тыс. лк), 2 — на свету (10 тыс. лк) с водорослью, выдержанной перед опытом 7 час. в темноте, 3 — на свету (10 тыс. лк) с водорослью, выдержанной перед опытом 5 час. в темноте, 4 — на свету (10 тыс. лк) с водорослью, адаптированной к данной освещенности. По оси ординат — интенсивность азотфиксации, относительные единицы; по оси абсцисс — время, часы.

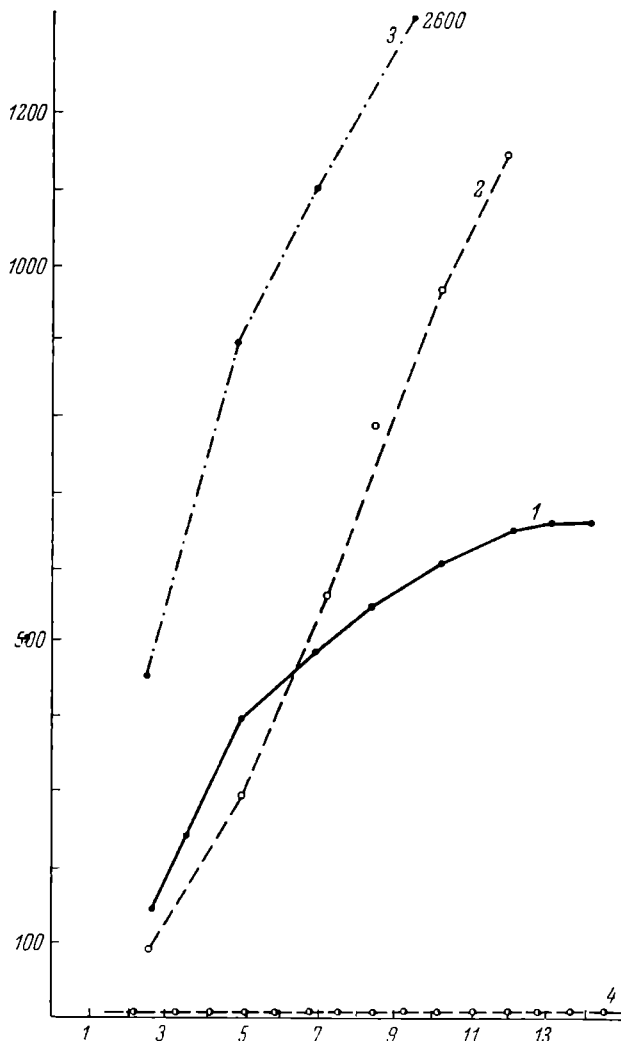


Рис. 2. Интенсивность фиксации молекулярного азота *Anabaena oscillarioides* при различных условиях освещенности.

1 — в темноте с водорослью, адаптированной 14 час. к свету (5000 лк), 2 — на свету (5000 лк) с водорослью, выдержанной перед опытом 14 час. в темноте, 3 — на свету (5000 лк) с водорослью, адаптированной к данной освещенности, 4 — в темноте с водорослью, выдержанной перед опытом 14 час. в темноте. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

гетероцисты. На способность безгетероцистных форм водорослей фиксировать азот указывается лишь в нескольких работах. Для этого необходимы анаэробные или же микроаэрофильные условия [8, 10].

В настоящей работе исследовалась азотфиксация у одних и тех же видов водорослей, имеющих гетероцисты, и без гетероцист.

Азотфиксация изучалась в аэробных условиях в газовой смеси следующего состава:  $C_2H_2$  (0.1 атм.),  $O_2$  (0.2 атм.),  $CO_2$  (0.02 атм.), аргонем давление доводилось до 1 атм.

*Anabaena variabilis* — типичная форма, имеет гетероцисты. Безгетероцистная водоросль была получена из лаборатории Московского университета. Способность образовывать гетероцисты была утрачена, вероятно,

в результате обработки водоросли антибиотиками и ультрафиолетовыми лучами с целью получения бактериально-чистой культуры. На безазотистой среде рост отсутствовал. Безгетероцистная форма *A. variabilis* не обладала способностью фиксировать молекулярный азот (рис. 4).

*Sphaeronostoc zetterstedtii* — колониальная водоросль с крепким перидермом. Трихомы расположены в слизи (рис. 5). Данный вид был выделен из рыбоводного пруда Института биологии внутренних вод АН СССР. Вегетативное размножение происходит двумя способами — перетяжкой колоний и посредством гормогониев. В последнем случае слизь в колонии растворяется, трихомы приобретают подвижность и отрываются от гетероцист, которые остаются в слизи, гормогонии при этом выходят наружу. Благодаря этому нам удалось получить большое количество водорослей,

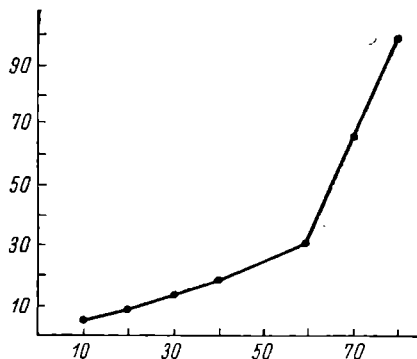


Рис. 3. Зависимость азотфиксации водорослей от продолжительности экспозиции на свету.

По оси ординат — азотфиксация, относительные единицы; по оси абсцисс — время, мин.

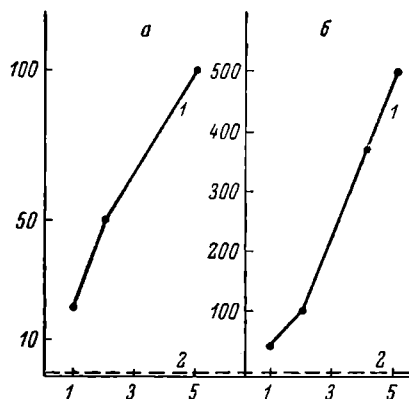


Рис. 4. Азотфиксация у водорослей с гетероцистами (1) и без них (2).

а — *Sphaeronostoc*, б — *Anabaena*. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

совершенно свободных от гетероцист (рис. 6). После периода активного движения гормогонии распадаются на отдельные клетки, каждая из которых может дать новую колонию (рис. 5—8, см. вклейки).

Фиксация молекулярного азота у водорослей с гетероцистами была значительной, а у безгетероцистных форм она отсутствовала (рис. 4).

*Stratonostoc cuticulare* выделен с листьев водного растения *Najas tenussima*, на которых водоросль эпифитировала в форме темно-синих дисков с аморфной структурой (рис. 7). Гетероцисты и вегетативные клетки в этих дисках не просматривались. В таком виде определить водоросль было невозможно. Поэтому мы попытались проследить за ее развитием. С этой целью листочки с водорослями мелко нарезались и помещались в безазотистую среду. Через 3 суток отмечалась фрагментация дисков на участки, каждый из которых в результате серии делений формировался в нить *Stratonostoc cuticulare* (рис. 8). Образовавшиеся трихомы обладали активным движением. Способ дифференциации дисков в описанном случае напоминает таковой у *Sphaeronostoc* в слизистом лишайнике *Colemma ramenskii* [3]. Диски *S. cuticulare* являются приспособлением водоросли к эпифитному образу жизни на наяде и образовались, вероятно, в результате гипертрофированного разрастания гормогония. Анализ азотфиксации дисков и нормальных трихомов показал, что она в обоих случаях была довольно высокой и составляла  $6.7 \times 10^{-9}$  мг на клетку в сутки.

Таким образом, одни водоросли (*Anabaena variabilis*, *Sphaeronostoc zetterstedtii*) с утерей гетероцист не способны фиксировать молекулярный азот, другие же (*Stratonostoc cuticulare*) обладают такой способностью.

Полученные результаты не позволяют дать однозначного ответа отно-

сительно роли гетероцист в азотфиксации. Однако ясно, что отсутствие гетероцист не является безусловным показателем неспособности водорослей фиксировать молекулярный азот.

### ВЛИЯНИЕ ФЕНОЛА НА АЗОТФИКСАЦИЮ

Вопросу влияния фенола на водоросли посвящено большое количество работ. В них главным образом отражено его действие на размножение и фотосинтез водорослей. Общая закономерность действия фенола на водоросли такова: фенол в концентрации до 50 мг/л вызывает стимуляцию размножения и фотосинтеза, 55–60 мг/л — некоторое ингибирование размножения, 550–600 мг — полную остановку роста [1, 2]. Характер действия фенола на фиксацию молекулярного азота синезелеными водорослями не изучен.

Нами изучалось влияние фенола на азотфиксацию *Anabaena spiroides* на свету и в темноте. Определение азотфиксации производилось по вышеописанной методике. Перед опытом водоросль находилась 15 час. на свету, а затем использовалась в опыте с фенолом на свету и в темноте. Условия опыта: освещение — 5000 лк, температура — 25°, экспозиция — 24 часа. Фенол в концентрации 0.5–50 мг/л на свету вызывал стимуляцию азотфиксации, достигавшую более 200%. В темноте стимуляция не отмечалась. Начало ингибирования азотфиксации как на свету, так и в темноте приходится на одни и те же величины — 55–60 мг/л, а ее полная остановка наблюдалась при 80–90 мг/л фенола (рис. 9). Отсутствие стимуляции азотфиксации в темноте указывает на то, что этот процесс в данных условиях фенолом не затрагивался.

Стимуляция азотфиксации на свету, по-видимому, обусловлена положительным влиянием фенола на фотосинтез, в процессе которого синтезируется дополнительное количество продуктов, необходимых для азотфиксации, — восстановителей и АТФ.

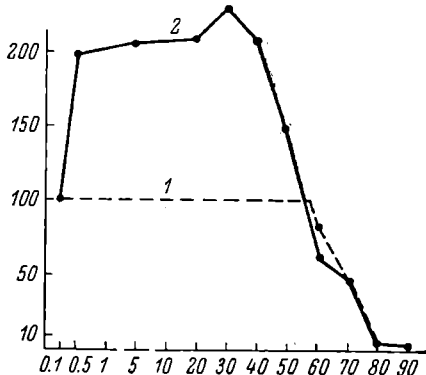


Рис. 9. Влияние фенола на азотфиксацию *Anabaena spiroides*.

1 — азотфиксация в темноте, 2 — на свету. По оси ординат — азотфиксация, % к контролю; по оси абсцисс — концентрация фенола, мг/л.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Костяев В. Я. Действие фенола на водоросли. — В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. М.—Л., «Наука», 1973.
2. Лукина Г. А. Действие малых доз фенола на фотосинтез хлореллы. — В кн.: Влияние фенола на гидробионтов. М.—Л., «Наука», 1973.
3. Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936.
4. Саралов А. И., Костяев В. Я. Интенсивность фиксации молекулярного азота синезелеными водорослями и бактериями. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, 23.
5. Fay P., Walsby A. E. Metabolic activities of isolated heterocysts of the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. — Nature, 1966, 209, 5018.
6. Kulasekari S. A., Lang N. G., Fay P. The heterocysts of blue-green algae. III. Differentiation and nitrogenase activity. — Proc. Roy. Soc. London, 1972, 181, 1063.
7. Pearson I. E., Kingsbury I. M. Culturally induced variation in four morphologically diverse blue green algae. — Amer. J. Bot., 1966, 53, 2.
8. Stewart W. D. P., Lex M. Nitrogenase Activity in Blue-green Alga *Plectononema boryanum* Strain 594. — Arch. Microbiol., 1970, 73, 3.
9. Wolk C. P. Evidence of a role of heterocysts in the sporulation of a blue-green alga. — Amer. J. Bot., 1966, 53, 3.
10. Wyatt I. T., Silvey I. K. G. Nitrogen fixation by *Gloeocapsa*. — Science, 1969, 165.

## ВЛИЯНИЕ ЖЕЛЕЗА НА ЗЕЛЕННЫЕ И СИНЕЗЕЛЕННЫЕ АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ ВОДОРОСЛИ

Железо входит в состав специфических ферментов, участвующих в реакциях фотосинтеза и дыхания растительной клетки. При нарушении процесса использования железа наблюдается расстройство работы пигментного аппарата. Железосодержащие ферменты непосредственно участвуют в синтезе хлорофилл-белкового комплекса, с одной стороны, являются катализаторами в процессе синтеза порфириновой части пигмента, а с другой, — играют важную роль в синтезе белка [14]. Негеминовое железо входит в активный центр железосодержащего белка-ферродоксина — первичного акцептора электронов в фотохимической реакции.

В настоящее время пристальное внимание уделяется вопросу об участии ферродоксина в фиксации молекулярного азота и в восстановлении окисленных форм этого элемента [12, 15]. Основной фермент, осуществляющий фиксацию молекулярного азота — нитрогеназа, в общей сложности содержит 19 атомов негеминового железа [4].

Несмотря на громадную роль железа в физиологии растительной клетки его влияние на водоросли, в особенности на фиксирующие молекулярный азот, исследовано далеко не достаточно [1]. Изучение роли железа в метаболизме водорослей представляет большой интерес в связи с массовым развитием в водоемах отдельных представителей синезеленых водорослей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использовались 3 вида альгологически чистых водорослей: зеленая *Dictyosphaerium pulchellum* и синезеленые *Anabaena spiroides*, *A. oscillarioides* f. *torulosa*. Водоросли культивировались круглосуточно на среде Чу-10 в люминестате при 25° и освещенности 5000 лк. В опытах исследовались различные формы железа —  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ ,  $\text{FeCl}_3$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + 40$  мг/л ЭДТА,  $\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7 \times \text{H}_2\text{O}$ . После экспозиции в течение 10—14 дней водоросли анализировались на сухой вес, содержание пигментов, накопление железа и азотфиксацию. Определение пигментов проводилось по стандартным методикам [16, 17] на СФ-4 или СФ-10.

Химический анализ биомассы водорослей на содержание железа проводился следующим образом. Суспензия тщательно перемешивалась и профильтровывалась (50 мл) через мембранный фильтр № 4. Осадок водорослей на фильтре промывался 0.1-н раствором лимонной кислоты и дистиллированной водой. Сжигание осадка производилось персульфатным методом. Фильтр с водорослями помещался в пробирку из кварцевого стекла, добавлялся 1 г персульфата калия, 25 мл дистиллированной воды и 0.5 мл серной кислоты (1 : 1). Пробирки выдерживались 1 час на кипящей водяной бане. Дальнейший анализ на общее растворенное железо проводился роданидным методом.

Азотфиксация у синезеленых водорослей определялась ацетиленовым методом на газожидкостном хроматографе «Хром-3». Суспензию водорослей (12 мл) разливали в прозрачные стеклянные сосуды объемом 40 мл с силиконовой пробкой и пластмассовым колпачком с 2 отверстиями для инъекционных игл. С помощью игл сосуды вакуумировались и заполнялись газовой смесью следующего состава:  $\text{C}_2\text{H}_2$  (0.1 атм.),  $\text{O}_2$  (0.2 атм.),  $\text{CO}_2$  (0.002 атм.), введением аргона давление доводилось до 1 атм. Подгото-

вленные таким образом склянки в 2 повторностях выдерживались в течение определенного времени в горизонтальном положении в климатической камере «Feutron» при 25° и освещенности 5000 лк (лампы ЛДС), после чего водоросли фиксировались раствором сулемы. Из склянок отбиралось 0.5 мл газовой смеси на анализ в хроматографе с пламенно-ионизационным детектором. Хроматографическая колонка заполнялась твердым носителем «Полисорб-1» с 10%-й жидкой фазой (1,2,3 — трис-бестоциантоксипропан). Температура колонки составляла 35°, расход азота-газонасителя — 30 мл/мин., водорода — 30 мл/мин. По величине пика соответствующего этилену определялось количество фиксированного азота.

Для электронномикроскопического исследования водоросли отфильтровывались на мембранном фильтре № 4 и фиксировались в течение 3 час. в 3%-м глютаральдегиде на фосфатном буфере с pH 6.8. После 2-часовой промывки в фосфатном буфере на нем же производилась постфиксация в течение 16 час. Затем производилось обезвоживание в спиртах возрастающей концентрации, в процессе которого материал контрастировался в 25%-м спирте уранилацетатом. Все операции до концентрации 96%-м спиртом проводились при 0°. После пропитки в окиси пропилена производилась заливка в арамидит. Ультратонкие срезы приготавливались на ультрамикротоме LKB. Срезы нормальных водорослей и водорослей, выращенных на среде без железа, исследовались на электронном микроскопе «Tesla BS-613».

### Накопление железа водорослями

Накопление железа в клетках водорослей зависит от формы его соединения. При одинаковых количествах железа в питательной среде

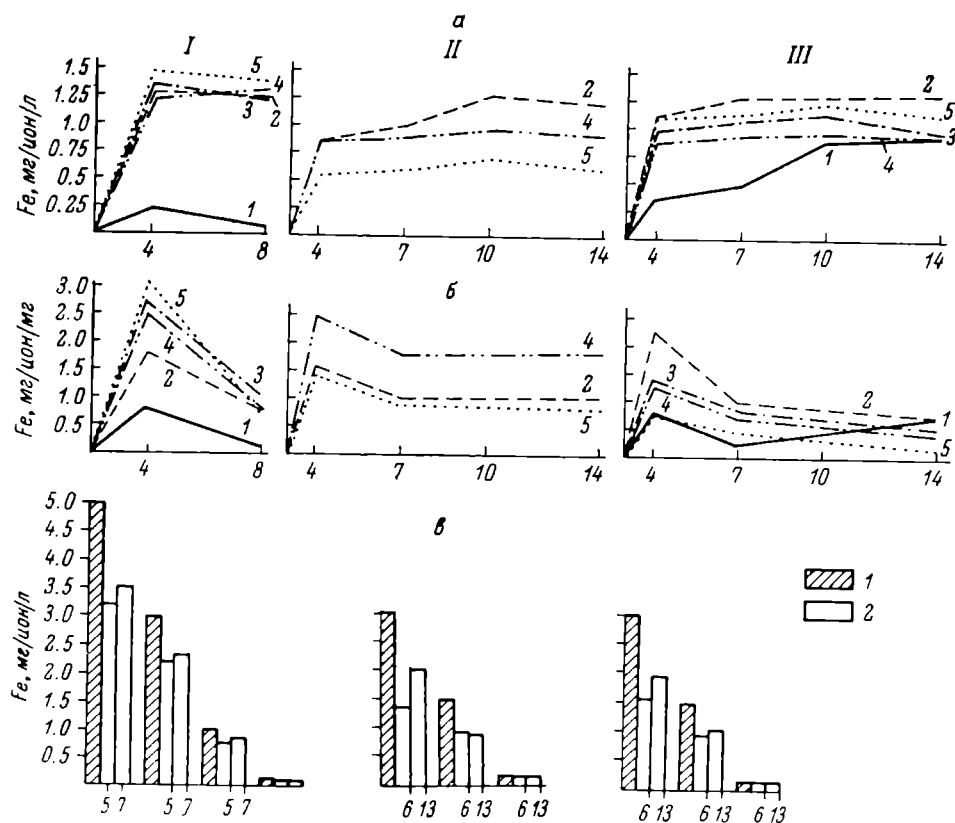


Рис. 1. Накопление водорослями различных форм железа.

а — в процессе роста, б — на мг сухого веса, в — накопление различных концентраций железа в формах  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$  (I) и  $\text{FeCl}_3$  (II, III).  
I — *Anabaena oscillarioides* f. *tarulosa*, II — *A. spiroides*, III — *Dictyosphaerium pulchellum*.  
I' — внесено железо, 2' — накопление железа водорослями. 1 —  $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ , 2 —  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , 3 —  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$ , 4 —  $\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot \text{H}_2\text{O}$ , 5 —  $\text{FeCl}_3$ . По оси абсцисс — дни.

(1.5 мг-ион/л) влияние различных форм железа на все 3 вида водорослей различно. У *Dictyosphaerium pulchellum* на 5-й день опыта содержание железа в клетках возросло от исходного (около нуля) до 1.07 мг-ион/л



для сульфата и хлорида железа, до 0.83—0.95 для  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  и лимоннокислого железа и 0.33 мг-ион/л для гидрата окиси железа. Затем темпы накопления для хлорида и лимоннокислого железа замедлялись, для  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  и сульфата железа оставались прежними, а для гидрата железа резко возрастали. После 11 дней опыта концентрация хлорида железа и  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  в клетках водорослей снижалась, а для лимоннокислого железа оставалась почти неизменной.

У *Anabaena spiroides* на 5-й день опыта содержание цитрата и сульфата железа было одинаковым и составляло 0.85 мг-ион/л, а для хлорида железа — 0.55 мг-ион/л. Далее происходило постепенное увеличение количества железа в клетках для всех форм его соединений. Максимальным оно было для сульфата железа, составив 1.25 мг-ион/л. У *Anabaena oscillarioides* в течение 5 дней резко увеличивалось содержание в клетках водорослей всех форм железа, исключая гидрат окиси железа. Наибольшее его накопление наблюдалось в суспензии с хлоридом железа, составив 1.47 мг-ион/л. Близкие величины получены для  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$ , цитрата и сульфата железа (1.2—1.35 мг-ион/л). Менее всего использовалась гидратная форма железа, содержание железа в клетках водорослей не превышало 0.22 мг-ион/л.

Анализ содержания железа в пересчете на 1 мг сухого веса водорослей показывает, что его интенсивное накопление идет в первые дни опыта. В течение последующих дней наблюдается резкое снижение содержания железа в единице сухого веса, вызванное возрастанием биомассы, общее количество железа при этом продолжает оставаться постоянным. Когда рост водорослей замедляется, содержание железа в единице сухого веса изменяется незначительно.

В процессе роста *A. spiroides* и *D. pulchellum* наиболее полно утилизируется железо в форме  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , а для *A. oscillarioides* характерно более полное усвоение хлорида железа. Однако в пересчете на единицу сухого веса указанные закономерности не сохраняются: у *A. spiroides* накапливалось в основном цитратное железо, а у *D. pulchellum* и *A. oscillarioides* — хлорид железа (рис. 1).

В опытах, где исследовалось влияние на *A. spiroides* концентраций  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , на *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* —  $\text{FeCl}_3$ , установлено, что поглощение внесенного железа было приблизительно одинаковым (60—70% от внесенного). В пересчете на единицу сухого веса наибольшее количество железа у водорослей накапливалось при 1—1.5 мг/л.

### Влияние железа на накопление биомассы водорослей

Из результатов исследований (рис. 2) видно, что разные виды водорослей реагировали на одни и те же формы железа неодинаково. Так, для *A. spiroides* максимальное накопление биомассы отмечалось при внесении сернокислого железа, а для *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* — при наличии в среде хлорида железа. Рост *A. spiroides* при внесении сернокислого железа вместе с 40 мг/л ЭДТА и гидрата окиси железа практически отсутствовал. Для *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* при внесении указанных форм железа было характерно накопление довольно большой биомассы. После установления оптимальных форм железа для роста исследованных водорослей было испытано влияние концентраций этих форм железа на рост водорослей. Максимальный рост *A. spiroides* отмечался при 0.15—3.0 мг/л, *A. oscillarioides* — 3—5 мг/л, *D. pulchellum* — 1.5—3 мг/л железа (рис. 2). Таким образом, наиболее оптимальными концентрациями для роста исследованных водорослей являются 0.15—3.0 мг/л железа. Минимальный рост у водорослей отмечен в среде без железа. Возможность роста у некоторых водорослей в течение первых суток опыта в среде без железа объясняется, вероятно, внутренними ресурсами этого элемента в клетке, которые были ранее накоплены при культивировании на среде

с железом. Этот же факт указывает также на пониженную требовательность к железу у *A. oscillarioides* и *D. pulchellum*. Наиболее отрицательно на отсутствие железа реагировала *A. spiroides*.

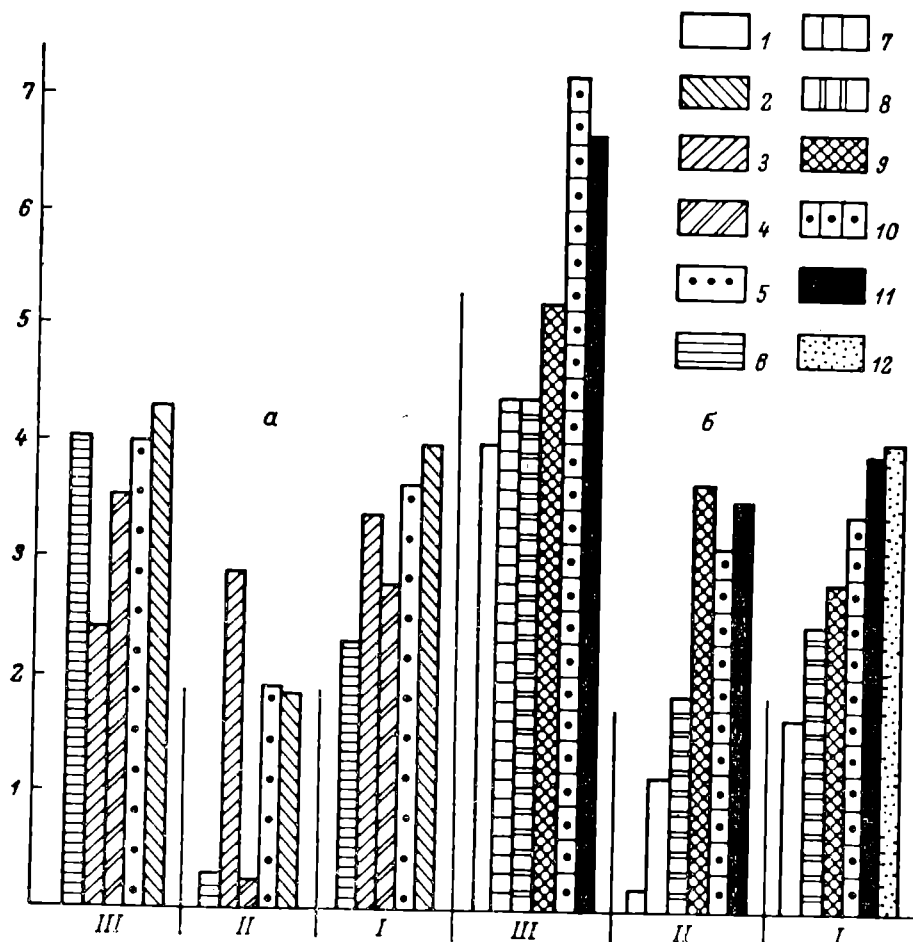


Рис. 2. Влияние различных форм железа на накопление биомассы водорослей. а — различные формы железа, б — различные концентрации железа в формах  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$  и  $\text{FeCl}_3$ . 1 — отсутствие железа, 2 —  $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ , 3 —  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , 4 —  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$ , 5 —  $\text{Fe C}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot \text{H}_2\text{O}$ , 6 —  $\text{FeCl}_3$ , 7 — 0.0015 мг/ион/л, 8 — 0.015, 9 — 0.15, 10 — 1.5, 11 — 3.0, 12 — 5.0 мг/ион/л. По оси ординат — сухой вес водорослей, мг на 100 мл среды. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

### Реакция пигментного комплекса водорослей на железо

Исследованные водоросли различались по общему уровню содержания пигментов (см. таблицу). Наибольшее количество хлорофилла характерно для *A. oscillarioides* на среде с  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ . У *D. pulchellum* этот уровень ниже почти в 3 раза. Еще ниже содержание пигментов в единице сухого веса на этой же среде у *A. spiroides*. Видимо, это и обусловило характер ответной реакции водорослей на это соединение железа. Внесение его в формах  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ ,  $\text{FeCl}_3$  и цитрата привело в общем к сходным результатам. Различие в содержании хлорофилла невелико — в пределах ошибки определения. Физиологическое состояние, судя по отношению концентрации каратиноидов к хлорофиллу, почти не меняется.

Добавление ЭДТА в среду оказывает положительное влияние на синтез хлорофилла только у *A. oscillarioides*. У *D. pulchellum* это добавление приводит к падению содержания хлорофилла в единице сухого веса.

Влияние различных форм и концентраций железа на пигменты водорослей

Формы и концентрации железа	Пигменты, мкг/мг сухого веса в 100 мл среды						
	<i>D. pulchellum</i>		<i>A. spiroides</i>		<i>A. oscillarioides</i>		
	<i>a</i>	<i>κ/a</i>	<i>a</i>	<i>κ/a</i>	<i>a</i>	<i>φ</i>	<i>κ/a</i>
$\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$	4.65	0.69	3.3	1.22	9.5	0.16	0.68
$\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$	1.42	1.7	—	—	12.4	0.20	0.63
$\text{FeCl}_3$	3.95	0.77	2.45	1.02	11.8	0.21	0.6
$\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot \text{H}_2\text{O}$	3.0	0.68	3.15	1.11	10.0	0.16	0.67
$\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$	1.97	0.93	2.0	1.56	8.9	0.10	1.3
0.0	—	—	2.1	3.1	3.20	0.03	1.35
0.0015	3.7	0.8	—	—	3.50	—	1.40
0.015	3.7	0.8	—	—	5.10	0.08	1.09
0.15	5.9	0.9	2.6	1.0	12.0	0.12	0.73
1.5	4.2	0.9	3.0	1.2	10.8	0.17	0.75
3.0	2.7	1.0	2.9	1.1	9.3	0.13	0.64
5.0	—	—	—	—	7.7	0.10	0.80

Отношение каратиноидов к хлорофиллу, равное 1.7, свидетельствует о неблагоприятных условиях роста. У *A. spiroides* внесение  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  вызывало на 2—3-и сутки опыта лизирование клеток. Внесение в питательную среду слаборастворимого гидрата окиси железа во всех

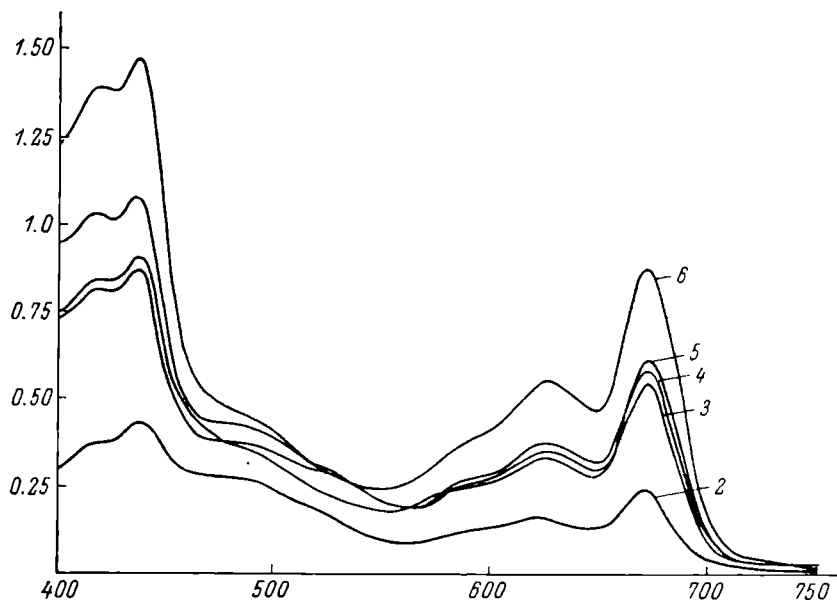


Рис. 3. Спектральная характеристика *Anabaena oscillarioides* f. *torulosa*, выращенной на различных формах железа.

По оси ординат — оптическая плотность; по оси абсцисс — длина волн, ммк.  
Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

случаях приводит к заметному угнетению синтеза хлорофилла, усилению каротиногенеза и увеличению соотношения каратиноиды / хлорофилл. Интересно, что при добавлении гидрата окиси железа биомасса *D. pulchellum* заметно не уменьшалась по сравнению с оптимальным вариантом, хотя содержание хлорофилла снизилось на 50%. У синезеленых водорослей (*A. spiroides* и *A. oscillarioides*) в среде с гидратом окиси железа концентрация хлорофилла снизилась на 20 и 23% соответственно, тогда

как биомасса уменьшилась у *A. spiroides* в 45 раз, а у *A. oscillarioides* почти в 2 раза (рис. 2).

Приведенные данные по относительному содержанию фикоцианина у *A. oscillarioides* также подтверждают, что гидрат окиси железа мало-доступен для водорослей, в результате чего подавляется синтез фикоцианина (см. таблицу, рис. 3, 4). Любопытно, что во многих случаях изменения в содержании пигментов не соответствуют таковым в биомассе. Вероятно, это объясняется тем, что функции железа в метаболизме клетки многообразны и реакция водорослей на его недостаток различна.

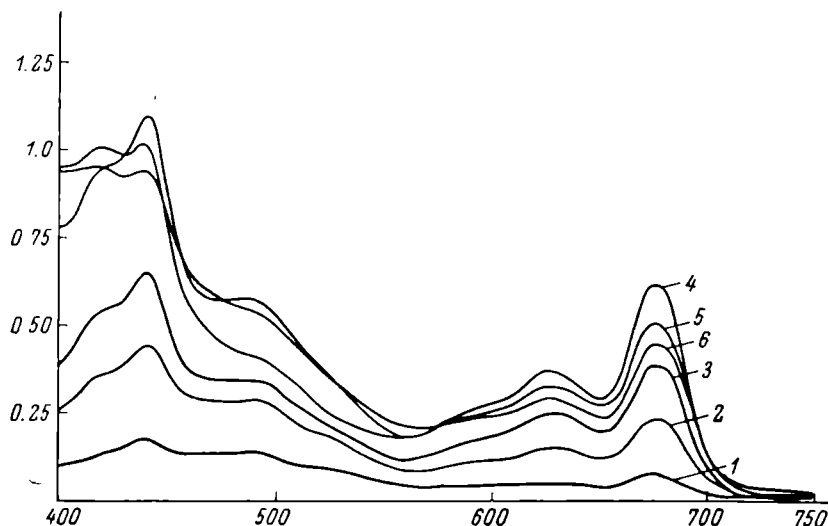


Рис. 4. Спектральная характеристика *Anabaena oscillarioides* f. *torulosa*, выращенной на различных концентрациях железа.

1 — контроль, 2 — 0.015 мг/ион/л, 3 — 0.15, 4 — 1.5, 5 — 3.0, 6 — 5.0 мг/ион/л. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Определенный интерес представляют данные по внесению оптимальных концентраций железа для культивирования водорослей. Оптимальная концентрация железа для синтеза хлорофилла у *A. oscillarioides* 0.1 мг/л, а у *A. spiroides* — 1.5 мг/л, т. е. вторая водоросль более требовательна к железу. Отсутствие железа в среде у обоих видов синезеленых водорослей вызывает типичный хлороз — усиление каротиногенеза, увеличение соотношения каратиноиды/хлорофилл (см. таблицу, рис. 3, 4).

Результаты определения хлорофилла у *D. pulchellum* показали, что во всех случаях при концентрациях железа 0.0015—1.5 мг/л соотношение каратиноиды / хлорофилл изменялось в пределах 0.8—0.9. Максимальный синтез хлорофилла (5—9 мкг/л) отмечался при концентрации 0.15 мг/л. Повышение содержания в среде железа привело к угнетению синтеза хлорофилла почти в 2 раза, а доля каратиноидов возросла (см. таблицу).

#### Влияние железа на фиксацию молекулярного азота *A. spiroides* и *A. oscillarioides* f. *torulosa*

Максимальная величина фиксации молекулярного азота в расчете на 1 мг сухого веса у обоих видов водорослей отмечалась в вариантах с хлорным железом. В опытах с гидратом окиси железа у обоих водорослей азотфиксация была минимальной. При добавлении  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  у *A. spiroides* азотфиксация отсутствовала (подавление роста), а у *A. oscillarioides* она была значительной (рис. 5). Представление о роли исследованных форм железа в азотфиксации могут дать результаты кратковре-

менного 5-часового опыта (рис. 5,  $a'$ ). Минимальная фиксация отмечена при отсутствии железа, а максимальная ее величина — при добавлении хлорида железа.

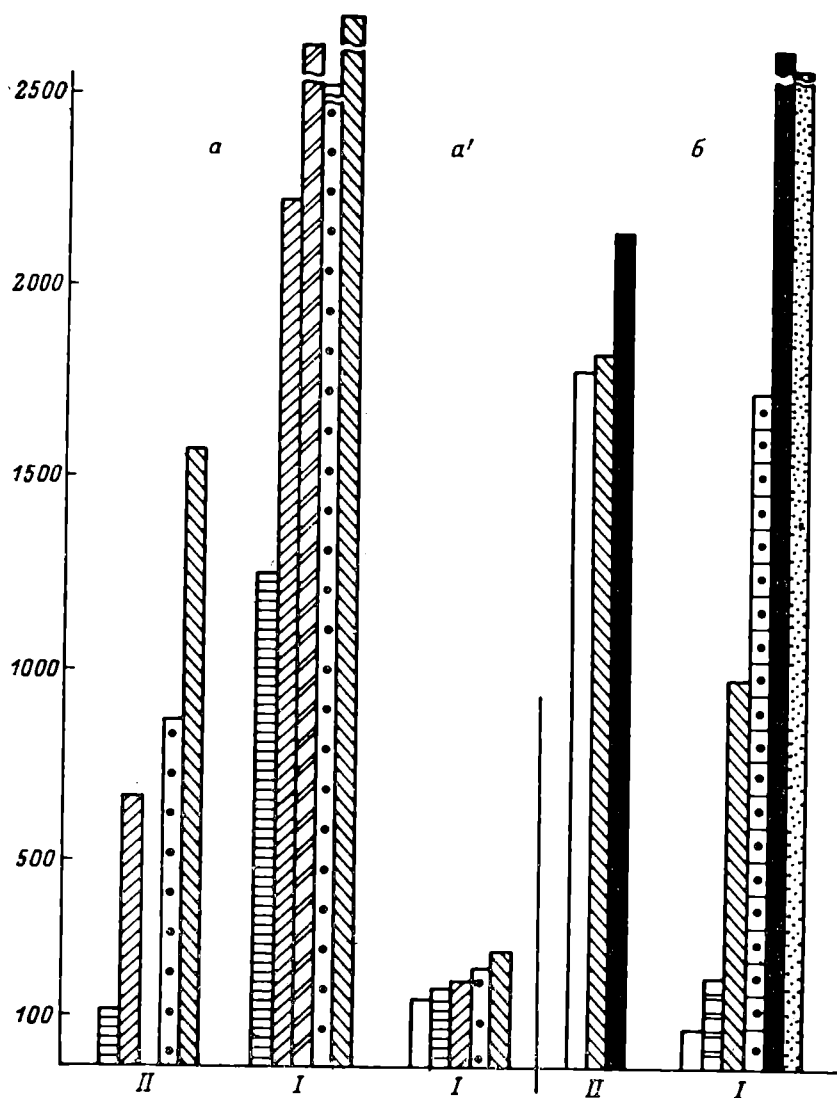


Рис. 5. Влияние различных форм железа на фиксацию молекулярного азота водорослями.

$a$  — различные формы железа,  $b$  —  $\text{FeCl}_3$  в различных концентрациях.  $a'$  — кратковременный опыт. По оси ординат — количество фиксированного азота, мг/мг в сутки. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Оптимальной концентрацией железа для азотфиксации *A. spiroides* и *A. oscillarioides* является 3 мг/л (рис. 5). Из данных по динамике процесса азотфиксации в среде с железом и без железа следует, что в вариантах без железа азотфиксация прекращалась на 4-й день, в среде с железом она была значительной и достигала максимума на 5-й день (рис. 6).

#### Влияние железа на ультраструктуру *Anabaena oscillarioides* f. *torulosa*

Изучалась ультраструктура *A. oscillarioides*, выращенной в среде с железом и без железа. У водоросли, выращенной в среде с железом, вегета-

тивные клетки *Anabaena* окружены оболочкой, состоящей из 3 электронноплотных слоев. В местах соединения двух вегетативных клеток 2 наружных электронноплотных слоя соседних клеток сливаются таким образом, что общая для этих клеток стенка выглядит также в виде 3 электронноплотных слоев. Фотосинтетический аппарат занимает весь объем клетки, кроме центральной ее части, в которой находится нуклеоид. Он состоит из характерных для синезеленых водорослей ламелл, не собранных в граны (рис. 7).

Расположение ламелл несколько отличается от общеизвестного. Для *A. oscillarioides* характерно ажурное расположение ламелл, когда, изгибаясь в различных направлениях, они образуют полузамкнутое пространство, равномерно распределяясь в объеме клетки, кроме центральной ее части, где мембран не наблюдается. Матрикс цитоплазмы клетки

зернистый. В нем равномерно распределены рибосомы. Наблюдаются осмиофильные глобулы диаметром не более 30 нм, а также иногда мезосомы, связанные с внутренней мембраной оболочки. Кроме того, встречаются

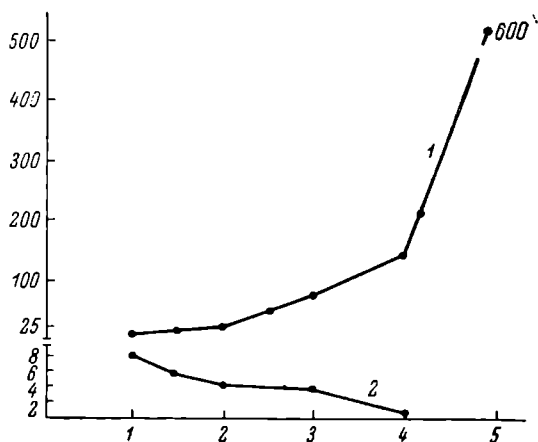


Рис. 6. Интенсивность азотфиксации *Anabaena spiroides* на среде с железом (1) и без железа (2).

По оси ординат — азотфиксация, относительные единицы; по оси абсцисс — дни.

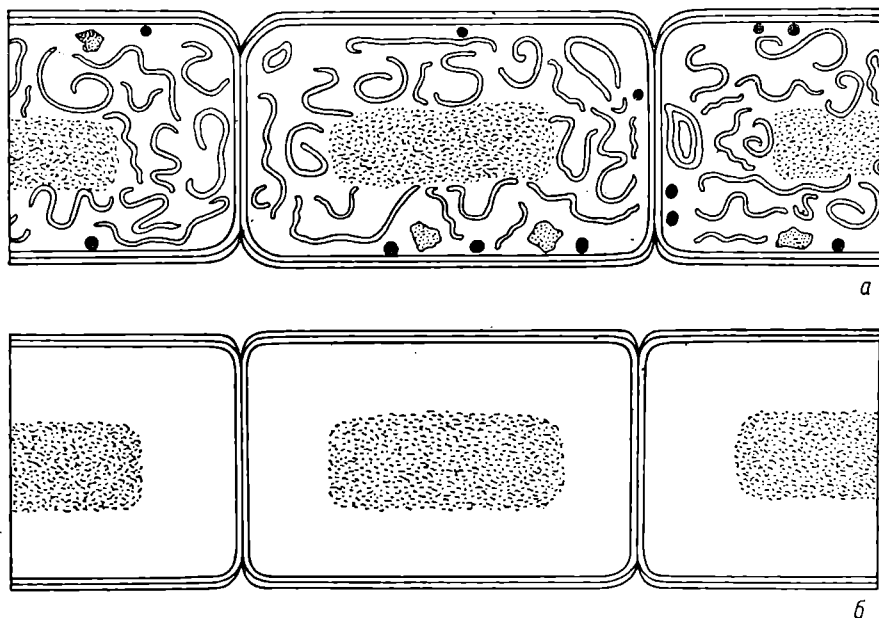


Рис. 7. Ультратонкое строение *Anabaena oscillarioides* f. *torulosa*, выращенной на среде с железом (а) и без железа (б).

включения размером 200—300 нм с меньшей электронной плотностью, чем осмиофильные глобулы. Обычно они имеют овальную форму с очень неровной поверхностью — с выступами. ДНК-содержащая зона — нук-

леоид — занимает центральную часть клетки. На поперечных срезах эта зона выглядит в виде скоплений вещества овальной формы, имеющего более высокую плотность, чем матрикс цитоплазмы. В светлых участках наблюдаются рибосомы.

Гетероцисты отличаются от вегетативных клеток в первую очередь наличием толстой оболочки, формирующейся снаружи от цитоплазматической мембраны. Между вегетативной клеткой и гетероцистой имеется плазмодесменный канал. Цитоплазма гетероцист выглядит значительно менее дифференцированной, чем цитоплазма вегетативных клеток. Таким образом, синезеленая водоросль *A. oscillarioides* f. *torulosa* имеет типичную для прокариотного организма ультраструктуру.

Электронномикроскопическое исследование хлоротичных водорослей показало, что их ультраструктура сильно отличается главным образом отсутствием ламелл фотосинтетического аппарата. Отсутствие их у хлоротичных растений связано с тем, что при недостатке железа блокируется синтез хлорофилла. Это доказывает то, что, как и у высших растений, хлорофилл у синезеленых водорослей является важнейшим компонентом четвертичной структуры мембран ламеллярной системы фотосинтетического аппарата.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты позволили выявить особенности реакции исследованных водорослей на разные концентрации различных форм соединений железа. Максимальное накопление железа водорослями отмечалось на 5-й день опыта. Затем этот процесс замедлялся и содержание железа на единицу сухого веса резко падало. *A. spiroides* наиболее полно усваивала железо в форме  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , а *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* —  $\text{FeCl}_3$ . Последние 2 вида усваивали железо практически полностью (1.25 и 1.47 мг-ион/л от внесенного 1.5 мг-ион/л). Менее всего усваивалась гидратная форма железа и сернокислое железо в комплексе с 40 мг/л ЭДТА (*A. spiroides*). Интенсивность роста водорослей при внесении указанных форм железа соответствовала в основном степени усвоения железа, хотя в пересчете концентрации усвоенного железа на 1 мг сухого веса у *A. spiroides* эта корреляция не сохранялась. У данной водоросли максимальное потребление железа отмечалось при внесении его в форме цитрата. В этом случае накопление железа в клетках, по-видимому, не свидетельствовало о его интенсивном усвоении, так как активность железа определяется исключительно формой нахождения (лабильностью) его в растении [6]. На внесение гидрата железа и  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  *A. spiroides* реагировала отрицательно — в данных условиях рост практически отсутствовал. Другие же виды водорослей (*A. oscillarioides* и *D. pulchellum*) при внесении указанных форм железа дали значительные приросты биомассы.

Известно, что ЭДТА при минимальных концентрациях железа прочно связывает его и тем самым снижает доступность железа для некоторых растений. Из этого следует, что *A. spiroides* по сравнению с *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* не обладает способностью усваивать железо из прочносвязанных форм. *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* менее требовательны к железу и обладают способностью его усваивать из прочных комплексов.

Во многих случаях биомасса не коррелировала с концентрацией пигментов, что, вероятно, объясняется многообразием функции железа в метаболизме клетки и различной реакцией водорослей на его недостаток. Оценка действия железа на водоросли должна основываться на анализе комплекса ответных реакций водорослей на этот элемент. Среди них особое значение имеет анализ соотношения пигментов каратиноиды / хлорофилл. Известно, что растение отвечает на неблагоприятные условия усиленным биосинтезом каратиноидов [5], а отношение каратиноиды / хлорофилл может служить мерилем физиологического состояния растений [7]. Мак-

симальные величины этого отношения зафиксированы для всех водорослей в вариантах с гидратом железа и при внесении  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3 + \text{ЭДТА}$  у *A. spiroides* и *D. pulchellum*, а также при концентрациях железа 0—0.01 мг/л. Все это указывает на неблагоприятное физиологическое состояние водорослей в указанных вариантах. Поэтому следует считать наиболее благоприятной формой для усвоения *A. spiroides* сернокислую, а для *A. oscillarioides* и *D. pulchellum* — хлоридную формы железа. Оптимальными концентрациями железа для исследованных водорослей (основываясь на анализах роста, пигментов и азотфиксации) следует считать 1.5—3 мг-ион/л.

По данным Е. Е. Успенского и Гусевой К. А. [2, 3, 10], оптимальные концентрации железа для роста водорослей на среде Успенского — 0.14—2.0 мг/л. Для протококковой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* (использовалась среда Тамия) максимальный рост отмечался в интервале концентраций 5—50 мг/л [9]. Однако в указанном интервале концентраций разница в росте составляла всего 70 млн клеток, в то время как при 0.25—5.0 мг/л железа она была гораздо больше — 250 млн. Следовательно, и в данном случае оптимальными концентрациями железа для роста водорослей следует считать их значение в интервале 0.25—5.0 мг/л.

Для синезеленых водорослей *Harposiphon fontinalis*, *Anabaena variabilis*, *Calothrix elenkinii* (среда М, содержащая сернокислородное железо) было установлено, что оптимальная концентрация железа для роста водорослей — 5 мг/л [8]. Таким образом, полученные нами данные в отношении оптимальных концентраций железа для нормального развития водорослей близки к результатам других исследователей.

Отсутствие железа или его недостаток повлияли отрицательно на процесс фиксации молекулярного азота водорослями, что связано с нарушением биосинтеза пигментного аппарата и, возможно, с нарушением деятельности железосодержащей ферментной системы нитрогеназы, ответственной за азотфиксацию. Нормальная работа этой системы у водорослей в значительной степени зависит от наличия АТФ, источником которой служит фотосинтетическое фосфорилирование. Нарушение биосинтеза пигментов при дефиците железа приводит к резкому снижению этого процесса [14]. Кроме того, как было показано выше, отсутствие железа в среде приводит к деструкции фотосинтетических ламелл, что несомненно могло затронуть и основные центры азотфиксации. Известно, что в фотосинтетических ламеллах сосредоточены не только фотосинтетические пигменты, но и азотфиксирующие центры [13].

Итак, полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Оптимальными концентрациями железа для нормального развития исследованных водорослей являются 0.15—1.5 мг-ион/л. Максимальный рост *A. spiroides* наблюдался при внесении  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , а *D. pulchellum* и *A. oscillarioides* —  $\text{FeCl}_3$ .

2. Отсутствие железа или его недостаток вызывают типичный хлороз, усиление каротиногенеза и увеличение отношения каротиноиды / хлорофилл, что свидетельствует о неблагоприятном физиологическом состоянии водорослей.

3. *A. oscillarioides* f. *torulosa* и *D. pulchellum* обладают способностью усваивать железо, находящееся в прочносвязанных формах.

4. При недостатке железа в среде у водорослей происходит подавление образования фотосинтетических ламелл.

5. Установлена прямая зависимость интенсивности азотфиксации от содержания в среде железа. Максимальная ее величина у всех синезеленых водорослей отмечалась при внесении 1.5 мг-ион/л хлорида железа.



# ЛИТЕРАТУРА

1. Горюнова С. В., Ржанова Г. И., Орлеанский В. К. Синезеленые водоросли. М., «Наука», 1969.
2. Гусева К. А. Действие марганца на развитие водорослей. — Микробиол., 1937, 6.
3. Гусева К. А. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. — Тр. ВГБО, 1952, 4.
4. Любимов В. И. Биохимия фиксации молекулярного азота. М., «Наука», 1969.
5. Озолина И. А., Мочалкин А. И. Роль пигментов в защитно-приспособительной реакции растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, 1.
6. Рубин Б. А., Чернавина И. А., Карташова Е. Р. Некоторые особенности обмена железа при железо-марганцевом хлориде. — Физиол. раст., 1962, 9, 6.
7. Сиренко Л. А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, «Наукова думка», 1972.
8. Таха М. С. Влияние концентраций различных компонентов среды на рост и азотфиксацию синезеленых водорослей. — Микробиол., 1963, 32, 4.
9. Упитис В. В., Пакалне Д. С. Действие железа на рост и химический состав одноклеточных водорослей *Chlorella pyrenoidosa*. — В кн.: Микроэлементы и продуктивность растений. Рига, 1965.
10. Успенский Е. Е. Железо как фактор распределения водорослей. — Тр. Бот. ин-та МГУ, 1925.
11. Arnon D. I. Ferredoxin and photosynthesis. An iron-containing protein is a key factor in energy transfer during photosynthesis. — Science, 1965, 149.
12. Cernaghan I. E., Castle I. E. Nitrogen fixation. Ann. Rev. Plant. Physiol., 1963, 14.
13. Cox R. M. P., Fay P., Fogg G. E. Nitrogen fixation and photosynthesis in a subcellular fraction on the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. — Biochim. et biophys. acta, 1964, 88, 1.
14. Marsh H. V., Evans H. I., Matrone G. Effect of iron deficiency on Chlorophyll and Chlorophyll synthesis. — Plant physiol., 1963, 38, 6.
15. Mortenson L. E., Valentine R. C., Cernaghan I. C. An electron transport factor from *Clostridium pasteurianum*. — Biochem. et Biophys. acta, 1962, 7.
16. Parsons T. N., Strickland I. B. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining Chlorophylls and Carotenoids. — J. Marine Res., 1963, 21, 3.
17. Unesco. Monographs on oceanographic methodology. I. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Paris, 1966.

# ЛИЧИНКИ И СИСТЕМА ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМ. HYDRACHNIDAE LEACH, 1815 (ACARIFORMES)

Литература по водяным клещам достигает в настоящее время около 3000 названий. Однако среди этого громадного количества статей и книг не более 20 содержат сведения по личинкам рода *Hydrachna*.

Впервые краткое иллюстрированное описание *H. globosa* привел Дюже [11]. Тот же вид в том же веке и так же неполно переописали Крамер [13] и Норденскиольд [15]. В самом конце столетия Пирзиг [16] кратко описал личинку другого вида — *H. inermis* Piers. Первая треть XX в. не многим пополнила наши знания личинок этого рода: Пятаков [8] и Лундблад [14] кратко описали личинку *H. geographica*. Сор и Вильямсон [18] — личинку *H. leegei*, которую они определили как *H. fuscata*. Несколькими ранее Везенберг-Лунд [24] свел воедино материалы по личинкам этого рода, опубликованные в XIX в. В последние годы интерес к изучению личинок водяных клещей вообще и рода *Hydrachna* в частности оживился благодаря сводке Спаринг [19], которая обобщила ранее опубликованные данные и пополнила их собственными исследованиями. Ею описаны *H. inermis* (по Пирзигу), *H. processifera*, *H. globosa*, *H. uniscutata* (видимо, синоним предыдущего вида) и *H. cruenta*. К сожалению, уровень описаний и рисунков этого автора оказался не выше, а порою и ниже описаний и рисунков прошлого века.

В 1972 г. Прасад и Кук [17] описали личинку американского вида *H. magniscutata*. Наконец, в самое последнее время вышла из печати работа Дэвидса [10], в которой автор описывает личинок двух видов — *H. coniecta* и *H. skorikowi*. К сожалению, несмотря на то что автору были известны наши работы, он не описал детально строения педипалпы, гнатосомы и конечностей. Поэтому мы вынуждены привести новое описание этих видов. Кроме того, ниже приводятся описания ранее неизвестных личинок и уточняются сведения по уже описанным видам.

Наши исследования личинок водяных клещей были начаты с представителей рода *Eylais* [1]. При этом мы пошли по другому пути. Во-первых, вместо того чтобы собирать паразитических личинок на хозяевах и выводить из них нимф и взрослых — работа весьма сложная, одиночных самок содержали в мелких аквариумах, получали их яйцекладки и дожидались выхода личинок. Во-вторых, мы не ограничились поверхностным описанием формы тела, размеров и контуров коксальных щитов, а постарались детально изучить строение личинки. Таким методом, помимо личинок других семейств водяных клещей, нам удалось описать 3 вида рода *Hydrachna*: *H. cruenta* Müller [3], *H. marita* Wainstein [5] и *H. leegei* Koenike [6].

Полученный материал позволил пересмотреть систему водяных клещей и выяснить их положение в отряде *Trombidiformes* [2], удалось дать сравнительноморфологический анализ личинок водяных клещей [4], и, наконец, был описан ряд органов, ранее неизвестных у этой группы животных. В первую очередь следует назвать коксальные железы, найден-

ные у личинок *Hydrachna*, до того вообще неизвестные у акариформных клещей [23]. Затем следует указать на обнаружение многочисленных хеморецепторных щетинок. Их наличие имеет большое таксономическое и филогенетическое значение. Это видно хотя бы из того, что Фейдер [12] разделил всех клещей когорты *Parasitengona* на две группы: *Sensillotricha* — наземные и *Hydracarina* (*Asensiltricha*) — водяные. После того как мы обнаружили сенсиллы у водяных клещей, это разделение, разумеется, потеряло всякое обоснование. Наконец, нами были обнаружены и описаны различного рода оральные присоски водяных клещей, в том числе и у личинок *Hydrachna* [3, 4, 22 и др.].

В настоящем сообщении продолжают и обобщаются предыдущие работы автора по личинкам *Hydrachnidae*, пересматривается система семейства и даются описания новых видов, типы которых хранятся в Институте биологии внутренних вод АН СССР.

## СТРОЕНИЕ ЛИЧИНОК

Общее строение личинок *Hydrachna* описано нами ранее довольно подробно [3—6] и показано на рис. 1. Поэтому здесь остановимся лишь на некоторых заново изученных деталях.

Г и п о с т о м. У всех исследованных 13 видов галеа дорсально срастаются. Наше указание, что у *H. leegei* галеа раздельны [6], оказалось ошибочным. В действительности они на самой вершине срастаются, образуя короткую перемычку (рис. 1, В). Следовательно, у всех личинок *Hydrachna* гипостом образует замкнутую трубку, вершина которой снабжена более или менее развитой присоской. Присоска устроена по-разному.

У видов группы *leegei* она наиболее проста и наименее сильно развита. Сросшиеся лацинии (терминология принята по Б. А. Вайнштейну, [4]) образуют упругую мембрану, передний край которой гофрирован, что дает возможность хелицерам выдвигаться сквозь вершинное отверстие гипостома — «вторичное ротовое отверстие» (рис. 1, В). Дорсально это отверстие замкнуто сросшимися галеа (рис. 1, А, В). Таким образом, присоска слабо развита. Клещ удерживается на хозяине преимущественно с помощью стилостома (рис. 1, Г), основание которого плотно обрастает вершины хелицер. Слабое развитие присоски связано с образом жизни личинок: виды этой группы паразитируют под надкрыльями водяных жуков и клопов.

Несколько сложнее устроена присоска *H. marita* (рис. 10, Б, В). Передний край лациний здесь оторочен короткой, но густой бахромой, а передний край галеа — нежной, способной втягиваться мембраной. Все вместе образует эластичное кольцо, обеспечивающее герметическое прикрепление к телу хозяина.

Дальнейшим усовершенствованием присоски этого типа служит присоска *H. conjecta* и сходно устроенная присоска *H. distincta* (рис. 6, Д, Е). Передний край лациний здесь слабо гофрирован с короткой, едва заметной бахромой, а передний край галеа украшен густой длинной бахромой.

Иной тип присоски у *H. inermis* (рис. 6, В, Г), *H. globosa*, (рис. 3, А, Б) и *H. skorikowi* (рис. 6, Б). Лацинии здесь также невелики и гофрированы, бахрома едва выражена, галеа же выступают вперед в виде валика, который охватывает вторичное ротовое отверстие так, что образуется присасывательный диск, аналогичный передней присоске пиявки. Аналогия усиливается тем, что хелицеры выступают в центре присоски. Так же устроены присоски *H. cruenta* (рис. 6, А) и *H. geographica* (рис. 9, А, Б). Однако в отличие от присоски *H. inermis*, *H. globosa*, *H. skorikowi* передне-дорсальный край вторичного ротового отверстия украшен каймой у *H. cruenta* волнистой, у *H. geographica* — лопастной. Кроме того, присоска *H. cruenta* не выступает за передний край гипостома и находится под прикрытием переднего края крупных галеа (рис. 1, А; 6, А).

**Хелицеры.** В описании хелипер мы придерживаемся новой терминологии [7] и называем неподвижный палец хелой, а подвижный — антихелой (рис. 2, Д, Е). У всех видов *Hydrachna* хела сильно редуцирована и представлена коротким коническим выступом. Антихела уплощенная, несколько вогнутая снаружи, на вершине несет обычно 3 сильно склеротизованных зубца, изогнутых наружу. У всех видов группы *leegei* хелицеры медиально срастаются по всей длине или только в базальной части. У всех остальных видов хелицеры раздельны.

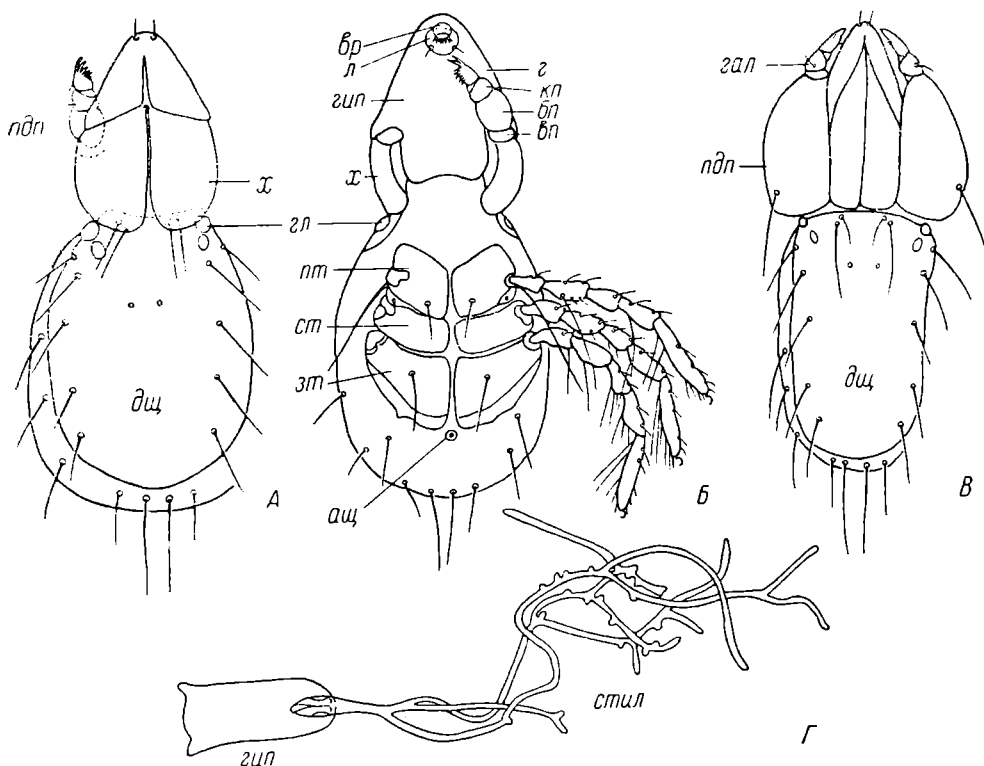


Рис. 1. Общее строение личинки.

А — *Hydrachna cruenta* сверху, Б — то же снизу, В — *Microhydrachna leegei* сверху, Г — гипостом и стилофор *M. lupus*. ащ — анальный щиток, бп — бедро педипальпы, вп — вертлуг педипальпы, ер — вторичное ротовое отверстие, г — гипостом, гал — галеа, гл — глаза, дщ — дорсальный щит, зп — задний тазик, кп — колено педипальпы, л — лацинии, ндп — педипальпа, пт — передний тазик, ст — средний тазик, стил — стилофор, тт — тибитарзус, х — хелицера.

**Педипальпы.** У личинок группы *leegei* бедро педипальпы очень крупное. Его длина составляет более половины длины гипостома, диаметр примерно равен диаметру гипостома, сами педипальпы расположены рядом с гипостомом (рис. 1, В). У остальных видов бедро педипальпы значительно меньше гипостома и педипальпа обычно прикрыта гипостомом сверху (рис. 1, А). На бедре педипальпы всегда имеется одна щетинка, на колене — две.

Тибитарзальный членик устроен сложно и у разных видов по-разному. Однако голенный коготь всегда двураздельный, лишь у *H. geographica* развит третий зубец. Кроме того, на этом членике у всех видов расположен несколько необычный, описываемый впервые, соленидий. Он глубоко погружен в тело членика, сквозь покровы которого хорошо видна окружающая его сильно склеротизованная трубка. Наружу выступает лишь верхняя соленидия, реже его половина (на рисунках — сб). Этот орган я предлагаю назвать **солениоботрием**. Наконец, обязательными

участниками вооружения тибготарзуса служат 1—3 волосовидные тактильные щетинки.

У всех видов, кроме группы *leegei*, тибготарзус несет от 3 до 5 крупных шипов (рис. 2, Ж; 5, Е и др.), голых, гребенчатых или перистых. Шипы эти — несомненные дериваты щетинок. В группе *leegei* они замещены мелкими цилиндрическими или коническими эпатаидами, реже — простыми или расщепленными щетинками (рис. 11, Е; 13, Д и пр.).

**Ходильные конечности.** Вершина лапки всегда вооружена одним коготком. Обычно он серповидный, расщепленный на 3 иглы: мас-

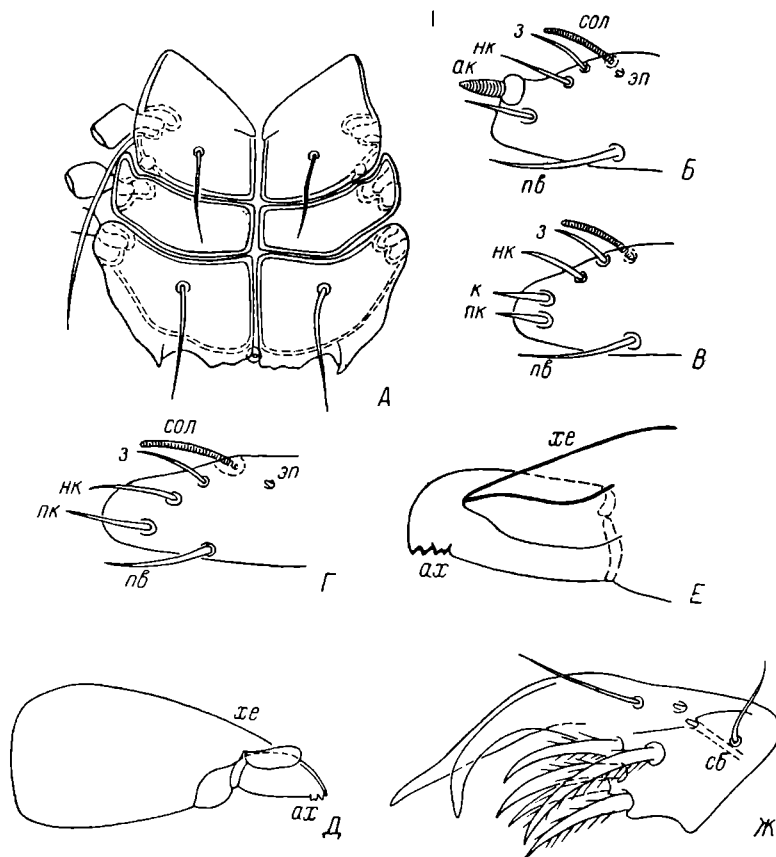


Рис. 2. Детали строения личинки *Hydrachna cruenta*.

А — тазиковые щиты, Б — лапка I сзади, Б' — то же спереди, Г — лапка II сзади (лапки изображены без коготков и без щетинок противоположной стороны), Д — общий вид хелицеры, Е — ее вершина, Ж — тибготарзус; ак — акантоид, ах — антихела, з — защитные щетинки, к — коготковая щетинка, нх — надкоготковые щетинки, пв — передние вентральные щетинки, пк — подкоготковые щетинки, сб — соленоботрий, сол — соленидий, хе — хела, эп — эпатаида.

сивную медиальную и пару тонких, порою очень тонких, дорсальных (рис. 8, В). Исключений среди изученных видов два: у *H. skorikowi* коготок не расщеплен (рис. 5, Д), у *H. conjecta* он не серповидный, а уплощенный и изогнут углом (рис. 7, И).

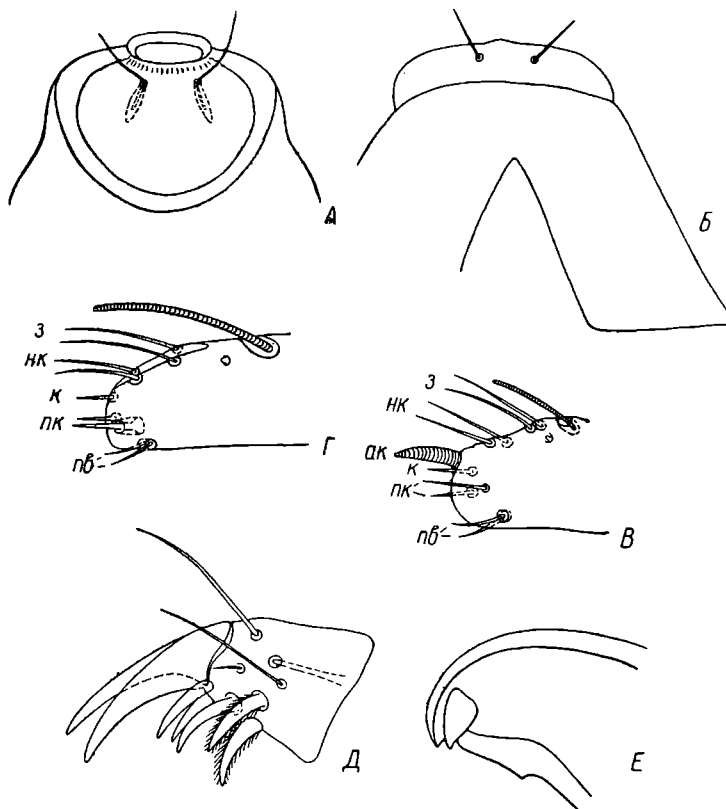
Помимо обычных — тактильных и плавательных — щетинок, лапка водяных клещей несет комплекс специализированных хеморецепторных щетинок или сенсилл [4], число, строение и расположение которых очень важно в биологическом и таксономическом значении. Мы различаем 3 типа таких щетинок на лапке личинки.

1. Соленидий — цилиндрическая, обычно дуговидно изогнутая щетинка с поперечной исчерченностью. Располагается по дорсомедиальной линии лапки близ ее вершины у основания щели, в которую втягивается коготок.

2. Акантоид — короткая, коническая или цилиндрически-коническая щетинка также с поперечной исчерченностью. Располагается на вершине конуса лапки, близ коготка, всегда с его задней стороны. Обычно акантоид сидит на выступающей подставке, с которой он соединен эластичной мембраной и, по-видимому, способен частично втягиваться или выпячиваться.

3. Эпатида — очень короткая коническая или цилиндрическая щетинка, расположена близ соленидия на дорсальной поверхности лапки. Обычно эпатида полупогружена в специальное углубление на покровах лапки. Реже это углубление столь велико, что эпатида оказывается погруженной полностью. В таком случае мы называем ее эпатоботрией (рис. 13, В, Г).

Кроме того, на вершине лапки, у основания и вдоль ее конуса всегда располагаются следующие парные тактильные щетинки: защитные (рядом



[Рис. 3. Детали строения личинки *Hydrachna globosa*.

А — вершина гипостома снизу, Б — то же сверху, В — лапка I сзади, Г — лапка II сзади (коготки не изображены), Д — тибиятарзус, Е — вершина антихелы. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

с соленидием), надкоготковые и подкоготковые. Акантоид, как было сказано, расположен на задней поверхности лапки. На ее передней поверхности расположена гомологичная ему тактильная щетинка, которую мы назовем коготковой. Акантоид и коготковая щетинка расположены между под- и надкоготковыми щетинками и образуют коготковую пару (рис. 2, Б—Г).

Соленидии и эпатиды расположены на лапках I и II, акантоиды у одних видов сидят на всех лапках, у других — только на передних. Кроме того, соленидии имеются на голених I и II и за редким исключением на колене I. Изредка они бывают и на колене II. У *H. crassipalpis* соленидий на голени I замещен соленоботридием (рис. 15, Д).

Число тактильных щетинок на конечностях довольно постоянно: на вертлуге всегда одна щетинка, на бедре 5—6, на колене 4, на голени 5—6, на лапке 14 и лишь у *H. cruenta* — 13 (табл. 1). Бедро, колено и голень

Число щетинок на конечностях личинок *Hydrachnidae*  
(кроме сенсилл на лапках)

Вид	Конечность	Ч л е н и к										
		вертлуг	бедро		колесо			голень			лапка	
			всего	плаватель- ных	всего	плаватель- ных	соединений	всего	плаватель- ных	соединений	всего	плаватель- ных
<i>H. cruenta</i>	I	1	6	1	4	1	0	7	1	1	13	2
	II	1	5	1	4	1	0	7	1	1	13	2
	III	1	5	1	4	1	0	6	1	0	13	2
<i>H. globosa</i>	I	1	6	1	5	1	1	7	1	1	14	2
	II	1	6	1	4	1	0	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. skorikowi</i>	I	1	6	1	4	1	0	7	1	1	14	2
	II	1	6	2	4	1	0	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. conjecta</i>	I	1	6	1	5	1	1	7	1	1	14	2
	II	1	6	1	5	1	1	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. distincta</i>	I	1	6	1	5	1	1	7	1	1	14	2
	II	1	6	1	4	1	0	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. marita</i>	I	1	6	2	5	1	1	6	1	1	14	2
	II	1	6	1	4	1	0	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. geographica</i>	I	1	6	1	5	1	1	7	1	1	14	2
	II	1	6	1	4	1	0	7	1	1	14	2
	III	1	6	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>H. inermis</i>	I	1	5	1	5	1	1	6	1	1	14	2
	II	1	5	1	4	1	0	6	1	1	14	2
	III	1	5	1	4	1	0	6	1	0	14	2
<i>M. leegei</i>	I	1	5	2	5	2	1	6	2	1	14	2
	II	1	5	2	5	2	1	6	1	1	14	2
	III	1	5	2	4	2	0	6	2	0	14	2
<i>M. incognita</i>	I	1	5	2	5	2	1	6	2	1	14	2
	II	1	5	2	4	2	0	7	1	1	14	2
	III	1	5	2	4	2	0	6	1	0	14	2
<i>M. vulpes</i>	I	1	5	2	5	2	1	7	1	1	14	2
	II	1	5	2	4	1	0	6	1	1	14	2
	III	1	5	2	4	2	0	5	1	0	14	2
<i>M. crassipalpis</i>	I	1	6	2	5	2	1	6	1	1	14	2
	II	1	6	2	4	2	0	6	1	1	14	2
	III	1	6	2	4	2	0	6	1	0	14	2
<i>M. lupus</i>	I	1	5	2	5	2	1	6	2	1	14	2
	II	1	5	2	4	2	0	6	1	1	14	2
	III	1	5	1	4	2	0	5	1	0	14	2

несут по 1—2 плавательные щетинки, на лапке их всегда по 2. Остальные щетинки могут быть развиты в разной степени. Часть из них щетинковидные, другие мечевидные, иногда они сильно редуцированы — превращаются в вестигиальные.

#### СИСТЕМА СЕМ. HYDRACHNIDAE

Единственный известный до сих пор род семейства — *Hydrachna* был установлен Мюллером (Müller) в 1776 г. с типом *H. cruenta* Müll., 1776.

В 1916 г. Тор [20] разбил его на 5 подродов.

1. *Hydrachna* s. str. с типом *H. geographica* Müll., 1776.
2. *Anahydrachna* с типом *H. perniformis* Koen., 1895.
3. *Diplohydrachna* с типом *H. globosa* Geer, 1778.
4. *Schishydrachna* с типом *H. uniscutata* Thor, 1897.
5. *Monohydrachna* с типом *H. cruenta* Müll., 1776.

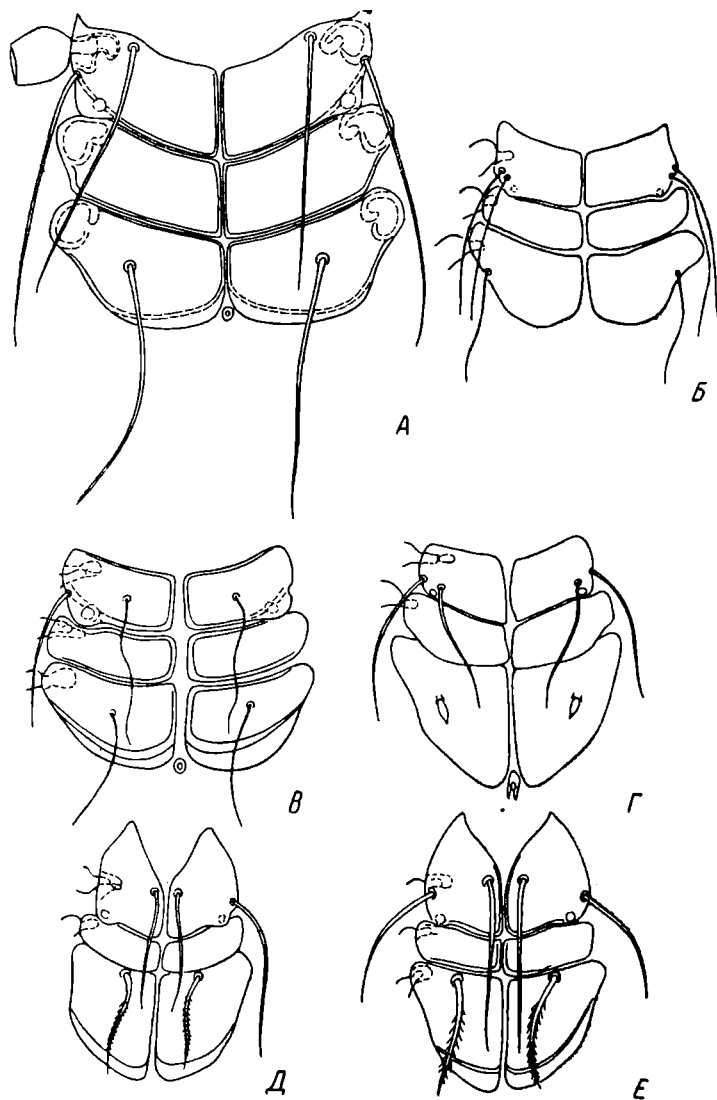


Рис. 4. Тазиковые щиты личинок *Hydrachna*.

А — *H. geographica*, Б — *H. globosa*, В — *H. inermis*, Г — *H. skori-kowi*, Д — *H. conjecta*, Е — *H. distincta*.

При этом он совершил ошибку, приняв типом номинального подрода *H. geographica* и установив подрод *Monohydrachna* с действительным типом рода — *H. cruenta*. Таким образом, *Monohydrachna* становится синонимом *Hydrachna* s.str. В дальнейшем Тор [21] признал *Schishydrachna* синонимом *Diplohydrachna*.

Затем были установлены еще 2 подрода: *Rhabdohydrachna* Viets, 1931 с типом *H. comosa* Koen., 1896, *Scutohydrachna* Viets, 1933 с типом *H. miliaria* Berl., 1888. Таким образом, стало 5 подродов.



1. *Hydrachna* s. str.
2. *Diplohydrachna* Thor, 1916.
3. *Anohydrachna* Thor., 1916.
4. *Rhabdohydrachna* Viets, 1931.
5. *Scutohydrachna* Viets, 1933.

Все они различались только по степени развития дорсальных щитов, а так как этот признак сильно варьирует, то Б. А. Вайнштейн [4] предложил свести большинство из них в синонимы, оставив лишь 2 — *Hydrachna* s.str. и *Scutohydrachna* Viets, 1933. При этом он установил новый подрод *Hymenohydrachna* с типом *H. marita* Wainst., 1966.

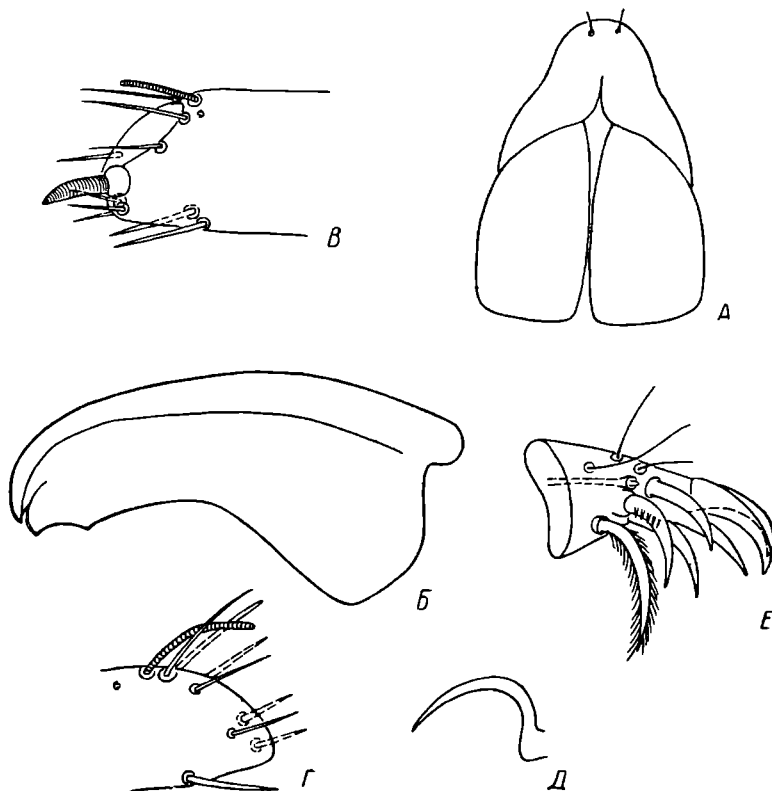


Рис. 5. Детали строения личинки *Hydrachna skorikowi*.

А — гипостом и хелицеры сверху, Б — антихела, В — лапка I сзади, Г — лапка II сзади (лапки изображены без коготков), Д — коготок лапки, Е — тибиятарзус.

Проведенные нами исследования личинок показали, что группа видов, близких *H. leegei*, сильно отличается от остальных видов рода. Эти различия заключаются в строении гипостома, педипальпы, вооружении лапок и форме коксальных желез. Сказанное дает нам право выделить названную группу в самостоятельный род, который я называю *Microhydrachna* Wainstein gen. nov., типовой вид — *M. incognita* Wainstein sp. n. Кроме того, в этот род мною включены следующие виды: *M. leegei* (Koenike, 1895), *M. crassipalpis* (Piersig, 1897), *M. vulpes* Wainstein sp. n., *M. lupus* Wainstein sp. n.

Остальные виды остаются в составе рода *Hydrachna*. Однако, как показывает сравнение личинок, этот род нуждается в дополнительном разделении на подроды.

Кроме ранее принятых подродов,

1. *Hydrachna* s. str. Müll., 1776 с типом *H. cruenta*.
2. *Scutohydrachna* Viets., 1933 с типом *H. miliaria*.
3. *Hymenohydrachna* Wainstein, 1966 с типом *H. marita*.

мы считаем необходимым выделить следующие.

4. *Thorihydrachna* Wainstein subgen. nov. с типом *H. geographica* Müll., 1776.
5. *Piersigihydrachna* Wainstein subgen. nov. с типом *H. inermis* Piersig, 1895.

Наконец, Кук [9] ввел род *Bargena* Koenike в род *Hydrachna* в качестве подрода.

6. *Bargena* Koenike, 1893 с типом *B. marifica* Koenike, 1893.

Основные различия между родами и под родами семейства указаны в приводимых ниже определительных таблицах. Они тесно связаны с экологией видов, различной у родов *Hydrachna* и *Microhydrachna*. Личинки первого рода (за исключением *H. geographica*) присасываются к груди, конечностям и к другим открытым частям тела водяных жуков и клопов. Поэтому тело личинки все время находится в воде. Личинки *Microhydrachna* присасываются к тергитам брюшка жуков под крыльями и поэтому все время находятся в воздушном пузыре. Этим, видимо, и объясняются различия в строении личинок.

У личинок *Hydrachna* мощно развита присоска, крупные шипы на табиотарзусе, склериты тела (дорсальный щит, тазики, гипостом, наружная поверхность хелицер) сильно склеротизованы, с крупными порами.

Присоска личинок *Microhydrachna* развита слабо или вовсе не развита, табиотарзальные шипы отсутствуют, склериты тела слабо склеротизованы, с мелкими порами.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ

##### ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА ПО ЛИЧИНКАМ

- 1 (2). Хелицеры не сросшиеся, педипальпа значительно короче гипостома и прикрепляется под ним, гипостомальная присоска хорошо развита, табиотарзус педипальпы с крупными шипами, без вершинной щетинки, коксальные железы округлые, овальные или грушевидные, акантоид на лапке II обычно отсутствует. Паразитируют преимущественно на открытых частях тела водяных жуков и клопов . . . . . ***Hydrachna*.**
- 2 (1). Хелицеры полностью или частично сросшиеся, педипальпа примерно той же длины, что и гипостом, прикрепляется с его боковых сторон, гипостомальная присоска почти не развита, табиотарзус педипальпы без крупных шипов, несет простую или расщепленную вершинную щетинку, коксальные железы удлинено-овальные, акантоид на лапке II всегда имеется. Паразитируют под надкрыльями жуков . . . . . ***Microhydrachna*.**

##### ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ РОДА *HYDRACHNA* ПО ЛИЧИНКАМ

- 1 (4). Акантоид на лапке II отсутствует.
- 2 (3). Табиотарзус педипальпы с двумя вершинными коготями . . . . . ***Hydrachna* s. str.**
- 3 (2). Табиотарзус педипальпы с тремя вершинными коготями . . . . . ***Thorihydrachna*.**
- 4 (1). Акантоид на лапке II имеется.
- 5 (6). Табиотарзальных шипов 4, они резко различны по длине (рис. 10, Ж); самый длинный перистый, второй шип гребенчатый у основания; гипостомальная присоска без диска (рис. 10, Б); задний тазик явно длиннее переднего (рис. 10, А) . . . ***Hymenohydrachna*.**

- 6 (5). Тибиотарзальных шипов 5, они примерно равной длины, перистые (рис. 8, А); гипостомальная присоска с крупным диском (рис. 6, В, Г); передний и задний тазики примерно равных размеров (рис. 4, В).  
 . . . . . Piersigihydrachna.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ HYDRACHNIDAE  
 ПО ЛИЧИНКАМ

Род HYDRACHNA

1. Пород HYDRACHNA s. str.

- 1 (6). Тибиотарзальных шипов 5; гипостомальные присоски дисковидные.

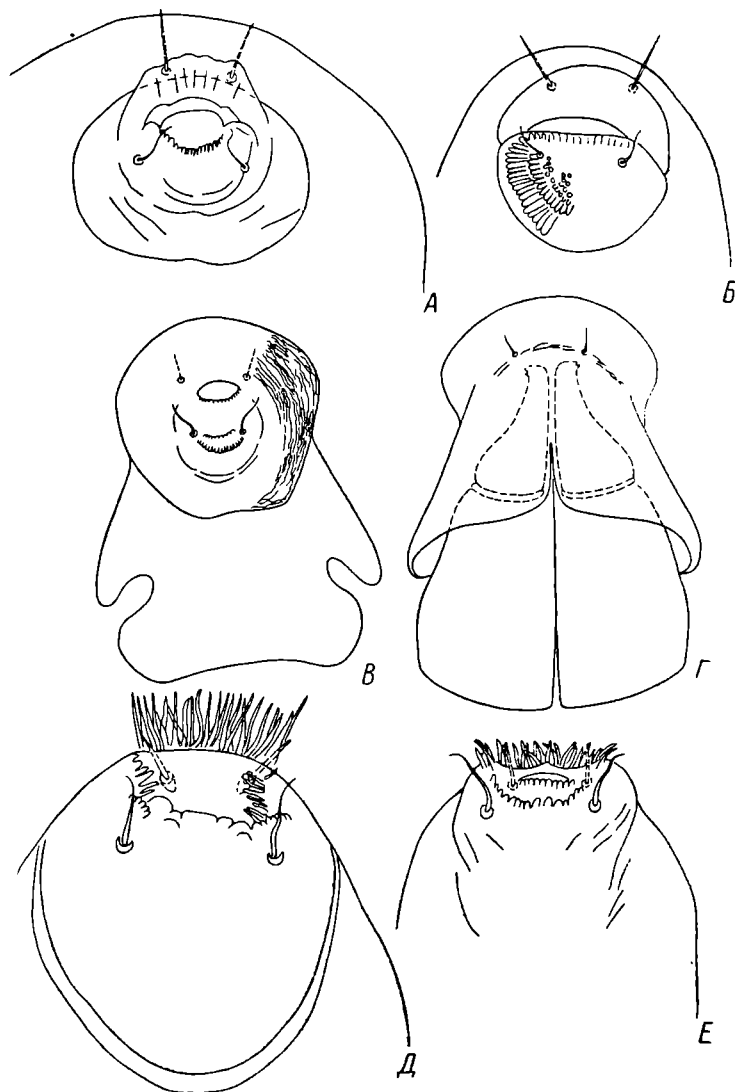


Рис. 6. Гипостом личинок *Hydrachna*.

А — *H. cruenta*, Б — *H. skorikowi*, В, Г — *H. inermis*, Д — *H. conjuncta*,  
 Е — *H. distincta*, Г — вид сверху, А — В, Д, Е — снизу.

- 2 (3). Передний тазик примерно равной длины и ширины, задний с выступами (рис. 2, А); тибиотарзальные когти длинные, искривленные, все шипы слабооперенные (рис. 2, Ж) . . . . . *H. cruenta*.

- 3 (2). Передний тазик шире своей длины, задний без выступов; тибіотарзальные когти умеренные, не все шипы оперенные.
- 4 (5). Щетинки на заднем тазике нитевидные (рис. 4, Б); тибіотарзальные шипы примерно равного размера, вдвое короче когтей, тибіотарзальные щетинки разной длины (рис. 3, Д) . . . . . *H. globosa*.
- 5 (4). Щетинки на заднем тазике веретеновидные (рис. 4, Г); тибіотарзальные шипы разного размера, некоторые длиннее когтей, тибіотарзальные щетинки мелкие, примерно равной длины . . . . . *H. skorikowi*.

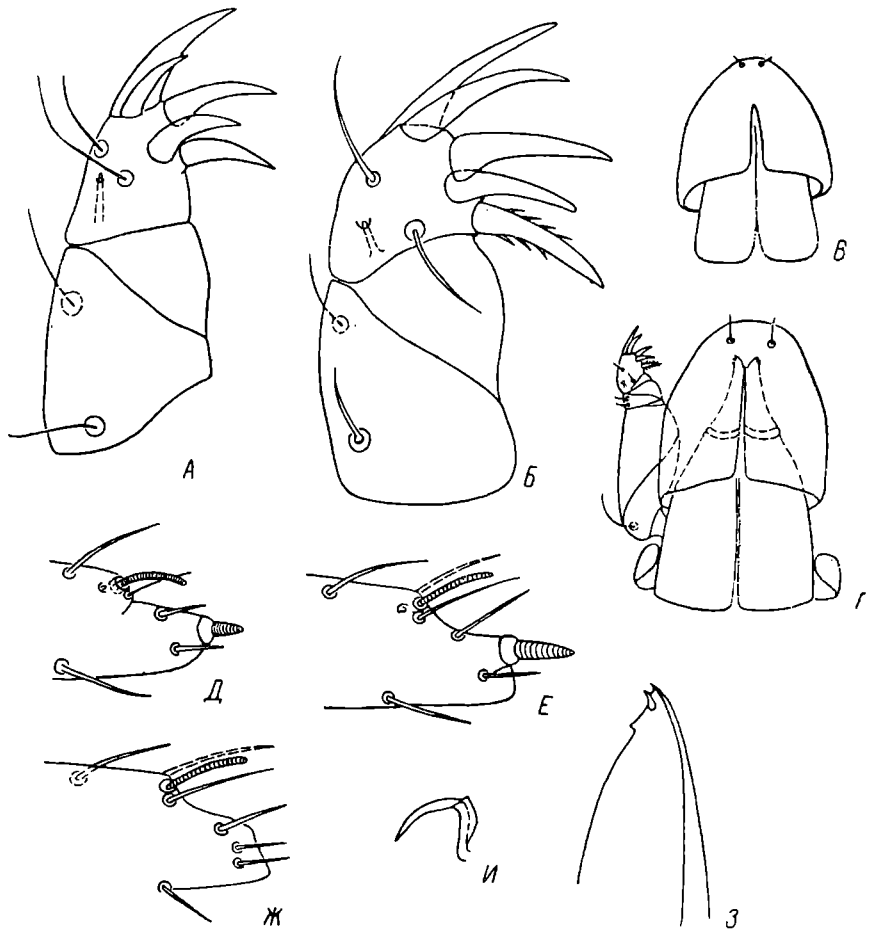


Рис. 7. Детали строения личинок *Hydrachna*.

А — колено и тибіотарзус *H. conjecta*, Б — то же *H. distincta*, В — гипостом *H. conjecta*, Г — то же *H. distincta*, Д — лапка I *H. conjecta* сзади, Е — то же у *H. distincta*, Ж — лапка I *H. distincta* спереди (лапки изображены без коготков и без щетинок противоположной стороны), З — вершина антихелы *H. distincta*, И — коготок *H. conjecta*.

- 6 (1). Тибіотарзальных шипов 3; гипостомальные присоски бахромчатые.
- 7 (8). Тибіотарзальные когти резко различаются по длине, все шипы заостренные (рис. 7, А); гипостомальная присоска с длинной бахромой (рис. 6, Д); коготок лапки нерасщепленный, изогнутый (рис. 7, И) . . . . . *H. conjecta*.
- 8 (7). Тибіотарзальные когти примерно равной длины, средний шип на вершине закруглен (рис. 7, Б); гипостомальная присоска с короткой бахромой (рис. 6, Е); коготок лапки обычный — с одной массивной и двумя тонкими (дорсальными) иглами . . . . . *H. distincta*.

## 2. Подрод *HYMENOHYDRACHNA*

Изучен 1 вид *H. (H.) marita*

## 3. Подрод *THORIHYDRACHNA*

Изучен 1 вид *H. (T.) geographica*

## 4. Подрод *PIERSIGIHYDRACHNA*

Изучен 1 вид *H. (P.) inermis*

## 5. Подрод *SCUTOHYDRACHNA*

Личинки неизвестны]

## 6. Подрод *BARGENA*

Личинки неизвестны

## Род *MICRONHYDRACHNA*

- 1 (6). Вершинная щетинка тибготарзуса короткая, не достигает вершины когтей.
- 2 (3). Передний край тазиков I прямой, тазики II прямоугольные (рис. 11, A); гипостом спереди почти прямой (рис. 11, D); антихела с тремя зубцами (рис. 11, Г) . . . . . *H. leegei*.
- 3 (2). Передний край тазиков I с глубокой выемкой, тазики III сросшиеся (рис. 12, A) или же тазики II медиально сильно суживаются (рис. 12, B); гипостом спереди с глубокой выемкой (рис. 13, A, B) или округлый (рис. 14, A, B); антихела с 4—5 или с 1 зубцом (рис. 13, E; 14 E).
- 4 (5). Передние тазики с глубокой выемкой, задние сросшиеся (рис. 12, A); гипостом с глубокой выемкой (рис. 13, A, B); антихела с 4—5 зубцами (рис. 13, E) . . . . . *M. incognita* sp. n.
- 5 (4). Передние тазики без глубокой выемки, задние отдельные, средние медиально сильно суживаются (рис. 12, B); гипостом спереди округлый (рис. 14, A, B); антихела с 1 зубцом (рис. 14, E) . . . . . *M. vulpes* sp. n.
- 6 (1). Вершинная щетинка тибготарзуса длинная, достигает вершины когтей.
- 7 (8). Передние тазики без глубокой выемки, средние медиально сильно вытянуты назад (рис. 12, B); вершинная щетинка расщепленная (рис. 15, E) . . . . . *M. crassipalpis*.
- 8 (7). Передние тазики с глубокой выемкой, средние не вытянуты назад (рис. 12, Г); вершинная щетинка не расщепленная (рис. 16, Г) . . . . . *M. lupus* sp. n.

## КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК

Определительные таблицы и рисунки, приведенные выше, освобождают нас от необходимости приводить подробное описание личинок.

Число и расположение туловищных щетинок постоянно [4]. О расположении специализированных щетинок на лапках было сказано выше. Число остальных щетинок конечностей показано в табл. 1, размеры— в табл. 2.

*Hydrachna* (s.str.) *cruenta* Müller. К нашему предыдущему подробному описанию [4], к рисункам и уточнениям, сделанным выше, можно добавить, что всего нам удалось получить свыше 20 выводков. Яйца откладывались в августе—начале сентября. Личинки выводились через 7—30 дней.

*Hydrachna* (s.str.) *globosa* (De Geer). Личинки передки на конечностях и груди водяных жуков и клопов. Кладку удалось получить 6 июля 1971 г. Личинки вывелись 26 июля. Дорсальный щит, тазики, базальная часть гипостома и дорсальная поверхность основания хелицер очень сильно скле-

Размеры личинок *Hydrachnidae*, мкм

Вид	Длина дорсаль-ного щита	Гипостом		Длина хелицер	Педипальпа				Отношение 5 : 3
		длина	максималь-ная ширина		бедро		длина коле-на	длина тибιο-тарзуса	
					длина	ширина			
<i>H. (H.) cruenta</i> . . . .	240	156	156	156	44	40	8	40	0.28
<i>H. (H.) globosa</i> . . . .	264	152	128	160	52	32	18	42	0.41
<i>H. (H.) skorikowi</i> . . .	216	140	96	128	40	32	14	28	0.42
<i>H. (H.) conjecta</i> . . . .	200	120	92	112	58	36	14	32	0.63
<i>H. (H.) distincta</i> . . . .	212	132	92	128	24	24	4	38	0.26
<i>H. (H.) marita</i> . . . . .	204	144	96	124	56	40	32	44	0.79
<i>H. (T.) geographica</i> . .	372	236	200	220	88	60	26	72	0.44
<i>H. (P.) inermis</i> . . . . .	300	216	180	224	52	34	30	62	0.29
<i>M. leegei</i> . . . . .	204	164	60	160	124	64	24	32	2.07
<i>M. incognita</i> . . . . .	260	180	88	156	132	76	28	40	1.50
<i>M. vulpes</i> . . . . .	240	236	80	228	128	60	44	42	1.51
<i>M. crassipalpis</i> . . . . .	284	248	80	282	164	52	44	64	2.05
<i>M. ludus</i> . . . . .	304	224	100	220	128	80	40	62	1.28

ротизованы и покрыты крупными порами. От внешне сходной личинки *H. inermis*, ведущей такой же образ жизни, легко отличается по расположению щетинок на переднем тазике (рис. 4, Б, В).

*Hydrachna* (s.str.) *skorikowi* Piersig. Личинка хорошо отличается от всех видов семейства уникальным строением щетинки на заднем тазике

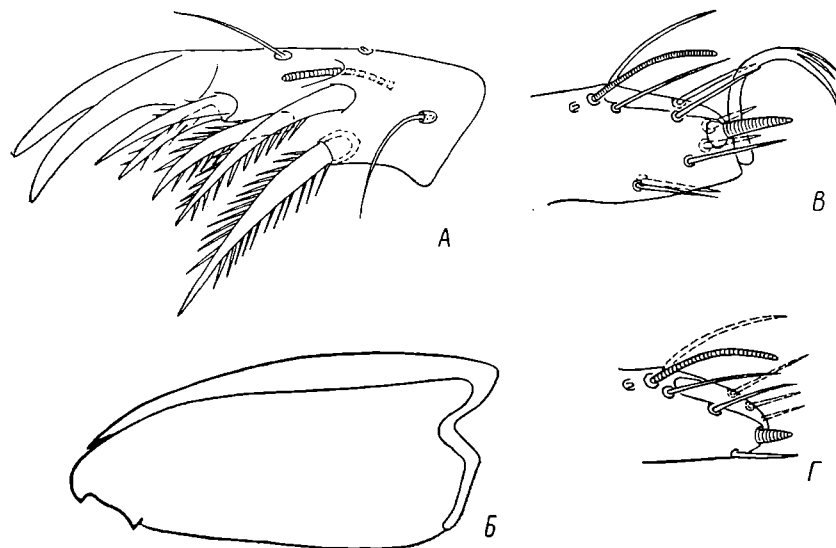


Рис. 8. Детали строения личинки *Hydrachna* (*Piersigihydrachna*) *inermis*.

А — тибiotарзус, Б — антихела, В — лапка I сзади, Г — лапка II сзади (коготок не изображен).

(рис. 4, Г) и отсутствием дополнительных игл на коготке (рис. 5, Д). Кладки и личинки получены в июле. Длительность эмбрионального развития — 1 неделя.

*Hydrachna* (s.str.) *conjecta* Koenike и *Hydrachna* (s.str.) *distincta* Koenike. Сходные виды, различающиеся по деталям строения тибiotарзуса (рис. 6, Д, Е) и по относительной величине педипальпы (табл. 2), которая у *H. di-*

*stincta* вдвое длиннее. Кладки *H. conjecta* получены в начале июня, длительность развития — 3 недели. Кладки *H. distincta* отложены в начале июля, длительность развития — месяц.

*Hydrachna (Piersigihydrachna) inermis* Piersig (рис. 8). Яйцекладки получены в начале июля, личинки вывелись через 3 недели. Обычны на водяных жуках и клопах. Внешне сходна с *H. geographica* и *H. globosa*, от которых хорошо отличается по месту присасывания, по строению тибготарзуса, гипостомальной присоски и по расположению щетинок на переднем тазике (рис. 4, А—В).

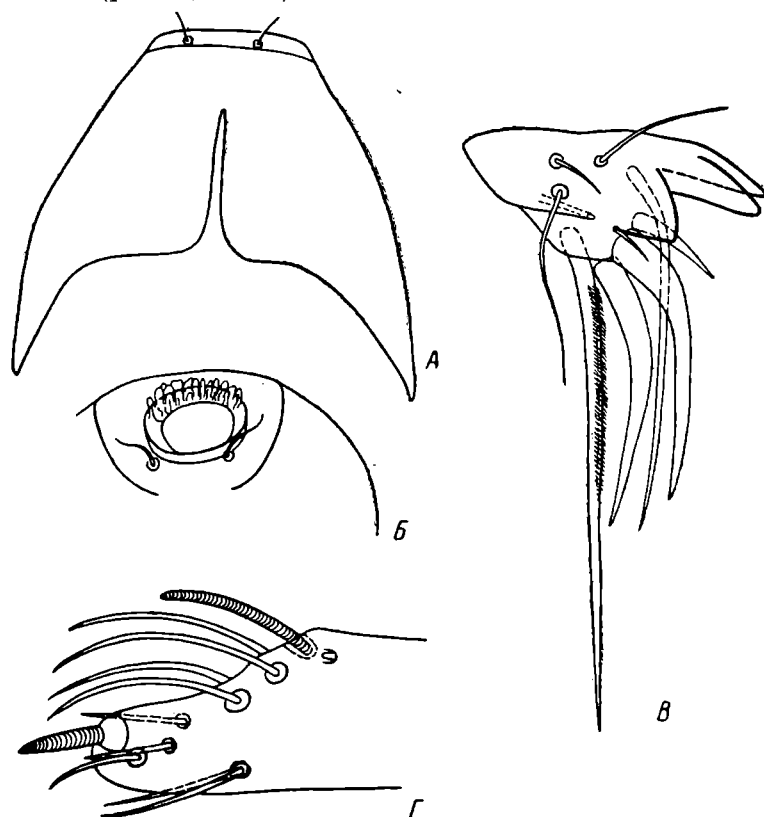


Рис. 9. Детали строения личинки *Hydrachna (Thorihydrachna) geographica*.

А — гипостом сверху, Б — то же снизу, В — тибготарзус, Г — лапка I сзади (коготок не изображен).

*Hydrachna (Thorihydrachna) geographica* Müller (рис. 9). Вывести из яйцекладок не удалось. Описывается по личинкам, собранным под надкрыльями *Dytiscus circumcinctus*. Определяется по рисунку [14] коксальных щитов и расположению на них щетинок.

*Hydrachna (Hymenohydrachna) marita* Wainstein (рис. 10). Подробно описана нами ранее [5]. Это самый обычный вид временных водоемов в окрестностях Борка.

*Microhydrachna leegei* (Koenike) (рис. 11). Личинка подробно описана ранее [6]. Галеа с короткой перемычкой (рис. 11, В), присоска практически не развита (рис. 11, Д).

*Microhydrachna incognita* Wainstein sp. n. Сходна с *M. leegei*. Различия видны по рис. 11, 12, А; 13. Особо следует отметить глубокое расположение эпатид на лапках, превращающее их в эпатоботрии (рис. 13, В, Г), и выемку на вершине гипостома. Обычна в весенних водоемах. Яйца откла-

дываются в листья осоки с конца мая до середины июня, личинки выводятся с начала до середины июля.

Голотип — личинка, препарат № 18107, вывелась 4 VII 1968 в садке 543/68. Аллотип — самка, препарат № 17993, найдена в луже близ Борка 28 V 1968, отложила яйца 17 июня (садок 543/68).

*Microhydrachna vulpes* Wainstein sp.n. От предыдущих видов рода легче всего отличается по форме средних тазиков (рис. 12, Б) и по строению хе-

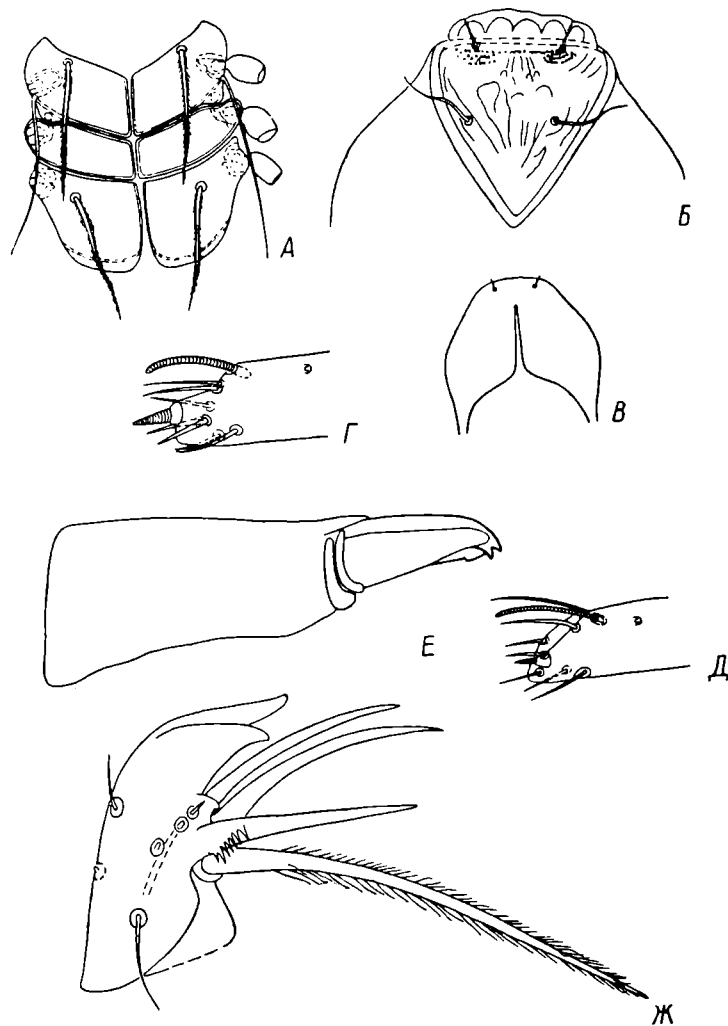


Рис. 10. Детали строения личинки *Hydrachna* (*Hymenohydrachna*) *marita*.

А — коксальные щиты, Б — гипостом снизу, Б' — то же сверху (при малом увеличении), Г — лапка I сзади, Д — лапка II сзади (коготки на лапках не изображены), Е — хелицера, Ж — тибитарзус.

лицер (рис. 14, Е). Апикальные щетинки лапок крупные, грубо опушенные.

Г о л о т и п — личинка, препарат № 23481, вывелась 4 VI 1966 в садке 2478/66. А л л о т и п — самка, препарат № 15916, найдена в пруду близ дер. Григорово 12 V 1966, отложила яйца 26 мая (садок 2478/66).

*Microhydrachna crassipalpis* (Piersig). Хорошо отличается от остальных видов рода по оригинальной форме тазиков (рис. 12, В). Гипостом дорсо-вентрально изогнут, с глубокими вентральными складками на лациниях



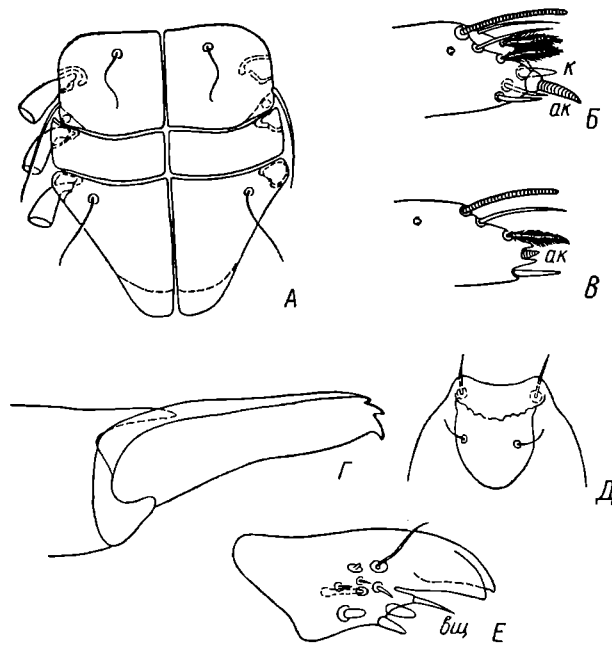


Рис. 11. Детали строения личинки *Microhydrachna leegei*.

А — коксальные щиты, Б — лапка I сзади, В — задние щетинки лапки II (коготки на лапках не изображены), Г — вершина хелицеры, Д — вершина гипостомы снизу, Е — тибитарзус; виц — вершинная щетинка. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

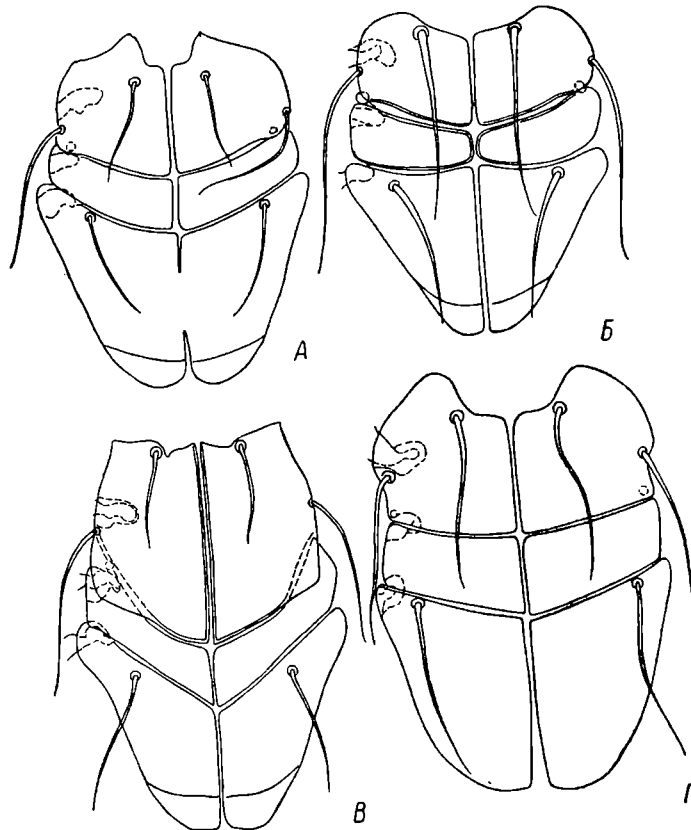


Рис. 12. Тазиковые щиты *Microhydrachna*.

А — *M. incognita* sp. n., Б — *M. vulpes* sp. n., В — *M. crassipalpis*, Г — *M. lupus* sp. n.

(рис. 15, А, Б). На голени I хорошо развитый соленоботрий (рис. 15, Д). Вершинная щетинка тибииоразуса расщепленная. Ловится в лужах и в прибрежье. Яйцекладки в конце мая—начале июня. Выход личинок — в конце июня—начале июля.

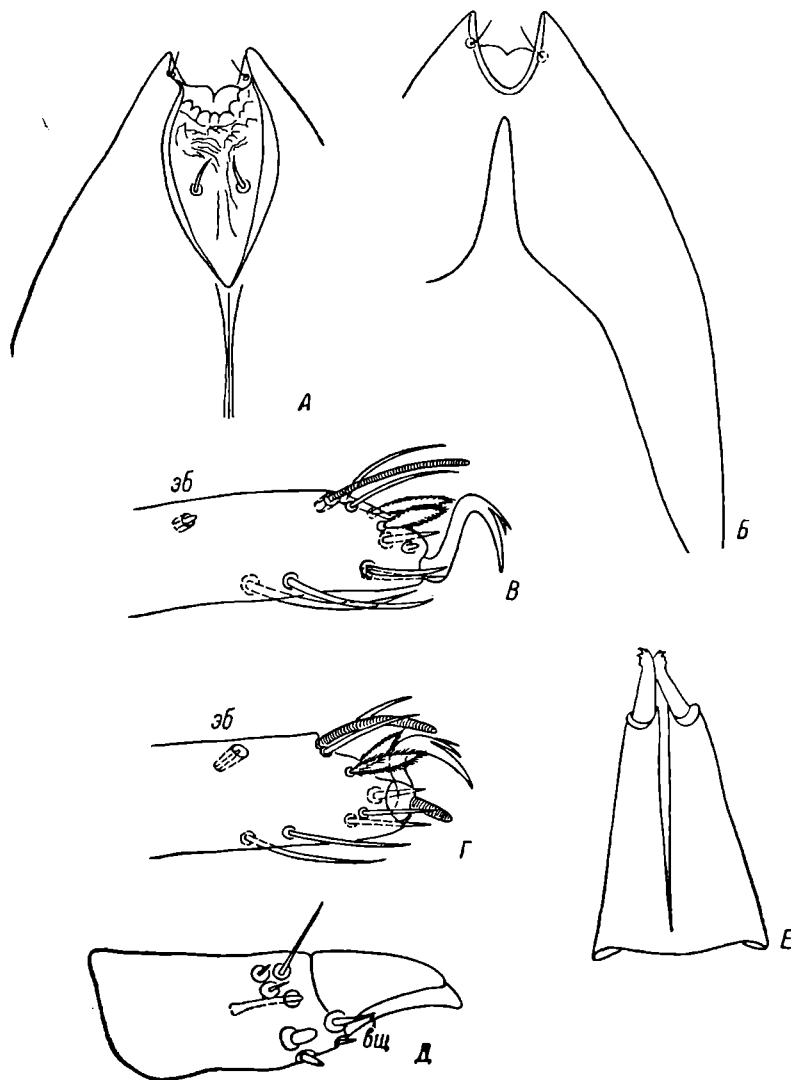


Рис. 13. Детали строения *M. incognita* sp. n.

А — гипостом снизу, Б — то же сверху, В — лапка I сзади, Г — лапка II сзади, Д — тибииотарзус, Е — челюсти; эб — эпнототрия, вщ — вершинная щетинка.

*Microhydrachna lupus* Wainstein sp. n. Отличается от других видов рода формой коксальных щитов (рис. 12, Г), почти прямым гипостомом, малой опушенностью апикальных щетинок на лапках, оригинально заостренным акантоидом на лапке I (рис. 16, Б) и длинной не расщепленной вершинной щетинкой тибииотарзуса (рис. 16, Г). Обычен под надкрыльями жуков сем. *Dytiscidae*.

Г о л о т и п — личинка, препарат № 17489, 4 V 1967 пруд у дер. Григорово. Самка неизвестна.

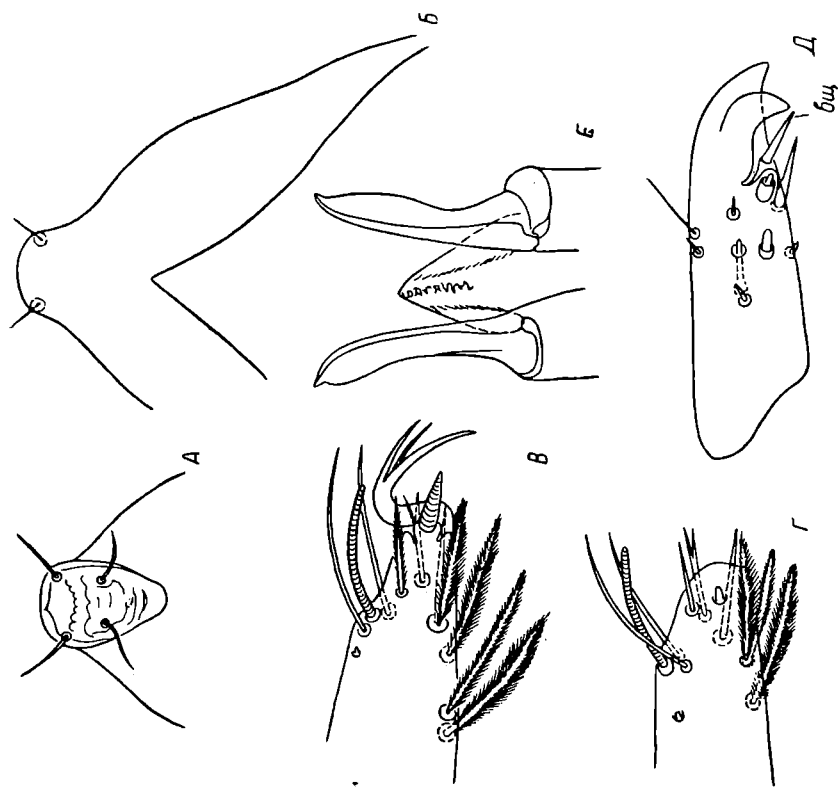


Рис. 14. Детали строения личинки *M. vulpes* sp. n.

А — гипостом снизу, В — то же сверху, В — лапка I сзиди, Г — лапка II сзиди (коготок не изображен), Д — вершина хелицер снизу; *вц* — вершинная щетинка.

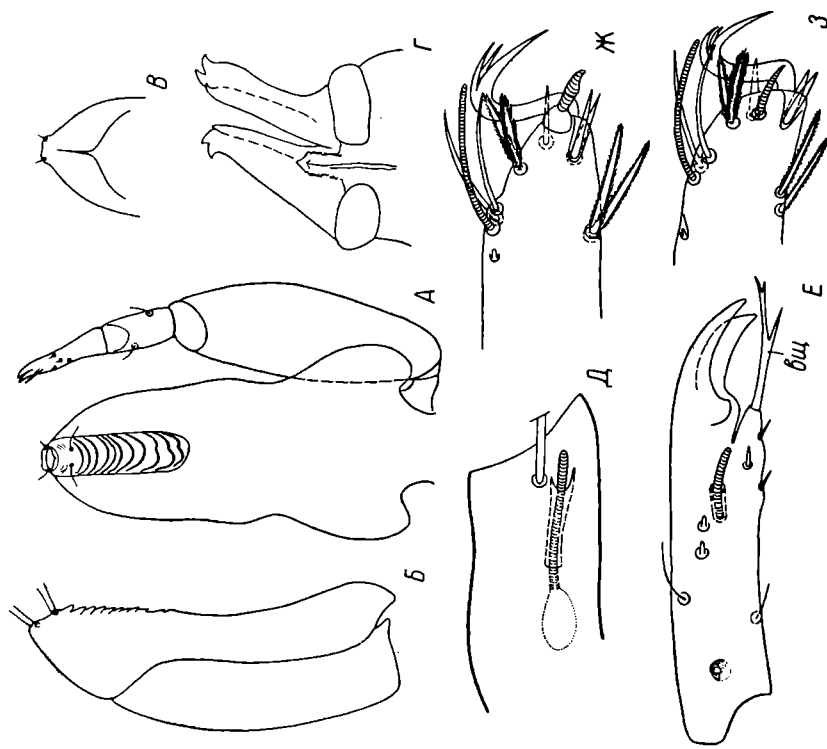


Рис. 15. Детали строения личинки *M. stassipalpis*.

А — гипостом и педипальпа снизу, Б — гипостом сбоку, В — першина гипостом сверху, Г — вершина хелицер сверху, Д — соленоботрий на голени I, Е — тиботарзус, Ж — лапка I сзиди, З — лапка II сзиди, *вц* — вершинная щетинка.

# САМКИ НОВЫХ ВИДОВ

Для всех известных самок рода характерны короткие гипостом и педипальпы, глубоко расщепленная генитальная пластинка и сильная редукция дорсальных щитов.

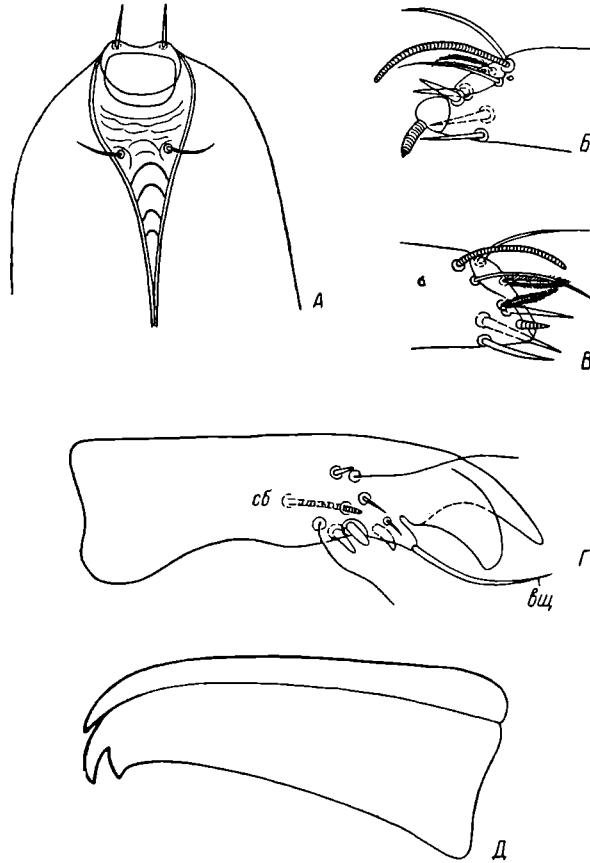


Рис. 16. Детали строения личинки *M. lupus* sp. n.

А — гипостом снизу, Б — лапка I сзади, В — лапка II сзади (коготки на лапках не изображены), Г — тибготарзус, Д — антaхeлa; cb — соленоботрий, вщ — вершинная щетинка.

Самки *M. incognita* (рис. 17) и *M. vulpes* (рис. 18) почти не отличимы от самок *M. leegei*. Небольшие различия замечаются лишь в форме гениталь-

Т а б л и ц а 3

Размеры самок *Microhydrachna*, мкм

	<i>M. incognita</i>	<i>M. vulpes</i>	<i>M. leegei</i>
Длина вертлуга педипальпы	165	190	190
бедра »	205	230	215
колена »	245	260	260
голени »	75	80	65
лапки »	50	55	40
хоботка от места изгиба	430	430	425
генитального щита	350	410	345
Максимальная ширина лопасти генитального щита . . . .	235	275	245

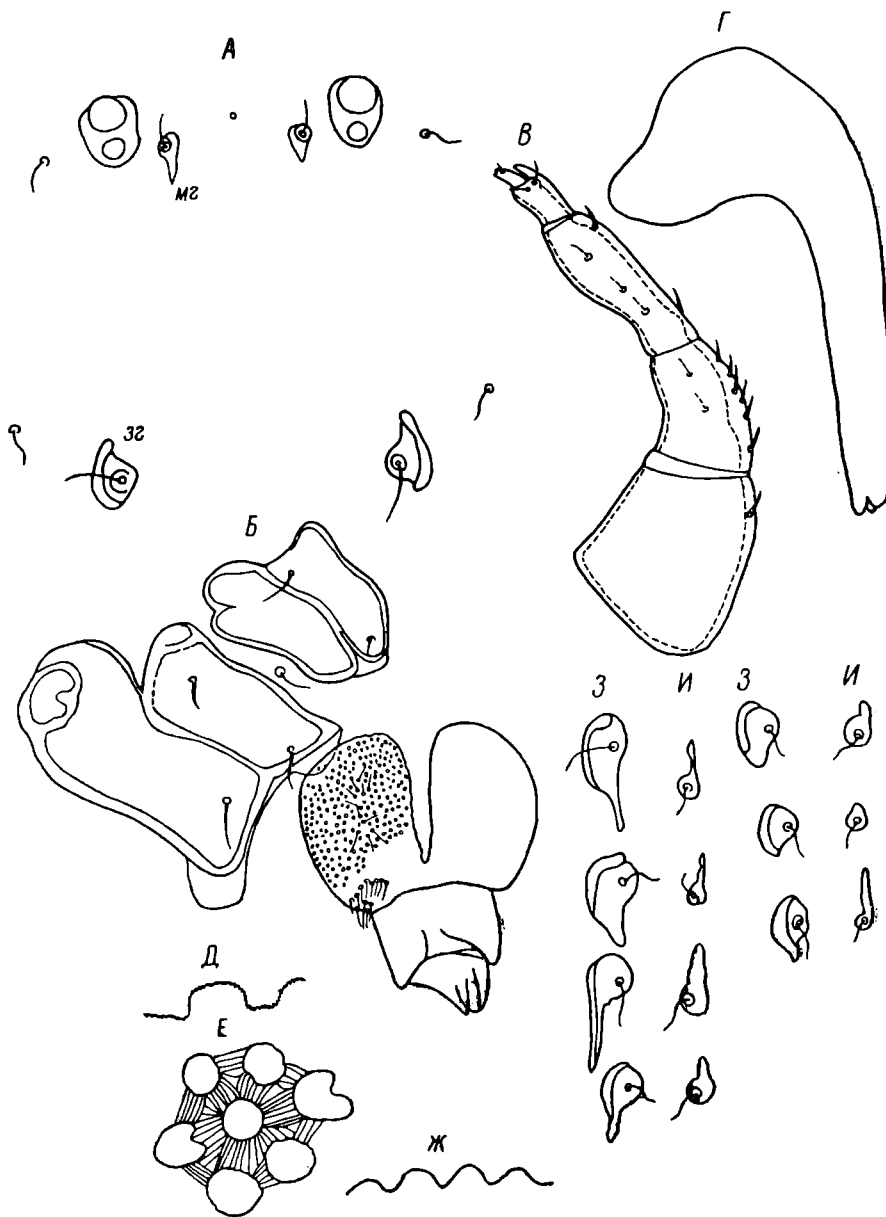


Рис. 17. Детали строения самки *M. incognita* sp. n.

А — область дорсальных щитков, Б — генитально-коксовая область, В — педипальпа с внутренней стороны, Г — гипостом (без хелицер), Д—Ж — кожные сосны, З — заглазные щитки (зз), И — межглазные щитки (мз).

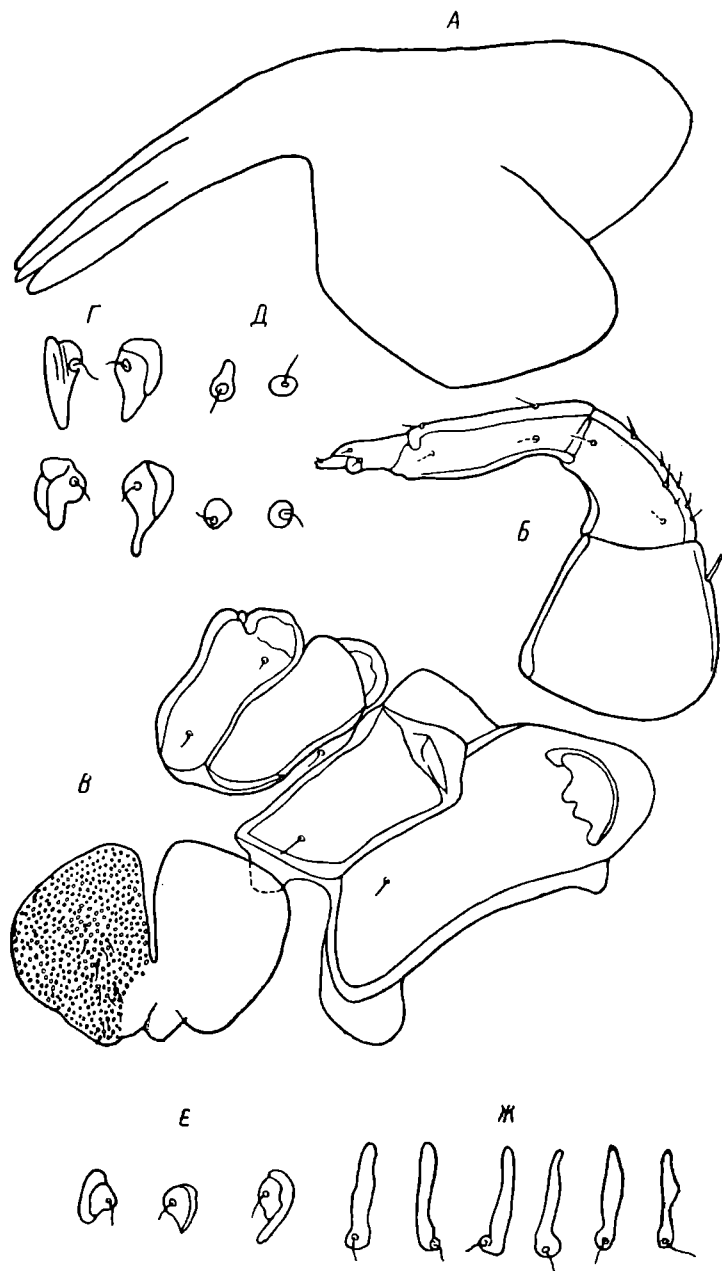


Рис. 18. Детали строения самок *M. vulpes* (А—Д) и *M. legei* (Е—Ж).

А — гипостом (без хелицер), Б — педипальпа с внутренней стороны, В — генитально-коксальная область, Г, Е — заглазничные щитки, Д, Ж — межглазничные щитки.

ных щитков (рис. 17, Б; 18, В), однако они могут быть вызваны неодинаковой сдавленностью препарата. Более своеобразна форма межглазничных щитков (рис. 17, И; 18, Д, Ж), но и она варьирует. Все же у *M. leegei* эти щитки обычно длинные, у *M. incognitus* — короткие, у *M. vulpes* — округлые.

Своеобразие кожных покровов (рис. 17, Д—Ж) повторяется у всех трех видов, правда мелкие бороздки, соединяющие округлые соски, видны лишь при самых больших увеличениях на удачно сделанных препаратах.

Размеры самок приведены в табл. 3.

*Microhydrachna incognita*. На вертлуге педипальпы 1—2 шипа, на бедре 7—8 и 2 внутренние щетинки, на колене 2 дорсальных и 2—3 внутренних, на голени 3 вершинных щетинки и коготь, на лапке 1 щетинка. Изучена по 17 экз., определявшихся по личинкам.

*Microhydrachna vulpes*. Очень сходна с *M. incognita*. Отличается лишь почти полной редукцией межглазничных щитков (рис. 18, Д) и несколько более округлым генитальным щитком (рис. 18, В). Изучена по 4 экз., определявшихся по личинкам.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В а й н ш т е й н Б. А. Материалы по биологии и систематике водяных клещей I. Личинка *Eulais infundibulifera* Koenike, 1897. — Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, 13.
2. В а й н ш т е й н Б. А. О систематике водяных клещей и их месте в подотряде *Trombidiformes*. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., «Наука», 1965.
3. В а й н ш т е й н Б. А. Материалы по биологии и систематике водных клещей (*Hydrachnellae*). IV. — Личинка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., «Наука», 1965.
4. В а й н ш т е й н Б. А. Строение личинок водяных клещей (*Hydrachnellae*). — В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.—Л., «Наука», 1965.
5. В а й н ш т е й н Б. А. Новый вид водяного клеща (*Hydrachnellae*) из рода *Hydrachna* Müll., его систематическое положение и биология. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.—Л., «Наука», 1966.
6. В а й н ш т е й н Б. А. Личинка *Hydrachna leegei* Koen., 1895 (*Hydrachnellae*). — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1968, 17 (20).
7. В а й н ш т е й н Б. А. О строении некоторых таксономически важных органов *Phytoseiidae* (*Parasitiformes*). — Зоол. ж., 1973, 52, 12.
8. П я т а к о в М. О некоторых *Eulais* и *Hydrachna*, паразитирующих под надкрыльями *Dytiscidae* и *Gyrinidae*. — Русск. энтомол. обозр., 1915, 15, 4.
9. C o o k D. R. Water mites genera and subgenera. — Mem. Amer. Entomol. Soc. Inst., 1974, 21.
10. D a v i d s C. The water mite *Hydrachna coniecta* Koenike, 1895 (*Acari, Hydrachnellae*), bionomics and relation to species of *Corixidae* (*Hemiptera*). — Netherl. J. Zool., 1973, 23, 4.
11. D u g e s A. Recherches sur l'ordre des Acariens. Deuxieme Memoire. Remarques sur la famille des Hydrachnes. — Ann. Soc. natur. Zool., 1834, 2.
12. F e i d e r Z. Acarina Trombidoidea. — Fauna. Rep. Pop. Romine. Arachnida, 1955, 5, 1.
13. K r a m e r P. Über die verschiedenen Typen der sechsfüssigen Larven bei den Süßwassermilben. — Arch. Naturg., 1893, 59, 1.
14. L u n d b l a d O. Die Hydracarina Schwedens. I. Beitrag zur Systematik, Embryologie, Ökologie und Verbreitungsgeschichte der schwedischen Arten. — Zool. Bidrag. Uppsala, 1927, 11.
15. N o r d e n s k l ö d E. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. — Acta Soc. scient. fennica, 1898, 24, 5.
16. P i e r s i g R. Deutschlands Hydrachniden. — Zoologica, 1897—1900, 19, 22.
17. P r a s a d V., C o o k D. R. The taxonomy of water mite larvae. — Mem. Amer. Entomol. Inst., 1972, 18.
18. S o a r C. D., W i l l i a m s o n W. The British Hydracarina. — Roy. Soc. London, 1925, 1.
19. S p a r i n g I. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. — Parasitol. Schriftenreihe, Jena, 1959, 10.

20. T h o r S. Sur le genre Hydrachna Müll. et sur des nouvelles espèces provenant principalement de la Russie (*Acarina*, *Hydrachnidae*). — Rev. Russe Entomol., 1916, 16 (1—2).
  21. T h o r S. Über die Phylogenie und Systematik der Acarina, mit Beiträgen zur ersten Entwicklungsgeschichte einzelner Gruppen. V—XII. — Nytt. mag. Naturwiss., 1925, 63.
  22. W a i n s t e i n B. A. Pieces buccales des larves d'Eylais (*Hydrachnellae*). — Aca rologia, 1963, 5, 4.
  23. W a i n s t e i n B. A. Die Coxaldrüsen bei Hydrachna Müll. (*Hydrachnellae*). — Zool. Anzeiger, 1965, 175, 4—6.
  24. W e s e n b e r g - L u n d C. Contributions to the knowledge of the post-embryonal development of the Hydracarina. — Vid. medd. Dansk naturhistor. foren, 1918, 70.
-



## ОБ ОЦЕНКЕ СХОДСТВА МЕЖДУ БИОЦЕНОЗАМИ

## ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Для оценки сходства между биоценозами или их частями существуют разные методы и применяются различные коэффициенты сходства. Каждый такой коэффициент опирается обычно на один из трех критериев: видовой состав, обилие или встречаемость видов, образующих биоценоз.

Автор настоящей статьи [2—4] предложил использовать два первых критерия в одном коэффициенте биоценологического сходства, названном впоследствии «коэффициентом Вайнштейна» [12]. Для его получения перемножались коэффициент сходства видового состава Жаккара и коэффициент общности удельного обилия Шорыгина. Подробнее об этом говорится ниже.

Однако в дальнейшем [6] нами было высказано сомнение в целесообразности такого объединения, и мы сочли достаточным ограничиться одним коэффициентом Шорыгина. В то же время Ю. И. Чернов [12] предлагает объединить эти 2 коэффициента. П. В. Тузовский [11] считает полезным присоединить к двойному коэффициенту 3-й — коэффициент общности по удельной встречаемости Глезона [15], который он приводит, ссылаясь на В. И. Василевича [7]. При этом ни один из названных авторов не приводит существенных обоснований в пользу объединения коэффициентов. По существу вопрос о том, следует ли объединять коэффициенты между собой и, если объединять, то какие именно, остается открытым.

## НЕОБХОДИМЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

В свое время В. Н. Беклемишев [1] дал достаточно четкое определение биоценологических понятий. Однако в литературе используются одни и те же термины в разном смысле. Поэтому считаем нужным уточнить применяемую нами терминологию и одновременно ввести некоторые новые обозначения в формулах.

**Встречаемость** (*frequentia*) — доля проб, в которых данный вид найден, от общего числа проб. К сожалению, этот термин применяется в двух смыслах: 1) доля проб из числа взятых в одно время, но в разных пунктах — иными словами, встречаемость в пространстве. Именно так мы понимали этот термин ранее. В этом смысле его принимал В. Н. Беклемишев [1] и др.; 2) доля проб, из числа взятых в одном пункте, но в разное время, иными словами — встречаемость во времени. Так этот термин понимают Глезон [15], Василевич [7] и др. Слово «*frequentia*» (лат.) означает — обилие. Применение его в смысле «встречаемость» вполне допустимо в систематике [10], где «встречаемость признака» и «обилие признака» по существу одно и то же. Однако в биоценологии обилие и встречаемость — понятия разные. Поэтому мы предлагаем отказаться от термина, утратившего точность, и заменить его другими, более точными терминами: «разброс» и «постоянство».

**Разброс** (*diffusus*) — доля проб, в которых данный вид встречается, от общего числа проб, взятых одновременно, но в разных пунктах, т. е. это встречаемость в пространстве или вероятность нахождения в разных пунктах. Разброс определяется по формуле

$$D_i = \frac{n_i}{N_1}, \quad (1)$$

где  $D_i$  — разброс вида  $i$ ,  $n_i$  — число пунктов (проб), в которых найден вид  $i$ ,  $N_1$  — общее число обследованных пунктов или проб, взятых в разных местах.

**Постоянство** (*constantia*) — доля проб, в которых данный вид найден, от общего числа проб, взятых в данном пункте, но в разное время. Иными словами, это — встречаемость во времени или вероятность нахождения вида в разное время, но в одном пункте. Постоянство определяется по формуле

$$C_i = \frac{n_i}{N_2}, \quad (2)$$

где  $C_i$  — постоянство вида  $i$ ,  $n_i$  число проб, в которых найден вид  $i$ ,  $N_2$  — общее число проб, взятых в одном пункте в разное время.

**Удельное постоянство** — термин, предлагаемый вместо «удельной встречаемости» Глезона [15] и Василевича [7]. Определяется по формуле

$$Co_i = \frac{n_i}{n_1 + n_2 + \dots + n_s}, \quad (3)$$

где  $Co_i$  — удельное постоянство вида  $i$ ,  $n_i$  — число проб, в которых найден вид  $i$ ,  $n_1$  — то же для вида 1,  $n_2$  — то же для вида 2 и т. д. Разумеется, сумма  $(n_1 + n_2 + \dots + n_s)$  может значительно отличаться от  $N_2$ .

Удельное постоянство оценивает не вероятность нахождения вида в данном пункте, а относительную частоту его встречаемости по сравнению с другими видами, находящимися в том же пункте.

**Обилие** (*quantitas* — количество) — среднее число особей данного вида, пересчитанное на единицу площади, объема, или на пробу. Условное обозначение —  $Q$ .

**Суммарное обилие** — обилие всех видов, собранных в данном месте или в данное время.

**Удельное обилие** — отношение обилия данного вида к суммарному обилию. Определяется по формуле

$$Qu_i = Q_i \left/ \sum_{j=1}^{j=s} Q_j \right., \quad (4)$$

где  $Qu_i$  — удельное обилие вида  $i$ ,  $Q_i$  — обилие вида  $i$ ,  $s$  — число видов,  $j$  — порядковый номер вида.

**Видовой состав** — список найденных видов. Для оценки сходства биоценозов важно знать видовой состав каждого из сравниваемых биоценозов и перечень видов, общих для них.

#### КОЭФФИЦИЕНТЫ, ИСПРОБОВАННЫЕ НАМИ ДЛЯ ОЦЕНКИ СХОДСТВА БИОЦЕНОЗОВ

Из многочисленных коэффициентов, применяемых для оценки сходства биоценозов или их частей, мы остановимся лишь на немногих наиболее известных и удобных в условиях, когда удельное обилие определяется легче, чем обилие. Это происходит в тех случаях, когда объем сравниваемых проб не строго одинаков.

Для оценки сходства по видовому составу мы избрали 3 широко применяемых коэффициента, сходных по существу, но установленных на основании различных теоретических соображений.

1. Коэффициент Жаккара [16, 17] представляет собой отношение числа видов, общих двум сравниваемым площадкам, к общему числу видов, найденных на обеих площадках. Определяется по формуле

$$K_{\text{ж}} = \frac{c}{a + b - c}, \quad (5)$$

где  $a$  — число видов, найденных на первой площадке,  $b$  — то же на второй,  $c$  — число видов, общих обеим площадкам.

2. Коэффициент Сёрнсена [19] сложился из представлений о перекрывающихся множествах (подробнее см. [6]). Определяется по формуле

$$K_c = \frac{2c}{a + b}. \quad (6)$$

3. Коэффициент Маунтфорда [18], выведен из индекса различия Вильямса [20], основанного на представлении о нормальном распределении численности (обилия) видов в сообществе (подробнее см. [9]). Определяется по формуле

$$K_{\text{м}} = \frac{2c}{2ab - (a + b)c}. \quad (7)$$

Коэффициенты, основанные на величине разброса, обилия или постоянства, мы использовали по одному.

Логарифмический коэффициент основан на индексе разброса. Представляет собой общеизвестную формулу количества информации Шеннона [13], примененную к задачам биоценологии. Приводя ее ранее [6], мы ссылались на П. Гамбаряна [8], использовавшего ее в области систематики:

$$K_{\text{л}} = -\frac{1}{s} \sum D_i \log_2 D_i, \quad (8)$$

где  $s$  — число видов,  $D_i$  — разброс вида  $i$ , общего сравниваемым биоценозам.

5. Коэффициент Шорыгина [14], основанный на удельном обилии. Определяется по формуле

$$K_{\text{ш}} = \sum Q u_i \min, \quad (9)$$

где  $Q u_i$  — удельное обилие вида  $i$ , общего сравниваемым площадкам,  $\min$  означает, что из двух удельных обилий сравниваемых проб избирается меньшее.

Этот коэффициент неоднократно рассматривался нами [4, 6].

6. Коэффициент сходства по удельному постоянству [7, 15]. Определяется по формуле:

$$K_{\text{г}} = \sum C_i \min, \quad (10)$$

где  $K_{\text{г}}$  — коэффициент Глезона. Остальные обозначения см. формулы (2) и (9).

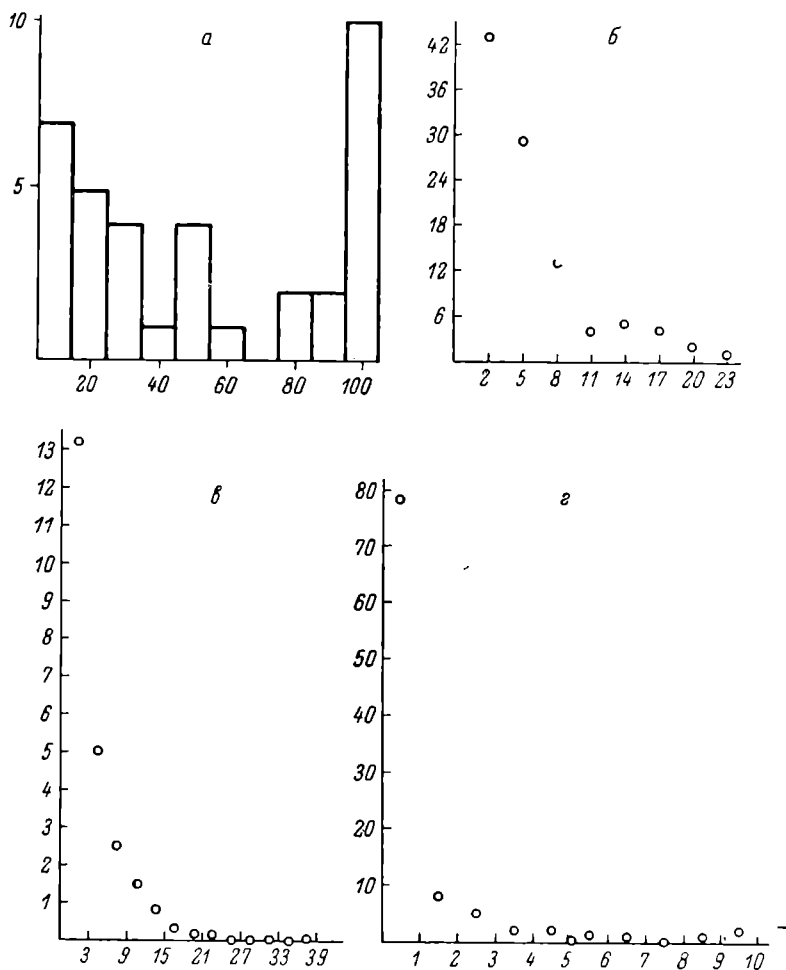
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моделью для исследования коэффициентов биоценологического сходства послужили сборы водяных клещей, проведенные П. В. Тузовским [11] в 23 пунктах близ пос. Борок Ярославской обл. в мелководье Рыбинского водохранилища и в прилегающих водоемах. Всего было собрано 35 508 особей клещей, относящихся к 100 видам. Один и тот же сборщик совершал одинаковое число примерно равных взмахов скребком. Однако полная точность при этом не могла соблюдаться. Поэтому мы не решились использовать абсолютные данные для определения обилия и ограничились применением удельного обилия, для вычисления которого нет необходимости добиваться точности количественных учетов. Это в свою очередь определило выбор коэффициентов сходства. Последние вычислялись с помощью ЭВМ в вычислительном центре Института биологии внутренних вод АН СССР. Автор пользуется случаем выразить благодарность сотруднику центра Е. Ф. Шишкову за проведенные расчеты и П. В. Тузовскому за помощь в работе.

После нахождения коэффициентов сходства были вычислены коэффициенты корреляции между ними и проведено разделение 23 изученных биотопов на классы, связанные повышенным внутрикласовым сходством по биоценологическим показателям.

# **РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАЗБРОСА, ОБИЛИЯ, ПОСТОЯНСТВА И КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ ЭТИМИ ИНДЕКСАМИ**

Еще В. Н. Беклемишев [1] показал, что виды распределяются по классам встречаемости (или, по новой терминологии, по классам разброса) в виде U-образной кривой (см. рисунок, а). Однако форма этой кривой зависит от обилия видов и от размеров избранной пробы: чем проба крупнее и, следовательно, обилие больше, тем сильнее возрастает правая ветвь кривой и уменьшается левая. При уменьшении проб и обилия наблюдается



**Характер распределения видов по классам.**

а — по Дюри (цит. по: [1]), б—г — оригинал.  
По оси ординат — число видов; по оси абсцисс: а — встречаемость (разброс), %, б — разброс, %, в — постоянство, %, г — удельное обилие, %.

обратная картина [5]. Если величина пробы избрана удачно, кривая должна быть симметричной. Наша проба в связи с малым обилием видов в природе была явно меньше оптимальной (см. рисунок, б).

По обилию и постоянству виды также располагаются по U-образной кривой (см. рисунок, в, г). В этом нет ничего удивительного, так как все три величины связаны между собой. Коэффициенты корреляции между разбросом, постоянством и удельным обилием (умноженные на 1000) составляют следующие величины.

$D$	$D$	$C$	$G_u$
$C$	869	—	612
$G_u$	612	833	—

Разброс, конечно, определяется в целом для всех биотопов. Удельное обилие и постоянство учтены по средним данным для всех биотопов. Если же их определять раздельно для каждого биотопа, то коэффициент корреляции между двумя последними индексами колеблется от 0.615 до 0.959. В общем же можно считать, что все 3 индекса тесно связаны друг с другом, особенно разброс и постоянство.

### КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ КОЭФФИЦИЕНТАМИ СХОДСТВА

Нетрудно предугадать, что корреляция между коэффициентами сходства тем выше, чем больше корреляция между индексами (параметрами), на которых эти коэффициенты основаны. Это подтверждается и фактическими данными (цифры увеличены в 1000 раз).

Коэффициенты корреляции между коэффициентами сходства

	Коэффициент	1	2	3	4	5	6
1	Жаккара . . .	—	942	934	931	842	631
2	Сёренсена . . .	942	—	800	949	871	658
3	Маунтфорда . .	934	800	—	854	769	646
4	Логарифмический	931	949	854	—	865	666
5	Глезона . . . .	842	871	769	865	—	867
6	Шорыгина . .	631	658	646	666	867	—

Коэффициенты сходства, основанные на сходстве видового состава, оказались очень близки между собой. Средний коэффициент корреляции между ними составляет 0.892. Особенно близки друг другу коэффициенты Жаккара и Сёренсена (0. 942). Практически они взаимозаменяемы.

Точно так же высока корреляция между этими коэффициентами и логарифмическим коэффициентом, основанном на индексе разброса. Это между прочим служит доводом в пользу предположения, что сходство по числу общих видов, а также по индексу разброса функционально связано между собой. Средний коэффициент корреляции между логарифмическим коэффициентом и коэффициентами Жаккара, Сёренсена, Маунтфорда равен 0.911.

Почти так же высока корреляция между коэффициентом Глезона и всеми ранее названными. В среднем она составляет 0.837.

Особняком в этом отношении стоит коэффициент сходства по удельному обилию Шорыгина. Его средняя корреляция с остальными коэффициентами составляет всего 0.682. Следовательно, в любой (или почти в любой) комбинации он привносит существенную дополнительную информацию. Особенно низка его средняя корреляция с коэффициентом Жаккара (0.631). Объединение этих двух коэффициентов в один увеличивает их раздельную информацию более чем в полтора раза.

### ПОДБОР КОЭФФИЦИЕНТОВ СХОДСТВА

Из сказанного видно, что наилучшим коэффициентом можно считать комбинацию коэффициентов Жаккара и Шорыгина:

$$K = K_{\text{ж}} \cdot K_{\text{ш}}. \quad (11)$$

Для удобства пользования его следует умножить на 1000. Однако рассмотрим и другие комбинации. Присоединение к коэффициенту Жаккара логарифмического коэффициента увеличивает информативное содержание комбинации всего на несколько процентов, а если к первому из них присоединить коэффициент Глезона — то около 15%.

Если за основу комбинированного коэффициента взять не коэффициент Жаккара, а коэффициент Маунтфорда, то присоединение к нему коэффициента Шорыгина увеличивает информацию в полтора раза, а коэффициента Глезона — почти на треть. Однако присоединение обоих этих коэффициентов нецелесообразно, так как их взаимная корреляция высока — 0.867.

Сам коэффициент сходства Маунтфорда применим лишь в ограниченных пределах, при оценке сходства между равновеликими площадками близких биоценозов. В противном случае он дает искаженные результаты. В этом легко убедиться, исследуя формулу (7). Допустим, что  $a=b$ ,  $c = 1/2a$ , тогда  $K_M = 1/a$ . Если число видов на площадке — 10, то коэффициент сходства Маунтфорда равен 0.1, если число видов равно 100 или 1000, то коэффициент составляет соответственно 0.01 и 0.001.

Следовательно, при равной доле общих для двух площадок видов коэффициенты могут оказаться разными. И наоборот, равновеликие коэффициенты не всегда указывают на то, что соотношение общих и «эндемических» видов на сравниваемых площадках сходно. Сказанное позволяет рекомендовать коэффициент Маунтфорда для оценки биоценотического сходства только при равных методиках учета, например, определяя численность видов на кубометр воды или квадратный метр донной поверхности. Вычисленные таким образом коэффициенты сходства можно затем сравнивать только раздельно для планктона и бентоса, но сходство между планктоном и бентосом определить нельзя, так же как и коэффициенты, полученные отдельно для объема и площади или отдельно для площадок разного размера.

Еще менее применим логарифмический коэффициент. Из формулы его определения (8) легко составить график соответствующей функции. Получаемая кривая обладает одним максимумом при  $D=0.37$  и двумя минимумами при  $D=0$  и  $D=1$ . Это означает, что если на двух сравниваемых площадках все или почти все виды общие, то коэффициент будет так же мал, как и в случае когда все или почти все виды разные. Свою чувствительность этот коэффициент проявляет лишь в случаях, когда число общих видов близко к  $1/3$ .

Таким образом, в основу комбинированного коэффициента лучше всего использовать коэффициент Шорыгина. Вторым членом, судя по коэффициентам корреляции, мог бы быть любой из испробованных коэффициентов. Однако если учесть сказанное, коэффициенты Маунтфорда и логарифмический лучше исключить. Из остальных в порядке предпочтения следует называть коэффициенты Жаккара, Сёрнсена и явно менее удачный — Глезона. Присоединение к двойному коэффициенту Жаккара—Шорыгина или Сёрнсена—Шорыгина третьего коэффициента — Глезона нам кажется нецелесообразным, так как оно практически не увеличивает информации уже имеющейся комбинации: с любым из трех названных коэффициентов корреляция коэффициента Глезона более 0.8 (см. вывод на стр. 160).

## РАЗДЕЛЕНИЕ БИОЦЕНОЗОВ НА ГРУППЫ

Вычисление коэффициентов сходства между биоценозами или их частями — не самоцель, а лишь промежуточный этап в главной задаче — распределение участков на группы, или их классификация. Решение этой задачи может быть осуществлено с помощью ЭВМ или любым иным способом [6]. Все зависит от целей классификации. В одних случаях необходимо разбить все множество на определенное число классов, в других — достаточно выделить 2—3 группы, не беспокоясь о единицах,

не вошедших в них, в третьих случаях стремятся к оптимальной классификации.

Учитывая, что наша задача — оценка коэффициентов сходства, мы избрали следующий способ разделения изученных биоценологических участков на классы.

Исходя из предельно возможных значений каждого коэффициента, мы принимаем его среднее значение за границу между классами. Если сходство выше этой границы (положительная связь) — участки включаются в один класс, если ниже (отрицательная связь) — в разные. Для коэффициентов Шорыгина, Жаккара, Сёренсена и Глезона среднее значение равно 0.5, для логарифмического — 0.265 (максимум функции  $D \log_2 D$  достигается при  $D=0.37$  и составляет 0.5312), для комбинированного (11) — среднее значение принято за 0.25 ( $0.5 \times 0.5 = 0.25$ ), для коэффициента Маунтфорда, как сказано выше, определенного максимума нет. За середину его значений мы условно принимаем величину 0.1, близкую к средней, полученной на практике. Однако во всех остальных случаях принятая нами теоретическая средняя оказалась несколько меньше эмпирической.

В случае, если какой-нибудь участок оказался связанным с одними членами класса положительными связями, а с другими — отрицательными, определялся средний коэффициент сходства между сомнительным участком и остальными членами класса и оценивалось, положительна или отрицательна эта средняя связь.

За образец нами был избран комбинированный коэффициент. С его помощью 23 участка разделились на 14 классов, 10 из которых содержали по 1 участку, 2 по 4 и по 1 классу с 2 и 3 участками.

Класс . . . . .	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
Номер участка	1	2, 3, 4, 5	6, 7, 8	9, 10	11	12	13	14	15	16	17	18	19, 20, 21, 22,	23

Остальные коэффициенты дали иные, более или менее отличные результаты.

	$K$	$K_{II}$	$K_{\Sigma}$	$K_o$	$K_r$	$K_m$	$K_d$
Число классов . . . . .	14	14	13	7	11	11	18
Монотипических классов . . . . .	10	9	8	3	6	7	16
Число участков, сменивших место по сравнению с приведенными выше . . . . .	0	2	8	8	4	5	4

Наиболее близкую классификацию к представленной выше (см. стр. 162) дал коэффициент Шорыгина. Коэффициенты Жаккара, Маунтфорда и логарифмический привели к распаду класса II. Наоборот, коэффициент Глезона создал новый трехчленный класс, а коэффициент Сёренсена объединил этот класс с классом II. Выяснилось, что разные коэффициенты обладают разной степенью детализации (по крайней мере на данном материале): одни создают большие классы, другие — меньшие. Однако этим различия между коэффициентами не исчерпываются. Каждый из них вызывает специфическую перегруппировку участков. Так, например, по коэффициенту Шорыгина участок № 1 стоит особняком, а № 14 и № 17 объединяются в двухчленный класс. Наоборот, коэффициент Жаккара объединяет участки № 1 и № 14 и оставляет № 17 в монотипическом классе. Меняет также класс участок № 5 в зависимости от того, применен ли для классификации коэффициент Маунтфорда или Глезона.

Итак, каждый из рассмотренных коэффициентов обладает собственными классификационными особенностями. Наиболее содержательным мы считаем комбинированный коэффициент Жаккара—Шорыгина. По результатам разделения на классы исследованных нами участков близок к этому коэффициенту коэффициент Шорыгина. Самые крупные классы возни-

кают при использовании коэффициента Сёренсена, наиболее мелкие — в результате применения логарифмического коэффициента. Однако по причинам, изложенным выше (см. стр. 161), мы не считаем возможным рекомендовать последний, так же как и коэффициент Маунтфорда, ни для оценки сходства между биоценозами, ни для их классификации.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Б е к л е м и ш е в В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. — Тр. по защите растений, 1931, 1 (2).
2. В а й н ш т е й н Б. А. Энтомофауна вредителей листьев дуба в ползащитных насаждениях юга УССР и ее зависимость от лесозоологических факторов. — Зоол. ж., 1949, 28 (6).
3. В а й н ш т е й н Б. А. Изменения в составе вредителей леса под влиянием лесозоологических факторов. — ДАН СССР, 1950, 70 (3).
4. В а й н ш т е й н Б. А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов. — Зоол. ж., 1967, 46 (7).
5. В а й н ш т е й н Б. А. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. — Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН АН СССР, 1969, 3.
6. В а й н ш т е й н Б. А. Распределение пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы оценки их обилия. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, 21 (24).
7. В а с п л е в и ч В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
8. Г а м б а р я н П. Математический метод таксономии (в биологической систематике). — Изв. АН АрмССР, биол. науки, 1964, 17 (12).
9. Г и л я р о в М. С. Зоологический метод диагностики почв. М., «Наука», 1965.
10. С м и р н о в Е. С. Таксономический анализ. М., Изд. МГУ, 1969.
11. Т у з о в с к и й П. В. Распределение водяных клещей в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, 25 (28).
12. Ч е р н о в Ю. И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши. — Зоол. ж., 1971, 50 (7).
13. Ш е н н о н К. Работы по теории информации и кибернетики. М., ИЛ, 1963.
14. Ш о р ы г и н А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых *Gobiidae* Каспийского моря. — Зоол. ж., 1939, 18 (1).
15. G l e a s o n H. A. Some applications of the quadrat method. — Bull. Torrey Bot. Club, 1920, 47 (1).
16. J a c c a r d P. Lois de destribution florale dans la zone alpine. — Bull. Soc. Vaud. Sci. Natur., 1902, 38.
17. J a c c a r d P. Nouvelles recherches sur la distribution florale. — Bull. Soc. Vaud. Sci. Natur., 1908, 44.
18. M o u n t f o r d M. D. An index of similarity and its application to classificatory problems. — In: Progress of soil zoology, ed. P. W. Murphy, London, 1962.
19. S ø r e n s e n T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant ecology. — Biol. skr., 1948, 5.
20. W i l l i a m s C. B. Diversity as a measurable character of an animal or plant population. — Ann. biol., 1951, 27.



## ИНТЕРРЕНАЛОВАЯ И СУПРАРЕНАЛОВАЯ ЖЕЛЕЗЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ БЕЛУГИ *HUSO HUSO* (L.)

Топография и гистологическое строение интерреналовой и супрареналовой желез у осетровых исследованы несколькими авторами [3, 5, 12, 15, 16]. Изучены и некоторые гистохимические и физиологические показатели этих желез у американского осетра [20, 21] и севрюги [5]. Этими работами показано, что хрящевые ганоиды представляют своеобразную группу рыб по локализации и гистологической структуре интерреналовой и супрареналовой (хромаффинной) тканей. Если у костистых рыб интерреналовая железа локализуется в головной почке и тесно связана с задней кардинальной веной и ее ветвями различного калибра, а супрареналовая — в стенках вен или возле них не только в головной почке, но и в туловищной [1, 2, 6, 22, 23—26], то у осетровых интерреналовая ткань в виде инкапсулированных телец различной величины и формы рассеяна в туловищной почке (головная почка у осетровых отсутствует) непосредственно под капсулой или в толще почечной паренхимы. Хромаффинные клетки локализованы в стенках вен различного калибра на всем протяжении почки.

О том, как идет развитие этих тканей, из каких эмбриональных зачатков они развиваются, какие изменения претерпевают в дальнейшем, имеются весьма противоречивые данные.

Материалом для исследования послужили эмбрионы, личинки, мальки и взрослые особи белуги. Материал собран в мае—июне 1972 г. на рыбноводном заводе «Икрыное» Астраханской обл. Инкубационный период у белуги длится 8 суток при температуре воды 12.6—13.8° [4]. Пробы эмбрионов начали отбирать за 2 суток до выклева, т. е. когда они активно двигались в оболочке. Оболочка разрушалась и эмбрионы, а потом личинки и мальки фиксировались целиком. Всего использовано 232 экз. эмбрионов, личинок и мальков. От 6 взрослых особей материал взят на экспериментальной базе ЦНИОРХа — Замьяны. Применялись фиксирующие смеси Буэна и Ценкера. Пробы проводились через метилбензоат-бензол и заливались в парафин. Серийные поперечные и продольные срезы толщиной 5 мкм окрашивались гематоксилином и эозином или пикроиндигокармином, железным гематоксилином, азановым методом и азуэр-эозином.

Первое выселение влеток целомического эпителия в области каудальной части корня брыжейки, по-видимому, начинается на 5-е сутки инкубационного периода, так как у 6-суточного эмбриона (с этого периода начал отбор проб) интерреналовый зачаток представлен группой клеток (3—5) и видно продолжающееся выселение эпителиальных клеток в мезенхиму (рис. 1, а, см. вклейки). Выселившиеся клетки лежат непосредственно в мезенхиме, капсула отсутствует. Границы клеток в это время плохо заметны, круглые ядра с одним, чаще с двумя крупными четко выраженными ядрышками, расположенными эксцентрично. В цитоплазме некоторых клеток имеется по одной довольно крупной вакуоле. Надо полагать, что это места локализации липидных включений, которые экстрагировались в процессе обработки материала. Митозов интерреналовых клеток на этой стадии не

обнаружено. Выселение клеток целомического эпителия происходит вне связи с почечными канальцами мезонефроса (пронефрос локализован в передней части эмбриона), в котором еще очень мало гемопоэтических элементов.

У 7-суточного эмбриона интерреналовая ткань представлена овальным образованием, расположенным на брыжейке. Еще продолжается миграция клеток целомического эпителия и вселение их в уже образовавшееся интерреналовое тельце. В это время в тельце появляются кровеносные капилляры (рис. 1, б), образовавшиеся, по-видимому, из мезенхимы, в которую мигрировали эпителиальные клетки. На этой стадии имеется уже 2 тельца, причем 2-е располагается краниальнее 1-го. В это время встречаются митозы интерреналовых клеток, до 4 на одном срезе. Клеточные границы становятся несколько четче, и полиморфизм интерреналовых клеток делается заметным. Цитоплазма их оксифильна, зернистая, в некоторых клетках имеется по одной крупной вакуоле.

У только что вылупившихся личинок интерреналовая ткань представлена сравнительно крупным тельцем (рис. 1, в), в котором клетки плотно прилегают друг к другу. В некоторых тельцах уже намечается деление на дольки, синусоидные капилляры появляются между дольками и внутри них. Продолжается вселение клеток целомического эпителия. Капсула тельца еще отсутствует. Большая часть клеток в цитоплазме имеет по одной крупной вакуоле. Встречаются митозы интерреналовых клеток по 2—3 на срезе. Ядра интерреналовых клеток круглые, реже овальные, в большинстве имеют по 2 крупных ядрышка, расположенных эксцентрично.

У личинки суточного возраста тельца увеличиваются в размерах как за счет митотического деления интерреналовых клеток, так и за счет увеличения их размеров. Тельце уже имеет 3—5 долек, появляются волокна соединительной ткани, ограничивающие тельце от гемопоэтических элементов почки, которых к этому времени становится больше. Вокруг тельца, между дольками и в самих дольках увеличивается количество синусоидных капилляров (рис. 1, г). Четких границ интерреналовых клеток не видно, в цитоплазме их содержится по одной вакуоле, встречаются митозы интерреналовых клеток.

У 2—5-суточных личинок интерреналовые тельца увеличиваются в размерах (рис. 1, д, е). В мезонефросе возрастает количество гемопоэтической ткани. Вокруг телец образуется тонкая соединительнотканная вакуоль, септы которой делят их на дольки. Между дольками появляются довольно крупные кровеносные сосуды. Тельца в количестве 4—5 обнаруживаются в средней и каудальной частях почки, они всегда ограничены от канальцев мезонефроса слоем гемопоэтических элементов и пигментными клетками (рис. 1, е). Интересно отметить, что пронефрос (первичная почка) у личинок белуги состоит лишь из почечных канальцев, в нем отсутствуют почечные клубочки и гемопоэтическая ткань. В пронефросе интерреналовых телец не обнаружено.

У личинок в возрасте от 6 до 10 суток происходит дальнейшее увеличение количества и размеров интерреналовых телец (рис. 2, а, б). К этому времени (у 7-суточной личинки) тельца появляются и в краниальной части мезонефроса, их насчитывается уже 5—7. Характерно, что краниальная часть мезонефроса белуги свободна от почечных элементов и состоит лишь из ретикулолимфоидной ткани. Интересно, что первичная и вторичная почки белуги нигде не соединяются, они всегда отделены друг от друга ретикулолимфоидной тканью и слоем пигментных клеток. Интерреналовые тельца в большинстве своем локализованы у задней кардинальной вены, от просвета которой они отделены лишь слоем эндотелия (рис. 2, а). Дольки в тельце становятся значительно больше. Интерреналовые клетки плотно прилегают друг к другу, в цитоплазме их все еще сохраняются крупные вакуоли. Встречаются единичные фигуры митотического деления интерреналовых клеток.

В возрасте 15 суток интерреналовые тельца становятся больше, характерные свойства интерреналовых клеток сохраняются, цитоплазма их становится слегка базофильной. На этой стадии впервые обнаруживаются хромаффинные (супрареналовые) клетки (рис. 2, в, г). Локализуются они еще среди гемопоэтических элементов. Свойство цитоплазмы этих клеток реагировать с солями хрома помогает их обнаружению. Группы таких клеток (2—5) при окраске азур-эозином после фиксации жидкостью Ценкера приобретают характерный светло-зеленый цвет и четко выделяются среди гемопоэтических элементов. Хромаффинные клетки полигональные, имеют круглые или овальные ядра, бедные хроматином; одно ядрышко располагается в центре или на ядерной оболочке. Причем появляются хромаффинные клетки в краниальной части мезонефроса, богатой симпатическими ганглиями. По нервным волокнам, отходящим от ганглиев, продвигаются хромаффиннобласты (цитоплазма их еще не реагирует с солями хрома); они доходят до задней кардинальной вены и ее ветвей и проникают в стенки последних. По-видимому, дифференцировка их в хромаффинные клетки происходит во время передвижения, так как находясь в ретикулолимфоидной ткани, они реагируют с солями хрома.

20-суточные личинки характерны тем, что большинство интерреналовых телец располагается в передней части мезонефроса, меньше — в средней части и очень мало — в каудальной. К этому времени в тельцах имеются довольно крупные кровеносные сосуды (рис. 2, д), капсула телец несколько утолщается. Дольки интерреналовых телец состоят из тяжелой эпителиальных клеток. Границ клеток не видно. Их круглые ядра имеют чаще 2 ядрышка и мелкие глыбки и нити хроматина. Встречаются митотически делящиеся клетки.

Цитоплазма хромаффинных клеток окрашивается несколько интенсивнее, чем у 15-суточных личинок. Они обнаруживаются не только среди гемопоэтических элементов (рис. 2, е), но и в стенках задней кардинальной вены. Характерно, что цитоплазма ганглиозных клеток не окрашивается азур-эозином в зеленоватый цвет, в то время как цитоплазма уже дифференцировавшихся супрареналовых клеток принимает зеленоватый оттенок.

У мальков 30-суточного возраста интерреналовые тельца дольчатые, гораздо крупнее, чем на предшествующих стадиях (рис. 3, а). Хорошо выражены междольковые пространства и прослойки рыхлой соединительной ткани. Внутри далеко проходят крупные кровеносные сосуды и синусоидные капилляры. В цитоплазме интерреналовых клеток исчезают крупные вакуоли, цитоплазма их приобретает слегка пенистый вид. Хромаффинные клетки встречаются не только в стенках задней кардинальной вены и ее ветвей, но и в ретикулолимфоидной ткани, у просвета сосудов (рис. 3, б). Особенно много хромаффинных клеток в ретикулолимфоидной ткани передней части мезонефроса.

У мальков в возрасте 35 суток интерреналовые тельца крупные (рис. 3, в), покрыты четко выраженной соединительнотканной капсулой. Локализуются тельца в вентро-медиальных частях почек, т. е. в гемопоэтической ткани, свободной от почечных элементов. Очень редко встречаются тельца в непосредственном соседстве с почечными элементами, которые локализованы в основном в дорсо-латеральных участках мезонефроса. Цитоплазма интерреналовых клеток содержит мелкие вакуоли, ядра располагаются эксцентрично. Возрастает количество хромаффинных клеток, располагаются они группами по 5—7 и больше непосредственно в ретикулолимфоидной ткани (рис. 3, г), возле небольших кровеносных сосудов и в стенках вен, причем значительное количество хромаффинных клеток обнаруживается в стенках задней кардинальной вены на всем ее протяжении в туловищной почке. Интересно отметить, что пронефрос с возрастом редуцируется и на этой стадии от него остается лишь несколько канальцев, окруженных кровеносными сосудами, ретикулолимфоидная ткань по-прежнему отсутствует в первичной почке.

У 1,5-месячных мальков белуги интерреналовых телец много (до 25—31 в одной почке), различных по величине и форме (рис. 3, *б*). Они покрыты соединительнотканной капсулой, от которой отходят септы и делят тельце на доли. Дольчатость выражена в не одинаковой степени: в крупных тельцах она хорошо выражена (рис. 3, *б*), в растущих тельцах заметна слабее. Тельца приобретают характер таковых у взрослых рыб. Отличие состоит в том, что междольковые прослойки соединительной ткани тоньше, чем у взрослых, и интерреналовые тельца и клетки меньших размеров. На всем протяжении задней кардинальной вены, средних и малых вен в их стенках обнаруживаются хромаффинные клетки как одиночные, так и островками. Группы хромаффинных клеток встречаются и возле капилляров (рис. 3, *е*) и непосредственно среди гемопоэтических элементов. Хромаффиннообласты продолжают мигрировать из ганглиев к стенкам вен и в ретикулолимфоидную ткань, что характерно и для взрослых рыб.

У взрослых особей белуги интерреналовая ткань представлена крупными инкапсулированными тельцами (рис. 3, *ж*). Локализуются они на поверхности почки непосредственно под капсулой, в толще паренхимы почки, возле кровеносных сосудов, но большинство телец сконцентрировано в крапильной части почки. От капсулы внутрь телец отходят септы, делящие тельце на доли и доли различной величины и формы. В междольковых прослойках соединительной ткани проходят кровеносные сосуды и нервные волокна. Паренхима телец состоит из сравнительно мелких полигональных клеток, цитоплазма которых сильно вакуолизирована, ядра интерреналовых клеток круглые, чаще с 1, реже с 2 ядрышками. Периферические клетки в тельцах несколько крупнее, вытянутые, цитоплазма их сильнее вакуолизирована, чем в центральных клетках. Хромаффинные клетки одиночные или группами по 3—10 располагаются как в стенках вен непосредственно под эндотелием, так и возле небольших капилляров (рис. 3, *з*), в непосредственной близости от интерреналовых телец. Клетки полиморфные, цитоплазма их принимает зеленый цвет при окраске азури-эозином после фиксации по Ценкеру. Ядра хромаффинных клеток овальные, реже круглые, крупнее ядер интерреналовых клеток, но беднее хроматином, локализуются в основном в центре клеток.

Впервые Бальфур [7] упоминает о том, что интерреналовая ткань у рыб развивается из выстилки целома, а хромаффинная — из симпатической нервной системы. Позже Хьют [18, 19] показал, что у пучкожаберных рыб надпочечник появляется у эмбрионов на первых (?) стадиях развития в виде 2 закрытых пузырьков на вентральной поверхности почек. Однако Халлер [17] делает вывод, что у колючих акул надпочечники являются результатом отшнуровки клеток канальцев мезонефроса. Более того, он утверждал, что и хромаффинные клетки имеют такое же происхождение.

В противоположность данным Халлера наши наблюдения показывают, что у хрящевых ганоидов, как, вероятно, и у всех рыб, интерреналовая ткань является производным целомического эпителия, а супрареналовая — симпатической нервной системы. Эти результаты согласуются с данными других исследователей, изучавших, правда, развитие лишь интерреналовой ткани на различных объектах. Здесь имеются расхождения во времени появления зачатков интерреналовой ткани, что вполне объяснимо, если учесть разные сроки инкубационного развития у различных видов рыб и влияние экологических факторов на эмбриональное развитие. Джакомини [13, 14] изучал гистогенез интерреналовой ткани у нескольких видов лососевых рода *Salmo*. В частности, у семги первый зачаток интерреналовой ткани появляется у эмбрионов около 4 мм длины (22—23 дня после оплодотворения). В нашем случае зачаток интерреналовой ткани отмечен на 5-е сутки после оплодотворения. Если учесть, что инкубационный период у семги длится около 180 дней, а у белуги всего 8 дней [4], то такая разница вполне объяснима. По поводу осетровых (Джакомини исследовал осетра) отмечено целомическое происхождение интерреналовой ткани.

Джакомини делает предположение, что вначале интерреналовые тельца появляются в передней части мезонефроса, а затем продвигаются в его каудальную часть. Это предположение не согласуется с нашими результатами, которые свидетельствуют о том, что первые тельца образуются в области заднего корня брыжейки, а с возрастом продвигаются в краниальную часть почки.

Смет [27, 28] показал, что у сенегальского многопера первые интерреналовые клетки появляются у мальков 5—6-дневного возраста между 2 задними кардинальными венами. Он первый изучал развитие хромаффинной ткани и отметил, что у сенегальского многопера супрареналовая ткань обнаруживается лишь у мальков длиной тела 24—29 мм. В нашем случае хромаффинные клетки впервые обнаружены у 15-дневных личинок. В обоих случаях супрареналовая ткань развивается значительно позже интерреналовой. Другие исследователи [8—11] в своих работах упоминают о происхождении интерреналовой ткани из целомического эпителия, а супрареналовой — из симпатической нервной системы.

Резюмируя вышеизложенное, можно сделать заключение, что у всех рыб, включая круглоротых, хрящевых рыб, хрящевых ганоидов и костистых рыб, источником развития интерреналовой ткани служит эпителий целомической выстилки, а супрареналовой — симпатическая нервная система. Отличие хрящевых ганоидов от костистых рыб состоит в том, что у первых интерреналовая ткань в виде телец распылена по всей туловищной почке, но их больше в ее краниальной части. У костистых рыб интерреналовая ткань концентрируется в головной почке (пронефрос) в разной степени соседства с задней кардинальной веной и ее ветвями.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Межнин Ф. И. Гистологическое строение интерреналовой и супрареналовой желез у некоторых представителей пресноводных рыб. — Архив анат., гистол., эмбриол., 1971, 61, 7.
2. Межнин Ф. И. Интерреналовая и хромаффинная ткань пресноводных рыб. — Вопр. ихтиол., 1972, 12, 4.
3. Межнин Ф. И. Морфология и топография интерреналовой и хромаффинной тканей у некоторых осетровых. — Матер. VI научн. совещ. по эвол. физиол. Л., «Наука», 1972.
4. Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., «Высшая школа», 1971.
5. Пенькова Е. А. Интерреналовая система севрюги (*Acipenser stellatus* P.) и ее функциональная связь с гипофизом. ДАН СССР, 1972, 206, 5.
6. Baescker R. Ueber die Nebennieren der Teleostier. — Z. mikr.-anat. Forsch., 1928, 15, 2.
7. Balfour F. M. On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the headkidney or pronephros. — Quart. J. Microscop. Sci., 1882, 12, 7.
8. Chester Jones I. The adrenal cortex. Cambridge. Univ. Press, 1957.
9. Chieffi G. Sull'organogenesi dell'interrenale e della medulla della gonade in *Torpedo canicula*. — Publ. Stsz. Zool. Napoli, 1952, 33, 1.
10. Deane H. W. The anatomy, chemistry, and physiology of adrenocortical tissue. In: Handbuch der experimentellen Pharmakologie. — Springer-Verlag, 1962, 14, 1.
11. Fontaine M. Evolution of form and function of endocrine organs with special reference to the adrenal gland. — Inter. Congr. 16 Zoology, Proc., Washington, 1963, 3, 1.
12. Giacomini E. Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali dei Ganoidi e particolarmente sull'esistenza delle corpo sostanza midollare. — Monit. Zool. Ital., 1904, 15, 1.
13. Giacomini E. Anatomia microscopica e sviluppo del sistema interrenale e del sistema cromaffine (sistema feocromo) dei Salmonidi. — Mem. Rend. Acad. Sci. Istit. Bologna, Cl. Sci. Fis., ser. 6, 1912, 9, 3.
14. Giacomini E. Sull'anatomia microscopica e sullo sviluppo delle capsule surrenali dei Lofobranchi. — Arch. Ital. Anat. Embriol., 1922, 18, 4.
15. Giacomini E. Il sistema interrenale e i corpuscoli di Stannius dei Ganoidi e dei Teleostei. — Boll. Soc. ital. biol. sperim., 1933, 8, 5.
16. Giacomini E. Il sistema interrenale e il sistema cromaffine (sistema feocromo) e i corpuscoli di Stannius dei Ganoidi. — Rend. Acad. Sci. Istit. Bologna, Cl. Sci. Fis., 1933, 37, 1.

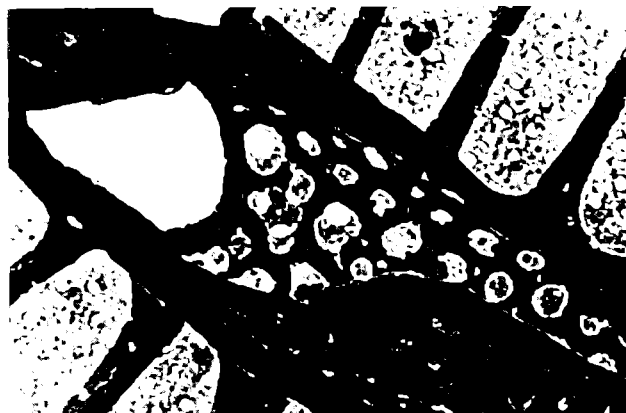
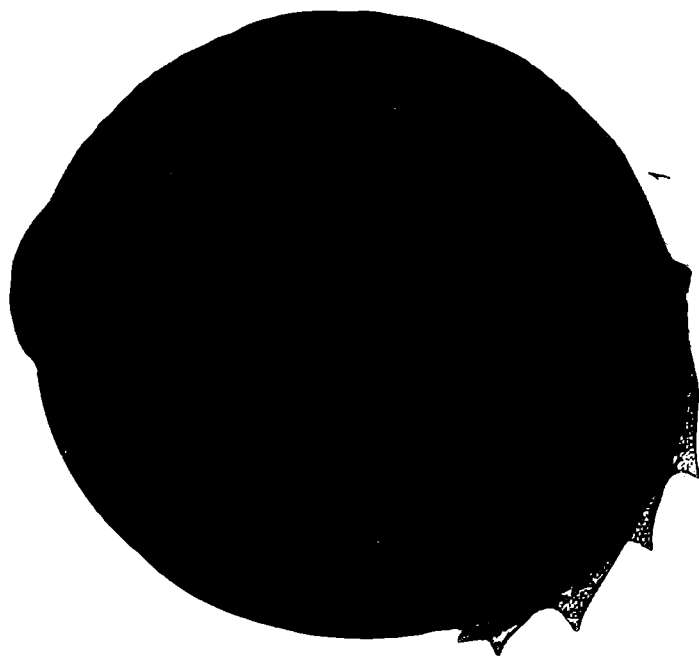
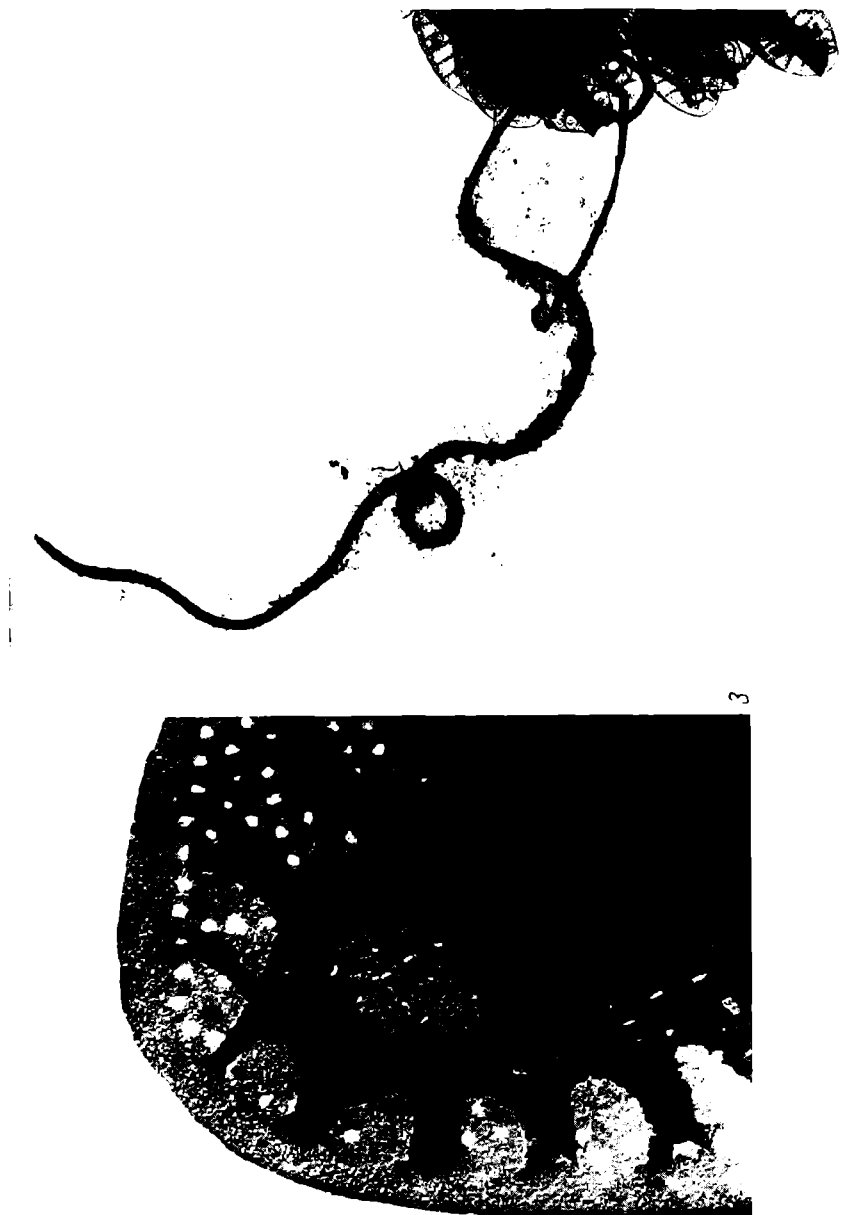
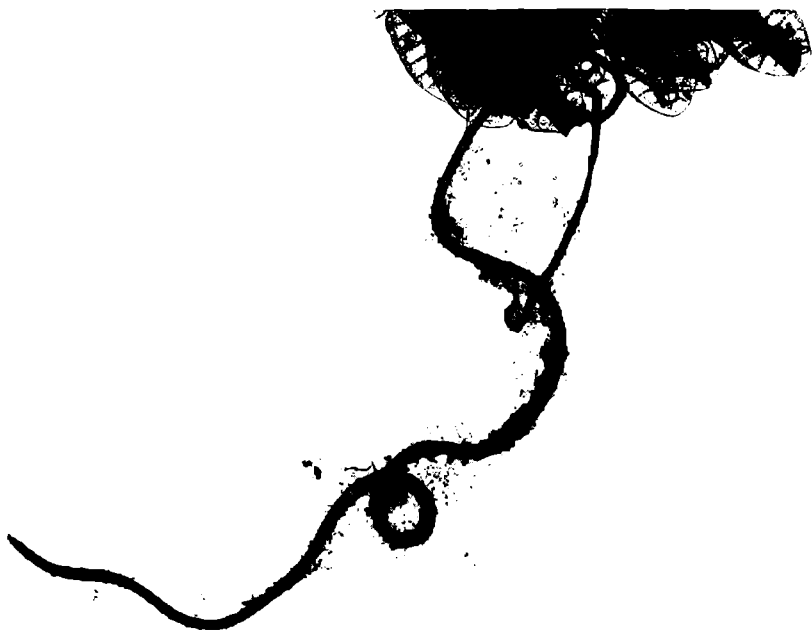


Табл. I. *Synura petersenii*: 1 — циста, 2 — излом медиального гребня,



3



4

Табл. I (продолжение).

3 — область поры медального гребня,  
4 — жгутики. 1, 4 — увел. 5800,

2, 3 — 127 000.

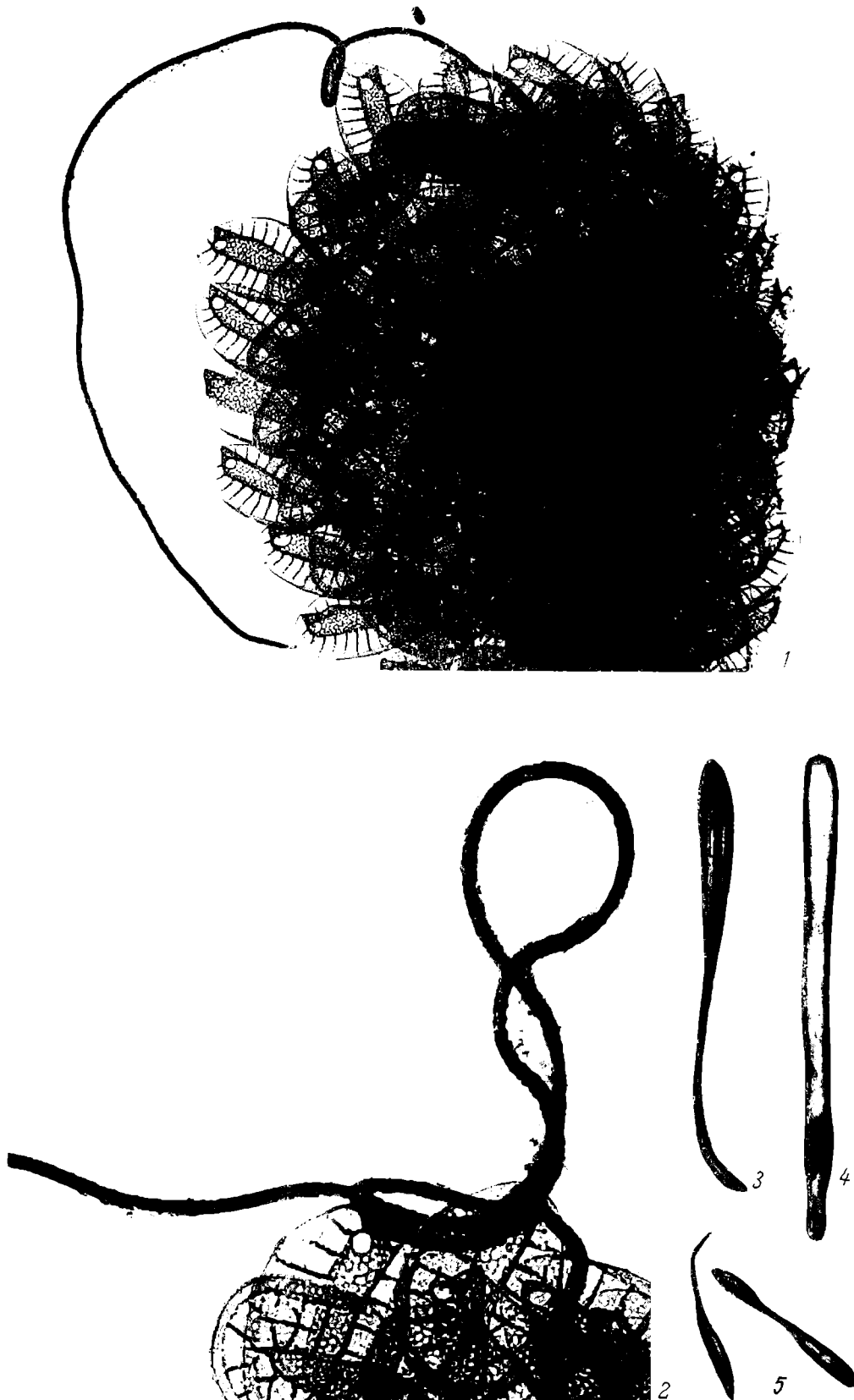


Табл. II. 1, 2 — перистый жгутик с чешуйками *S. petersenii*, 3 — чешуйка основания жгута *S. spinosa*. 4, 5 — чешуйки основания жгута *S. echinulata*. 1, 3—5 — увел. 5800, 2—12500.



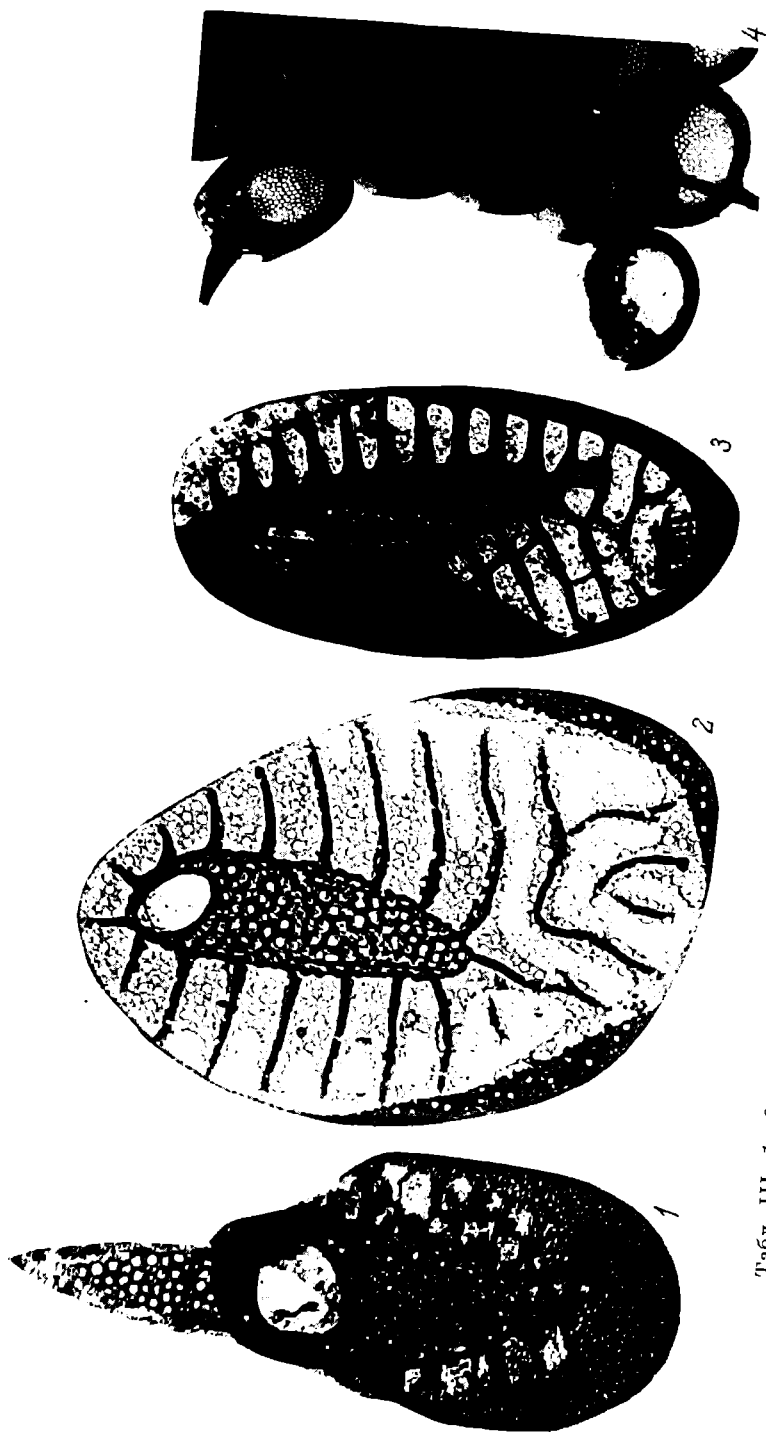
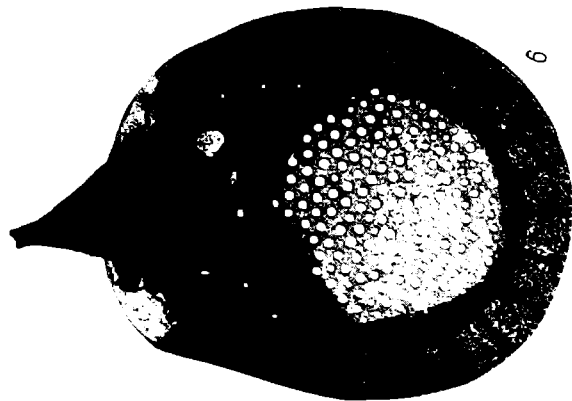


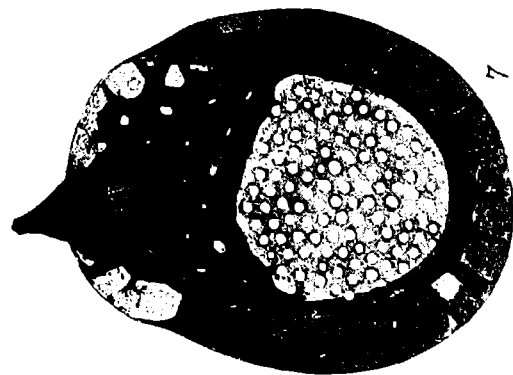
Табл. III. 1—3 — аномально развитые чешуйки *S. petersenii*, 4 — фрагмент панциря *S. iwella*,



5



6



7

Табл. III (продолжение).  
5—7 — чешуйки тела клетки *S. wella*. 1—3, 5—7 — увел. 10000, 4 — 2650.

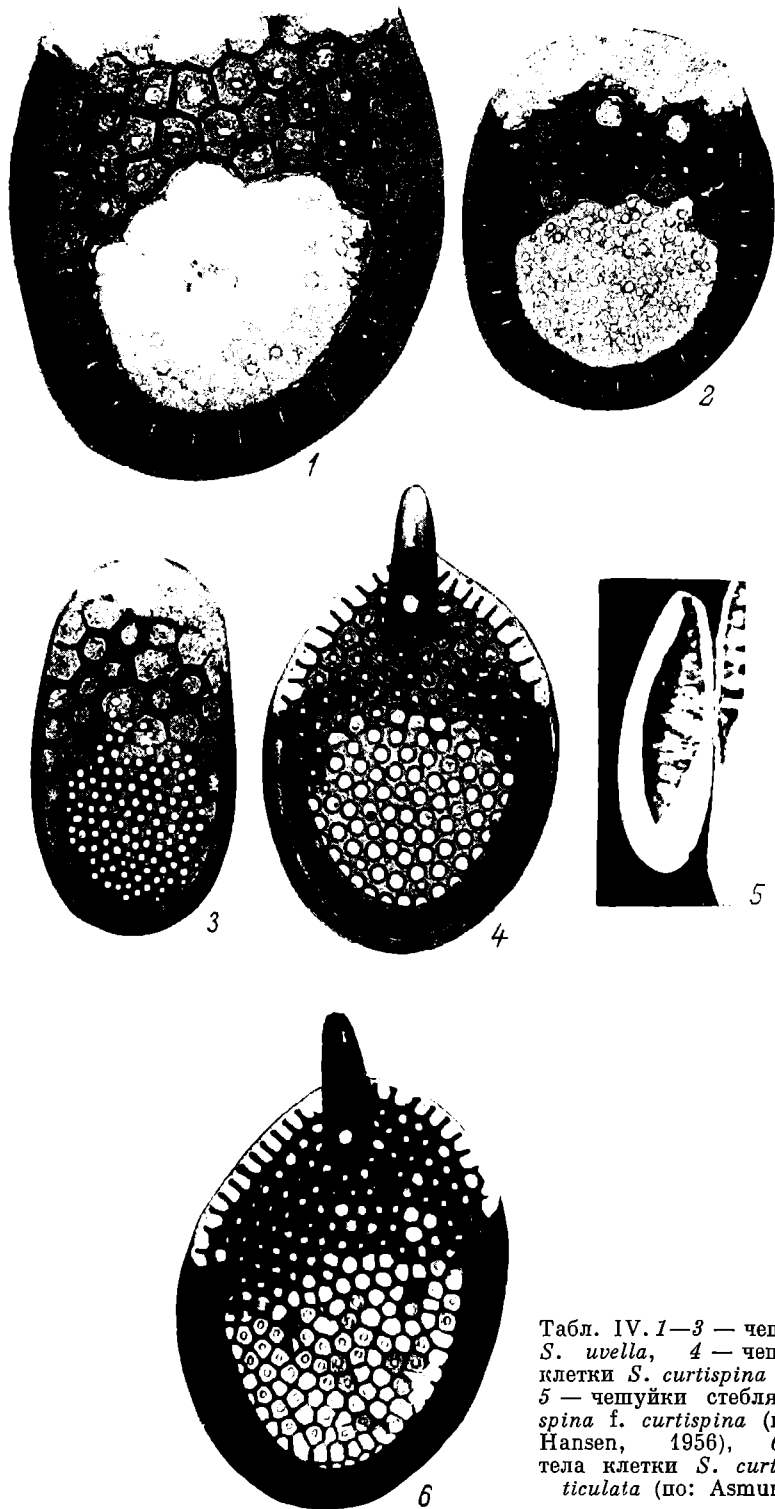


Табл. IV. 1—3 — чешуйки стебля *S. uvella*, 4 — чешуйки тела клетки *S. curtispina* f. *curtispina*, 5 — чешуйки стебля *S. curtispina* f. *curtispina* (по: Petersen, Hansen, 1956), 6 — чешуйки тела клетки *S. curtispina* f. *reticulata* (по: Asmund, 1968),

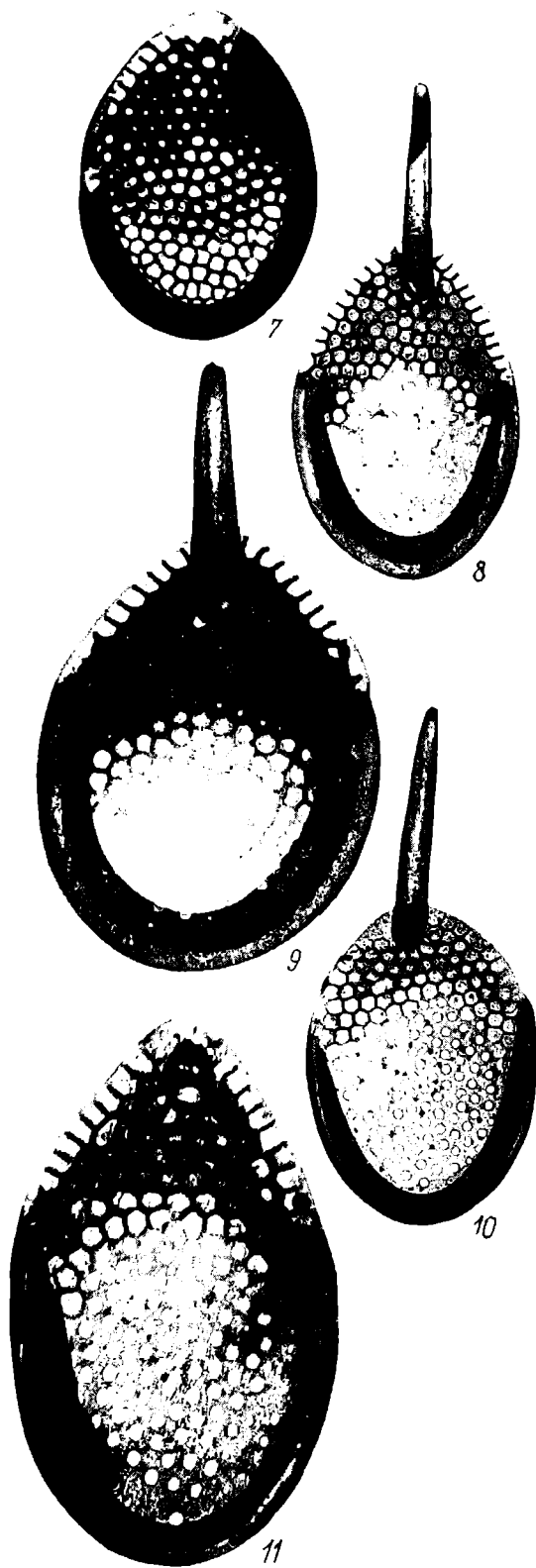


Табл. IV (продолжение).

7 — чешуйки стебля *S. curtispina*  
*f. reticulata* (по: Asmund, 1968),  
 8—10 — чешуйки тела клетки  
*S. spinosa f. spinosa*, 11 — че-  
 шуйки нижней части тела клетки  
*S. spinosa f. spinosa*.  
 1—4, 9, 11 — увел. 10 000, 5 —  
 14 400, 8, 10 — 5800.

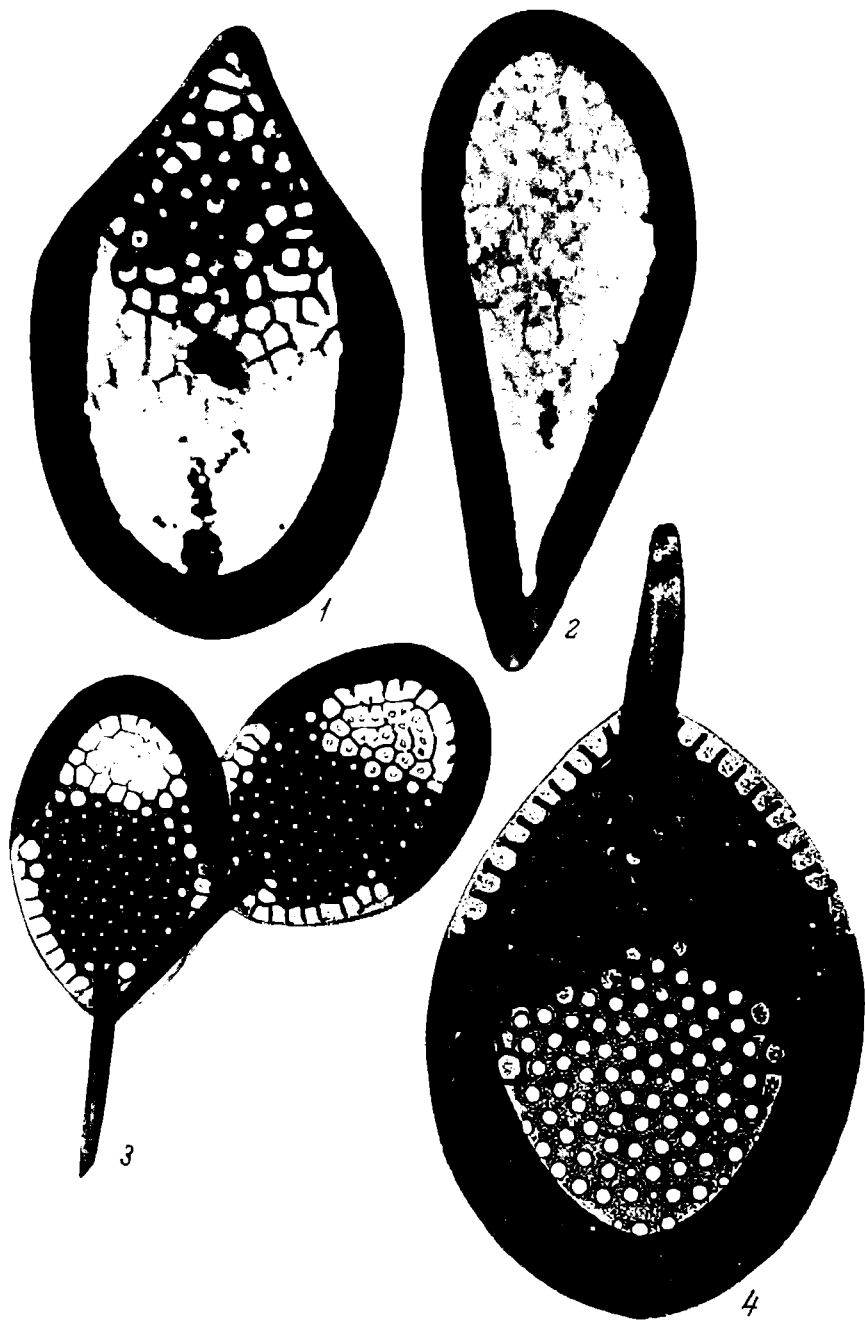


Табл. V. 1 — чешуйка верхней части стебля *S. spinosa* f. *spinosa*, 2 — чешуйка нижней части стебля *S. spinosa* f. *spinosa*, 3 — чешуйка тела клетки *S. spinosa* f. *mollispina* (по: Asmund, 1968), 4 — чешуйка клетки *S. spinosa* f. *nygaardii*,

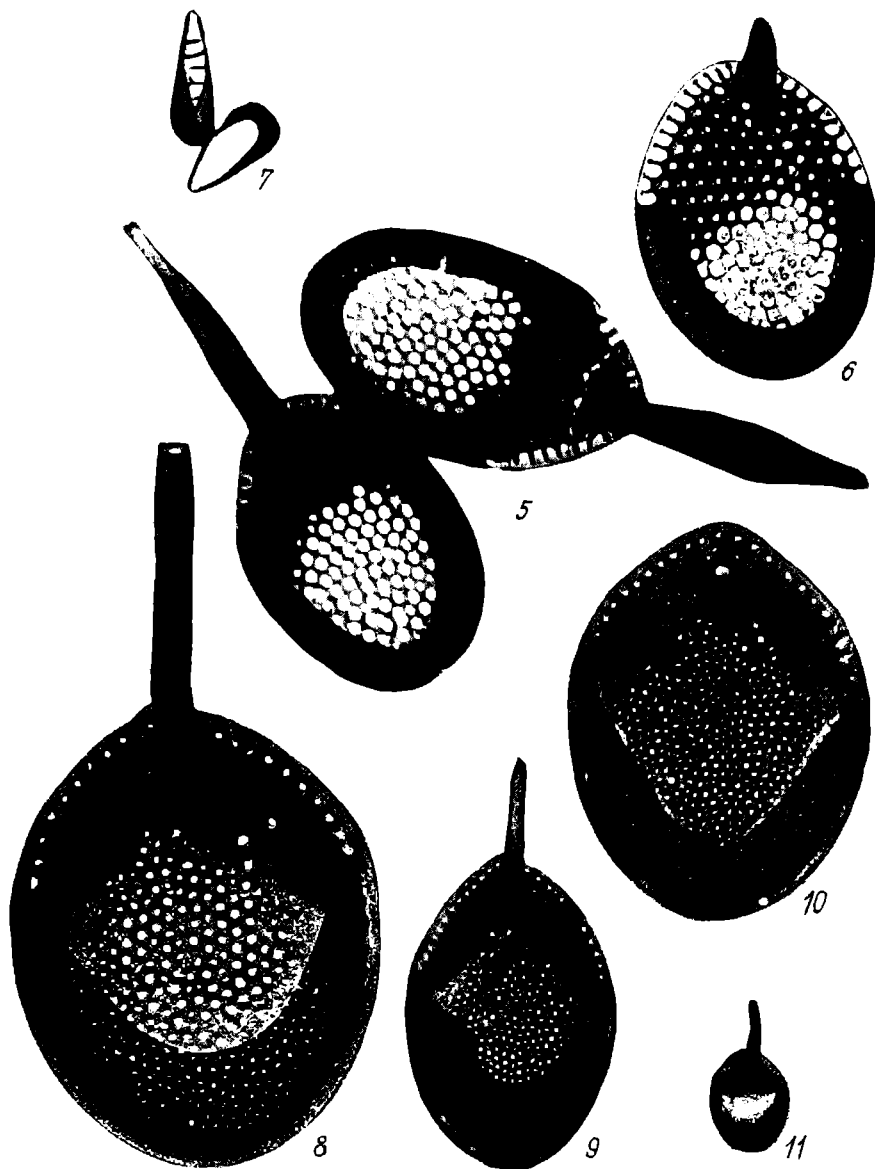


Табл. V (продолжение).

5 — чешуйка тела клетки *S. spinosa* f. *longispina*, 6 — чешуйка тела клетки *S. favus* (по: Bradley, 1966), 7 — чешуйки стебля *S. favus* (по: Bradley, 1966), 8, 9, 11 — чешуйки тела клетки *S. biseriata* sp. nov., 10 — чешуйка верхней части стебля *S. biseriata* sp. nov. 1, 2, 5 — увел. 4000, 3 — 12 900, 4, 8 — 10 000, 6, 7 — 8000, 9, 10 — 5800, 11 — 1650.

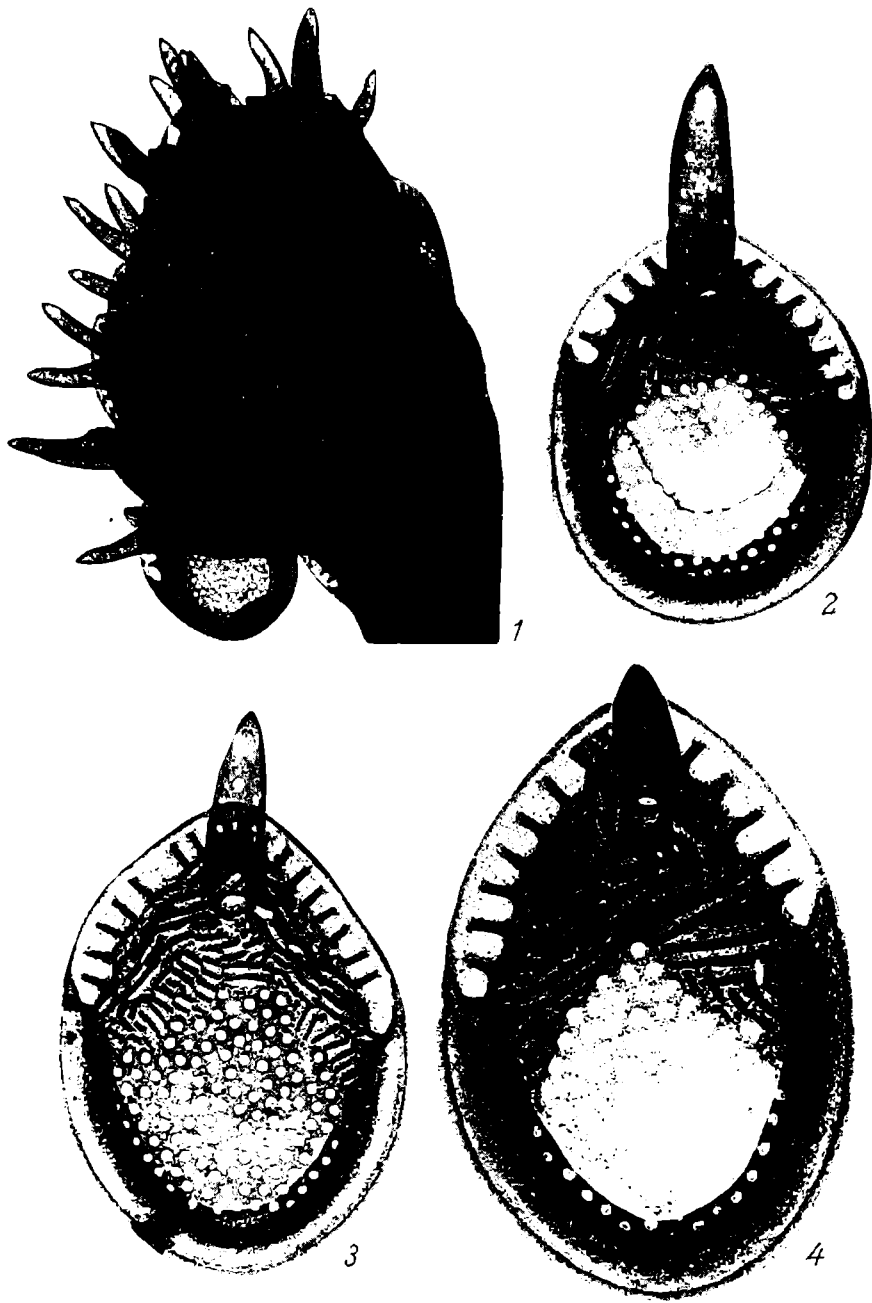


Табл. VI. 1 — фрагмент клетки *S. echinulata*, 2—4 — чешуйки тела клетки *S. echinulata* f. *echinulata*,

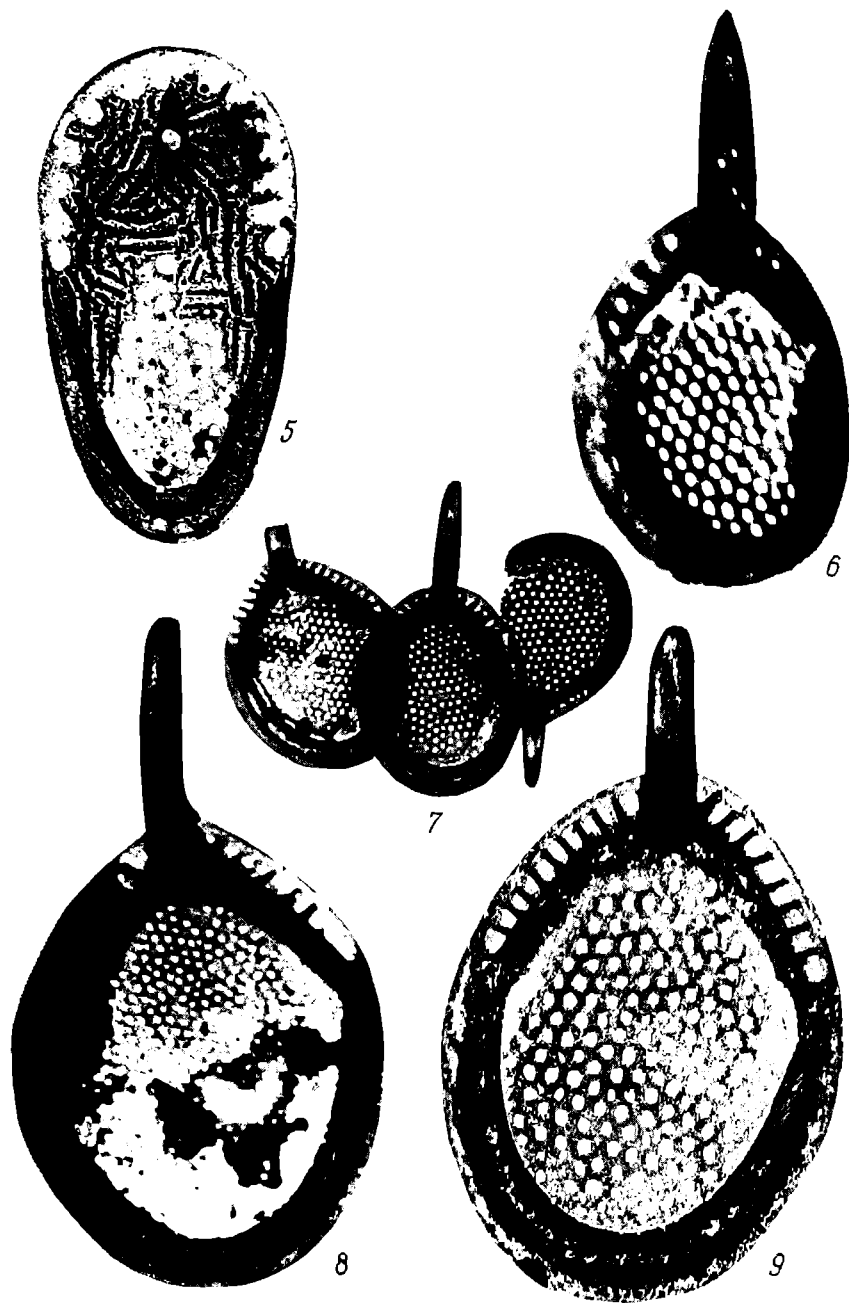


Табл. VI (продолжение).

5 — чешуйка стебля *S. echinulata* f. *echinulata*, 6 — чешуйка тела клетки *S. echinulata* f. *leptorrhabda*, 7—9 — чешуйка тела клетки *S. echinulata* f. *multidentata*. 1, 7 — увел. 2650, 2, 3, 5, 6 — 5800, 4, 8, 9 — 10 000.



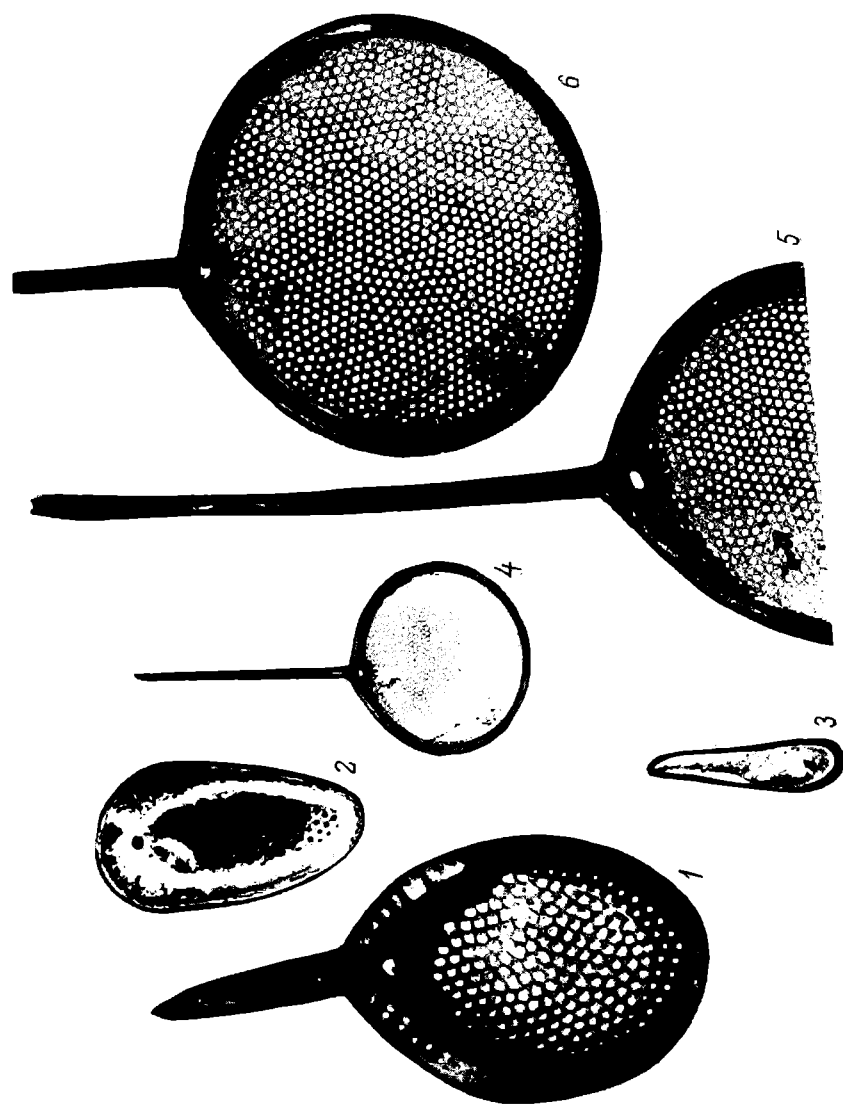


Табл. VII. 1 — чешуйка тела клетки *S. mammosa* (по: Takahashi, 1972), 2, 3 — чешуйки стебля *S. mammosa* (по: Takahashi, 1972), 4 — чешуйка тела клетки *S. splendida*, 5 — шип чешуйки *S. splendida*, 6 — базальная пластинка *S. splendida*.

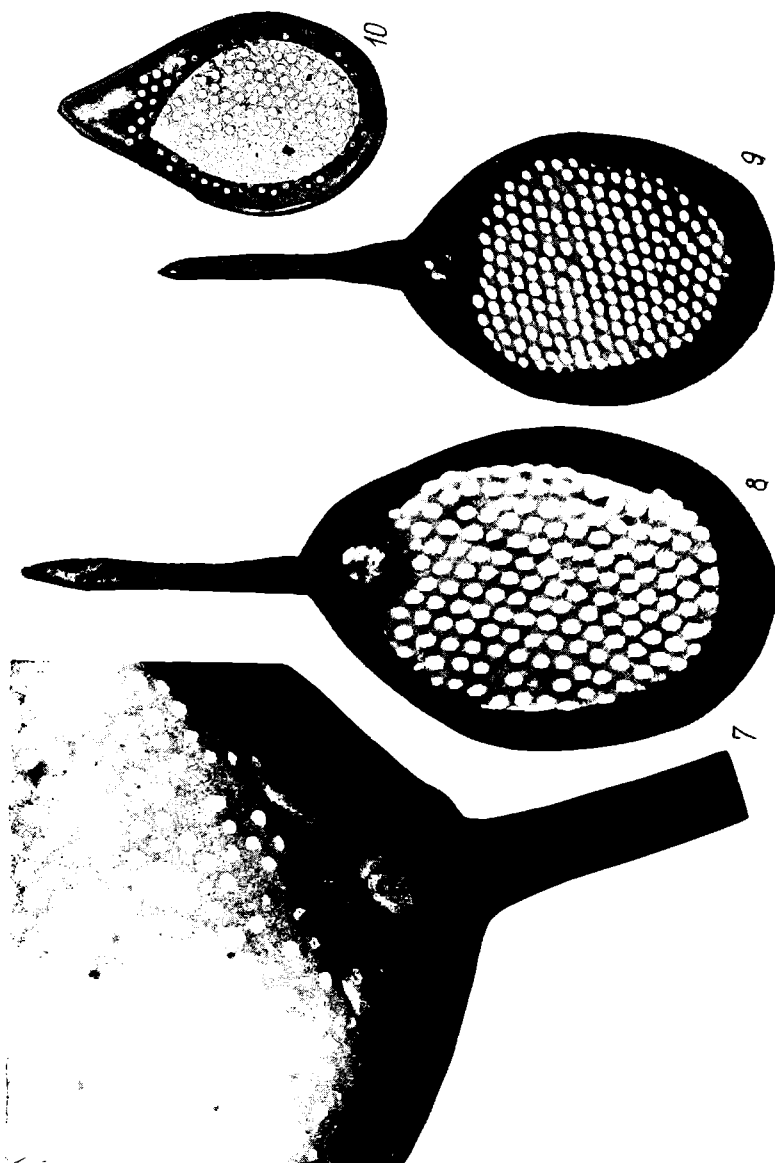


Табл. VII (продолжение).

7 — область пары шипа *S. splendida*,  
 8, 9 — чешуйки тела клетки *S. sphagnicola*,  
 10 — чешуйки стебля *S. sphagnicola*,  
 1, 2 — увел. 18 000, 3 — 10 000, 4 — 1650, 5, 6 — 10 000, 7 — 34 700, 8 — 5500,  
 9 — 4000, 10 — 5800.

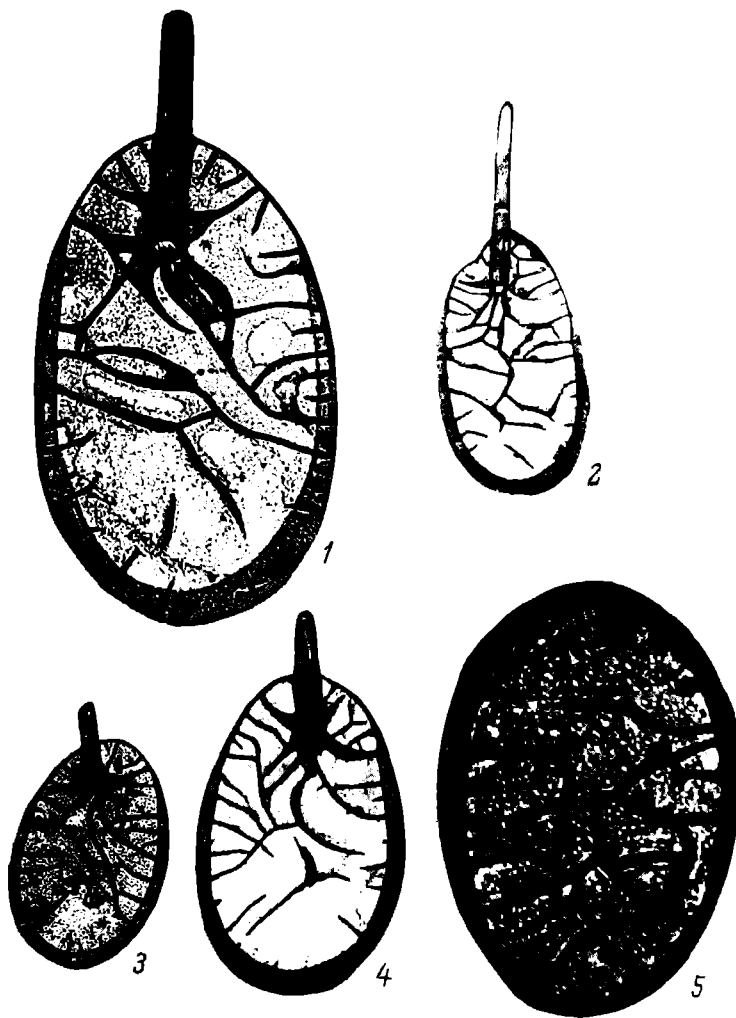


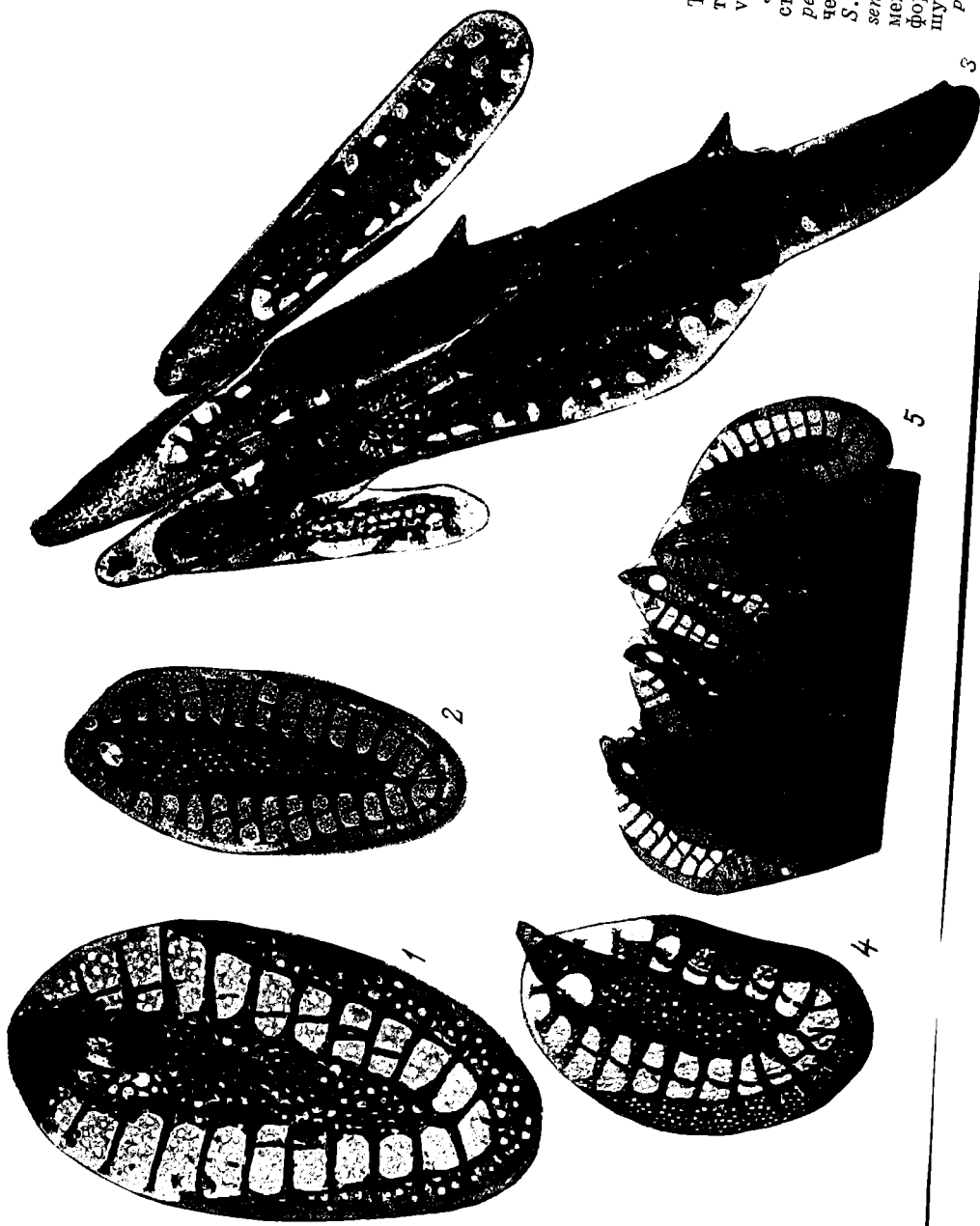
Табл. VIII. 1—4 — чешуйки тела клетки *S. punctulosa* sp. nov.,  
5 — чешуйка стебля *S. punctulosa* sp. nov.,



Табл. VIII (продолжение).

6 — целый панцирь клетки *S. petersenii*, 7, 8 — чешуйка тела клетки *S. petersenii* var. *petersenii* f. *petersenii*. 1, 5, 7, 8 — увел. 10000, 2, 4 — 5800, 3, 6 — 2650.

Табл. IX. 1, 2 — чешуйка  
 тела клетки *S. petersenii*  
 var. *petersenii* f. *petersenii*,  
 3 — чешуйки основания  
 стебля *S. petersenii* var.  
*petersenii* f. *petersenii*, 4 —  
 чешуйка тела клетки  
*S. petersenii* var. *peter-*  
*senii* f. *prae fracta*, 5 — фраг-  
 мент панциря типичной  
 формы с включением че-  
 шуйки *S. petersenii* var.  
*petersenii* f. *prae fracta*.



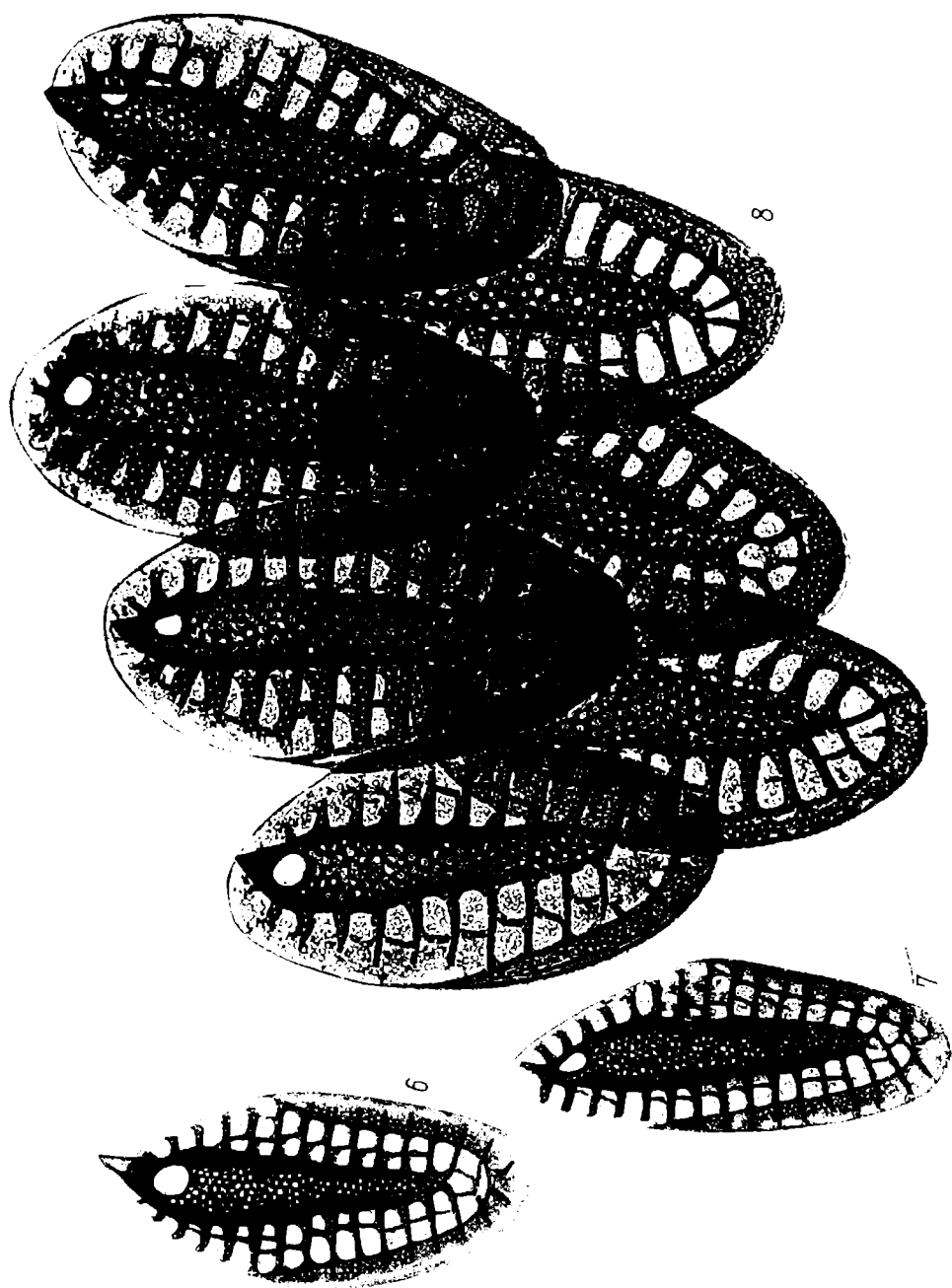


Табл. IX (продолжение).

6 — чешуйка верхней части  
 клетки *S. petersenii* var.  
*petersenii* f. *kufferathii*, 7 —  
 чешуйка нижней части тела  
 клетки *S. petersenii* var.  
*petersenii* f. *kufferathii*, 8 —  
 фрагмент панциря типич-  
 ной формы с включением  
 чешушки *S. petersenii* var.  
*petersenii* f. *kufferathii*. 1, 3,  
 8 — увел. 10 000, 2, 4, 6,  
 7 — 5800, 5 — 2650.

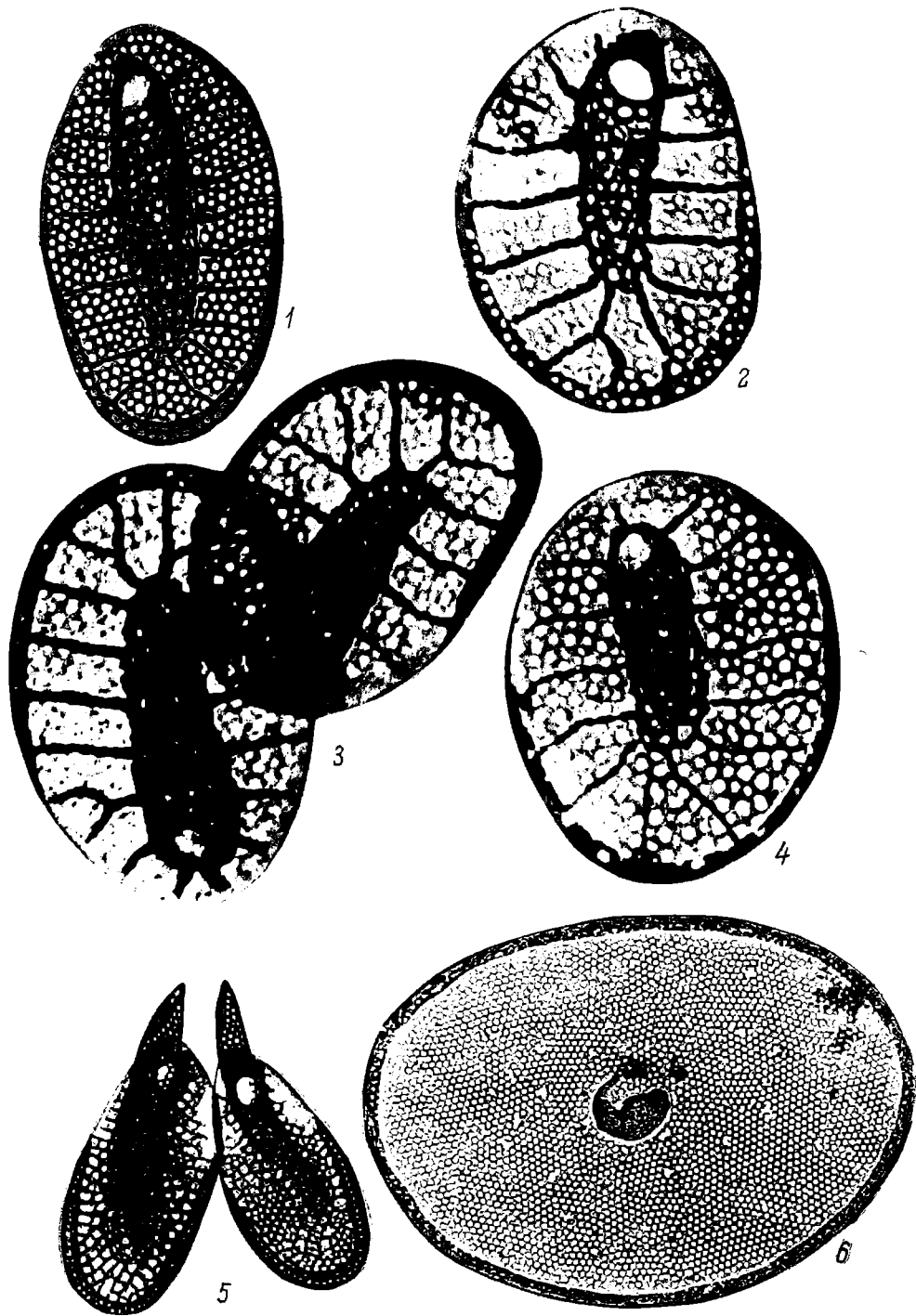


Табл. X. 1 — чешуйка верхней части тела клетки *S. petersenii* var. *glabra*, 2—4 — чешуйки тела клетки *S. petersenii* var. *glabra*, 5 — чешуйки тела клетки *S. macracantha* (по: Asmund, 1968), 6 — чешуйка тела клетки *S. lapponica*. 1—4 — увел. 5000, 5 — 12 500, 6 — 10 000.



Рис. 1. Передняя часть жгутиконосца.

Приняты условные обозначения: *аг* — аппарат Гольджи, *бт* — базальное тело, *жс* — жгут, *к* — кинетоласт, *л* — липидное включение, *м* — микротрубочки, *мх* — митохондрия, *оц* — оболочка цисты, *рп* — ротовая полость, *цс* — цитостом, *цм* — цитоплазматическая мембрана, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка.

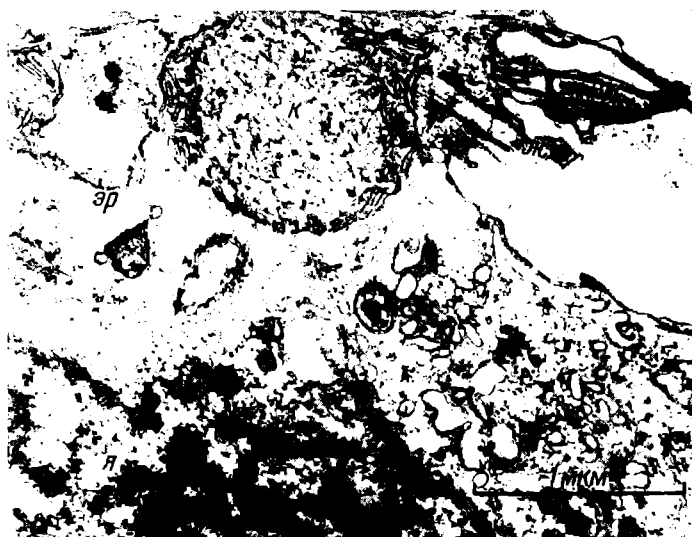


Рис. 2. Жгутиковый карман.





Рис. 3. Периплазматические микротрубочки.



Рис. 4. Кинетопласт и митохондрии.



Рис. 5. Цитостом.



Рис. 6. Ротовая полость.



Рис. 7. Базальное тело.



Рис. 8. Участок цитоплазмы *Bodo caudatus*.



Рис. 9. Цифра *Bodo caudatus*.



Рис. 10. Участок цисты.

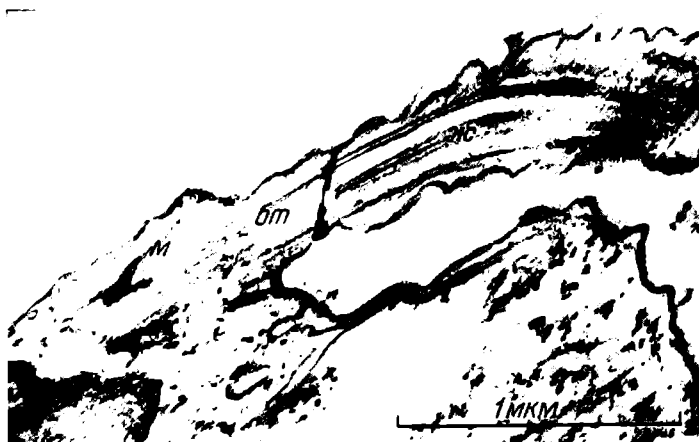


Рис. 11. Передняя часть *Pleuromonas jaculans*.

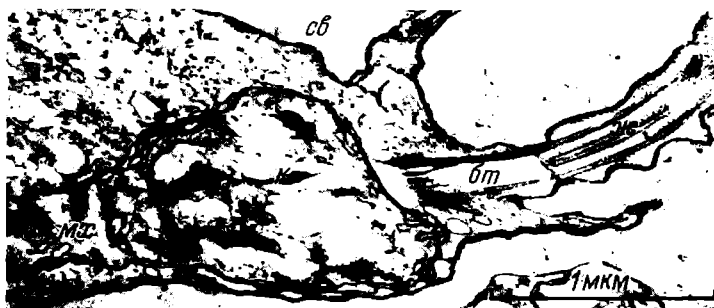


Рис. 12. Жгут.

Рис. 5. Расположение трихомов *Sphaeronostoc* в слизи колонии.

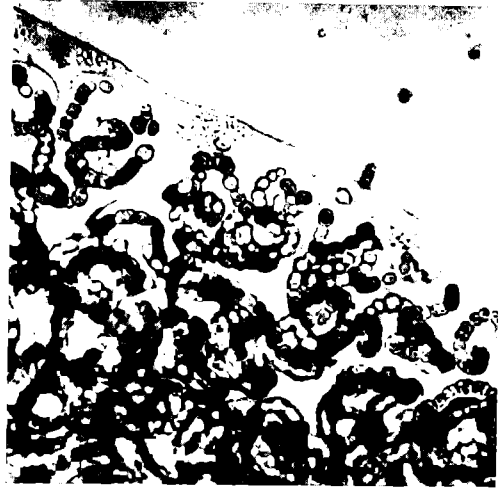


Рис. 6. Гормогонии *Sphaeronostoc* без гетероцист, выпедшие из слизи колонии.

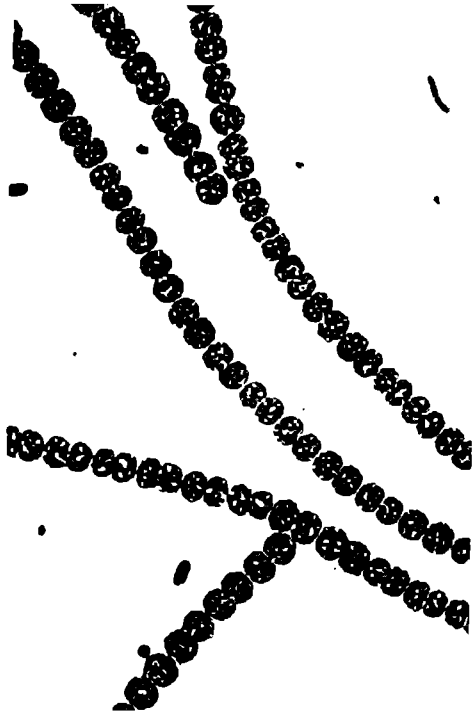


Рис. 7. Вид *Stratonostoc* на листе *Najas tenuissima*.



Рис. 8. Фрагментация дисков *Stratonostoc*.

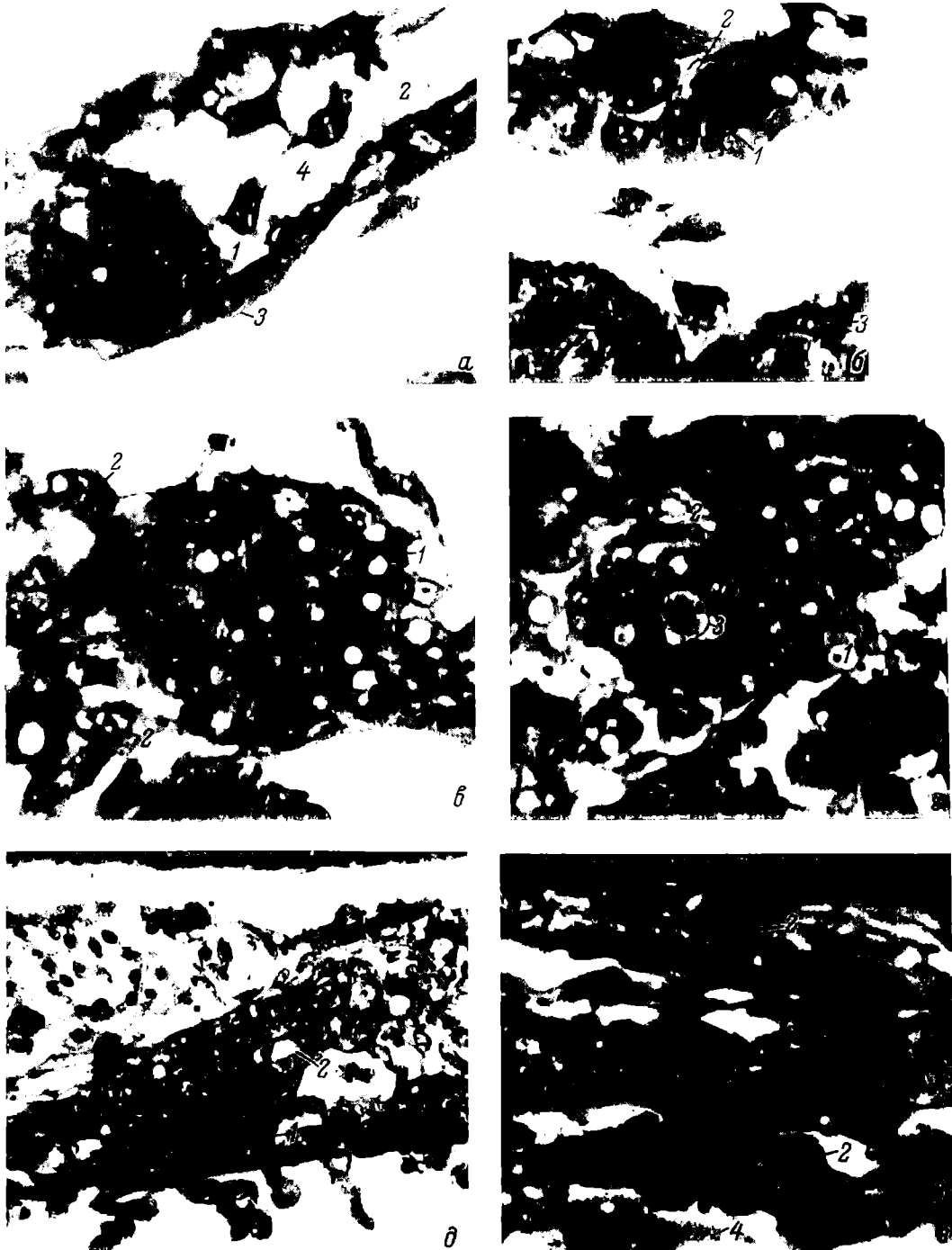


Рис. 1. Интерреналовые (ИН) клетки и ткань эмбрионов и личинок белуги в первые дни постнатальной жизни.

*а* — высеменение эпителиальных клеток из целомической выстилки в мезенхиму у эмбриона за 2 суток до выклева (Буэн, гематоксилин и пикроиндигокармин; об.  $40\times$ , ок.  $10\times$ ). 1 — зачаток ИН тельца, 2 — выселяющиеся клетки, 3 — целомическая выстилка, 4 — клетки мезенхимы. *б* — образующееся ИН тельце у эмбриона за сутки до выклева (Буэн, железный гематоксилин; об.  $40\times$ , ок.  $10\times$ ); 1 — ИН тельце, 2 — кровеносный капилляр, 3 — остатки желтка. *в* — ИН ткань личинки (1 час после выклева), продолжается вселение эпителиальных клеток в тельце (Буэн, гематоксилин и эозин; об.  $40\times$ , ок.  $40\times$ ); 1 — ИН тельце, 2 — вселяющиеся клетки. *г* — ИН ткань суточной личинки (Буэн, гематоксилин и эозин; об.  $40\times$ , ок.  $10\times$ ); 1 — ИН ткань, 2 — кровеносные капилляры, 3 — митоз ИН клетки. *д* — ИН тельце 3-суточной личинки (Буэн, железный гематоксилин; об.  $20\times$ , ок.  $15\times$ ); 1 — ИН клетки, 2 — кровеносные сосуды тельца. *е* — ИН ткань 5-суточной личинки (Буэн, гематоксилин и эозин; об.  $20\times$ , ок.  $10\times$ ); 1 — ИН ткань, 2 — пигментные клетки, 3 — гемопозитические элементы, 4 — часть почечного канальца.

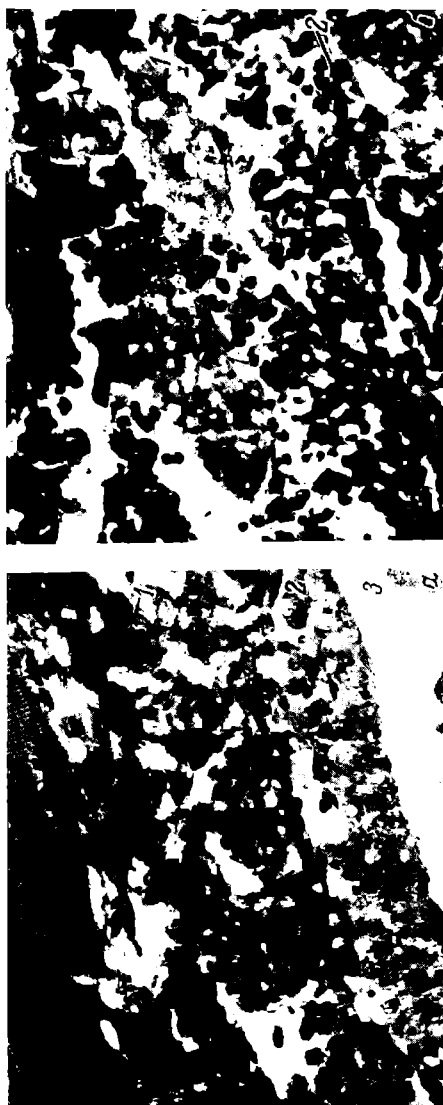


Рис. 2. Интерренальная (ИН) ткань и хромоафинные (ХР) клетки личинок белуги.  
 а — ИН ткань личинки в возрасте 8 суток (Буэн, железный гематоксилин; об. 20 X, ок. 10 X);  
 1 — гемопоэтическая ткань, 2 — ИН ткань, 3 — просвет задней кардинальной вены, 6 — ИН тельце личинки (10 суток) (Шеннер, азур-эозин; об. 20 X, ок. 10 X); 1 — ИН тельца, 2 — ретикулолимфоидная ткань, 3 — начальные срезы ИН телец и ХР клетки личинки в возрасте 25 суток (Шеннер, азур-эозин; об. 40 X, ок. 10 X); 1 — ИН тельца, 2 — ХР клетки, 3 — гемопоэтические элементы, 4 — пигментные клетки.



Рис. 2 (продолжение).

2 — группа ХР клеток в гемopoитической ткани 15-суточной личинки (Ценкер, азур-эозин, об. 40×, ок. 10×); 1 — ХР клетки, 2 — пигментная клетка, 3 — ретикулолимфоидная ткань.  
 в — группа 20-суточной личинки (Ценкер, азур-эозин, об. 20×, ок. 10×; е — ХР клетки в почке личинки в возрасте 20 суток (Ценкер азур-эозин, об. 40×, ок. 10×);  
 1 — группа ХР клеток, 2 — почечный канал, 3 — гемopoитическая ткань.

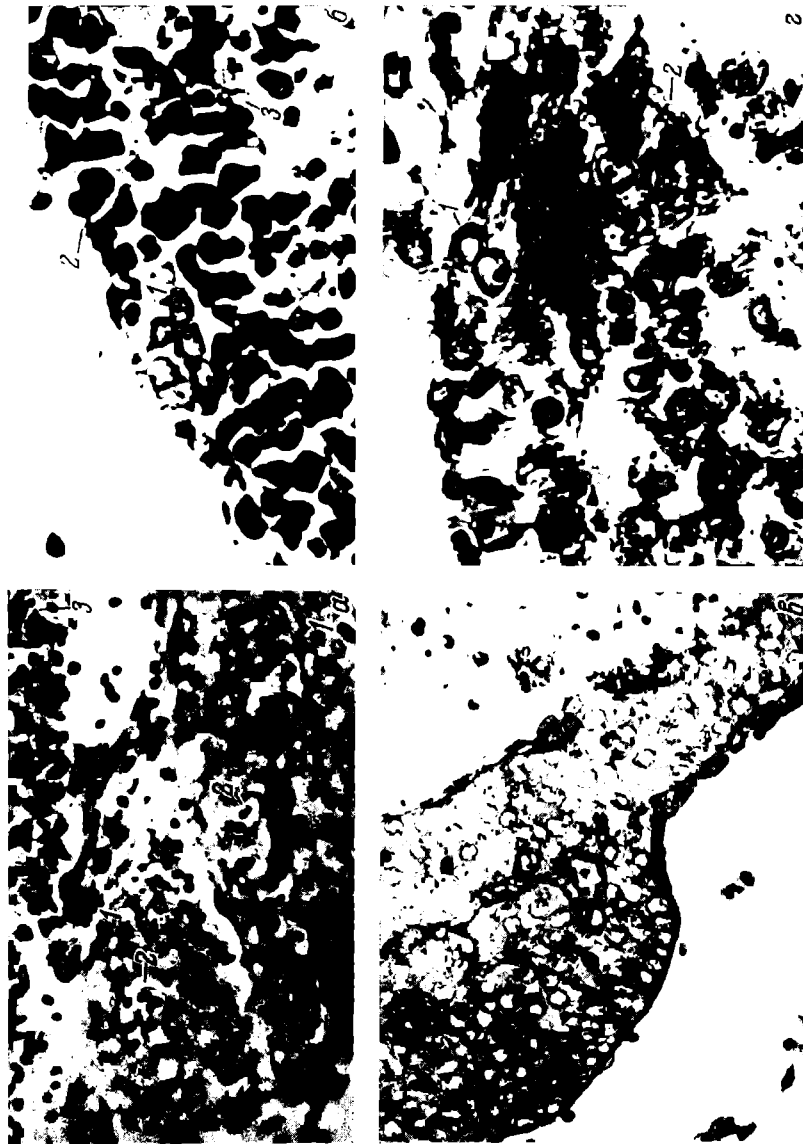


Рис. 3. Интерренальные (ИН) тельца и  
хромаффинные (ХР) клетки в почках  
мальков и взрослой белуги.

а — ИН тельца малька в возрасте 30 суток  
(Центер, азур-эозин; об. 20 X, ок. 10 X);  
1 — долиньки ИН тельца, 2 — внутридолевые  
кровеносные сосуды, 3 — ретикулолимфоид-  
ная ткань.

б — ХР клетки малька в возрасте 30 суток  
(Центер, азур-эозин; об. 40 X, ок. 10 X);  
1 — группа ХР клеток, 2 — просвет задней  
кардинальной вены, 3 — гемопоэтическая  
ткань. а — ИН тельца малька (35 суток)  
(Буан, железный гематоксилин; об. 20 X,  
ок. 10 X); 2 — ХР клетки 35-суточного малька  
белуги (Центер, азур-эозин; об. 40 X, ок. 10 X);  
1 — ХР клетки, 2 — ретикулолимфоидная  
ткань.



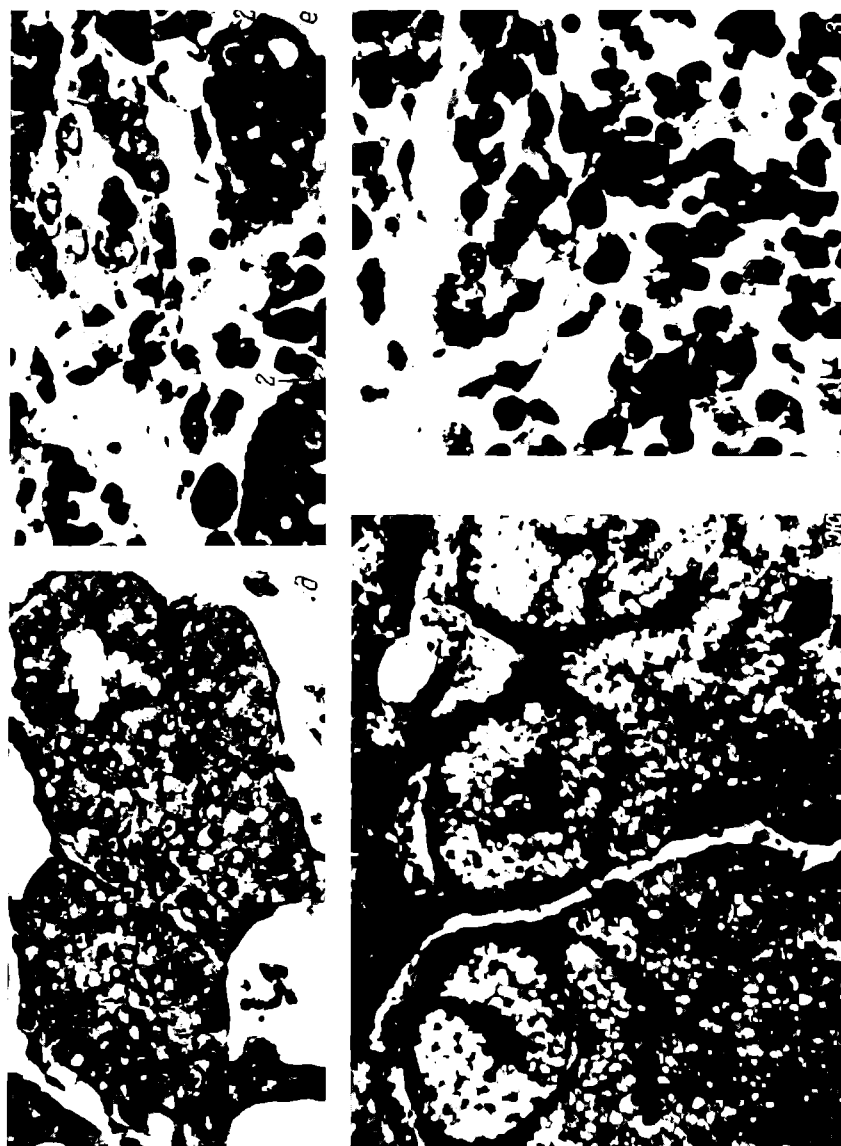


Рис. 3 (продолжение).

а — дольчатое ИН тельце мальчика в возрасте 45 суток (Буэн, железный гематоксин; об. 20 X, ок. 40 X); б — группа ХР клеток 45-суточного мальчика (Ценкер, азур-эозин; об. 40 X, ок. 10 X); в — ХР клетки, 2 — ИН тельца (начальные срезы), же — ИН тельце взрослой белуги (Буэн, железный гематоксин; об. 9 X, ок. 10 X); з — группа ХР клеток взрослой белуги возле синусоидного капилляра (Ценкер, азур-эозин; об. 40 X, ок. 10 X).

17. H a l l e r B. Ueber die Urniere von *Acanthias vulgaris* ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamere. — *Morphol. Jahrb.*, 1902, 29, 2.
  18. H u o t E. Sur les capsules surrénales, les reins, le tissu lymphoïde des Poissons lophobranches. — *C. R. Acad. Sci.*, 1897, 124, 25.
  19. H u o t E. Préliminaire sur l'origine des capsules surrénales des poissons lophobranches. — *C. R. Acad. Sci.*, 1898, 126, 1.
  20. I d l e r D. R. O'H a l l o r a n M. J. Steroids of a chondrosteian: identification of interrenal tissue in the American atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus* Mitchill, by histological and histochemical methods. — *J. Endocrinol.*, 1970, 48, 4.
  21. I d l e r D. R., S a n g a l a n d G. B. Steroids of a chondrosteian: in vitro steroidogenesis in yellow bodies isolated from kidneys and along the posterior cardinal veins of the american atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus* Mitchill. — *J. Endocrinol.*, 1970, 48, 4.
  22. K r a u t e r D. Zur Histologie der Nebennieren der Knochenfische. — *Mikrokosmos*, 1951, 41, 1.
  23. K r a u t e r D. Experimentelle Untersuchungen über das Interrenalorgan von Knochenfische. — *Roux'Arch. Entwicklung.*, 1958, 150, 6.
  24. N a n d i J. New arrangement of interrenal and chromaffin tissues of teleost fishes. — *Science*, 1961, 134, 3476.
  25. N a n d i J. The structure of the interrenal gland in teleost fishes. — *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 1962, 65, 2.
  26. N a n d i J. Interrenal morphology of some indian cyprinid fishes. — *Proc. Zool. Soc. Calcutta*, 1965, 18, 1.
  27. S m e t W. Considerations on the Stannius corpuscles and the interrenal tissues of bony fishes, especially based on researches in *Amia*. — *Acta Zool.*, 1962, 43, 2—3.
  28. S m e t W. On the interrenal cellgroups of the polypteridae (Pisces). — *Anat. Anz.*, 1970, 126, 4.
-

Коллектив Института биологии внутренних вод АН СССР понес невозвратимую утрату. 28 декабря 1975 г. после продолжительной болезни скончался старший научный сотрудник института доктор биологических наук Борис Карлович Штегман.

Мы потеряли дорогого товарища и крупного ученого. С самого основания института Борис Карлович принимал живое участие в его издательской деятельности. До последнего тяжелого заболевания он был бессменным редактором изданий и основной деловой пружиной публиковавшихся тематических сборников, монографий и информационных бюллетеней «Биология внутренних вод».

Б. К. Штегман родился в 1898 г. в г. Пскове в семье служащего. В 1912 г. его отец вместе с семьей переехал в Петербург, где Борис Карлович поступил в гимназию, окончил ее в 1918 г. и был принят в Петроградский университет на естественное отделение физико-математического факультета. Материальные условия семьи были трудными, и юноша одновременно с прохождением университетского курса работал техником в Отделе прикладной ботаники Ученого комитета Народного Комиссариата земледелия.

В 1919 г. Б. К. Штегман был призван в Красную Армию и как рядовой красноармеец принимал участие в боях на Петроградском и Кольском фронтах, а после окончания военных действий работал на военном строительстве.

В августе 1921 г. после демобилизации Борис Карлович вернулся в Университет, который окончил в 1925 г. Одновременно с учебой и работой на Ленинградской станции защиты растений осенью 1921 г. Борис Карлович поступил препаратором в Зоологический институт Академии наук, где работал под руководством выдающегося орнитолога и сравнительного анатома академика П. П. Сушкина.

С первых лет работы в Зоологическом институте Борис Карлович проявил исключительную энергию как экспедиционный и камеральный работник и автор самостоятельных статей, опубликованных в СССР и зарубежных странах. Его первая печатная работа появилась в 1924 г. и была посвящена орнитофауне Приалтайских степей.

За период с 1924 по 1934 г. издано 36 научных работ Б. К. Штегмана, в том числе монография о птицах Даурии, написанная преимущественно на основе материалов, собранных самим автором. В эти же годы опубликовано несколько определителей и описано десять новых видов птиц.

В 1934 г. Б. К. Штегману была присуждена ученая степень доктора биологических наук без защиты диссертации по совокупности опубликованных им работ. В тридцатых же годах Борис Карлович был избран почетным членом германского, английского и американского орнитологических обществ и Венгерского орнитологического института.

Работа в Зоологическом институте Академии наук продолжалась до 1941 г. За этот период Б. К. Штегман участвовал во многих экспеди-

циях по Советскому Союзу и опубликовал 71 работу, в том числе монографию «Основы орнитографического деления Палеарктики» (1938) объемом 14 печатных листов. Эта работа пользуется заслуженной мировой известностью в СССР и за рубежом.

Из крупных работ нужно указать также на обзор дневных хищных птиц (объемом 20 печатных листов), вошедший в серию «Фауна СССР» и изданный Академией наук СССР в 1937 г.

В период с 1941 по 1955 г. Б. К. Штегман работал в Казахстане в различных организациях, где занимался вопросами охотоведения, в частности разработкой методов учета ондатры с помощью аэрофотосъемки и аэровизуальных наблюдений, а также проблемой борьбы с мышевидными грызунами. Одновременно Б. К. Штегман продолжал углубленные фундаментальные работы в области орнитологии. В это время были опубликованы многочисленные работы в области функциональной морфологии крыла и мускулатуры птиц.

В 1955 г. Б. К. Штегман покинул Казахстан и перешел на работу на Биологическую станцию «Борок» Академии наук СССР. Здесь он продолжал исследования полета птиц и строения их крыла и мускулатуры. В результате предшествующих и новых работ им была создана серия исследований о летных качествах птиц различных групп: куриных (1945), гусей и уток (1950), пастушковых (1952), вороновых (1954), голубей (1957), рябков (1957), куликов (1962), представляющая, по мнению академика Л. А. Орбели, серьезную ценность для развития аэродинамики.

За время работы в Бороке Б. К. Штегманом совместно с А. И. Ивановым был составлен и издан Определитель птиц СССР (1964). Этот краткий определитель в настоящее время безусловно можно считать лучшим для всех групп птиц, обитающих в пределах СССР.

Количество опубликованных работ Б. К. Штегмана к концу 1966 г. достигло 139.

При оценке деятельности Б. К. Штегмана прежде всего необходимо отметить исключительную широту его кругозора и эрудиции в сочетании с глубиной и обстоятельностью его работ. Б. К. Штегман был одним из крупнейших орнитологов нашей страны, осведомленным в вопросах морфологии, систематики, биогеографии и экологии.

Кроме того, Б. К. Штегман был автором нескольких работ в области палеонтологии, геоморфологии и физической географии, получивших высокую оценку и признание крупнейших специалистов Советского Союза.

Говоря о жизненном пути и деятельности Б. К. Штегмана, следует сказать о необычайно ярко и образно написанной им популярной книге «В камышах Прибалхашья».

Вся жизнь Б. К. Штегмана — человека глубочайшей культуры и скромности — служит для нас ярким примером беззаветной преданности идеалам науки.

Память о Б. К. Штегмане мы сохраним навсегда.

	Стр.
Г. В. Кузьмин. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилищ . . . . .	3
И. М. Балонов. Род <i>Synura</i> Ehr. (Chrysophyta). Биология, экология, систематика . . . . .	61
В. А. Елизарова. Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище по наблюдениям 1970 г. . . . .	82
Б. Ф. Жуков. Зоофлагеллаты в планктоне волжских водохранилищ . . . . .	91
Н. В. Горячева. Питание свободноживущих бодонид . . . . .	103
Н. Ф. Аникушин. Электронномикроскопическое исследование жгутиконосцев подотряда <i>Bodopina</i> (Hollande, 1952) . . . . .	113
В. Я. Костяев. Условия фиксации молекулярного азота синезелеными водорослями . . . . .	118
Л. А. Аникушина, Н. Ф. Аникушин, В. Я. Костяев, Л. Е. Сигарева. Влияние железа на зеленые и синезеленые азотфиксирующие водоросли . . . . .	122
Б. А. Вайнштейн. Личинки и система водяных клещей сем. <i>Hydrachnidae</i> Leach, 1815 (Acariiformes) . . . . .	133
Б. А. Вайнштейн. Об оценке сходства между биоценозами . . . . .	156
Ф. И. Межнин. Интерреналовая и супрареналовая железы в онтогенезе белуги <i>Huso huso</i> (L.) . . . . .	164
<u>Борис Карлович Штегман</u> . . . . .	170
Рефераты . . . . .	172

# CONTENTS

	Page
G. V. K u z m i n. The planktonic algae of the Sheksninskoe reservoir and of the adjacent area of the Rybinskoe reservoir . . . . .	3
I. M. B a l o n o v. Key to the species of the <i>Synura</i> Ehr. genus (Chrysophyta)	61
V. A. E l i z a r o v a. The phytoplankton pigment contents in the Ivankovskoe reservoir by the observations in 1970 . . . . .	82
B. F. Z h u k o v. Zooflagellates in the plankton of the Volga reservoirs . . .	91
N. V. G o r y a c h e v a. Feeding of freeliving Bodonida . . . . .	103
N. F. A n i k u s h i n. Electron-microscopic investigation of the flagellates of the Bodonina (Hollande, 1952) suborder . . . . .	113
V. Ya. K o s t y a e v. The conditions of fixation of molecular nitrogen by the blue-green algae. . . . .	118
L. A. A n i k u s h i n a, N. F. A n i k u s h i n, V. Ya. K o s t y a e v, L. E. S i g a r e v a. The influence of iron on the green and blue-green nitrogen fixing algae . . . . .	122
B. A. W a i n s t e i n. The larvae and system of water mites family Hydrachnidae Leach, 1815 (Acariformes) . . . . .	133
B. A. W a i n s t e i n. About the estimation of biocenoses resemblance . . .	156
F. I. M e z h n i n. Interrenal and suprarenal glandules in the ontogenesis of white whale <i>Huso huso</i> (L.) . . . . .	164
<u>Boris K. Shtegman</u> . . . . .	170
Abstracts . . . . .	172

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ  
И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
Труды Института биологии внутренних вод  
Вып. 31 (34)

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская  
Технический редактор М. Э. Карлайтис  
Корректоры Н. П. Кизим и Л. Я. Комм

Сдано в набор 15/X 1975 г. Подписано к печати 26/II  
1976 г. Формат бумаги  $70 \times 108^{2/16}$ . Бумага № 2. Печ. л.  
11 + вкл. ( $1^{3/4}$  печ. л.) = 17,85 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 19,19.  
Изд. № 6103. Тип. зак. № 695. М-14674. Тираж 900.  
Цена 1 р. 74 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

---

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