Федеральное агентство по образованию Российской Федерации
Псковский государственный педагогический университет
им. С.М. Кирова

Д.Н. Судницына

Экология водорослей Псковской области

Учебное пособие

Псков 2005

ББК 28.58(2Рос - 4Пс)+28.591
С 892

Печатается по решению кафедры ботаники и редакционно-издательского совета ПГПУ им. С.М. Кирова

С 892
Судницына Д.Н.
Экология водорослей Псковской области. Учебное пособие. - Псков: ПГПУ. - 2005. 128 с. 22 ил. ISBN 5-87854-342-7

С 892

Впервые для Псковской области дается подробная характеристика видового разнообразия и экологических особенностей водорослей. Обсуждается проблема жизненных форм, приводятся системы их, включая оригинальную. Состав экологических группировок, влияние факторов среды на развитие водорослей рассматриваются на примере конкретных водоемов Псковской области. Описаны методы изучения водорослей.

Пособие предназначено для студентов, но может быть полезно учителям биологии и учащимся, а также работникам рыбного, сельского и коммунального хозяйства.

Рецензент: доцент, кандидат биологических наук *Лебедева О.А.*

Печатается в авторской редакции

ISBN 5-87854-342-7

© *Судницына Д.Н.*, 2005
© Псковский государственный педагогический университет им. С.М. Кирова, 2005
(ПГПУ им. С.М.Кирова), 2005

Содержание

Введение 5
Основные ступени морфологической дифференциации тела водорослей. Жизненные формы 7
Факторы, обусловливающие развитие водорослей 18
Абиотические факторы 19
Химические факторы 31
Биотические факторы 48
Экологические группы водорослей по характеру местообитания. Сообщества водорослей 61
Разнообразие водорослей Псковской области и их экология 81
Методы сбора и изучения водорослей 94
Методы сбора проб фитопланктона 94
Методы сбора проб фитобентоса 95
Методы сбора наземных и почвенных водорослей 97
Методы количественного учета водорослей 99
Словарь терминов, использованных в тексте 101
Список литературы 109
Алфавитный указатель латинских названий водорослей 122

Введение

Водоросли (Algae) – сборная группа низших хлорофиллоносных организмов, которые в настоящее время рассматриваются как совокупность самостоятельных отделов, относящихся к двум надцарствам: Procaryota ((отдел Cyanophyta – Синезеленые водоросли) и Eucaryota (все остальные отделы).

Как древнейшие формы жизни водоросли обитают не только в водной среде, но и воздушной, а также в почве, внутри известковых субстратов, во льдах и на снегу, в горячих источниках.

В водных экосистемах водоросли выполняют ту же роль, что и высшие растения на суше. Создавая органические вещества своего тела из неорганических, они являются первичным звеном в многочисленных пищевых цепях. Выделяемый ими при фотосинтезе кислород используют для дыхания все водные организмы. Кроме того, кислород, усиливая процессы окисления в водоемах, способствует окончательной минерализации органических веществ. Таким образом водоросли принимают активное участие в круговороте веществ в водоемах.

Не менее важна роль водорослей в наземных биогеоценозах. Разрушая минеральный субстрат, водоросли накапливают органические вещества, за счет которых развиваются низшие гетеротрофные организмы. Они участвуют в формировании примитивных почв, а в сформированных оказывают влияние на химический режим и физические свойства почвы, а также прямо или косвенно влияют на развитие высших растений.

Водоросли выделяют в окружающую среду различные вещества: органические кислоты, полисахариды, аминокислоты, а также биологически активные вещества: антибиотики, витамины, ауксины (Голлербах, Штина, 1969). Тем самым они оказывают регуляторное воздействие на другие организмы, формируют качество природных вод. В то же время они способны утилизи-

ровать некоторые органические соединения, соли тяжелых металлов, радионуклиды, являясь активными агентами самоочищения загрязненных вод.

Водоросли широко используются как индикаторные организмы при экологическом мониторинге, контролирующем последствия изменений, связанных с деятельностью человека на суше, в воде и атмосфере (Водоросли…, 1989).

Все это свидетельствует о том, что многим специалистам, а в особенности экологам , знание экологии данной группы организмов просто необходимо.

Интенсивность развития водорослей и , следовательно, их роль в биогеоценозах различны в зависимости от конкретных особенностей климата, водоема, почвы и растительности. Отсюда экологию водорослей следует характеризовать на конкретных примерах данной местности.

К настоящему времени на территории Псковской области неплохо изучены сообщества водорослей, обитающих в воде, в первую очередь фитопланктон (Лаугасте, 1966, 1975; Судницына, 1969, 1975, 1983, 1998, 2002, 2003; Ястремский, 1975, 1983,1991, 1995 и др). Есть данные по перифитону (Судницына, 2000), по эпифитным водорослям и микрофитобентосу (Недоспасова, Рубисова, 1968).

Специальная литература по экологии водорослей отсутствует.

Все это и послужило основанием для подготовки данного пособия, которое может быть использовано как в преподавании обязательных курсов (ботаники, экологии), так и специальных, при выполнении курсовых и дипломных работ, организации исследовательской работы с гимназистами и учащимися общеобразовательных школ.

Основные ступени морфологической дифференциации тела водорослей. Жизненные формы

Водоросли выделяются многоообразием своего внешнего облика. Их тело (слоевище, таллом) относится ко всем четырем степеням сложности (уровням организации): одноклеточному, колониальному, многоклеточному, неклеточному

Вместе с тем все разнообразие форм тела водорослей ученые объединяют в определенные типы морфологической структуры, которые встречаются в разных самостоятельных по своему происхождению отделах водорослей.

Наиболее ранние отечественные системы морфологической диифференциации тела водорослей насчитывают 9 типов структур: амебоидный, монадный, коккоидный, пальмеллоидный, нитчатый, разнонитчатый, пластинчатый, сифональный, харофитный (Голлербах, Полянский, 1951).

Н.П. Масюк (1985), обобщив литературные данные о типах морфологической структуры водорослей с позиций эволюционного процесса, предлагает выделять для эукариотических водорослей 10 типов структур: монадный, гемимонадный, коккоидный, сарциноидный, нитчатый, разнонитчатый, паренхиматозный, псевдопаренхиматозный, сифональный, сифонокладальный, возникших в результате арогенеза (или ароморфоза), и 1 – амебоидный, образовавшийся в результате катагенеза, так как эта структура представляет собой снижение уровня организации.

У прокариотических водорослей, как считает Н.П. Масюк, наблюдается “независимо арогенно возникшие прокариотический коккоидный, прокариотический трихальный и прокариотический гетеротрихальный типы структуры” (стр. 10-16).

Вопрос о морфологическом строении слоевища первичных водорослевых организмов все еще является дискуссионным.Согласно одной концепции первичные водоросли были фототроф-

ными организмами с монадной структурой тела. По другой точке зрения первичные организмы были амебоидными гетеротрофами. Несмотря на критику первой концепции, она в настоящее время получила новое развитие, особенно в связи с возрождением теории симбиогенеза.

Оригинальную точку зрения по этому поводу высказывает П.А. Обух (1998).Он считает, что на форму слоевища первичных водорослей оказал влияние суточный цикл. Днем для поглощения солнечной энергии они имели большую поверхность (амебоидная структура), а ночью для защиты от холода –меньшую по отношению к объему поверхность (коккоидная структура). В результате симбиогенеза на следующем этапе эволюции возникает монадная структура, среди которой можно различать амебомонадную и коккомонадную формы. Позднее необходимость в смене формы отпала, так как жгутиковые водоросли могли перемещаться в зависимости от температуры и освещения. Таким образом, все три типа структур: (амебоидный, коккоидный и монадный) являются первичными, если принять гипотезу об изменении формы и функции клетки первичных водорослей по отношению к режиму день – ночь.

Среди известных нам водорослей Псковской области хорошо выделяются 9 типов морфологической дифференциации тела: *монадный* –подвижные жгутиковые формы одноклеточные и колониальные; *гемимонадный (пальмеллоидный*)- клетки неподвижные, окружены слизью или она отсутствует, но всегда есть органеллы, свойственные монадной структуре (сократительные вакуоли, стигма и др.); *коккоидный* –одноклеточные и колониальные организмы с плотными оболочками, неподвижные в вегетативном состоянии; *нитчатый (трихальный)* – многоклеточная структура, образующаяся в результате вегетативного деления клеток преимущественно в одной плоскости; *разнонитчатый* (*гетеротрихальный)* –состоит из разных по форме нитей, выполняющих различные функции; *пластинчатый* –многоклеточное слоевище в виде пластинки, состоящей из одного или большего числа слоев клеток; *сифональный (неклеточный)* - разных размеров слоевище, не имеющее клеточных перегородок, но с большим числом

клеточных органоидов; *сифонокладальный* – неразветвленные и ветвящиеся нитевидные слоевища, состоящие из многоядерных сегментов и характеризующиеся разобщенностью митоза и цитокинеза; *харофитный* – тип структуры, свойственный только харовым водорослям (рис.1).

Выявление типов морфологической структуры тела необходимо при определении систематического положения водорослей, а в экологии - в качестве критерия выделения жизненных форм .

Особый интерес к изучению жизненных форм водорослей начинает проявляться во второй половине 20-го столетия, что связано, по-видимому, с тем, что в гидробиологию все шире проникают геоботанические методы, применяемые при изучении наземной растительности.

В трактовке и изучении жизненных форм высших растений, как справедливо утверждает В.Н. Голубев (1968), существуют два подхода: одни учитывают только эколого-морфологические особенности (школа И.И. Серебрякова), другие понимают жизненные формы как морфолого-физиологические типы растений (Лавренко, Свешникова, 1965 и др.).

Жизненные формы у водорослей выявлены хуже, чем у высших растений, так как выше перечисленных принципов для классификации их явно недостаточно.

Попытки использования термина "жизненные формы" и выделения их известны в почвенной и морской альгологии. М.М. Голлербах и Э.Л. Штина (1976) считают, что к водорослям, в первую очередь почвенным, наиболее применим термин “экобиоморфа”.

И.В. Макарова (1974), предлагая схему жизненных форм диатомовых водорослей, дает следующее определение жизненной формы водорослей: “…это прежде всего морфологический тип, сформировавшийся в результате единства (эфармонии) между ростом (вегетацией) водорослей и средой (комплексом местных условий), в которых они обитают от образования клетки до ее гибели” (с.15). Другими словами, жизненная форма водорослей – это совокупность морфологических, физиологических, биологических и биохимических признаков, соответствующих условиям окружающей среды.

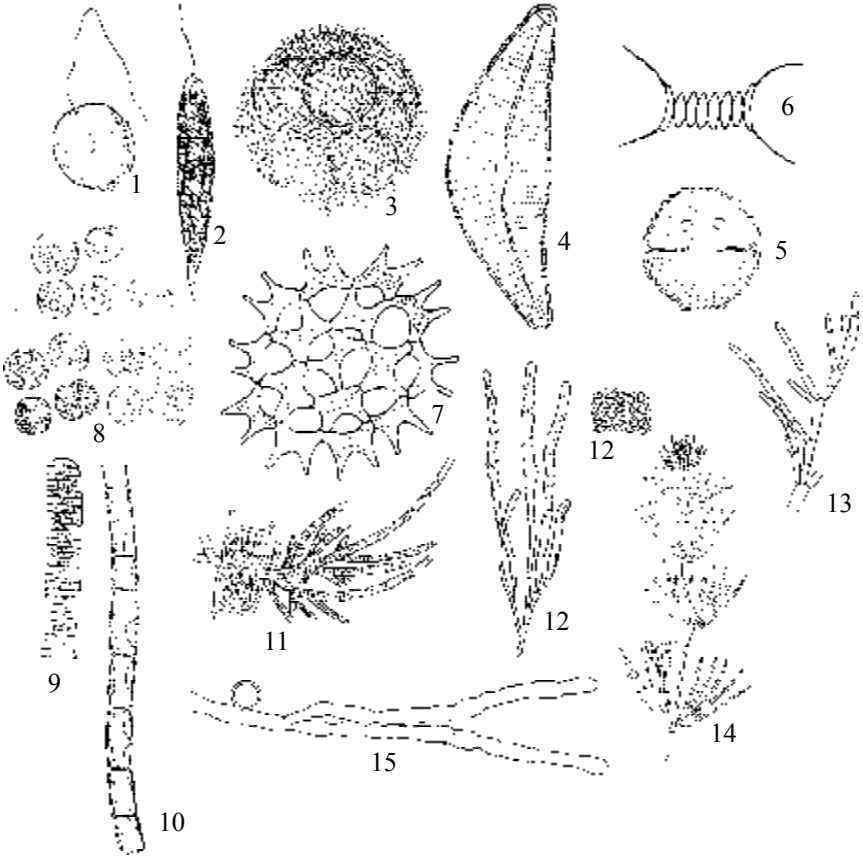


Рис. 1. Типы морфологической структуры водорослей Псковской области: монадный (1, 2, 3); коккоидный (4, 5, 6, 7); гемимонадный (8); нитчатый (трихальный) прокариотический (9), нитчатый эукариотический (10); разнонитчатый (гетеротрихальный) (11); пластинчатый (12); сифонокладальный (13), харофитный (14); сифональный (15).

1 - Trachelomonas volvocina, 2 - Euglena viridis, 3 - Volvox aureus, 4 - Cymbella cistula, 5 - Cosmarium formosulum, 6 - Scenedesmus opoliensis, 7 - Pediastrum duplex, 8 - Tetraspora lubrica, 9 - Oscillatoria limosa, 10 - Tribonema minus, 11 - Draparnaldia plumosa, 12 - Enteromorpha intestinalis, 13 - Cladophora glomerata, 14 - Chara braunii, 15 - Vaucheria constricta.

Наибольшее число систем жизненных форм предложено для донных морских водорослей в связи с их большими размерами и использованием геоботанических методов для их изучения. Одной из первых классификаций жизненных форм морских водорослей является система Ольтмана (Oltmans, 1922). Он выделил 11 жизненных форм, причем 8 из них только по морфологическим признакам, а 3 – по образу жизни. В более поздних работах он использовал 5 форм приспособлений, выраженных в их форме: 1)водоросли в виде подушечек, шайбочек и корочек; 2) бичевидные формы; 3) кустики и деревца; 4) листовидные и 5) сетевидные формы.

Признаки размеров слоевищ и их консистенции использованы в системе Функа (Funk, 1927). Им выделено 4 группы жизненных форм донных водорослей: 1) водоросли с грубыми слоевищами; 2) известковые; 3) тонкие водоросли с нежными эфемерными слоевищами; 4) мелкие водоросли меньше 1 см. В пределах каждой группы он выделяет более мелкие подразделения на основании морфологии слоевищ (шнуровидные, кустистые, листовидные, корковые), размеров и их образа жизни (паразиты, симбиотические, сверлящие).

Интересную систему жизненных форм морских водорослей предложил Фельдманн (Feldmann,1937). Она построена на тех же принципах, что и система Раункиера (Raunkiaer, 1907) для наземных растений. Учитывались длительность произрастания слоевищ, способ переживания ими неблагоприятных условий, форма. Группы жизненных форм водорослей у Фельдманна называются так же, как у Раункиера. Эта классификация является наиболее распространенной, хотя главным ее недостатком считают то, что группы объединяют слишком различные виды, не только в морфологическом отношении, но и в биологическом. В варианте, опубликованном в 1966 г., его система выглядит следующим образом:

Однолетние водоросли

Эфемерофиты – виды, встречающиеся в течение всего года со сменой поколений, стадия покоя отсутствует.

Эклипсиофиты – виды, часть года вегетирующие в микроскопической форме.

Гипнофиты – неблагоприятный период переживают в стадии покоя.

Многолетние водоросли

Водоросли с многолетним талломом.

Фанерофиты -водоросли, имеющие вертикальное слоевище.

Хамефиты –виды, имеющие корковый таллом.

Водоросли, у которых многолетней является часть слоевища.

Гемифанерофиты – виды, у которых сохраняется часть вертикального слоевища.

Гемикриптофиты - виды, у которых сохраняется базальная часть слоевища.

В 1974 году опубликована схема жизненных форм бентосных морских водорослей Ю.Е. Петрова, в которой учтены следующие признаки: приспособления к гидродинамическому воздействию (форма и размер слоевища), способность противостоять истирающему действию льда (обызвествление, наличие эндолитических стадий), выеданию фитофагами (обызвествление, микроскопические стадии), конкуренция других водорослей. Кроме того, разнообразие морфологических и размерных типов слоевищ Петров связывает с достижением максимальной поверхности слоевища, что обеспечивает фотосинтез и извлечение биогенных элементов.

Жизненные формы морских бентосных водорослей (по Ю.Е. Петрову,1974)

Известковые водоросли

Однолетние

Известковые эфемерофиты корковидные

Известковые эфемерофиты кустистые

Многолетние

Известковые фанерофиты кустистые

Известковые фанерофиты коралловидные

Известковые хамефиты

Известковые гемифанерофиты (обычно только кустистые)

Известковые гемикриптофиты (обычно только куститые)

Неизвестковые водоросли

Однолетние

Эндолиты
Эфемерофиты шаровидные
Эфемерофиты шнуровидные
Эфемерофиты пластинчатые
Эфемерофиты корковидные
Эфемерофиты кустистые
Эклипсиофиты корковидные
Эклипсиофиты шаровидные
Эклипсиофиты шнуровидные
Эклипсиофиты пластинчатые
Эклипсиофиты кустистые
Хипнофиты корковидные
Хипнофиты шаровидные
Хипнофиты шнуровидные
Хипнофиты пластинчатые
Хипнофиты кустистые

Многолетние

Фанерофиты (обычно кустистые)
Хамефиты
Гемифанерофиты пластинчатые
Гемифанерофиты кустистые
Гемикриптофиты пластинчатые
Гемикриптофиты кустистые

К.Л. Виноградова (1990) считает, что при выделении жизненных форм у водорослей следует обратить внимание не только на морфологические особенности, но и функциональную интерпретацию морфологии. Тогда можно выделить несколько «функциональных групп», каждая из которых объединяет водоросли с определенной величиной удельной поверхности слоевища и характеризуется своими продукционными особенностями. В качестве таких групп для морских бентосных видов она предлагает выделить *тонконитчатые*, *тонколистовидные*, *грубоцилиндрические*, *толстопластинчатые*, *членистые известковые* и *корковые формы*. Первые две группы обладают большой удельной поверхностью, высокой продукционной способностью, но малыми биомассами. Они обычно доминируют в неустойчивых сообществах на начальных стадиях сукцессии. Остальные группы имеют меньшую удельную поверхность слоевища, низкий фотосинтез, но большие биомассы. Эти группы доминируют в климаксовых сообществах. Как утверждает К.Л. Виноградова, «понимая жизненные формы бентосных морских водорослей-макрофитов как фи-

зиономические типы со своими функциональными особенностями, можно провести аналогию с жизненными формами наземных растений, уподобляя мелкоталломные формы травам, крупноталломные – кустарникам или даже деревьям».

Для планктонных морских видов водорослей составлена схема жизненных форм водорослей в пределах одной систематической группы (Макарова, 1970).

Схема жизненных форм диатомовых водорослей

(по Макаровой, 1974)

Отдел Водоросли

Подотдел Диатомеи

1 класс Планктонные Планктофикофиты

- 1-я секция Неритические
  - Одноклеточные
  - Колониальные
- 2-я секция Пелагические
  - Одноклеточные
  - Колониальные

2 класс Бентосные Бентофикофиты

- 1-я секция Неподвижные
  - Одноклеточные
  - Колониальные
- 2-я секция Подвижные
  - Одноклеточные
  - Колониальные

Наивысшие классификационные единицы жизненных форм (отдел, подотдел, класс) выделены ею с учетом эволюции, а все остальные определены по экологическим признакам, нашедшим свое отражение в структуре панциря и образе жизни морских диатомей.

В почвенной альгологии М.М. Голлербах и Э.А. Штина (1976) основным критерием для выделения жизненных форм считают расположение водорослей по отношению к поверхности почвы, свету, влажности. Для обозначения жизненных форм ими использованы индексы – начальные буквы названий таксонов, рассматриваемых как эталон данной жизненной формы. Всего ими выделено 9 жизненных форм:

1. *Chlorococcum – форма (Ch –форма)* - одноклеточные и колониальные зеленые и частично желто-зеленые водоросли, обитающие в толще почвы, но при благоприятной влажности дающие разрастания и на поверхности ее (в основном виды порядков Chlorococcales и Chlorosarcinales).

2. *Cylindrospermum – форма (С –форма)* – одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь. Сюда относятся преимущественно виды сине-зеленых водорослей (разного уровня организации) и одноклеточных зеленых, способных давать пальмеллевидные стадии. С-формы являются теневыносливыми, более требовательны к условиям увлажнения, чем предыдущая группа.

3. *Xanthococcophyceae форма - (Х –форма)* – одноклеточные желто-зеленые и многие зеленые, теневыносливые, но не устойчивые к засухе и экстремальным температурам.

4. *Bacillariophyta – форма (В –форма)* – диатомовые – подвижные клетки, живущие в поверхностных слоях почвы, холодостойкие, светолюбивые, многие солевыносливые.

5. *Phormidium – форма (Р- форма)* – нитевидные сине-зеленые, не образующие значительной слизи (Phormidium, Plectonema). Это типичные ксерофиты, преобладающие в аридных почвах.

6. *Microcoleus – форма (М –форма)* – сине-зеленые в виде более или менее слизистых нитей, образующих на поверхности почвы заметные корочки или дерновинки (Microcoleus, Schizothrix, Hydrocoleus).

7. *Heterothrix – форма (Н – форма)* – нитевидные зеленые и желто-зеленые водоросли, не устойчивые против засухи и сильного света. Образуя порошковидные налеты на поверхности или среди почвенных частиц, водоросли этой жизненной формы принимают участие в составе сложных ассоциаций, вызывающих «цветение» почвы.

8. *Nostoc – форма (N – форма)* – виды с крупными наземными талломами. Световыносливые и засухоустойчивые виды.

9. *Vaucheria – форма (V –форма)* образует войлокообразные налеты на поверхности влажных почв.

Соотношение жизненных форм водорослей в разных фитоценозах значительно различается. Так С-формы характерны для почв тундры и влажных лесных сообществ, Х-формы приурочены к затененным участкам леса (ельник) или разнотравно-злаковой степи, располагаясь под опадом трав, Р-формы – к голой поверхности почв и т.д. (Штина, Голлербах, 1976).

Таким образом, жизненные формы почвенных водорослей во многом совпадают с экологическими группами, выделяемыми по отношению к одному фактору, а также систематическими, на что указывают и сами авторы. Как отмечает Шмитхюзен (1966), между физиономической классификацией растительных форм и их экологической классификацией, основанной на признаке приспособления, резкой разницы нет, так как физиономическая система всегда оказывается в какой-то степени и экологической.

Нами сделана попытка выявления жизненных форм у планктонных пресноводных водорослей. Особое рассмотрение вопроса о жизненных формах этого альгоценоза объясняется тем, что на суше нет подобного сообщества. Как справедливо отмечает И.А. Киселев (1969), жизнь в толще воды без связи с твердым субстратом неминуемо должна была отразиться на их морфологии, выработке приспособлений, обеспечивающих им специфичность образа жизни.

Примерами таких приспособлений являются наличие слизи и студня, уменьшение веса путем утончения оболочки, образование легких продуктов обмена веществ, уменьшение размеров тела, образование колоний, выростов, придатков на оболочках клеток и панцирей.

В то же время, как показывают многочисленные исследования, эти приспособления не только увеличивают плавучесть, но и выполняют другие функции. Например, малые размеры тела оказываются также более эффективными и для обмена веществ, так как при малых размерах увеличивается поверхность поглощения питательных солей.

Мунк и Райли (Munk a.Riley, 1952) при изучении зависимости между формой и размерами клетки у диатомовых водорослей, способностью их к парению и абсорбции биогенов пришли к выводу, что мелкие клетки, не превышающие 20 мкм, лучше приспособлены к этим процессам, чем клетки более крупных размеров. То же подтверждают исследования Т.В. Павловской и Т.М. Кондратьевой (1981): удельное содержание органического углерода в мелких клетках выше, чем крупных. Кроме того, установлено, что мелкие клетки планктонных водорослей являются более тенеадаптированными (Крупаткина, 1980).

Размеры клеток могут свидетельствовать также о некоторых особенностях биологии планктонных водорослей. Как показали исследования (Тоом-Мянник, 1970), чем больше скорость роста, тем меньше средние размеры клеток, и наоборот.

Выросты и придатки, имеющиеся даже у сферических форм водорослей, не только облегчают вес и увеличивают сопротивление, но и способствуют обмену веществ. Как отмечает И.А. Киселев, 1969), ссылаясь на работы Грехэм и Брониковской, увеличение поверхности у Ceratium за счет расширения рогов, способствует не только парению, но и фотосинтезу при ослабленном освещении. Такое же многостороннее значение имеет слизь у планктонных организмов.

Учитывая особенности планктонных организмов и те принципы, на которых построены жизненные формы морских видов, нами при выявлении жизненных форм планктонных водорослей использованы следующие признаки: 1) наличие или отсутствие органов активного движения, 2) форма клетки, колонии (ценобия), 3) размеры (Судницына, 1986).

Выделение жизненных форм по двум последним признакам исключительно сложная задача, так как пределы колебаний здесь огромны и специфичны для каждого вида. Однако их учет имеет большое значение не только для экологии, но и систематики водорослей. Многочисленные работы свидетельствуют о том, что при изменении условий существования водорослей в природе и культуре в первую очередь изменяются размеры особей и некоторые морфологические особенности строения клеток. При формальном отношении к морфологическим признакам, как справедливо отмечает Э. Кукк (1970), «этот материал можно рассматривать под разными видовыми названиями».

С целью упрощения процедуры выявления формы планктонных водорослей нами использован коэффициент сложности формы (Березкина и др., 1975): $\delta = L\ (4\pi S)$, где L – периметр клетки, S – ее площадь. (В связи с тем, что высота планктонных водорослей обычно незначительная, площадь сечения клетки приближается к объему).

Обработав с помощью этого коэффициента систематический состав фитопланктона ряда озер, получаем только две группы форм: линейные ($\delta \geq 2$) и округлые ($1 \leq \delta \leq 2$).

В качестве критериев размерных групп планктонных водорослей использовано деление по степени адаптации к свету, обмену веществ и парению. Выделены 4 группы: *мелкие* – до 25 мкм, *средние* – 26-50 мкм, *крупные* – 51-100 мкм и *очень крупные* – свыше 100 мкм.

Таким образом, жизненные формы планктонных водорослей разделены на две большие группы: 1. Водоросли, имеющие жгутики и 2. Водоросли без жгутиков. Каждая из этих групп, в свою очередь, разделяется на: а) **линейные** и б) **округлые**, которые, в свою очередь, подразделяются на *мелкие, средние, крупные и очень крупные формы*.

Как считает ряд авторов (Беклемишев и др., 1961; Еленкин, 1936), первичной формой планктонных водорослей является сферическая. Линейные формы появились позднее, возможно, в результате адаптации к планктонному образу жизни литоральных форм.

Можно предположить, что в условиях достаточной обеспеченности светом и биогенами, наибольшего развития достигают линейные жизненные формы, а также хорошо вегетируют крупные и средние округлые. При повышении трофности озера постепенно или резко (при внесении удобрений, сбросе промышленных стоков) линейные формы уступают место округлым, крупные – мелким. Как уже отмечалось ранее, именно такие жизненные формы водорослей характеризуются повышенной интенсивностью обмена веществ и высокими темпами роста.

Факторы, обусловливающие развитие водорослей

В экологии растений факторы среды, влияющие на развитие организмов, принято делить на **абиотические**, не связанные с деятельностью живых организмов (климатические, эдафогенные, орографические, химические), и **биотические** (фитогенные, зоогенные и антропогенные), обусловленные такой деятельностью (Пономарева, 1975).

В альгологии изучением причин количественного развития водорослей, их сезонной динамики давно уделяется особое внимание. Так, Финденег (Findenegg, 1965), например, все факторы подразделяет на следующие группы: **физические**, прямо или косвенно связанные с солнечной радиацией, **химические**, или содержание питательных элементов и **биологические**, или взаимное влияние организмов.

Факторы, обусловливающие сезонную динамику планктонных организмов, И.А. Киселев (1980) также делит на 3 группы: 1) **физические** (температура, свет, метеоусловия, движение воды, ледовый режим); 2) **биохимические** (растворенные минеральные и органические вещества, метаболиты, антибиотики); 3) **биологические** (паразитизм, выедание, гибель, отмирание, конкуренция, подготовленность организма, т.е. его физиологическое состояние).

Т.М. Михеева (1983) выделяет 4 группы факторов, определяющих сукцессии видов в фитопланктоне: 1) **физические** (свет, температура, прозрачность,мутность, метеоусловия, динамический режим вод) и морфоэдафические (глубина, площадь озера, площадь водосбора); 2) **химические** (растворенные минеральные и органические вещества); 3) **биологические** (аллелопатия, выедание зоопланктоном, атака вирусами и фагами, «прямой» паразитизм бактерий, простейших и грибов и «непрямой» паразитизм, эндогенные процессы); 4) **совместное влияние факторов**.

Нами использована классификация факторов, принятая в экологии растений с добавлениями Т.М. Михеевой, только морфоэдафические факторы и совместное влияние факторов рассматриваются на примере конкретных экологических группировок (сообществ) водорослей.

Факторы среды тесно связаны друг с другом, и рассмотрение их по отдельности –лишь методический прием.

Абиотические факторы

С известной долей условности абиотические факторы среды подразделяют на физические (свет, температура, прозрачность, мутность, динамический режим вод и др.) и химические (соленость и минеральный состав воды, кислотность, биогенные ве-

щества и др.). Для почвенных водорослей сюда следует добавить эдафические факторы (механический состав почвы, активная реакция почвенного раствора, солевой состав) и орографические; для аэрофильных – характер субстрата.

Физические факторы

Свет. Для водорослей как автотрофных организмов свет является фактором первостепенного значения. Он является лимитирующим фактором как при максимальной величине, так и минимальной (Юнгер, 1989).

Свет необходим растениям как источник энергии и как регулятор развития. Он определяет интенсивность фотосинтеза, прирост биомассы водорослей, а также обусловливает их вертикальное распределение в воде и почве. Экспериментальными работами показано, что прирост биомассы водорослей идет пропорционально количеству поглощенного света до 25–55 кал/см^2.день, после чего наступает световое насыщение, после которого дальнейшее увеличение солнечной радиации тормозит развитие водорослей (Финенко, 1976) (рис. 2).

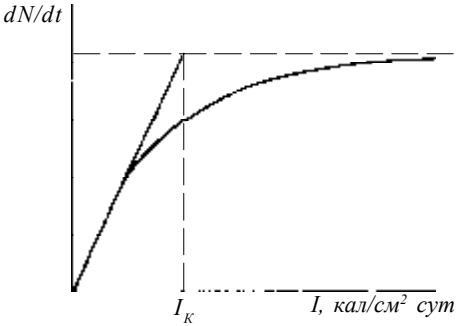


Рис. 2. Зависимость прироста клеток от интенсивности света (в обобщенном виде) (по Михеевой, 1983)

Чрезмерно сильный свет действует на водоросли губительно. Угнетение роста наступает при величинах освещенности, больше насыщающих на 10 000 лк. (Михеева, 1983).

Р.Г. Геворгиз (1998) считает, что в процессе световой адаптации происходит изменение содержания пигментов. Если рост водорослей ничем не лимитируется, то в клетках одновременно

происходят два противоположных процесса: синтеза и фотодеструкции пигментов. В этом случае свет выполняет двоякую роль: с одной стороны, служит источником энергии для этих процессов, а с другой, – повреждает пигментную систему. Причем скорость повреждения пигментов определяется интенсивностью светового потока. Опыты с сине-зелеными водорослями (Сидорин, 1950; Мерзляк и др., 1996) показали. что под действием света в фотосинтетическом аппарате водорослей происходят процессы, требующие значительного содержания в среде азота. Если азот отсутствует, то происходит почти полное разрушение азотсодержащих пигментов фикобилинов.

У большинства водорослей световой оптимум лежит в диапазоне 20-50% падающей видимой радиации, но у некоторых может значительно отличаться от этих показателей. В целом водоросли принадлежат к тенелюбивым растениям.

У подавляющего большинства водорослей реакция на интенсивность света одинакова: с ростом интенсивности света уменьшается содержание хлорофилла в клетках. Некоторые исследователи считают, что у водорослей имеется два типа реакций на изменение интенсивности света: 1) типа Chlorella, когда изменяется содержание хлорофилла и 2) типа Cyclotella, когда содержание хлорофилла остается постоянным, но меняется ассимиляционное число. Высказывается мысль о том, что при изменении света меняется структура фотосинтетического аппарата (количество тилакоидов, их размер), по мнению других, меняется состав клеточных компонентов в связи с изменением электронного транспорта.

В природных условиях интенсивность освещения, как известно, изменяется не только в течение года, но и в течение суток. Световой режим водоема зависит от многих факторов: от условий освещения над поверхностью воды; от степени поглощения и рассеивания лучей при прохождении через воду; от степени отражения света ее поверхностью. При высоком стоянии солнца гладкая водная поверхность отражает в среднем 6% падающего света, при сильном волнении – около 10%, при низком стоянии солнца отражение столь значительно увеличивается, что большая часть света уже не проникает в воду, и под водой день короче, чем на суше.

Водорослям в условиях водоема приходится адаптироваться не

только к изменению количества света, но и к изменению его качества. В наземных условиях интенсивность фотосинтеза величина постоянная, так как качественные характеристики света не изменяются.

По сравнению с воздухом вода гораздо менее прозрачна, и попадающий в нее свет быстро поглощается и рассеивается. При прохождении через воду спектральный состав света резко меняется. Сначала исчезают инфракрасные лучи (длиннее 820 нм), затем красные (680 нм) и оранжевые (620 нм). Наиболее далеко проходят зеленые (520 нм) и особенно синие (460 нм). Таким образом на глубину проникает только зеленоватый свет, слабо воспринимаемый хлорофиллом.

Обнаружение водорослей в морях на значительной глубине, преимущественно красных, объясняется явлением хроматической адаптации, установленной опытным путем в начале 20-го века (Гайдуков, 1903; Рихтер, 1913). В более глубоких слоях красные водоросли лучше используют свет, чем зеленые, благодаря наличию дополнительных пигментов, в первую очередь – фикоэритрина. Этот же пигмент, а также фикоцианин, позволяет пресноводным сине-зеленым водорослям вегетировать и на значительной глубине, изменяя окраску клеток.

Слой воды выше границы обитания фотоавтотрофных организмов называется *эвфотической зоной*. В морях она находится на глубине 60 и даже 120 м, в озерах, где вода менее прозрачная, граница этой зоны проходит на глубине 10-15 м.

Свет не только влияет на ход фотосинтеза в клетках водорослей, но и обусловливает интенсивность размножения и распределения водорослей в водоеме. По данным К.А. Гусевой (1947), развитие Melosira при различной температуре в освещенных культурах проходило в 2 раза быстрее, чем в неосвещенных. Подобное явление отметил Таллинг (Talling, 1955, 1957) для других видов этого отдела (Asterionella formosa, Fragilaria crotonensis).

Интересна также роль света как стимула для вступления в планктон отдельных видов водорослей. К.А. Гусева (1965) объясняет появление в планктоне весной определенных видов диатомовых водорослей увеличением света и проникновением его в при-

донные слои. Концентрацию сине-зеленых водорослей в тихую погоду в верхнем слое водоема она также связывает с повышенной их потребностью в свете.

Оптимальные значения освещенности у отдельных видов водорослей варьируют в довольно широких пределах. Например, для хлорелл они находятся в пределах 3000-4000 лк., у других зеленых – 5000-7000 лк., у диатомовых –10 000 –20 000, а у динофитовых – 25 000-30 000 люкс(Михеева,1983). Данных по световой потребности сине-зеленых водорослей очень мало. В лабораторных условиях Anabaena cylindrica наилучшего развития достигала при 16 000 люкс, а Coelosphaerium dubium –при 18 000 люкс (Гусева, 1965).

По отношению к свету выделяют гелиофильные и гелиофобные водоросли (Юнгер,1989). *Гелиофильные* (светолюбивые) водоросли нуждаются в значительном количестве света для нормальной жизнедеятельности и фотосинтеза. Сюда обычно относят сине-зеленые и некоторые зеленые водоросли, обычно развивающиеся в поверхностных горизонтах.

Гелиофобные – водоросли, избегающие интенсивного освещения, чаще всего встречаются среди донных диатомовых, а также других отделов, обитающих в почве. Известны водоросли, способные обитать в полной темноте, при этом у них происходят значительные изменения в пигментном составе и в способе питания.

Интенсивное развитие почвенных водорослей также возможно только в пределах проникновения света. Наибольшее количество водорослей, как отмечают Э.А Штина и М.М. Голлербах (1976), во всех случаях (исключая участки, нарушенные вспашкой) обнаруживается в верхних слоях почвы

Глубина проникновения водорослей в целинных почвах зависит от строения и мощности почвенного профиля и наличия агентов, которые заносят клетки в более глубокие слои. К последним относится вода, почвенные животные и растущие корни, к которым прикрепляются водоросли.

Максимальная глубина, на которой найдены жизнеспособные водоросли, – 2,7 м (Попова, 1957). Она характерна только для окультуренной поливной почве. В целинных этот показатель ко-

леблется в зависимости от генетического типа почвы и обычно не превышает 1,5 м (табл.1)

Таблица 1

Наибольшая глубина нахождения водорослей в целинных почвах (по Голлербаху, Штиной, 1969)

Некоторые исследователи считают, что почвенные водоросли

Почва	Глубина, см	Число видов водорослей на этой глубине
Тундровая	10	2
Подзолистая, лес	140-150	3
Дерново-подзолистая, лес	70	4
Дерново-подзолистая	100	9
Торфяно-болотная	80	2
Чернозем мощный, степь	140-150	2

являются облигатно теневыми растениями и могут использовать для фотосинтеза свет очень слабой интенсивности (0,04-0,1% от полного света).

Гипотеза об использовании глубинными водорослями лучей невидимой части спектра не получила экспериментального подтверждения. Возможно, в глубине почвы свет как источник энергии замещается другими формами лучистой энергии, способной проникать в почву (Штина, Голлербах, 1976).

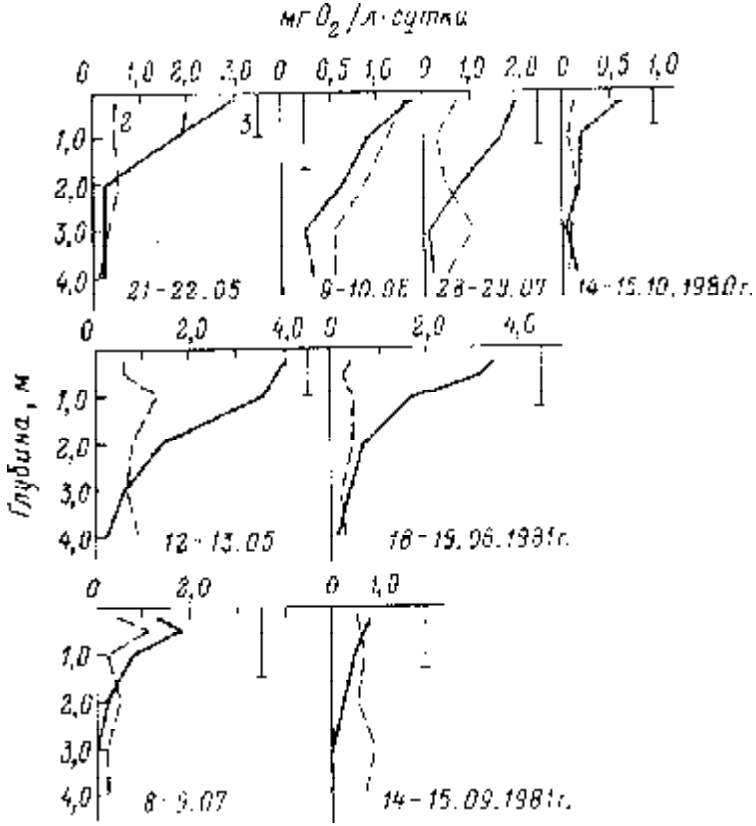
Световые условия в водоеме определяются величиной **прозрачности**. Прозрачность понимается как отношение светового потока, выходящего из воды, к падающему на ее поверхность. Характеристикой прозрачности воды служит глубина, на которой становится невидимым белый диск диаметром 30 см (диск Секки). Обычно диск Секки исчезает из вида на глубине, куда проникает 5% общей солнечной радиации, падающей на поверхность воды. Видимость диска не зависит от погодных условий и времени суток (Константинов, 1986).

Прозрачность воды в водоеме определяет как вертикальное распределение водорослей, так и продукционные характеристики сообществ.

По данным В.В. Ястремского (1983), вследствие низкой прозрач-

ности воды интенсивность фотосинтеза фитопланктона в Псковско-Чудском озере резко снижается с глубиной (рис. 3 и 4)

Рис. 3. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза



фитопланктона в Псковском озере

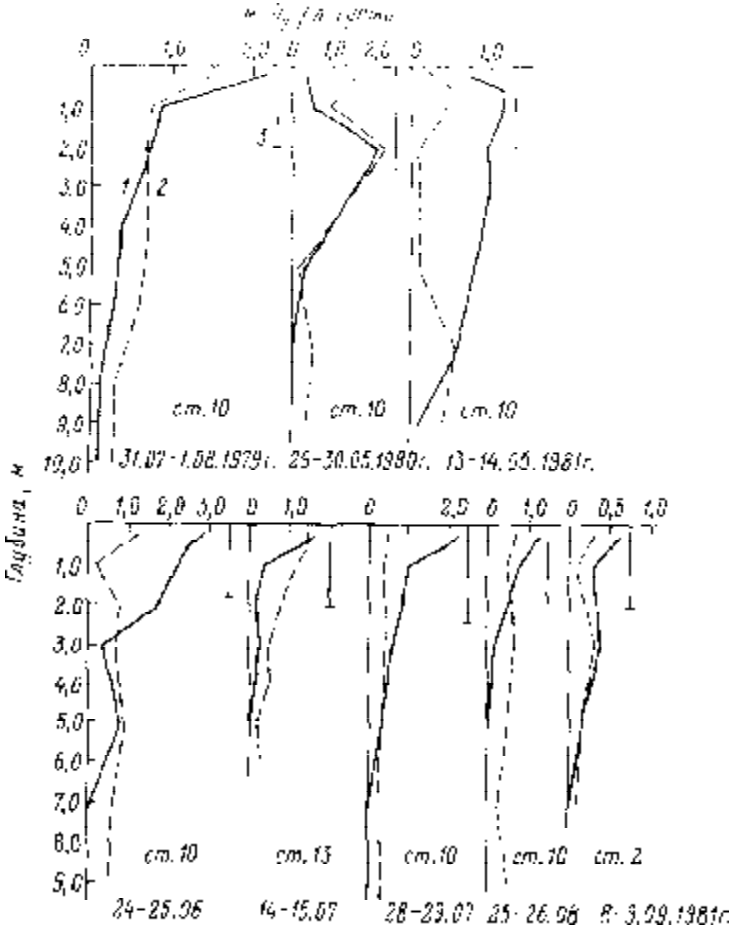
1 - валовая первичная продукция фитопланктона, 2 - деструкция, 3 - прозрачность воды по диску Секки.

В большинстве случаев максимум фотосинтеза в этом озере находился в поверхностном слое на глубине 0,2 м.

Наряду с прозрачностью (transperency) существует термин **мутность** (turbidity), особенно широко используемый в иностранных работах. Она вызывается наличием в воде минеральных взвесей. По мнению ряда авторов (Шаларь, 1971; Гусева, 1952), помутне-

ние воды может даже способствовать развитию отдельных групп водорослей, например, диатомовых, так как при этом увеличивается содержание в воде минеральных веществ, особенно кремния.

Рис. 4. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза фитопланктона в Чудском озере. Обозначения см. на рис. 3.



В то же время в реках и водохранилищах даже незначительное

помутнение воды всегда связано с уменьшением видового состава планктонных водорослей. Особенно чувствительны к этому фактору сине-зеленые водоросли из родов Anabaena и Microcystis. Более выносливы зеленые хлорококковые, особенно Scenedesmus quadricauda, Coelastrum microporum и др.

Во всех водоемах отмечается уменьшение количества видов водорослей в период паводка. Л.Г. Корнеева и Н.М. Минеева (1986) исследовали планктонные водоросли в водоемах с интенсивным судоходством. Они обнаружили, что фотосинтез водорослей в них протекал слабо, главным образом, из-за неблагоприятных условий существования водорослей в мутной воде. Сюда относится механическое повреждение клеток взвешенными частицами, недостаток света и неблагоприятный химизм воды.

Температура. Тепловой режим – одно из важнейших условий существования живых организмов, так как все физиологические процессы возможны лишь при определенных температурах. Известно, что температура окружающей среды оказывает влияние на функциональную активность клеток водорослей, ускоряя или ингибируя процессы метаболизма (Курейшевич и др., 2003).

Водоросли относятся к организмам, которым свойственен широкий диапазон температурной устойчивости. Они способны существовать как в горячих источниках, так и на поверхности льда и снега.По отношению к температурному фактору среди водорослей различают*: эвритермные виды*, существующие в широком температурном диапазоне, и *стенотермные*, приспособленные к очень узким, экстремальным температурным зонам. К первым, например, относятся некоторые эдогониевые водоросли из отдела Chlorophyta, стерильные нити которых в мелких водоемах встречаются с ранней весны до поздней осени. К стенотермным относятся холодолюбивые *(криофилы*) зеленые водоросли из десмидиевых, улотриксовых, вольвоксовых и др. порядков.

Водоросли, выдерживающие высокие температуры, относят к *термофилам.* В этой группе можно найти представителей почти всех отделов водорослей, но особенно много сине-зеленых. Для термофильных водорослей приводятся следующие максимальные температурные пределы жизни: для сине-зеленых –85,2^0 С,

для зеленых –60-65^0, для диатомовых – 50^0 (Штина, Голлербах, 1976). Всего в горячих источниках обнаружено 200 видов водорослей, но облигатно термофильных немного. Подавляющее большинство водорослей обильно развиваются в условиях обычных температур, т. е. являются *мезотермными* видами.

Отношение водорослей к температурному фактору проявляется при вертикальном их распределении в водоеме. В достаточно глубоких континентальных непроточных водоемах, а также средних в штилевую погоду, наблюдается температурная стратификация водной толщи. Образуются ограниченные друг от друга слои: *эпилимнион* – теплый поверхностный и слой более холодной и плотной массы воды – *гиполимнион*. Водоросли могут развиваться только в эпилимнионе, а именно в эвфотической зоне.

Температура воды влияет также на географическое распространение видов водорослей, особенно морских. Скорее всего это влияние является косвенным: под действием температуры ускоряются или замедляются темпы роста отдельных видов, что приводит к их взаимному вытеснению.

Температурный фактор некоторые исследователи по значимости ставят на второе место после света. Не меньшее число специалистов считает температуру первым фактором, определяющим периодичность в развитии водорослей. По нашим наблюдениям, именно температурный фактор обусловливает сезонную динамику планктонных водорослей и сукцессию видов в различных водоемах Псковской области (рис. 5 и 6).

Т.В. Терешенкова (1983) на мелководных удобряемых озерах Псковской и Ленинградской областей выявила прямую зависимость фотосинтетической активности водорослей от температурного показателя. При повышении температуры воды и воздуха прослеживалась тенденция возрастания фотосинтетической активности фитопланктона, причем более высоким показателям температуры соответствовали большие верхние пределы фотосинтеза.

Движение воды. Динамический режим вод оказывает на жизнедеятельность водорослей как прямое, так и косвенное влияние. Абсолютно стоячей, неподвижной воды не существует. В любых континентальных и морских водоемах, даже в небольших лужах на-

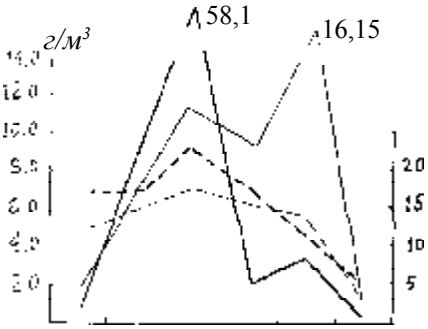


Рис. 5. Динамика биомассы сине-зеленых водорослей и температуры воды в озере Белая Струга (1964-1965 гг.)

1964 биомасса 1964 t^0 C

1965 1965

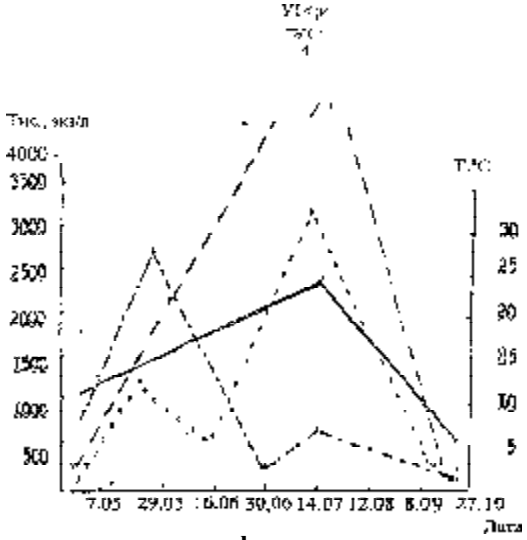


Рис. 6. Динамика численности фитопланктона и температуры воды в дельте реки Великой в 1992 г.

Условные обозначения:

температура (Т, ^{0}С)

зеленые водоросли,

синезеленые водоросли,

диатомовые.

блюдается движение воды (ветровое перемешивание, приливно-отливные и постоянные течения). Только в особых крайних условиях водоросли окружены постоянным слоем воды: на поверхности почвы, в толще льда, на других растениях.

Влияние движения воды на водорослей может быть как положительным, так и отрицательным. Например, при турбулентном перемешивании воды значительно повышается продуктивность диатомовых водорослей, так как в спокойной воде эти водоросли, имея относительно тяжелые оболочки, опускаются на дно. На примере Ладожского и Онежского озер Н.А. Петрова (1970) показала, что развитие фитопланктона, в котором преобладают диатомовые водоросли, тесным образом связано с динамикой их водных масс: конвекционными токами, ветровой деятельностью и др.

В то же время сине-зеленые водоросли развиваются только в спокойной воде, вероятно, поэтому они практически отсутствуют в планктоне рек . В. И. Быковский (1974) опытным путем установил, что движение воды приводит к дроблению колоний микроцистиса из сине-зеленых водорослей и их отмиранию.

Лунд (1966) изучал влияние движения воды на сезонную динамику некоторых видов рода мелозира (Melosira) из диатомовых водорослей. Он установил, что при уменьшении турбулентного перемешивания воды увеличивается скорость опускания диатомей и клетки их быстро оказываются захороненными в донных отложениях.

Геснер (Gessner, 1955) связывает прямое воздействие движения воды с положением частиц внутри клеток, взаимным положением всего растения в среде. Положительное влияние динамического фактора на продуктивность планктона проявляется в глубоководных водоемах и состоит в лучшем снабжении клеток питательными веществами, а в мелководных водоемах движение воды увеличивает мутность, что отрицательно влияет на развитие планктонных водорослей. По мнению Д.Х. Кушинга (1979), скорость воспроизводства фитопланктона, например, является функцией двух факторов среды: солнечной радиации и силы ветра, от которой зависит глубина перемешивания.

По данным Курейшевич и др. (2003), перемешивание воды по-

вышает скорость дыхания и интенсивность поглощения фосфора как у реофильных, так и стагнофильных водорослей, причем первые поглощают его интенсивнее.

Для почвенных водорослей среди физических факторов следует отметить **механический состав почвы**. Этот фактор оказывает на развитие водорослей косвенное влияние, главным образом, через водный режим. Бедны водорослями обычно легкие песчаные почвы, которые являются и более сухими. В то же время на поверхности тяжелых глинистых почв, обладающих большой влагоемкостью и малой водопроницаемостью, наблюдаются крупные поверхностные разрастания водорослей (Штина, 1976) От механического состава почв зависит также глубина распространения водорослей. Так, массовое разрастание водорослей на солонцах М.М. Голлербах (1956) объясняет наличием здесь плотного горизонта, способствующего накоплению осадков в поверхностном слое.

Химические факторы

К химическим факторам относится вода, ее соленость, минеральный состав, кислотность, содержание биогенных веществ.

Вода как лимитирующий фактор. Как и у высших растений, большую часть клетки водорослей составляет вода (в цитоплазме до 90 %, в хлоропластах не менее 50%). Она существует в двух формах: *конституционная* вода, связанная водородными связями со структурами макромолекул, и *резервная*, как правило, содержащаяся в вакуолях. В ней растворены сахара, различные органические кислоты и др., поэтому она участвует в механизмах осмоса, благодаря которому водоросли приобретают устойчивость к высыханию и резким колебаниям солености воды.

Для подавляющего большинства водорослей вода является средой обитания, но многие водоросли способны жить и вне воды (группа аэрофитов). По аналогии с высшими наземными растениями среди них различают *пойкилогидрические* – не способные поддерживать постоянное содержание воды в клетках, и *гомойогидрические* –способные поддерживать постоянную гидратацию (Юнгер, 1989). К первой группе относятся некоторые зеленые и сине-зеленые водоросли, клетки которых при высыхании сжимаются, не изменяя ультраструктуры, тем самым сохраняя жизнеспособ-

ность. При увлажнении такие водоросли возобновляют нормальный обмен веществ.

У гомойогидрических растений водный запас клетки регулируется благодаря наличию крупной центральной вакуоли. Способность к высыханию у таких водорослей утрачивается, и они способны обитать только в условиях постоянного избыточного увлажнения. К этой группе относятся некоторые желто-зеленые (пор.Vaucheriales - Вошериевые) и зеленые водоросли (пор. Ulothrichales- улотриксовые).

Наибольшую потребность в воде испытывают почвенные и наземные водоросли, обитающие в водных пленках на поверхности почвы или занимающие мелкие пространства среди почвенных частиц, наполненных водой или насыщенных водяными парами. Среди этих групп водорослей имеются виды, способные переносить длительное высыхание, но для нормальной жизнедеятельности требующие капельно-жидкой среды, и есть виды, которые страдают от постоянного пребывания в воде. Оптимальная влажность для почвенных водорослей соответствует таковой у мезофильных высших растений и составляет 60 – 80% от полной влагоемкости (Штина, Голлербах, 1976).

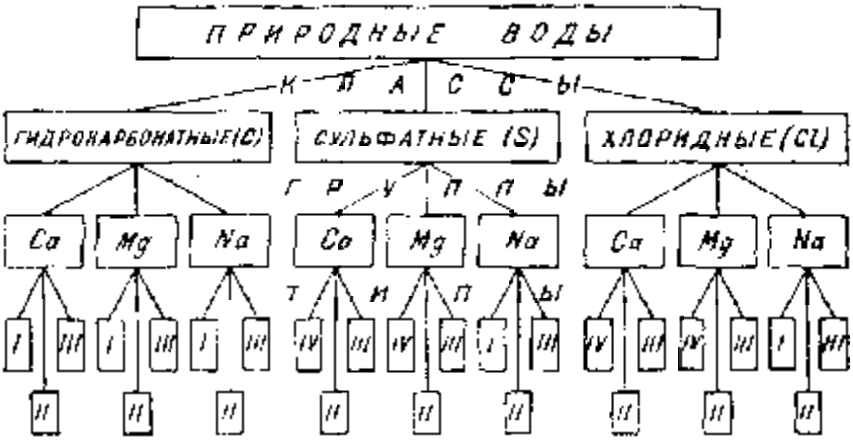
Соленость и минеральный состав воды. Эти факторы особенно влияют на состав и распределение водорослей. Значение солености проявляется через изменения осмотического давления среды, что отражается на водном и солевом обмене водорослей. Как и все растения, водоросли относятся к гиперосмотическим организмам, у которых внутриклеточное осмотическое давление больше внешнего, что обеспечивает необходимый их клеткам тургор (Гапочка, 1981).

Водоросли приспособились к жизни в водоемах с различной соленостью. Согласно международной классификации водоемы по общей солености принято делить на морские –*эвгалинные* со средней соленостью 35‰ и континентальные пресноводные – *агалинные*, минерализация которых не превышает 0,5 ‰. Среди последних встречаются и более минерализованные, но на территории Псковской области они отсутствуют.

По степени минерализации континентальные водоемы О.А Алекин (1970) делит на 3 класса по преобладающему аниону и каждый

класс на 3 группы по преобладающему катиону (рис. 7).

Рис. 7. Схема классификации природных вод по преобладающему аниону и катиону и соотношению между главными ионами (по О.А.



Алекину, 1970)

Почти все водоемы Псковской области, включая самый крупный из них Псковско-Чудское озеро, относятся к гидрокарбонатному классу группе кальция.

Водоросли наших озер и рек являются *олигогалобами*, т.е. организмами, которые населяют пресные воды с соленостью, не превышающей 0,05‰ (Прошкина-Лавренко, 1953). Среди них различают индифферентные, галофобные и галофильные виды.

Подавляющее большинство водорослей наших водоемов относится к *индифферентам*, почти не реагирующим на изменение общей солености воды. К *галофобам*, не переносящим соленость выше 0,02‰ (ниже 10 ммоль/л), относятся Tabellaria flocculosa, Synedra acus, Nitzschia acicularis из диатомовых водорослей, Ankistrodesmus gracilis –из зеленых, Dinobryon sertularia –из золотистых. К *галофилам*, обитающим в водах, соленость которых равна 0,5‰ (или 20 ммоль/л), относятся Anabaena aphanizomenoides из сине-зеленых, Fragilaria pinnata, Epithemia turgida – из диатомовых, Phacus pusillus –из евгленовых.

Высокую толерантность к солености субстрата проявляют почвенные водоросли. Как отмечают М.М.Голлербах и Э.А.Штина (1969), многие сине-зеленые водоросли обильно развиваются в засоленных аридных почвах с неуравновешенным солевым составом. Даже солончаки, несмотря на большое количество легкорастворимых солей, как правило, населены водорослями.

Наряду с устойчивостью к общей высокой концентрации солей отмечены факты выносливости водорослей к токсическим солям. Есть виды, способные расти на промышленных зольных отвалах, содержащих даже мышьяк и цианистый калий (Штина,1970).

Кислотность среды. Этот фактор также имеет большое значение в жизни водорослей. Искусственное подкисление или подщелачивание показало, что сдвиг pH в кислую или щелочную сторону приводит к полному ингибированию фотосинтеза и поглощения кислорода на свету, а также к двух-пятикратному уменьшению показателей деструкции органического вещества.

По отношению к кислотности среды выделяют виды, живущие в щелочных водах – *алкалифилы (*pH =7), *алкалибионты, в*стречающиеся в водоемах при pH > 7, и живущие в кислых водах – *ацидофилы.*

К первой группе относятся многие сине-зеленые водоросли, обитающие в среде с высоким pH (7-10). По данным К.А.Гусевой (1965), максимум развития Anabaena flos-aquae и A. scheremetjevii отмечен при pH 7,0-9,0, а Microcystis –pH выше 9,0. Такая требовательность к величине pH обусловливает их сезонную динамику. Обычно первой в водоеме появляется анабена, когда вода еще содержит свободную углекислоту, обусловливающую нейтральную реакцию. Позднее, когда в воде уже нет свободной углекислоты и она становится резко щелочной, начинает вегетировать микроцистис.

К *алкалибионтам* относятся многие диатомовые водоросли: Melosira varians, Synedra acus var. angustissima, Gomphonema acuminatum и другие.

Среди *ацидофилов* наиболее известны десмидиевые из отдела зеленые водоросли (Chlorophyta). Наибольшее видовое богатство этих

водорослей наблюдается в эвтрофных и мезотрофных болотах, хотя некоторые из них способны жить в щелочной воде, например, Closterium acerosum, C. leibleinii. Из диатомовых к этой группе относятся Tabellaria binalis, Eunotia exigua и др.

В классической работе М.М. Голлербаха (1936) выяснено распространение водорослей в торфяных почвах в зависимости от их кислотности: в почве с pH 5,9 –6,0 найден 21 вид водорослей, при pH 5,1 –11 видов, при pH 2,8 - всего 2 вида. Из общего числа видов 12 принадлежали к сине-зеленым, 13- к зеленым, 2 – к желто-зеленым.

Преимущественно алкалифилами являются харовые водоросли (Charophyta), однако некоторые из них, например, Chara vulgaris обитает в водоемах с кислой водой (pH 5,0).

Среди почвенных водорослей тоже больше водорослей, приуроченных к определенным значениям pH, чем видов, общих для различных степеней кислотности. Так, сине-зеленые водоросли предпочитают щелочные почвы. В кислых почвах очень беден состав диатомовых и сине-зеленых. Среди последних азотфиксирующие формы вообще в кислых почвах отсутствуют. Наиболее богаты водорослями нейтральные почвы.

Действие активной кислотности на водоросли довольно разнообразно. Кроме прямого действия на проницаемость клеток, морфологию колоний и трихомов водорослей, величина pH контролирует равновесное состояние химических систем, форму, в которой присутствует в растворе элемент. Например, доказано влияние pH на доступность для водорослей иона кальция.

Следует отметить, что сами водоросли в процессе своей жизнедеятельности резко изменяют pH, подщелачивая, а иногда и подкисляя окружающую среду. По нашим наблюдениям, в озерах Псковской области в период максимального развития фитопланктона (обычно в июле) наблюдается увеличение pH до 8,0 –9,0.

Биогенные элементы. Биогенными элементами, или биогенами, называют химические вещества, постоянно входящие в состав организмов и необходимые им для жизнедеятельности.

Выяснению роли химических элементов в жизни водорослей посвящено множество работ, среди которых важное место занимают ра-

боты советских исследователей (Успенский, 1925; Кузнецов, 1945; Гусева, 1952; Брагинский, 1961; Винберг, Ляхнович,1965; Ведерников и др., 1980 и т.д.) Как отмечает Т.М. Михеева, несмотря на это, потребность фитопланктона в разных элементах питания нельзя считать достаточно изученной. Причем мнения о значимости того или иного элемента часто не совпадают.

Например, Пирсел (Pearsall, 1932) установил, что планктонные диатомовые водоросли хорошо развиваются тогда, когда воды богаты нитратами, фосфатами и кремнием, т.е. весной и зимой; зеленые водоросли появляются летом, когда нитратов и фосфатов мало; золотистые могут приходить на смену диатомовым, если в воде повышенные отношения нитраты: фосфаты и мало кремния; сине-зеленые водоросли способны быстро расти при минимальном количестве нитратов и фосфатов и положительно коррелируют с содержанием органических веществ.

По данным других исследователей (Hegewald e.a., 1981), число видов сине-зеленых не зависело от содержания фосфатов, в то время как число золотистых и зеленых снижалось с увеличением концентрации фосфора.

Особая роль среди биогенных элементов принадлежит азоту и фосфору. Они являются обязательными составными частями тканей живых организмов, их роль для развития водорослей аналогична роли азотных и фосфорных удобрений для сельскохозяйственных культур.

Азот. Этот элемент содержится в природных водах в виде неорганических (аммонийные, нитритные и нитратные ионы) и разнообразных органических соединений. Последние присутствуют в воде в форме взвесей, коллоидов и растворенных молекул, образовавшихся при биологических процессах и биохимическом распаде остатков организмов (Алекин, 1970)

Азот относится к лимитирующим факторам. Он совершенно необходим водорослям как питательное вещество. Из неорганических соединений наиболее приемлемыми формами являются нитратная и аммонийная. По данным К.А. Гусевой (1965), наиболее благоприятны концентрации азота 5-10 мг/л в форме NO_3. Аммонийный азот по сравнению с нитратным потребляется раз в 10

быстрее, особенно сине-зелеными водорослями. Нитриты так же могут использоваться водорослями, но в их присутствии клетки приобретают ненормальную форму и обесцвечиваются (Михеева, 1983).

Некоторые сине-зеленые водоросли, как известно, способны восполнять недостаточность солевого азота молекулярным. Способностью к азотфиксации обладают только некоторые виды, преимущественно имеющие гетероцисты (пор. Stigonematales, Nostocales, Mastigocladales). В настоящее время известно около 100 видов азотфиксирующих водорослей (рис. 8)

Вообще сине-зеленые водоросли лучше, чем другие, могут использовать азот, о чем может свидетельствовать содержание его в клетках. Так у диатомовых содержание азота составляет 1,5-3 %, у зеленых – 2-8 %, тогда как у сине-зеленых – 7- 9 % сухого веса (Гусева, 1952).

В водоемах наблюдаются закономерные изменения концентрации неорганических форм азота, связанные с развитием планктонных водорослей (рис. 9).

Наибольшее содержание азота в воде наблюдается ранней весной. С этого момента и начинается подъем в количественных показателях фитопланктона, причем преимущественно развиваются мелкоклеточные быстро растущие формы из отделов зеленых и диатомовых водорослей. В период максимального развития планктонных водорослей содержание азота значительно падает и вновь начинает увеличиваться в осенний период при усилении процесса распада накопившегося за лето органического вещества.

Органические соединения азота , как показывают исследования, водоросли также могут использовать, хотя они имеют меньшее значение, чем солевой азот. Гетеротрофная ассимиляция азота как факультативная форма азотного питания особенно характерна для почвенных водорослей (Голлербах, Штина, 1969). Источником азота могут быть разные органические вещества: мочевина, амиды (аспарагин, глютамин), аминокислоты и др.

Рис. 9. Динамика численности фитопланктона и содержания азота в воде дельты реки Великой в 1992 г. (наши данные)

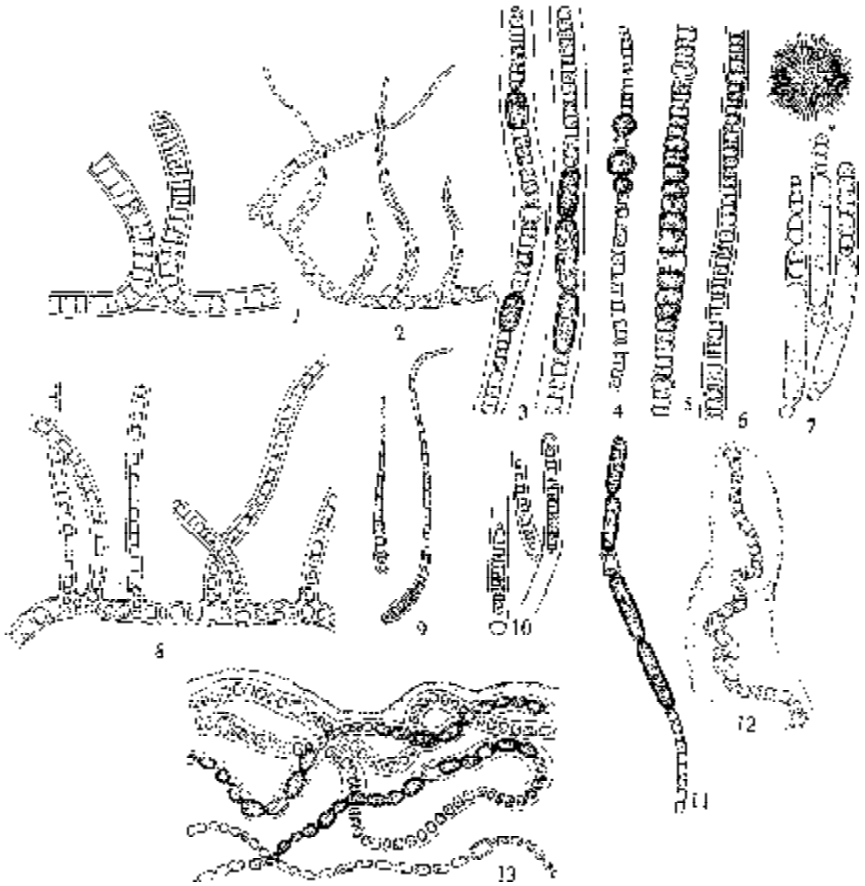
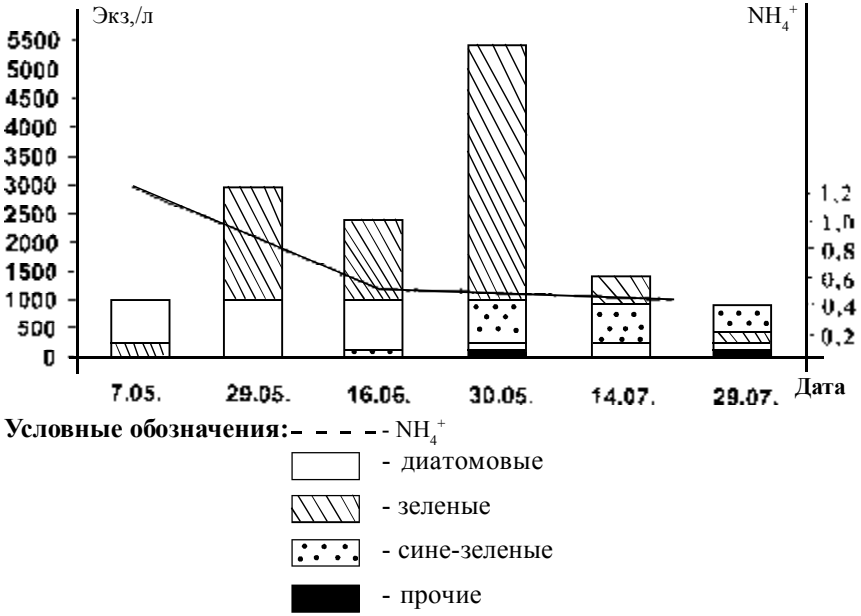


Рис. 8. Некоторые азотфиксирующие сине-зеленые водоросли (Cyanophyta) (По разным авторам).

1 - Scytonema arcangelii, 2 - Mastigocladus laminosus, 3 - Anabaena laxa, 4 - Anabaena oscillarioides, 5 - Nodularia harveyana, 6-7 - Gloeothrichia echinulata, 8 - Hapalosiphon fontinalis, 9 - Calothrix clavata, 10 - Calothrix brevissima, 11 - Anabaena cylindrica, 12 - Nostoc paludosum, 13 - Nostoc muscorum.



Есть указания на существование у водорослей облигатно автотрофных по отношению к азоту видов, предпочитающих чисто минеральные питательные среды (Lund, 1965).

Некоторыеисследователи (Шкундина, Мартыненкова, 2003) предлагают использовать сине-зеленые водоросли в качестве индикаторов повышенного содержания азота в водоемах. К таким иникаторам они относят Microcystis aeruginosa, Merismopedia punctata, Nostoc punctiforme.

К лимитирующим биогенам относится также фосфор. Он не менее, чем азот, важен для жизни клетки, так как входит в состав нуклеопротеидов клеточного ядра.

В природных водах растворенный фосфор присутствует в виде неорганических и органических соединений, причем последние находятся как в растворенном, так и коллоидном состоянии (Алекин, 1970). Обе формы фосфора используются водорослями в процесе жизнедеятельности. По литературным данным, общего фосфора в водоеме больше, чем неорганического (в форме фосфатов не более 10%, остальное приходится на органические соеди-

нения).

Органический фосфор, как считают многие исследователи, поступает в клетку медленнее неорганического, но некоторые водоросли (динофитовые) при питании органическим фосфором увеличивают биомассу.

Концентрация фосфатов в воде небольшая и составляет сотые или десятые доли мгР/л, соответственно в клетках водорослей содержание фосфора меньше, чем азота: у сине-зеленых в 18 раз, у диатомовых – в 10 раз.

Влияние фосфора как лимитирующего фактора очень сложно. Иногда он стимулирует развитие водорослей, а иногда подавляет. По мнению ряда авторов, увеличение нагрузки фосфора приводит к сукцессии видов -замене диатомовых водорослей зелеными, а затем и сине-зелеными водорослями.

И.А. Киселев (1980) на основании обобщения литературных данных приводит следующие данные в отношении значимости фосфора для развития водорослей:

1. водоросли могут интенсивно и быстро извлекать из воды фосфор и запасать его в клетках сверх своих непосредственных потребностей;
2. минимальные дозы фосфора, ниже которых размножение прекращается, у некоторых диатомовых равны 0,05-0,06 мкг/10 клеток;
3. многие водоросли имеют большие популяции в водах, содержащих очень мало фосфора;
4. для некоторых золотистых водорослей фосфаты токсичны при малых концентрациях;
5. разные виды водорослей нуждаются для своего развития в различном количестве фосфора;
6. скорость поглощения фосфора неодинакова у разных видов;
7. при малом содержании фосфора в водоемах его мало содержится и в клетках водорослей;
8. имеется разница в фосфатном питании водорослей при наличии или отсутствии света;
9. фосфорное голодание вызывает различия в морфологии, плавучести или подвижности клеток водорослей.

Фосфор важен для растительной клетки не только как эле-

мент, используемый непосредственно на ее построение, но и как регулятор реакции внутриклеточной и окружающей среды. Кроме того фосфор очень легко образует стойкие соединения с железом и тем самым предохраняет организмы от отравления при избыточном накоплении железа в клетке.

По данным И.С. Трифоновой (1990), для озер Северо-Запада установлена прямая зависимость биомассы фитопланктона от концентрации общего фосфора в воде. При изменении концентрации общего фосфора от 0,01 до 0,15 мг/л средние величины биомассы изменялись от 0,4 до 20 г/м.

В то же время К.А. Гусева (1965) отмечает, что у сине-зеленых водорослей строгой корреляции между численностью и содержанием фосфора не наблюдается. По данным Фогга (Fogg, 1973), это объясняется тем, что у этих водорослей имеются газовые вакуоли, регулирующие их плавучесть и позволяющие им ночью опускаться в нижнюю часть фотической зоны, богатой фосфором, и вновь всплывать к поверхности утром. Поэтому нет простой связи между интенсивностью развития данной группы и концентрацией фосфора.

Увеличение содержания фосфора в природной воде приводит к повышению трофии водоемов. Например, Чудское озеро в 70-е годы считалось мезотрофным, а Псковское и Теплое – эвтрофными. Содержание фосфора, по данным С.А. Капутерко (1975), “в центральной части достигает аналитического нуля, а в прибрежной зоне в среднем содержится 0,018 мг Р/л” (с.31). В 1988 г., по данным А.В. Линдпере и др. (1991), Чудское озеро-эвтрофный водоем, а состояние Псковского и Теплого считаются критическими, переходными к гипертрофному уровню. Причиной этого является высокая концентрация фосфора, которая превышает допустимую для этого озера норму (61 мг/м^3).

Особенно важна не столько концентрация фосфора сама по себе, сколько соотношение азота и фосфора. Нормальным считается соотношение такое же, как в клетках водорослей (N: P =15:1). По данным Форсберга (Forsberg e.a., 1978, цит. по: Михеева,1983; Макарцева, Трифонова, 1991), когда отношение общего азота к общему фосфору менее 10 (или отношение неорганических форм этих

элементов менее 5), развитие фитопланктона лимитирует азот, когда эти соотношения соответственно равны 10 – 17 и 5 – 2, лимитирует азот или фосфор, а когда они соответственно более 17 и 12, лимитирует фосфор.

Зависимость продуктивности водоема от соотношений азота и фосфора подтверждена опытами по удобрению прудов, показавшими, что при внесении в подопытные водоемы азотного и фосфорного удобрения порознь никогда не получаются такие эффективные результаты, какие удается получить при одновременном их внесении в определенных соотношениях (Жадин, 1959; Лаврентьева, 1983).

Столь же необходимыми элементами, как азот и фосфор, являются **калий, кальций, сера и магний.**

До 50-х гг. господствовало мнение о том, что наряду с фосфором для удобрения рыбоводных прудов необходим *калий* (Винберг, Ляхнович, 1965).По-видимому, этот элемент имеет для водорослей такое же значение, как и для высших растений. При исключении калия из питательного раствора рост растений прекращается, так как в отсутствии этого элемента не происходит обмен белков и углеводов. Кроме того, он сильно влияет на гидрофильность коллоидов протоплазмы, повышая их оводненность (Генкель, 1962). Последнее особенно важно для почвенных водорослей.

Необходимость для водорослей *кальция* установил Фолленвайдер (Vollenweider, 1950). Кальций регулирует pH среды, ослабляет токсичность железа и марганца, регулирует карбонатное равновесие при фотосинтезе. По отношению к этому элементу водоросли делят на кальциефобов и кальциефилов.

Внесение кальция одновременно с фосфором улучшает развитие сине-зеленых водорослей и некоторых зеленых. Особенно нуждаются в этом элементе харовые и некоторые известковые жгутиковые водоросли.

Специальных исследований по влиянию *магния* на развитие водорослей не проводилось. Вполне вероятно, что этот элемент также необходим водорослям, как и всем растениям, так как он входит в состав хлорофилла, который является основным фотосинтезирующим пигментом в большинстве отделов водорослей.

Все вышеперечисленные элементы и их соединения относят

к макроэлементам, или *макротрофным биогенным веществам* (Юнгер, 1989). К *микроэлементам*, которые тоже могут быть лимитирующими факторами, относят железо, марганец, цинк, медь, бор, кремний, молибден, хлор, ванадий и кобальт. С физиологической точки зрения их делят на 3 группы: 1) вещества, необходимые для фотосинтеза: марганец, железо, хлор, цинк и ванадий; 2) вещества, необходимые для азотного обмена: молибден, бор, кобальт, железо; 3) вещества, необходимые для других метаболических функций: марганец, бор, кобальт, медь и кремний.

Воздействие микроэлементов на живые системы определяется их содержанием в окружающей среде. В большом количестве многие соли тяжелых металлов (медь, цинк, марганец и др.) денатурируют белки, блокируют тиоловые группы, оказывают антибиотическое влияние на проявление жизненных процессов (Воробьев, 1980).

У разных отделов водорослей разная потребность в микроэлементах. Так, для сине-зеленых водорослей нужны прежде всего кобальт и молибден.

Кобальт является стимулятором роста, а также необходим им для синтеза витамина B_{12}, в состав молекулы которого он входит.

Молибден необходим только тем видам, которые способны к фиксации атмосферного азота. Как считает Фогг (Fogg, 1956), в клетке сине-зеленых водорослей молибден имеет отношение к энзимам, регулирующим неорганический метаболизм азота.

Кремний является лимитирующим фактором для диатомовых водорослей, так как используется для построения панциря клеток. При недостатке этого элемента наблюдаются морфологические изменения, панцири истончаются, иногда до крайней степени. Внесение в природные воды кремния, как отмечает К.А. Гусева (1968), стимулирует также развитие зеленых водорослей. Кроме того, этот элемент очень легко образует коллоидные соединения с рядом органических и минеральных веществ и, что особенно важно, с железом, удерживая тем самым его от выпадения.

Медь и цинк оказывают токсическое действие на водоросли, особенно сине-зеленые. Исследование действия Cu и Zn на развитие Microcystis aeruginosa показало, что минимальная угнетающая доза

цинка для этой сине-зеленой водоросли 0,1 –0,2 мг/л, а минимальные подавляющие развитие дозы меди – 0,2-0,5 мг/л (Величко, 1968). Наблюдения на водоемах показывают, что виды сине-зеленых, вызывающие цветение воды, аккумулируют медь. Исчерпание ее запасов сопровождается прекращением цветения. Новое поступление меди в водоем при отмирании предыдущей генерации водорослей вызывает повторное цветение водоема. На этом основании считается нецелесообразным вести борьбу с цветением с помощью медного купороса (Телитченко и др., 1970).

Установлено, что свободные ионы металлов являются, как правило, токсичными при концентрациях, превышающих ПДК, тогда как комплексные соединения, особенно связанные с некоторыми органическими веществами естественного происхождения, легко усваиваются живыми организмами и участвуют в биохимических процессах (Линник, 1984).

Исследования Н.И. Варенко и А.В. Мисюра (1985) подтвердили высокую избирательную способность водорослей концентрировать те химические элементы, потребность в которых является наибольшей. Так, в изученных ими водохранилищах коэффициенты накопления микроэлементов фитопланктоном составили: для марганца – 600-8000, меди – 660-2700, кобальта – 450-5800. От уровня накопления зависит активирующее или угнетающее влияние ионов металлов на физиолого-биохимические процессы в растительных организмах.

Исследованиями Е.А. Пасичной и О.М. Арсан (2003) установлена высокая способность к аккумуляции ионов металлов у зеленых нитчатых водорослей. Их оболочки клеток, состоящие из полисахаридов, не препятствуют проникновению металлов к клеточной мембране. Крупные размеры вакуолей, имеющиеся в клетках, в 4-5 раз увеличивают ассимиляционную поверхность (Величко, 1982). Таким образом, совершенный поглотительный механизм водорослей, возникший в процессе эволюции, способность к захвату и удержанию водорастворимых компонентов клеток против градиента концентрации, позволяет водорослям накапливать значительно больше микроэлементов, чем требуется для их жизнедеятелности. Только два вида высших растений – тростник обыкновенный и рогоз

узколистный превосходят нитчатые зеленые водоросли по интенсивности поглощения биогенов.

Влияние **бора** прослежено также на сине-зеленых водорослях. По данным К.А. Гусевой (1965), отсутствие бора в питательной среде снижало развитие Nostoc muscorum, а также содержания в нем хлорофилла.

Изучение влияния микроэлементов на развитие водорослей обычно проводят в лаборатории с чистыми культурами, реже в водоемах. В природных водах концентрация микроэлементов колеблется в широких пределах – от нескольких микрограммов до десятков мкг/л (Богдановский, 1994). Поэтому многие авторы сомневаются, что микроэлементы, содержащиеся в такой микродозе, могут оказать влияние на ход продукционного процесса (последний может прекратиться даже тогда, когда в воде еще много биогенных элементов).

Кроме солевого питания, как показывают многочисленные исследования (Гусева, 1965; Горюнова, 1950; Кузьменко,1968; Бурлакова и др., 1971, Кузьменко, Кленус, 1980 и др.), водоросли нуждаются в **органических соединениях**. Водоросли, осуществляя выделительно-поглотительные процессы, принимают самое активное участие в формировании качественного и количественного состава органических веществ (Васильчук, Клоченко, 2003)

Органические вещества в водоемах представлены либо в виде взвешенных форменных элементов, включающих живой и мертвый планктон, органический детрит, либо в виде истинных и коллоидных растворов (Киселев, 1980). У одних водорослей поглощение органических веществ сопровождается повышением интенсивности фотосинтеза, у других имеет место его снижение. Сине-зеленые водоросли, как отмечает К.А. Гусева (1965), всегда лучше развиваются в заливах, чем в открытых плесах, что связано с тем, что в этих местах накапливаются продукты распада водной растительности, возможно, используемые водорослями.

В настоящее время доказано, что водоросли разных отделов обладают большим разнообразием типов питания: от полной автотрофии через миксотрофию до частичной или полной гетеротрофии. Некоторые водоросли даже утрачивают хлорофилл и живут только в местах, богатых органическими веществами. К ним, на-

пример,относится Astasia из эвгленовых, Polytoma из вольвоксовых, Prototheca из протококковых.Из сине-зеленых водорослей 39 видов способны расти в темноте за счет гетеро-трофной ассимиляции органических веществ в качестве единственных источниов энергии (Кузьменко, Кленус, 1980).

Механизмы гетеротрофного питания водорослей очень разнообразны (табл. 2).

Таблица 2

Классификация типов питания водорослей
(по Кузьменко, 1981)

Класс	Источник энергии	Донор электронов	Источник углерода	Конечные продукты
Автотрофный	свет	вода	CO_2	O_2
-фотолито-трофный	окисл.-восст реакции	H_2S и др соединения	CO_2	сера и др.
Гетеротрофный				
-фотолитого-теротрофный	свет	вода	орг. соед	O_2
-фотоорганогетеротрофный	свет	орг. соед.	орг. соед.	O_2
-хемоорганогетеротрофный	орг. соед.	орг. соед.	орг. соед.	CO_2, вода
Миксотрофный	свет и/или орг. соед	вода и/или орг. соед.	CO_2 и/или орг. соед	O_2 CO_2, вода

диатомовыми, инфузориями, хотя механизм потребления микроорганизмов до конца не выяснен (Чебан, 1989).

Водоросли, питающиеся миксотрофно, могут служить показателями степени загрязнения водоема органическими веществами, особенно азотистыми. Выделяют *полисапробные* виды, обитающие в местах сброса сточных вод, где почти отсутствует кислород, но зато много сероводорода и диоксида углерода, а также неразложившихся белков. К ним относится Anabaena constricta, Oscillatoria lauterbornii – из сине-зеленых водорослей, Euglena viridis-из эвгленовых, Carteria caudata – из зеленых водорослей.

Мезосапробные виды обитают в среде, где загрязнение выражено слабее. Там нет неразложившихся белков, сероводорода и диоксида углерода, кислорода достаточно для жизнедеятельности организмов, имеются слабоокисленные азотистые соединения. Эти виды обычно подразделяются на α – мезосапробы и – β- мезосапробы. Первые используют непосредственно органические соединения, поэтому обитают в более загрязненных водоемах, вторые – используют неорганические продукты распада и предпочитают воды со средней степенью загрязнения. В первой группе преобладают сине-зеленые водоросли, особенно виды Oscillstoria, вторая группа более многочисленная (Microcystis aeruginosa, Anabaena affinis – из сине-зеленых, Cocconeis placentula, Cymbella prostrata – из диатомовых, Ankistrodesmus acicularis, Hydrodictyon reticulatum – из зеленых водорослей и другие).

Водоросли, обитающие практически в чистой воде, называют *олигосапробными.* Они имеются во всех отделах и их количественные показатели также используются для индикации качества воды.

Таким образом, органические вещества в водоеме используются водорослями как субстрат, как источник питания и энергии, как добавочный фактор роста. Кроме того, органические вещества образуют комплексы с металлами и микроэлементами, которые регулируют ионную среду, удерживают некоторые важные микроэлементы в доступной для использования форме.

Косвенная роль таких комплексных соединений, по И.А. Киселеву (1980), выражается в следующем: 1)снижении концентрации микроэлемента до уровня потребности в нем данного организма; 2)уменьшении токсичности микроэлемента (например, железа); 3)удержании микроэлемента от выпадения (например, фосфора и железа); 4) понижении или повышении активности и доступности микроэлемента; 5) увеличении длительности нахождения микроэлемента в растворе.

Следует также отметить, что растворенные органические вещества являются источником токсинов, витаминов и антибиотиков. Выделяемые водорослями в процессе метаболизма эти вещества относят к аллелопатическим и рассматриваются в следующем разделе.

Биотические факторы

В природных экосистемах водоросли находятся в довольно сложных взаимоотношениях с другими организмами. Их прямые или косвенные воздействия в процессе жизнедеятельности относят к биотическим факторам. В экологии (Пономарева, 1975) среди них различают: фитогенные (влияние растительных организмов), зоогенные (влияние животных) и антропогенные (влияние человека).

Зоогенные факторы. В последние годы представления наземной экологии все чаще стали переносить на водоемы (Лори,1976; Крючкова, 1989 и др.), где фитопланктон сравнивается с водным пастбищем. В связи с этим важнейшим фактором, ограничивающим развитие водорослей, является наличие консументов – водных животных, поедающих водоросли.

В морских системах донные водоросли поедают морские ежи, рыбы, брюхоногие моллюски и др. По литературным данным, развитие бурой водоросли Laminaria у берегов Канады лимитируется численностью морских ежей; в зонах коралловых рифов рыбы иногда полностью выедают заросли зеленых, бурых и красных водорослей, не имеющих известковых покровов. В планктонных сообществах морских и пресных водоемов основным потребителем водорослей является зоопланктон.

Трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона давно привлекали внимание исследователей. Длительное время процессы питания изучались в лабораторных условиях, а в 80-е годы появились экспериментальные работы на естественном планктоне. Они показали большую сложность трофических взаимоотношений гидробионтов.

Наиболее многочисленной группой пресноводного зоопланктона являются ракообразные (дафнии, циклопоидные и каляноидные копеподы) (Крючкова,1989). Большинство видов имеет размер от 0,3 до 3,0 мм. Между размерами животных и потребляемых ими организмов существует прямая корреляцая. Основная масса потребляемых видов фитопланктона пресноводными и морскими нехищными рачками находится в пределах 5 мкм – 30 мкм. Отсюда, зоопланктон не только снижает численность водорослей планктона,

но и способствует замещению видов в сообществе.

Е.И. Аксенова и др.(1969), анализируя питание ветвистоусых рачков в Нижнем Дону, обнаружила в их пищеварительных трактах 46 видов водорослей. Положительная избирательность была установлена по отношению к таким представителям родов, как Navicula (диатомовые), Dictyosphaerium, Chlorella, одиночные клетки Scenedesmus (зеленые водоросли). Отрицательным индексом избирательности характеризовались потребляемые рачками сине-зеленые водоросли (виды Anabaena) и крупные зеленые (Lambertia, Actinastrum, а также ценобиальный Scenedesmus quadricauda). Избирательность питания зависела от размеров животных: мелкие предпочитали водоросли объемом 30-40 куб. мкм, крупные – 120-150 куб.мкм. Водоросли объемом более 200 куб. мкм, хотя и потреблялись, но показатели элективности выражались отрицательными значениями.

Преобладающий в тот или иной период размерный состав и конфигурация клеток и колоний водорослей определяет возможность и скорость включения первичных продуцентов в трофические цепи. В настоящее время, как отмечает В.Н.Никулина (2003), в литературе широко обсуждается вопрос о качестве потребляемых рачками водорослей. При этом имеются в виду не только размеры или токсичность, но и качественный состав органического вещества, формирующего биомассу клеток водорослей. Экспериментально доказано, что наибольшую пищевую ценность имеют криптофитовые и динофитовые водоросли, несколько меньшую –доступные по размерам диатомовые. Что касается зеленых и особенно сине-зеленых водорослей, то они обладают незначительной пищевой ценностью из-за наличия в них малонасыщенных жирных кислот.

Нами определенная зависимость в развитии планктонных водорослей и зоопланктона обнаружена при изучении озера Белая Струга (рис. 10)

1 - Cladocera,

2 - Chlorophyta

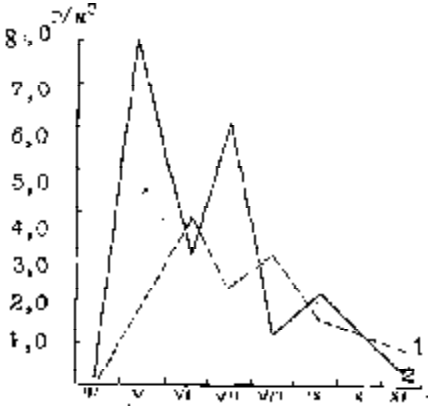


Рис. 10. Динамика биомассы зеленых водорослей (Chlorophyta) и Cladocera в планктоне озера Белая Струга (1964 г.)

Как показано на рисунке, увеличение биомассы зеленых водорослей, среди которых большинство представлено мелкими формами, сопровождалось последующим увеличением числа рачков, при этом, чем выше была численность водорослей, тем соответственно выше максимум ракообразных.

Такая же динамика фито- и зоопланктона обнаружена и в Псковском озере (Хаберман, Лаугасте, 1973) (рис. 11)

Подобное несовпадение годовых максимумов фито- и зоопланктона характерно для пресных эвтрофных водоемов (Ruttner, 1937; Кожова, 1957; Крючкова, 1989 и др.). Как показали исследования (Драбкова, 1981), в олиготрофных и мезотрофных озерах, где продуктивность водорослей ниже, значение фитопланктона в питании ракообразных невелико. В этих водоемах годовую динамику зоопланктона обусловливает не уровень продуктивности первого трофического звена, а трофические отношения в пределах самого сообщества и абиотические факторы (Макарцева, Трифонова, 1991). В.Н. Никулина (2003) отмечает, что с увеличением трофического статуса озера снижается доля мелких представителей фитопланктона, доступных зоопланктонным фильтраторам.

Интересные данные о взаимоотношениях фито- и зоопланктона получены В.А. Елизаровой (2004). В суточных экспериментах in situ с природной водой мезотрофного Рыбинского водохранилища она уста-

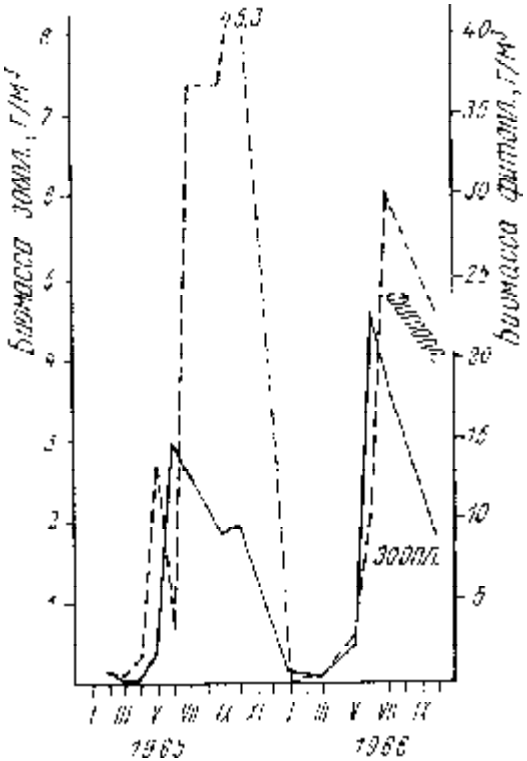


Рис. 11. Динамика биомассы фито- и зоопланктона в Псковском озере

новила, что прирост биомассы всех групп фитопланкона постоянно зависит от крупного зоопланктона, причем весной и в конце лета влияние макрозоопланктона положительное, а в середине лета – отрицательное. В целом крупные формы зоопланктона выедают 62,5 % прироста биомассы фитопланктона. Влияние микрозоопланктона проявляется только весной (отрицательное) и в начале лета (положительное). В связи с потреблением только мелких форм зеленых и диатомовых водорослей микрозоопланкон существенно обедняет видовой состав фитопланктона.

Зоопланктон не только снижает общую численность и биомассу фитопланктона, но и принимает участие в формировании сообщества, выедая в основном массовые формы (одноклеточные и колониальные)

соответствующего размера, оставляя многоклеточные нитчатые и колониальные, заключенные в слизистые покровы.

Кроме того, под влиянием животных и при механическом воздействии (встряске воды) многие колониальные виды фитопланктона (до 70 % от их общего числа) подвергаются дроблению. К ним относятся диатомовые (Asterionella, Tabellaria, Fragilaria), протококковые (Coelastrum, Scenedesmus, Pediastrum), сине-зеленые (Oscillatoria, Anabaena, Gloeocapsa), золотистые (Dinobryon sociale и др.)

Со сменой видового состава фитопланктона меняется и зоопланктон. На ранних стадиях сукцессии в водоеме водоросли служат пищей для неизбирательных фильтраторов – Cladocera, которые, подобно фитопланктону, способны быстро размножаться в присутствии обильной пищи. На поздних стадиях, когда в фитопланктоне остаются крупные колониальные и многоклеточные формы, в составе зоопланктона начинают преобладать медленно растущие Copepoda.

Планктонные водоросли активно противодействуют выеданию. В литературе имеются данные, свидетельствующие о наличии у планктонных водорослей специальных приспособлений, направленных на их защиту от поедания. К ним, в первую очередь, следует отнести изменение формы клеток и колоний, их укрупнение, появление слизистых покровов и т.п.

О сложных взаимоотношениях водорослей и животных свидетельствуют убедительные данные о стимулирующем влиянии зоопланктона и зообентоса на фотосинтез водорослей, полученные в лаборатории и естественных условиях. Н.М. Крючкова (1989) указывает следующие возможные причины влияния планктонных животных на фотосинтез: 1)дробление и измельчание увеличивает Р/В коэффициент и тем самым увеличивает прибавку валового фотосинтеза; 2) биогенные вещества, выделяемые при фрагментации водорослей, являются дополнительным источником питания и роста водорослей; 3)выедая фитопланктон, рачки поддерживают его в состоянии активного размножения, оказывая заметное воздействие на его продукционные характеристики и фотосинтетическую активность.

Дальнейшее развитие теории трофических взаимоотноше-

ний, существующих между фито- и зоопланктоном, как справедливо отмечает Н. М. Крючкова (1989), тормозится отсутствием эмпирических данных, полученных в естественных условиях

Фитогенные факторы. Водоросли, входя в состав различных сообществ, испытывают многообразное влияние соседних видов и сами оказывают воздействие на них. Эти взаимоотношения могут быть прямыми (конкуренция, симбиоз, эпифитизм) и косвенными – через животных и микрооганизмы, а также путем аллелопатии.

Аллелопатичекие факторы. Одной из причин, определяющих сукцессию водорослей в последнее время, стали называть аллелопатию. По Т.А. Работнову, аллелопатия – «влияние одних автотрофных растений … на другие через изменние среды в результате выделения в нее их метаболитов» (стр. 73)

Способность водорослей выделять в окружающую среду при жизни различные внеклеточные вещества доказана давно. К таким метаболитам водорослей относятся продукты азотного и углеводного обмена, высокоспециализированные вещества типа витаминов, ростовых веществ, антибиотиков и др., которые обладают иногда высокой биологической активностью, являясь ингибиторами или стимуляторами.

Наиболее изучено выделение антибиотических веществ у сине-зеленых водорослей (Сиренко, 1978), а ингибирование одних видов водорослей другими - на примере фитопланктона (Михеева, 1989).

По литературным данным смена видов в сообществе происходит следующим образом: когда одни виды усиленно размножаются в водоеме, они выделяют достаточное количество ингибиторов, чтобы подавить развитие других видов водорослей, которые постепенно погибают за исключением отдельных более устойчивых представителей каждого вида. Когда же доминирующая водоросль исчезнет, возможно, в результате действия аутотоксинов, ее антибиотическое влияние прекращается, и устойчивые представители других видов начинают быстро размножаться.

Наиболее хорошо изучено влияние сине-зеленых водорослей на других представителей альгофлоры водоемов (Гуревич, Христенко, 1965; Гусева, 1965; Топачевскийи др. 1968). Развиваясь в массовом

количестве, эти водоросли (в первую очередь Microcystis aeruginosa) продуцируют биологически активные вещества, которые подавляют ростовые процессы у других водорослей, прежде всего зеленых, и дают возможность виду-продуценту занять доминирующее положение в биоценозе при наличии других экологических факторов в оптимуме.

На примере 30 видов планктонных водорослей Левис (Lewis, 1977) выяснил, что строгий антагонизм, являющийся якобы результатом выделения антибиотических веществ, свойственен только тем парам видов, которые относятся к одной таксономической группе или имеют одинаковый морфотип.

Аллелопатическое влияние бентосных видов экспериментально доказано на примере бурых морских водорослей: зооспоры Laminaria не прорастают в соседстве с фрагментами слоевищ Ascophyllum.

Ряд исследователей отмечали антагонистические взаимодействия и у почвенных водорослей. В связи с гетерогенностью и динамичностью почвенной среды, плотностью ее заселения разнообразными организмами, обусловливающими большие затруднения в изучении процессов взаимодействия водорослей, все результаты получены в лабораторных опытах. Вещества, выделяемые некоторыми сине-зелеными водорослями, ингибировали развитие зеленых и диатомовых, а также и сине-зеленых при выращивании в смешанной культуре (Якоб Jakob, 1961; Сачкова, Дарканбаева, 1969 и др.). В то же время отмечено, что многие почвенные водоросли могут использовать продукты жизнедеятельности других водорослей, т.е. на лицо создание благоприятных условий при совместном выращивании.

Аллелопатические отношения существуют между почвенными водорослями и высшими растениями. Опытным путем установлено стимулирующее и ингибирующее воздействие корней высших растений на развитие почвенных водорослей (Голлербах, Штина, 1969; Алексахина, 1972 и др.). В ризосфере разных растений формируются различные группировки водорослей. Например, дуб стимулирует в основном развитие зеленых водорослей (особенно Chlorosarcina stigmatica, Chlorococcum humicola, виды Chlamydomonas), осина – желто-зеленых (виды Characiopsis,

Botrydiopsis,), ель – зеленых (виды Coccomyxa, Chlorella vulgaris) и желто-зеленых (Pleurochloris anomala).

В то же время доказано, что прижизненные выделения водорослей оказывают определенное влияние на рост высших растений, нередко приводя к ускорению роста корней, репродуктивных органов и к повышению урожая. Точные доказательства обмена веществами между водорослями и корнями высших растений были получены с использованием меченых атомов (Панкратова, 1970).

Конкуренция. Этот тип взаимоотношений также характерен для водорослей, обусловливая преобладание тех или иных видов в альгоценозе. Решающая роль, по-видимому, принадлежит пищевой конкуренции. Такое явление отмечено К.А. Гусевой (1965) среди сине-зеленых водорослей, нами обнаружена некоторая конкуренция у доминирующих видов диатомовых водорослей (таблица 3).

Таблица 3

Сезонная динамика численности (в тыс. клеток/л) некоторых массовых видов диатомовых водорослей оз. Белая Струга (1964-1966 гг.)

Как видно из данных таблицы, массовое развитие Aulacosira granulata (особенно в летнее время), подавляет развитие других диатомей. Снижение количественных показателей Aulacosira granulata

Годы и месяцы	Aulacosira granulata	Asterionella formosa	Tabellaria fenestrata
1964			
Март	30	3	-
Май	3402	36	-
Июль	1278	22	-
Июль	4488	57	25
Август	1255	157	-
Сентябрь	334	125	-
Октябрь	108	275	16
Ноябрь	37	1128	15
Декабрь	-	1922	16
1965			
Март	20	-	-
Май	180	720	40
Июль	127	89	30
Июль	1177	233	136
Август	900	71	266
Сентябрь	556	257	84
Октябрь	262	1489	109
Ноябрь	37	1617	258
Декабрь	-	86	12

сопровождается повышением численности других видов - Asterionella formosa и Tabellaria fenestrata. Подобное явление наблюдалось также в озерах Латвии (Кумсаре, 1955). Конкуренция может привести к смене доминирующих в фитопланктоне видов. Tilman (1981, цит. по Лаврентьевой, 1986) на примере 4-х видов диатомовых водорослей показал, как более требовательный к биогенам вид уступает место менее требовательному.

Явление пищевой конкуренции выявлено между водорослями и высшими водными растениями. В эвтрофных водоемах, где основную продукцию создают высшие растения (так называемые макрофитные озера), никогда не бывает «цветения», несмотря на довольно богатый видовой состав водорослей.

Симбиоз. Явление симбиоза и его причинная обусловленность давно были в центре внимания биологов. В широком смысле под симбиозом понимают различные формы совместного существования, включая комменсализм, паразитизм, мутуализм. В отечественной литературе прочно укоренилось понятие о симбиозе как форме «взаимодействий между разнородными организмами, когда совместное существование благоприятно для особей и обеспечивает партнерам существенное селективное преимущество» (Хахина, 1979, стр. 10).

Чаще всего водоросли используют живые организмы в качестве субстрата. Водоросли, поселяющиеся на других водорослях или высших растениях, обычно называют *эпифитами,* а поселяющиеся на животных – *эпизооиты.* Считают, что между организмом-субстратом и обрастателем устанавливаются непрочные и кратковременные связи. Нередко говорят об этих отношениях как о безразличных, но наблюдения показывают, что водоросли более активно обрастают другие водоросли или высшие растения, чем минеральные субстраты (камни, бетонные сооружения и др.).

Водоросли, которые живут внутри тканей растительных или животных организмов, называют *эндофитами*. В этом случае между партнерами образуются более прочные и постоянные связи. Эндофиты встречаются во всех отделах водорослей, но наиболее известны одноклеточные зеленые и желто-зеленые водоросли, образующие эндосимбиозы с одноклеточными и многоклеточными живот-

ными (пресноводными губками, гидрами и т.д.)

Более высокая ступень развития симбиотических отношений характеризуется строгим постоянством видов – компонентов симбиотической системы. Так, например, в слоевищах водного тропического папоротника азолла (Asolla filiculoides Lam.) всегда поселяется только один вид сине-зеленой водоросли анабены, а именно –Anabaena azollae Strasb. В то же время, несмотря на специализацию физиологических процессов, морфологические признаки симбионтов остаются неизменными.

Наиболее сложный характер взаимоотношений между симбионтами (водорослями и грибами) известен под названием *лишайникового симбиоза*.

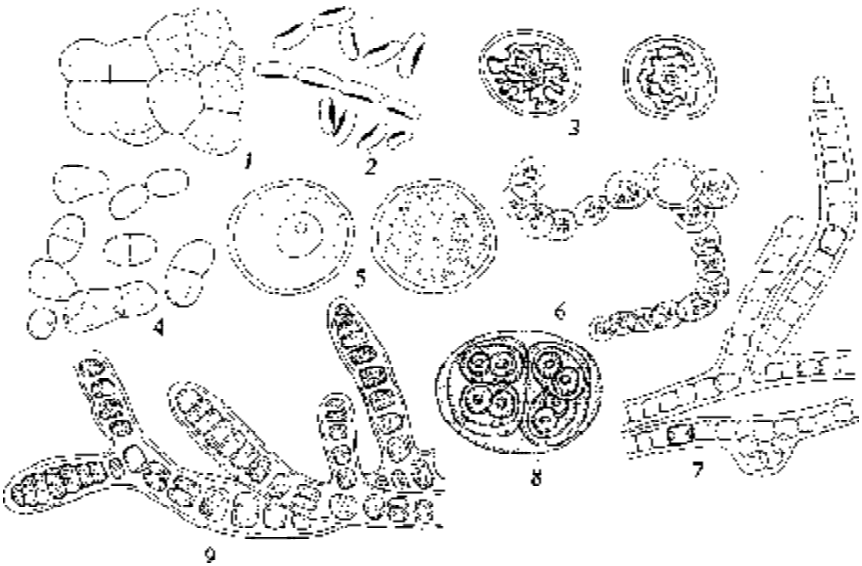
Усиление взаимоотношений между водорослями и грибами, нашедшее отражение в структурных преобразованиях и характере питания, привело к возникновению новых организмов и «установлению наиболее совершенных взаимоотношений между компонентами, к длительному эндопаразитосапрофитизму» (Хахина,1979, стр. 16). (рис 12)

К биологическим факторам относят также явление *паразитизма*. Насколько можно судить по литературным данным, в природе и культуре водоросли часто подвергаются нападению вирусов, фагов, бактерий и грибов. Паразитизм на водорослях многие (Рубин и Арциховская, 1960; Авакян, 1970; Громов,1976) считают одним из самых древних видов паразитизма, который играл большую роль в эволюции организмов, давая большое разнообразие новых форм.

Из облигатно паразитических бактерий хорошо изучен Bdellovibrio chlorellavorus, разрушающий клетки зеленой водоросли хлореллы (Chlorella) (Громов и Мамкаева, 1972). По строению клетки это типичная граммотрицательная бактерия. В зараженных культурах происходит сильное просветление и образование желто-зеленого осадка, а клеток водорослей, способных к размножению, почти не остается.

Рис. 12 Водоросли – симбионты лишайников

Зеленые: 1 - Protococcus dermatocarponis-miniata, 2 - Stichococcus bacillaris, 3 - Trebouxia sp., 4 - Hyalococcus dermatocarponis, 5 - Myrmecia reticulata; Сине-зеление: 6 - Nostoc sp., 7 - Scytonema sp., 8 - Gloeocapsa alpina, 9 - Stigonema ocellatum.



Просветление культуры Chlorella, появление хлопьев и серо-зеленого осадка вызывает вирус, названный хлореллофагом (Заварзина и Проценко,1958). Хорошо изучены вирусы сине-зеленых водорослей, особенно LPP –1 (Горюшин, Чаплинская, 1974).

Среди паразитов водорослей наиболее многочисленны и разнообразны грибы, размножающиеся зооспорами (хитридиомицеты и оомицеты).При нападении гриба на клетку водорослей зооспора прикрепляется к поверхности клетки и прорастает внутрь. Нападение грибов на одноклеточные водоросли вызывает их гибель полностью. У нитчатых или пластинчатых форм водорослей отмирают только пораженные клетки.

У зараженных водорослей обычно наблюдается деградация и обесцвечивание хроматофора, который превращается в дальнейшем в зернистую коричневую массу (Громов, 1976). Грибы могут вызывать эпидемии в культурах водорослей, а также, возможно, влиять на состав доминирующих форм фитопланктона.

Среди паразитов водорослей известны и простейшие. Их систематическое положение в настоящее время достоверно не оп-

ределено. Наиболее изучены облигатные паразиты зеленых и желто-зеленых водорослей, относящиеся к родам Aphelidium и Amoeboaphelidium (Громов, 1976).

В свою очередь водоросли, как отмечает Т.М. Михеева (1983), способны воздействовать на микрофлору тремя путями: 1) выделяя токсичные органические экстрацеллюлярные продукты; 2) являясь органическим материаом для роста микроорганизмов; 3) действуя как комплексные соединения органических веществ с металлами.

Антропогенные факторы. Человек как член биоценоза по отношению к другим организмам является биотическим фактором. В настоящее время в изменении природных экосистем этот фактор является ведущим, так как нарушает природное равновесие. Антропогенное воздействие на системы выражается в следующем: 1)обогащении биогенными элементами (особенно азотом и фосфором) в минеральной и органической форме (антропогенное эвтрофирование); 2) сбросе в водоемы и выбросе в атмосферу токсических веществ; 3) изменении pH среды в сторону уменьшения (кислотные дожди); 4) окультуривании почв и др.

О результатах влияния на организмы антропогенных факторов в настоящее время существует многочисленная литература. Все авторы отмечают, что под влиянием антропогенных воздействий происходит ускорение естественных процессов эвтрофирования водоемов.

Термин «эвтрофирование» впервые в советской литературе использовал Л.Л. Россолимо (1967) для обозначения комплекса изменений режима водоема, которые возникают на его водосборной площади под влиянием хозяйственной деятельности и приводят к повышению продукционной способности водоема.

Приток биогенных элементов с водосборной площади, подверженной интенсивной хозяйственной деятельности, наиболее заметно происходит в условиях равнинного ландшафта на малых водоемах. Таких водоемов на территории Псковской области около 3000 (Лесненко, 1988). Нам удалось на озере Белая Струга, которое изучалось в 1965 и 1983 гг., проследить изменения в составе планктонных водорослей, которые можно связать с влиянием антро-

погенных факторов.

За период с 1965 по 1983 гг. на водосборе озера была проведена мелиорация, построена база отдыха на берегу, что увеличило рекреационную нагрузку на водоем, распахан пологий южный берег. Видовое разнообразие фитопланктона уменьшилось почти вдвое, вместо диатомовых водорослей на первое место вышли зеленые, преимущественно мелкоклеточные протококковые, численность и биомасса водорослей увеличились. 76 % биомассы составляют сине-зеленые водоросли. Из состава руководящих видов выпали Asterionella formosa, Tabellaria fenestrata, Fragilaria crotonensis из диатомовых, их место заняли мелкие хлорококковые из родов Tetrastrum и Tetraedron.

На примере этого озера хорошо проявились 2 экологических правила: 1) экологическая ниша не может пустовать; 2) пустующую экологическую нишу быстрее всего заполняет мелкий по размерам, очень изменчивый и эволюционно более примитивный организм.

Влияние антропогенного фактора на планктонные водоросли можно также показать на примере самого крупного нашего озера - Псковско-Чудского. По данным В.В. Ястремского (1991), в результате усиления антропогенного воздействия в фитопланктонном сообществе произошли следующие изменения:

1. Возросло число видов зеленых (в основном протококковых) водорослей и повысился уровень их количественного развития при одновременном уменьшении видового разнообразия золотистых.

2. Увеличилась численность и биомасса видов-индикаторов высокой трофности с одновременным понижением численности видов, характерных для олиготрофных и мезотрофных водоемов.

3. В состав доминирующего комплекса Чудского озера вошли виды, которые ранее были характерны только для Псковского (наиболее эвтрофированной части водоема).

4. Повысился уровень количественного развития фитопланктона в северной части Чудского озера, которая ранее по этому показателю характеризовалась как мезотрофный водоем.

5. Значительно возросла интенсивность фотосинтеза во всех

частях водоема, особенно в южной части Псковского озера (до 10 мг O^2/л. сутки).

6. Отмечены значительные изменения в составе доминирующих форм с преобладанием в количественном развитии видов сине-зеленых водорослей из рода осциллатория (Oscillatoria).

Совместное влияние факторов. Как ранее отмечалось, изучение влияния факторов среды обычно проводится на чистых культурах в искусственно созданной среде. В природе, однако, все факторы находятся во взаимодействии друг с другом,поэтому действие каждого фактора зависит от уровней остальных. Случаи независимого влияния какого-нибудь фактора должны рассматриваться как свидетельство достаточного количества других.

И.С. Трифонова (1990), обобщив данные по составу и продуктивности фитопланктонных сообществ озер разного уровня трофности в 3 озерных регионах Северо-Запада, пришла к выводу о том, что эти показатели зависят “не столько от широты и климатических особенностей региона, сколько от уровня поступления биогенных элементов и условий перемешивания, связанных с морфометрией конкретных озер” (с.156).

Экологические группы водорослей по характеру местообитания

Сообщества водорослей

В зависимости от среды обитания и конкретных экологических условий среди водорослей различают следующие экологические группы: планктонные, бентосные, наземные, почвенные, водоросли горячих источников, снега и льда, водоросли соленых водоемов, водоросли, существующие в известковом субстрате.

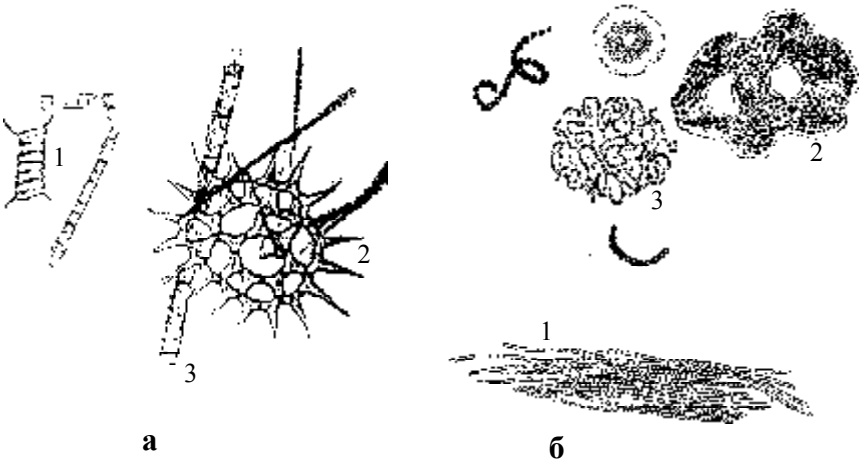
Планктонные водоросли - первичные продуценты *планктона,* под которым понимается совокупность организмов, населяющих толщу воды континентальных и морских водоемов и не способных противостоять переносу течениями (БЭС, 1986). Сюда относятся микроскопические водоросли, свободно плавающие в толще воды или ее поверхностной пленке. Видовой состав планктонных водорослей в разных водоемах отличается большим разнообразием

и зависит от их физического и химического режима. В планктоне озер Псковской области встречаются представители 8 отделов водорослей: зеленые, сине-зеленые, диатомовые, желто-зеленые, золотистые, эвгленовые, динофитовые, криптофитовые. Состав планктонных водорослей изменяется не только по годам, но и по сезонам (рис.13)

Рис. 13. Состав весеннего и летнего фитопланктона оз.Жижицкого

а) 1 - Scenedesmus quadricauda, 2 - Pediastrum clathratum, 3 - Aulacosira granulata,
б) 1 - Aphanizomenon flos-aquae, 2 - Microcystis aeruginosa, 3 - виды Anabaena.

Жизнь в толще воды в состоянии парения или плавания вне



связи с твердым субстратом как элементом опоры привела к появлению у планктонных водорослей специальных морфологических приспособлений.

В свое время все организмы толщи воды Якобс (Jacobs, 1935) разделил на две группы: Schwimmer – *пловцы*, удельный вес которых больше удельного веса воды, и они держатся во взвешенном состоянии благодаря активному движению с помощью жгутиков, и Schweber– *парители*, безжгутиковые формы, способные приближать свой удельный вес к удельному весу воды.

Парение определяется как погружение с бесконечно замед-

ленной скоростью. Отсюда, планктонные водоросли должны иметь приспособления как к уменьшению веса, так и увеличению сопротивления к падению.

Удельный вес и плотность протоплазмы организмов, как показали многочисленные исследования, всегда больше удельного веса воды (плотность относительно тяжелой морской воды составляет 1,023). Например, у диатомовых водорослей, обладающих кремнистым панцирем, он составляет 2,071.

Основными приспособлениями, снижающими удельный вес водрослей, являются студенистые оболочки у зеленых водорослей и некоторых синезеленых, капли жира в клетках диатомовых, газовые вакуоли у сине-зеленых водорослей. Увеличению сопротивления к падению способствуют размеры тела, образование колоний, образование разного рода выростов и придатков, уплощение формы тела (рис.14).

Малые размеры, увеличивая относительную поверхность тела водорослей, способствуют не только парению, но и абсорбции питательных элементов. Как показали исследования Мунка и Райли (Munk a. Riley, 1952), мелкие клетки диатомовых, не превышающие 20 мкм, лучше приспособлены к этим процессам, чем клетки более крупных размеров.Это положение нашло экспериментальное подтверждение. При многократном удобрении рыбохозяйственных водоемов каждая доза вызывает развитие мелкоклеточной фракции фитопланктона, характеризующейся высокой скоростью роста (Лаврентьева, 1991).

Образование колоний, с точки зрения развития поверхности, как отмечает Гесснер (Gessner, 1955), является недостатком, так как по сравнению с отдельной клеткой наблюдается ее уменьшение, но с точки зрения турбулентности, образование рыхлых колоний, имеющих просветы между клетками, способствует парению водорослей. Особенно это характерно для видов Pediastrum, Coelastrum из зеленых, Asterionella, Tabellaria – из диатомовых. Для последних характерен сезонный диморфизм: весной их колонии имеют обычно цепочковидную форму, а летом - главным образом звездчатую. Причем у Asterionella весной, если и образуются звездчатые колонии, они всегда малолучевые (обычно 4 клет-

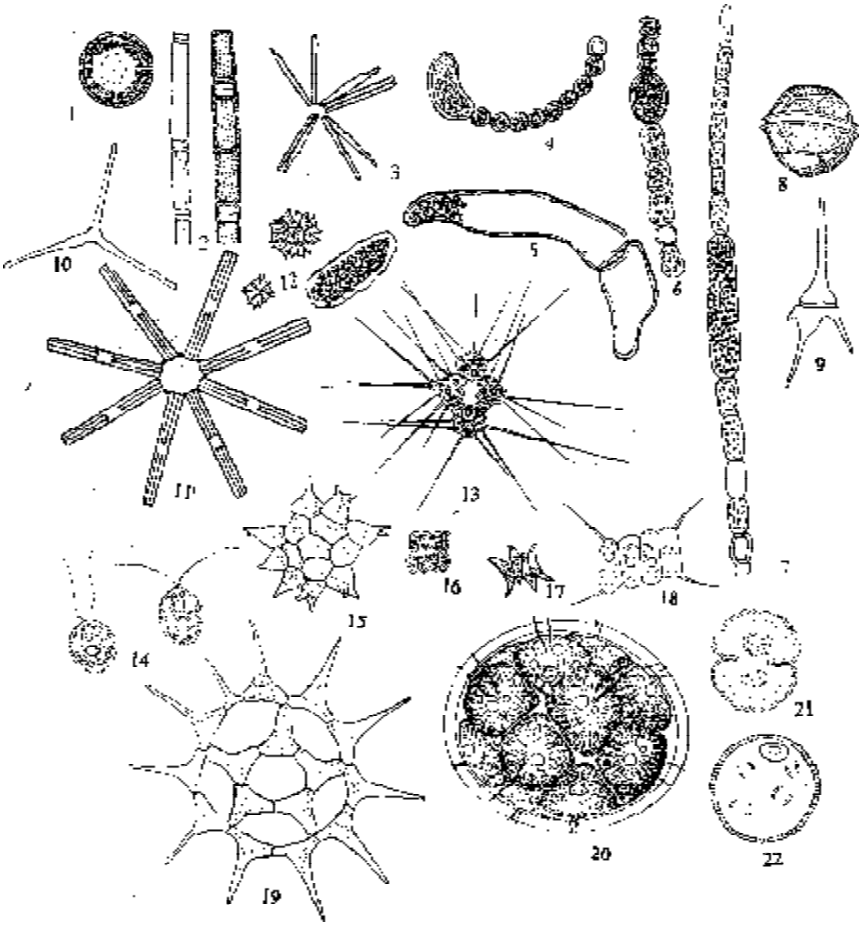


Рис. 14. Планктонные водоросли

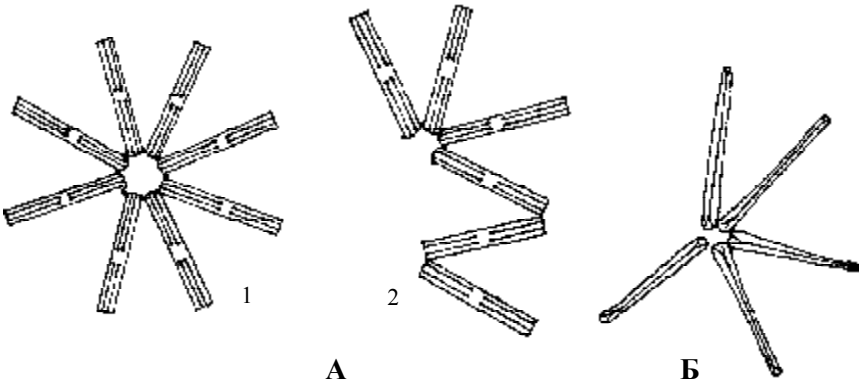
Диатомовые: 1 - Cyclotella kuetzingiana, 2 - Aulacosira, 3 - Nitzschia actinastroides, 10 - Centronella reicheltii, 11 - Tabellaria fenestrata; *Сине-зеленые:* 4 - Anabaena spiroides, 5 - Microcystis aeruginosa, 6 - Anabaena viguieri, 7 - Aphanizomenon flos-aquae; *Динофитовые:* 8 - Peridinium cinctum, 9 - Ceratium hirundinella; *Зеленые:* 12 - Pediastrum tetras, 13 - Golenkiniopsis ciliata, 14 - Chlamydomonas reinardii, 15 - Pediastrum kawrayskyi, 16 - Scenedesmus opoliensis, 17 - Scenedesmus acuminatus, 18 - Scenedesmus quadricuda, 19 - Pediastrum clathratum, 20 - Pandorina morum, 21 - Cosmarium formosulum; *Эвгленовые:* Trachelomonas intermedia.

ки), а летом – многолучевые (8 и более клеток) (рис. 15)

Рис. 15. Сезонные изменения формы колоний Asterionella formosa и Tabellaria fenestrata

А - Tabellaria fenestrata - 1-летняя, 2-весенняя

Б - Asterionella formosa - весенняя форма



Образование разного рода выростов в виде рогов, шипов, щетинок, игл свойственно многим планктическим организмам растительным и животным. Как показывают многочисленные наблюдения, роль этих приспособлений неоднозначна. У некоторых они действительно способствуют увеличению плавучести, у других служат для соединения клеток в колонии, у третьих способствуют фотосинтезу при ослабленном освещении.

Уплощенная форма тела планктонных организмов также способствует парению. Лунц (Luntz, 1928) на примере коловраток показал, что расположение панциря широкой поверхностью перпендикулярно к направлению погружения, в отличие от вертикального его положения, уменьшает погружение организма в 6 раз. Дисковидная, листовидная форма тела характерна для Cyclotella, Stephanodiscus, Pediastrum.

Такая же форма колоний имеется и у подвижных представителей фитопланктона: Gonium, Chlorodesmus и др., т.е. здесь объединяется активное движение со способностью к парению. Виды с активным движением встречаются среди всех отделов, кроме диатомовых

и сине-зеленых. Органами движения являются жгутики в количестве 1, 2, разной длины и положения. Обращает на себя внимание наличие в клетках подвижных водорослей тяжелых продуктов ассимиляции: крахмала, парамилона – особого углевода, свойственного, например, эвгленовым водорослям и др.

Совокупность планктонных водорослей в водоеме составляет **фитопланктон**. Некоторые называют его сообществом (альгоценозом), другие альгологической группировкой, или синузией, т.е. частью планктона, куда также входит **зоопланктон**.

Спецификой фитопланктона является наличие в его составе, кроме истинно-планктонных видов, также факультативно-планктонных и донных, которые случайно, благодаря волнениям, течениям и пр., примешиваются к ним и сохраняются в активном состоянии в течение всего периода вегетации. Показателями фитопланктона являются видовой состав, численность и биомасса, продуктивность, сукцессия. В зависимости от типа водоема различают морской фитопланктон, лимнопланктон (планктон озер и других стоячих континетальных водоемов) и потамопланктон (планктон текучих вод).

Видовое богатство водорослей планктонных сообществ в озерных экосистемах умеренной зоны зависит от многих факторов среды как абиотических, так и биотических. Среди первых можно также выделить размеры водоемов, которые обусловливают видовое богатство водорослей.

И.С. Трифонова (1994) считает, что число видов в малых озерах умеренной зоны составляет 50-150, а крупных - 300. В изученных нами малых водоемах Псковской области число видов фитопланктона колебалось от 45 до 157 и определялось преимущественно морфометрическими показателями (размерами) озер (таблица 4).

Таблица 4

Систематическая структура фитопланктона
исследованных озер

Систематическая структура псковских озер довольно сходна:

преобладающими группами являются диатомовые (Bacillariophyta), сине-зеленые (Cyanophyta) и зеленые- (Chlorophyta). Остальные группы малочисленные, особенно золотистые (Chrysophyta), где преоб-

Озеро	Площадь, км²	Общее число видов	Диатомовые	Зеленые	Сине-зеленые	Золотистые	Желтые	Динофитовые	Желто-зеленые
Двинь-Велинское	52,4	109	36	50	17	-	3	2	1
Жижицкое	80,9	157	66	51	30	3	3	3	1
Полисто	31,6	119	35	45	19	3	13	2	-
Дубно	10,3	89	29	34	20	1	3	1	1
Цевло	7,4	86	51	17	7	1	1	1	1
Белое	2,0	92	54	13	19	3	1	2	-
Вехно	3,42	73	17	25	25	-	3	2	1
Батовское	0,58	50	10	27	8	1	3	1	-

ладают теплолюбивые формы, и желто-зеленые (Xanthophyta).

Экологический анализ фитопланктона озер Псковской области показывает высокое содержание в нем, кроме истинно-планктонных видов, донных форм и эпифитов, что связано с мелководностью озер и высокой степенью их зарастания; по отношению к солености-олигогалобов, преимущественно индифферентов (содержание галофилов и галофобов незначительное); по отношению к pH среды – индифферентов и алкалифилов (ацидофилы характерны только для озер Полистовского болотного ландшафта), по отношению к уровню загрязнения органическими веществами - преимущественно β-мезосапробов.

К планктону относят также организмы, обитающие в поверхностной пленке воды. Это очень мелкие формы, способные обитать на границе водной и воздушной сред, образуя сообщество, называемое **нейстоном**. Этот термин ввел в 1917 году Э. Науманн (цит. по Зайцеву, 1977) для обозначения микроорганизмов, ассоциированных с пленкой поверхностного натяжения. Позднее к ним отнесли и многоклеточные организмы, опирающиеся на водную пленку. Л. Гейтлер ввел термины «эпинейстон» – организмы – аэробионты, опирающиеся на верхнюю сторону пленки поверхностного натяжения воды, и «гипонейстон» – гидробионты, опирающиеся на нижнюю сторону пленки. В настоящее время их считают жизненными формами организмов, населяющих биотоп «нейсталь» (Гладышев, 1986).

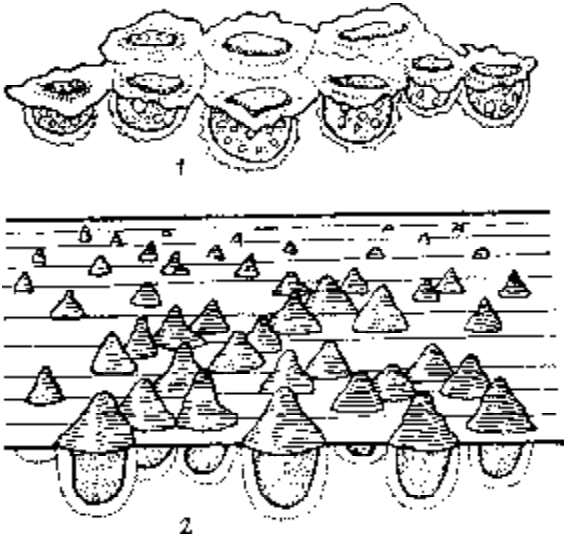
Нейстонное сообщество существует как в мелких водоемах, так и в крупных, в том числе в морях. Морская нейстонология как раздел гидробиологии признана уже давно, что касается пресноводного нейстона, то сведения о нем отрывочны и противоречивы. Непосредственный контакт с атмосферой, особые световые, термические и химические условия создают специфический комплекс факторов, под влиянием которых в поверхностной пленке воды и развивается нейстон.

Исследования показали, что на границе раздела двух фаз (водной и воздушной) величина солнечной радиации выше, температура слоя 0-1 см может быть ниже, а концентрация органических веществ и растворенного кислорода достоверно выше, чем в слое интенсивного фотосинтеза (0,2-1м) (Гладышев, 1982). Поэтому в данном биотопе могут существовать не все микроорганизмы, а только специально приспособленные к его экологическим условиям.

Водорослей, способных обитать в приповерхностных слоях воды, выделяют в особую группу организмов *фитонейстона*. В его образовании участвуют виды разных систематических групп: Chlamydomonas – из зеленых, Chromulina- из золотистых, Euglena и Trachelomonas – из эвгленовых, а также некоторые диатомовые и желто-зеленые. У зеленых и золотистых водорослей приспособлениями для существования у поверхности воды служат слизистые или чешуйчатые парашюты (рис. 14), диатомовые водоросли родов Achnanthes и Nitzschia способны ползать по нижней стороне пленки (Petersen, Hansen, 1960).

Рис. 16. Водоросли нейстона: парашюты Kremastochrysis pendens (1) и Kremastochloris sp. (2), плавающие на поверхности воды, с висящими под ними клетками (Водоросли…, 1989)

Нейстонная пленка обычно хорошо заметна в разгар лета, в тихую погоду. Продолжительность ее существования может быть кратковременной (2-3 дня) или с более затяжным и растянутым



периодом (Киселев, 1969). Обычно нейстон развивается не по всему водоему, а в отдельных его частях.

Нейстон выполняет в водоемах ряд специфических функций, которые не присущи другим экологическим группировкам: меняет скорость теплообмена между водоемом и атмосферой, влияет на скорость диффузии атмосферных газов в водоем, а также служит дополнительным источником питания для гидробионтов, принимает участие в самоочищении водоема (Гладышев, 1986).

Сообщество водорослей речных систем носит название *потамофитопланктон*. В современной водной экологии распространено представление о том, что состав речных сообществ формируется из 3-х основных компонентов: бентосных водорослей, попадающих в толщу воды под влиянием гидродинамики потока; планктона озер (*лимнопланктона)* при зарегулировании стока дамбами и плотинами и автохтонных популяций различных видов водорослей, размножающихся в условиях постоянного течения (Охапкин, 2000).

Рост и развитие фитопланктона в реках управляются теми же факторами, что и в озерах. Отличие заключается в том, что вследствие однонаправленного переноса водных масс от истока

к устью популяции водорослей постоянно перемещаются, отсюда наиболее значимым фактором является скорость потока, на которую водоросли реагируют сокращением времени генерации. На равнинных реках максимальные количественные показатели в развитии планктонных водорослей отмечаются в периоды наименьшей скорости течения, расхода и уровня воды (Приймаченко, 1981)

Наиболее мощное воздействие на речной фитопланктон оказывают антропогенные факторы, такие как загрязнение, зарегулирование речного стока, создание водохранилищ (Сиренко, 1988; Шаларь, 1978; Охапкин и др., 1983). Ю. Одум (1975) считает, что загрязненные реки, которые значительно богаче биогенами, чем озера, возможно, являются областями самой высокой продукции на планете.

В условиях прогрессирующей эвтрофикации и постоянных внешних нарушений среды у водорослей вырабатываются специфичные морфолого-физиологические адаптации: незначительные размеры, высокая скорость роста, высокая продуктивность. Как отмечает А.Г. Охапкин (2000), потамофитопланктон отличается от озерного планктона также структурными особенностями: значительным систематическим разнообразием, видовым богатством, полидоминантностью.

Бентосные водоросли. По литературным данным (Петров, 1977; Ветрова, Царенко, 1989), к числу бентосных, или донных, относятся водоросли, имеющие приспособления к существованию в прикрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, а также живых и мертвых организмах, находящихся в водной среде.

По характеру местообитания среди бентосных водорослей выделяют следующие экологические группы: 1)*эпилиты*, живущие на твердом грунте (скалах, камнях и пр.), 2) *эпипелиты* –обитатели иловых отложений и песка, 3) *эпифиты*, живущие на других водорослях или высших водных растениях, 4) *эндолиты*, или сверлящие водоросли, внедряющиеся в известковый субстрат (скалы, раковины моллюсков и др.), 5) *эндофиты*, живущие внутри слоевищ водорослей и не теряющие способности к фотосинтезу, 6) *паразиты*, живущие в слоевищах других водорослей и утратившие хлоропласты.

Эпилиты – преимущественно прикрепленные водоросли, имеющие ризоиды. Чем крупнее слоевище водорослей и чем сильнее

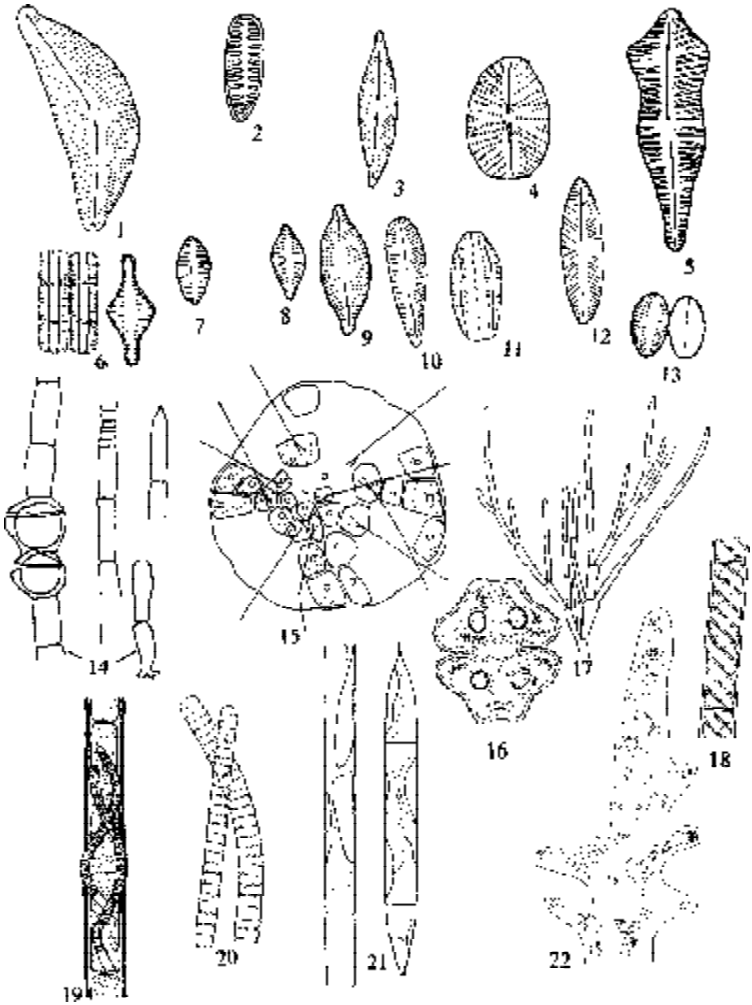


Рис. 17. Бентосные водоросли

Диатомовые: 1 - Cymbella tumida, 2 - Opephora martyi, 3 - Navicula lanceolata, 4 - N. scutelloides, 5 - Gomphonema acuminatum, 6 - Fragilaria construens, 7 - Achnanthes lanceolata var. elliptica, 8 - Ach. lanceolata var. rostrata, 9 - Navicula tuscula, 10 - Gomphonema olivaceum, 11 - Amphora ovalis var. pediculus, 12 - Navicula cincta, 13 - Cocconeis diminuta; Зеленые: 14 - Oedogonium pringsheimii, 15 - Coleochaete orbicularis, 16 - Cosmarium turpinii, 17 - Cladophora glomerata, 18 - Spirogyra fluviatilis; Сине-зеленые: 19 - Lyngbya spirulinoides, 20 - Oscillatoria rupicola; Желто-зеленые: 21 - Tribonema affine; Золотистые водоросли: 22 - Hydrurus sp.

движение воды, тем больших размеров должны быть камни, на которых они растут. К таким эпилитам относится Hydrurus из золотистых водорослей, обнаруженный нами в источниках Старого Изборска. Наиболее часто из эпилитов на речных камнях встречаются виды Ulothrix, Cladophora, Oedogonium из зеленых водорослей. Кроме них, к эпилитам относятся многие диатомовые (виды Achnanthes, Gyrosigma, Nitzschia), а также сине-зеленые водоросли (Oscillatoria, Gloeocapsa), образующие на камнях корковидные покрытия или плоские подушечки. Многие из этих видов могут произрастать как эпифиты.

Эпипелиты - преимущественно неприкрепленные, расстилающиеся по субстрату или ползающие микроскопические водоросли из диатомовых, золотистых, динофитовых, нитчатых форм сине-зеленых. Исключение составляют самые крупные представители пресноводных водорослей – харовые (Charophyta), имеющие длинные ризоиды, которыми они закрепляются в илистом дне.

Для этой группы водорослей определяющее значение имеет характер грунта. Согласно литературным данным, диатомовые интенсивно развиваются на заиленном песчаном грунте (Зубку, 1973; Коган и др., 1979), а сине-зеленые - на глинисто-песчаном грунте мелководий (Карпезо, 1976).

Эпифитами называют водоросли, прикрепленные к другим водорослям или высшим водным растениям. В наших озерах практически единственным субстратом, пригодным для заселения водорослями являются макрофиты - высшие водные растения. Из эпифитных водорослей наиболее известны диатомовые (виды родов Achnanthes, Cymbella, Epithemia, Synedra).

Среди зеленых к эпифитам относятся виды Oedogonium.

Состав эпифитных водорослей во многом определяется видовым составом макрофитов. Из водорослей наиболее распространенным растением-хозяином для эпифитов является нитчатая ветвистая водоросль кладофора (Cladophora) – из отдела Chlorophyta. На ней поселяются многочисленные виды диатомовых, особенно Cocconeis, Gomphonema, Cymbella, а также сине-зеленые – виды Lyngbia. Эпифитные водоросли могут настолько плотно обрастать слоевище хозяина, что происходит его отми-

рание и разрушение. Нитчатые водоросли со слизистыми оболочками (Spirogyra, Zygnema) обычно эпифитов не имеют.

На развитие бентосных водорослей влияют те же абиотические и биотические факторы среды, что и на планктонные: свет, температура, движение воды, биогены, а также конкуренция с другими водорослями и присутствие растительноядных животных. Все факторы тесно связаны между собой. Так, для роста бентосных водорослей как фотосинтезирующих растений особенно важен свет, но степень его использования зависит от других экологических факторов: температуры, содержания кислорода и неорганических источников углерода, биогенов и биологически активных веществ, а также темпов их поступления. Последнее определяется концентрацией веществ и скоростями движения воды. Поэтому бентосные водоросли, растущие в условиях движения воды, получают определенные преимущества.

Источником биогенных элементов в воде служат береговые стоки и донные отложения, поэтому наиболее благоприятными для развития бентосных водорослей являются местообитания с отложением органических остатков на небольших глубинах с достаточным освещением, твердыми грунтами и слабым движением воды.

Сообщества, или альгологические группировки, которые формируют бентосные водоросли, называют *фитобентос, фитоперифитон, эпифитон*. Провести грань между этими сообществами довольно трудно. В континентальных водоемах в состав любого из перечисленных сообществ входят виды, относящиеся к разным экологическим группам (планктонные, донные, эпифиты и др.).

Например, в озере Белая Струга (Судницына и др., 1968) в каждом сообществе – планктоне, микрофитобентосе, эпифитоне – присутствует значительный процент видов из других экологических групп (таблица 5).

Таблица 5

Соотношение экологических элементов в различных группировках водорослей

Наибольшие затруднения вызывает проведение грани между фитобентосом и фитоперифитоном. Вопрос о специфичности перифитона, о его месте в системе экологических группировок и терминологии,

связанной с этим, неоднократно обсуждался в отечественной гидробиологической литературе. Наиболее подробно этот вопрос освещен А.А. Протасовым (1984). Он подчеркивает, что в гидробиологии давно сложился подход к перифитону как самостоятельному объекту исследования, «имеющему свою специфику по сравнению с другими экологическими группировками».

Протасов (1980), Т.Ф. Шевченко (2003) перифитоном считают

Экологические группировки	Общее число видов	Из них					
		планктонных		донных		эпифитов	
		число	%	число	%	число	%
Планктон	166	128	79,0	25	13,0	13	8,0
Эпифитон	125	37	29,6	13	10,4	75	60,0
Микробентос	90	48	53,3	30	33,4	12	13,3

специфическую экологическую группу сообществ гидробионтов, жизнедеятельность которых протекает на разделе жидкой (вода) и твердой (субстрат различного характера и происхождения) фаз. В таких сообществах эдификаторами являются прикрепленные формы.

Способы прикрепления водорослей различны даже в пределах одной систематической группы. Например, среди диатомовых Cocconeis прикрепляется к субстрату всей нижней поверхностью клетки; Gomphonema из того же отдела имеет яйцевидные клетки, которые обычно располагаются на концах дихотомически разветвленных тяжей различной длины; Cymbella prostrata образует слизистые трубки; пучковидные колонии Synedra к субстрату прикрепляются слизью.

В речных и озерных экосистемах водоросли обрастаний имеют большее значение среди первичных продуцентов, чем планктонные и донные. Кроме того, чрезмерное развитие перифитона ухудшает качество воды, но в то же время их способность накапливать такие вещества, как пестициды, радионуклиды, тяжелые металлы и др., способствует ее очистке.

Таким образом, в водоемах любого типа водоросли, вступая в различные формы взаимоотношений с другими организмами, принимают активное участие в круговороте веществ. Вместе с автотрофными бактериями и высшими растениями они состав-

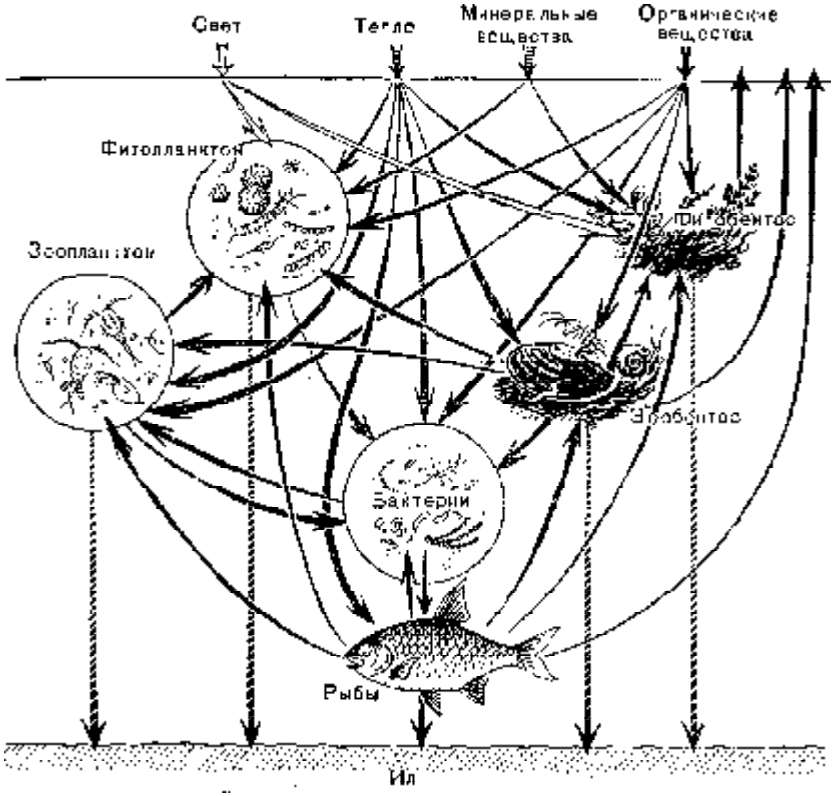
ляют в трофических цепях водных экосистем звено продуцентов, за счет которого существуют все остальные организмы (рис. 18).

Рис. 18. Схема круговорота веществ в водоеме (Жадин, Герд, 1961)

Наземные водоросли

Эпифитные водоросли встречаются не только в водоемах, но и вневодных местообитаниях. При наличии хотя бы периодического увлажнения многие из них поселяются на различных наземных субстратах: скалах, коре деревьев, заборах и т.п. Это так называемые *аэрофильные* водоросли.

На всех этапах формирования почв всегда присутствуют водоросли, которые образуют экологическую группу *эдафофильных* водорослей. Кроме того, известны такие сообщества водо-



рослей, основной жизненной средой которых является окружающий

их известковый субстрат, – *литофильные* водоросли.

Аэрофильные водоросли. Эта группа водорослей еще недостаточно изучена. Типичным местообитанием для этой экологической группы водорослей является поверхность скал, камней, коры деревьев и др. Никакого выраженного физико-химического действия на водорослей эти субстраты не оказывают. В зависимости от степени увлажнения среди этой экологической группы различают *воздушные* водоросли, обитающие в условиях только атмосферного увлажнения, и *водно-воздушные,* подвергающиеся действию постоянного орошения водой (под брызгами водопада, прибоя и др.)

Наземные местообитания можно отнести к неблагоприятным для существования водорослей, так как они характеризуются резкой сменой двух факторов – влажности и температуры. Увлажняются воздушные водоросли дождем и росой, а в засушливые периоды полностью высыхают. Водно-воздушные водоросли живут в условиях относительно постоянного увлажнения, но и здесь возможны значительные колебания этого фактора. Температурные колебания для этих сообществ характерны не только по сезонам, но и в течение суток: днем они обычно сильно нагреваются, ночью охлаждаются , а зимой вообще промерзают.

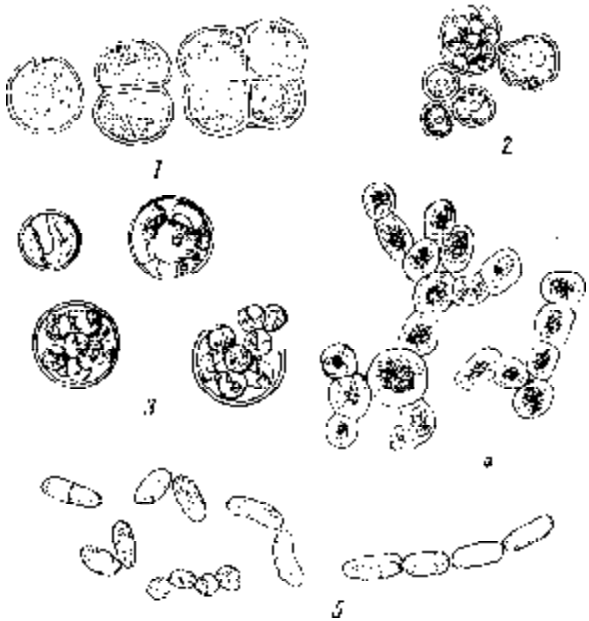
К таким условиям приспособились немногие микроскопические одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, способные образовывать слизистые налеты, корочки, пленки и т.п. Всего известно около 300 таксонов аэрофильных водорослей.

На коре деревьев обычно встречаются зеленые водоросли из хлорококковых и улотриксовых: Desmococcus (Pleurococcus) vulgaris, Chlorella vulgaris, Trentepolia umbrina и другие (рис. 17).

Рис. 19. Аэрофильные водоросли

1 - Desmococcus vulgaris, 2 - Chlorococcum humicola, 3 - Chlorella vulgaris, 4 - Trentepolia umbrina, 5 - Stichococcus bacillaris

По данным Е.А. Воронковой(1998), аэрофильные эпифиты предпочитают нижнюю часть стволов: соотношение между числом видов, обнаруженных на нижней (до 70 см) и верхней (от 80 до 120 см) частях ствола составляет 5:2 для березы и 4:2,5 – для липы. Определенное значение имеет возраст деревьев – форофитов (на молодых (около 30 лет) обнаружено только 4 вида, на



старых деревьях (85 лет) –10 видов) и экспозиция. Так, только в пробах северной стороны встречены Bracteococcus minor и Coccomyxa solorinae. Предпочитают северную экспозицию Navicula mutica, Desmococcus vulgaris, Stichococcus chodatii. Виды Chlorococcum sp. и Choricystis schodatii встречались в основном в пробах южной экспозиции.

На поверхности камней обычно развиваются диатомовые, зеленые, но особенно сине-зеленые водоросли, образующие пленки, корочки различной окраски. Обычно они имеют толстые слизистые обвертки: виды Gloeocapsa, Chamaesiphon, Calothrix и др. Почти черного цвета пленки этих водорослей встречаются на обнаженных камнях по берегу реки Псковы.

Эдафофильные (почвенные) водоросли. На территории бывшего СССР выявлено 1500 видов почвенных водорослей, относящихся к 7 отделам (Штина, 1990) (рис. 20).

В состав *эдафофильных ценозов* входят различные экологические группировки водорослей: 1) наземные водоросли, разрастающиеся при благоприятных условиях на поверхности почвы;

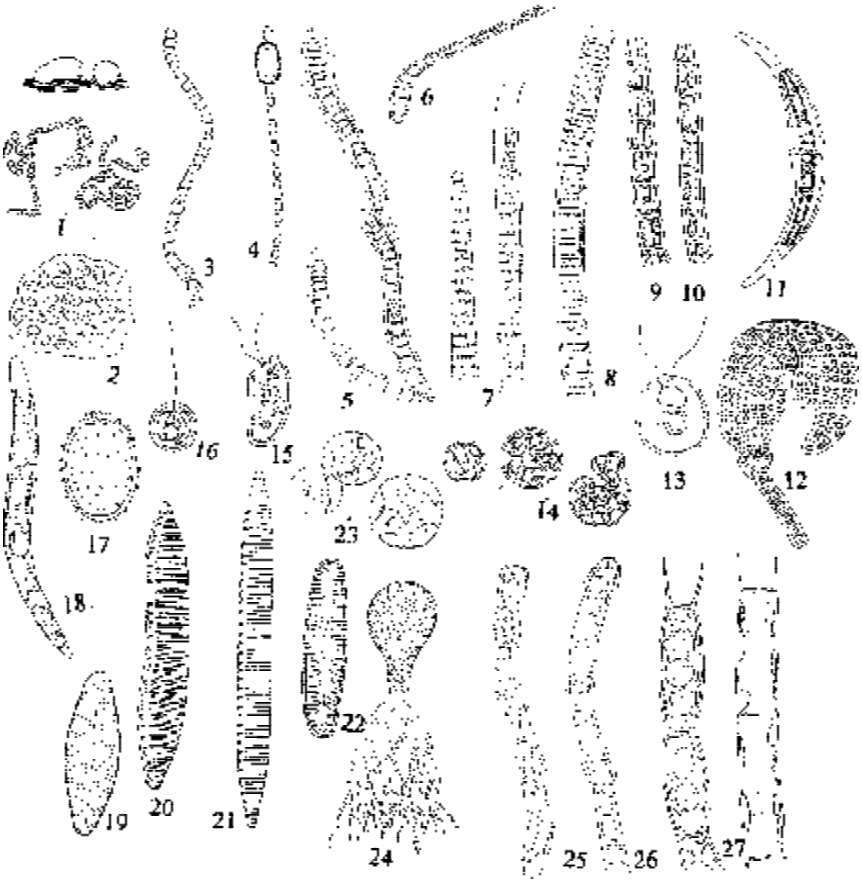


Рис. 20. Почвенные водоросли

Сине-зеленые водоросли: 1 - Nostoc microscopicum, 2 - Aphanothece castagnei, 3 - Anabaena variabilis, 4 - Cylindrospermum licheniforme, 5 - Tolypothrix tenuis, 6 - Calothrix elenkini, 7 - Phormidium autumnale, 8 - Lyngbia martensiana; Зеленые водоросли: 9 - Ulothrix tenerrima, 10 - Hormidium nitens, 11 - Closterium moniliferum, 12 - Prasiola crispa, 13 - Chlamydomonas atactogama, 14 - Chlorella vulgaris. Криптофитовые водоросли: 15 - Cryptomonas erosa. Золотистые водоросли: 16 - Chrysococcus rufescens. Эвгленовые водоросли: 17 - Trachelomonas robusta, 18 - Euglena mutabilis. Диатомовые водоросли: 19 - Navicula mutica, 20 - Hantzschia amphioxys, 21 - Nitzschia hantzschiana, 22 - Pinnularia borealis. Желто-зеленые водоросли: 23 - Pleurochloris magna, 24 - Botrydium granulatum, 25 - Heterothrix exilis, 26 - Bumilleria klebsiana, 27 - Tribonema vulgare.

2) водно-наземные, обитающие на поверхности только влажной почвы; 3) собственно почвенные водоросли, населяющие толщу почвенного слоя (Голлербах, Штина, 1969).

Почва как биотоп имеет определенное сходство как с водными, так и воздушными местообитаниями, отсюда экологические факторы, от которых зависит развитие почвенных водорослей, практически совпадают (температура, влажность, pH, солевой состав, антропогенные факторы и т.п.) Основным отличием является непрозрачность среды обитания - фактор, который оказывает на фототрофные организмы решающее воздействие, а также рельеф и генезис почвы.

Почвенные водоросли обнаруживают тесную связь с генетическими свойствами почв. Для разных процессов почвообразования характерны специфичные водорослевые группировки. Так, для подзолообразовательного процесса характерны сравнительно простые альгосинузии с небольшим числом видов и небольшой биомассой (преимущественно зеленые и желто-зеленые водоросли).

Дерновый процесс характеризуется разнообразием видов всех отделов водорослей, интенсивным развитием азотфиксирующих сине-зеленых и мелких диатомей, распространением водорослей по всему почвенному горизонту и значительной их биомассой.

Для болотного процесса почвообразования характерно большое разнообразие зеленых, слабое развитие сине-зеленых водорослей, наличие гидрофильных диатомовых, небольшая биомасса (Штина, 1990).

Температура влияет на развитие почвенных водорослей лишь косвенно (через рост высших растений, доступность питательных веществ и др.). Большинство почвенных водорослей являются *эвритермными,* хотя среди них есть и холодостойкие, и жаростойкие виды. Прямое влияние температуры проявляется обычно в сезонной динамике почвенных водорослей.

По отношнению к водному режиму почвенные водоросли являются преимущественно *пойкилоксерофитами*, т. е. организмами, которые не регулируют водный обмен и существуют за счет увлажнения после выпавших осадков. В процессе эволюции они

выработали ряд морфологических и физиологических особенностей, которые обеспечивают поглощение и удержание воды, а также позволяют сохранить жизнеспособность во время засухи. Такими прспособлениями являются обильное образование слизи, мелкие размеры, «эфемерность» вегетации, снижение интенсивности дыхания и др. (Зенова, Штина, 1990).

Разные отделы водорослей неодинаково относятся к влажности почвы. Наибольшей засухоустойчивостью обладают сине-зеленые водоросли (особенно нитчатые осцилляториевые (Oscillatoriales) и одноклеточные зеленые из хлорококковых (Chlorococcales). Самыми влаголюбивыми из почвенных водорослей являются нитчатые зеленые из зигнемовых (Zygnemales) и эдогониевых (Oedogoniales), а также большинство диатомовых. Установлено, что оптимальные условия влажности для почвенных водорослей лежат в пределах от 60 до 80 % полной влагоемкости (Штина, Голлербах, 1976).

В дождливые периоды в почвах легкого механического состава численность водорослей увеличивается в нижних горизонтах почвы в связи с вмыванием их с током воды. Сильные осадки разбивают скопления водорослей на поверхности почвы и препятствуют их росту.

Влияние атмосферных осадков тесным образом связано с механическим составом почв: легкие песчаные почвы обычно более сухие, в них мало водорослей; тяжелые - более влагоемкие и мало водопроницаемые почвы – характеризуются обилием видов.

Такое же значение, как и влажность почв, имеет активная реакция почвенного раствора. Видовое богатство водорослей в почвах увеличивается при подщелачивании кислой почвы до pH 6,0. Наиболее чутко реагируют сине-зеленые водоросли, особенно азотфиксирующие. Только некоторые зигнемовые из отдела зеленые водоросли предпочитают кислые почвы.

Действие активной кислотности на водоросли проявляется в изменении проницаемости клеток и особенно доступности почвенных ионов, в частности иона кальция. Часто этим объясняют уменьшение водорослей в кислых почвах.

Солевой состав почвы также является фактором, ограничи-

вающим развитие водорослей. Как правило, почвенные водоросли довольствуются малыми количествами минеральной пищи, т.е. являются олиготрофами. Но в плодородных почвах водорослей всегда больше, чем в бедных. Поэтому при окультуривании почвы развитие почвенных водорослей существенно изменяется. В этих почвах на состав и количество водорослей влияют не только естественные факторы, но и антропогенные, связанные с различными приемами агротехники: вспашка, внесение удобрений, полив, известкование, применение пестицидов и др. Таким образом, в окультуренных почвах формируются антропогенные группировки водорослей, отражающие влияние многообразных воздействий, возникающих в процессе обработки почвы, возделывания растений и защиты урожая (Штина, Голлербах, 1976). (рис. 21)

Разнообразие водорослей Псковской области и их экология

К настоящему времени в составе альгоценозов области выявлено более 1000 видовых и внутривидовых таксонов, что лишь немного уступает общему числу видов дикорастущих высших растений. Но если принять во внимание, что изучена лишь одна треть водоемов области и совершенно не исследованы сообщества почвенных водорослей, то список водорослей Псковской области должен быть намного больше.

В систематическом отношении все разнообразие водорослей представлено 9-ю отделами: Bacillariophyta - диатомовые, Chlorophyta - зеленые, Cyanophyta - сине-зеленые, Euglenophyta - эвгленовые, Dinophyta -динофитовые, Cryptophyta – криптофитовые, Chrysophyta - золотистые, Xanthophyta – желто-зеленые и Charophyta –харовые водоросли. Преобладают по числу видов и продуктивности 3 отдела: диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли.

Диатомовые водоросли - микроскопические одноклеточные и колониальные обитатели планктона, донных сообществ, обрастаний, реже эдафона. Планктонные диатомовые представлены видами Aulacosira, Cyclotella, Stephanodiscus из класса центрических (Centrophyceae), Asterionella, Centronella, Tabellaria - из перистых (Pennatophyceae) и др. Среди донных наибольшим ви-

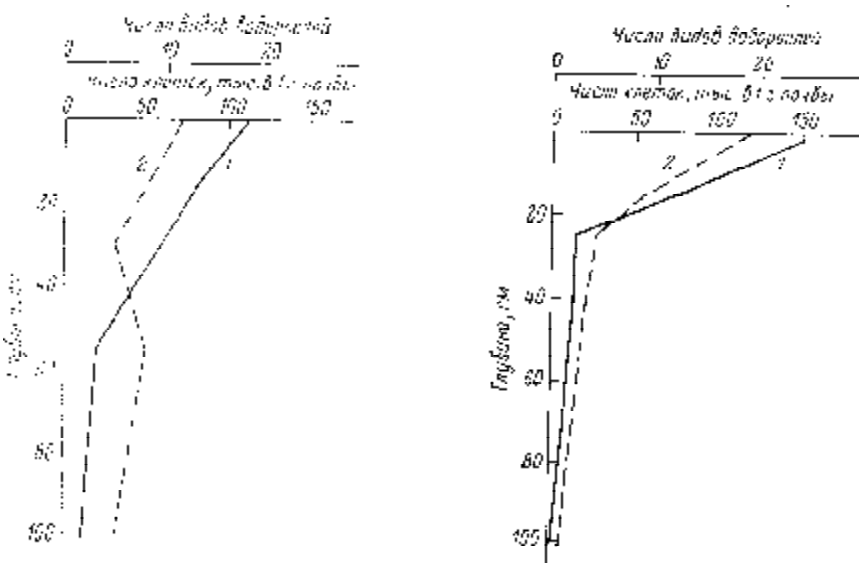


Рис. 21. Распределение водорослей в профиле дерново-подзолистой почвы пахотной (А) и под лугом (Б) (по Штиной, 1959)

1 - число клеток, 2 - количество видов

довым разнообразием выделяются перистые диатомеи: роды Navicula, Achnanthes, Cymbella, Gyrosigma, Surirella, Pinnularia и другие. Наиболее богаты по видовому составу и количественному развитию ценозы обрастаний. Здесь господствуют виды Cocconeis, Gomphonema, Epithemia, Cymbella, Nitzschia и др.

Эта группа характеризуется высокой кормовой ценностью (в процессе обмена веществ в клетках откладывается масло).Содержание жиров и белков в клетках диатомовых водорослей выше, чем в картофеле и хлебных злаках. Диатомовые водоросли служат основным кормом для беспозвоночных животных, молоди и некоторых взрослых особей рыб (например, плотвы).

Экология диатомовых водорослей довольно хорошо изучена по сравнению с другими отделами. По отношению к свету большинство диатомей являются тенелюбивыми (гелиофобны-

ми). Они избегают ярко освещенного подповерхностного слоя воды летом и более интенсивно развиваются лишь на глубине 2 – 3 м в малопрозрачных водах. Осенью, когда количество света уменьшается, в планктоне вновь появляются диатомовые.

Диатомовые водоросли вегетируют в диапазоне 0-70^{0}С, но способны переносить в состоянии покоя более высокие и более низкие температуры. По нашим данным, весной, развиваясь в массовом количестве (до 50 г/ куб. м) в некоторых озерах (Жижицкое, Елизаровское), диатомовые вызывают коричневое «цветение» воды. В оз. Байкал (Кожова, 1959) и в Рыбинском водохранилище (Гусева, Ильинский, 1959) выявлено зимнее «цветение» диатомовых при небольшом снеговом покрове. В период «цветения» диатомовых вода приобретает неприятный запах рыбьего жира.

На развитие диатомовых водорослей оказывает большое влияние химический состав воды. Среди химических факторов экспериментально удалось доказать большое значение железа и кремния (Гусева, 1968). Железо воздействует на клетки диатомовых водорослей только при определенном pH среды, а также при наличии органических веществ и минеральных, особенно фосфора и кремния. Последний элемент нужен диатомовым водорослям прежде всего как строительный материал для их панцирей. Установлена четкая корреляция численности этих водорослей с содержанием в воде кремния.

Более подробно изучена зависимость развития диатомовых от активной реакции (pH) и степени минерализации воды. Подавляющее большинство диатомовых Псковской области являются алкалифилами (pH =7): Aulacosira granulata var. granulata, A. granulata var. angustissima, Cyclotella comta var. comta, C. comta var. oligactis, Cyclotella meneginianii, Stephanodiscus astrea, Opephora martyi, Diatoma elongatum, Fragilarla brevistriata, F. capucina var. mesolepta, F. construens var. construens, Fragilaria construens var. binodis, F. pinnata, Synedra acus, Synedra ulna, Achnanthes lanceolata, Ach. exigua, Eunotia pectinalis, Navicula bacillum, N. cryptocephala var. veneta, N. dicephala, N. scutelloides, N. tuscula, Cymbella angustata, Gomphonema constrictum и др.

К алкалибионтам (pH > 7) относятся Melosira varians, Cyclotella stelligera, Stephanodiscus dubius, Rhizosolenia longiseta, Atteya zachariasii, Synedra acus var. angustissima, Synedra parasitica, S. pulchella, S. rumpens, Eucocconeis flexella, Achnanthes conspicua, Ach. clevei, Rhoicosphaenia curvata, Navicula cryptocephala, N. cincta, N. lanceolata, N. vulpina, Neidium iridis, Caloneis silicula, Amphiprora ornata, Cymbella hybrida, C. leptoceros, Gomphonema intricatum, G. acuminatum, Rhopalodia gibba, R. parallela, Epithemia sorex, E. turgida, Nitzschia sigmoidea, Cymatopleura solea и др.

К ацидобионтам (pH < 7, оптим. pH=5,5), обитающим в дистрофных озерах, относятся Navicula dispensata, Navicula hassiaca, N. mediocris и др.

Среди индифферентов (pH 7; pH <6 - > 8) есть эуиндифференты (Порк, 1970): Achnanthes minutissima, Stephanoduscus hantzschii, Tabellaria fenestrata, Tabellaria flocculosa, Eunotia lunaris, Navicula cuspidata, Pinnularia viridis, Nitzschia palea и др.; индифференты с оптимальным развитием при щелочной реакции воды: Cycloella kuetzingianii, Fragilaria crotonensis, F. capucina, Achnanthes affinis, Asterionella formosa, Navicula radiosa, так и индифференты с оптимальным развитием при нейтральной и кислой реакции воды: Eunotia faba, E. veneris, Neidium productum, Stauroneis anceps, Cymbella hebridica, Pinnularia gibba, P. mesolepta, P. major, P. microstauron.

По отношению к содержанию иона Са ++ среди диатомовых водорослей выделяют кальцифилов, встречающихся в водоемах при содержании этого иона более 20 мг/л, и кальцибионтов, предпочитающих водоемы с содержанием Са более 35 мг/л. К первым относятся Melosira varians, Diatoma elongatum, Opephora martyi, Navicula scutelloides, Synedra acus, Navicula cincta, Cymbella helvetica, C. leptoceros, Nitzschia amphibia, N. vermicularis, Surirella biseriata и др. Кальцибионтов намного меньше: Fragilaria leptostauron, Mastogloa smithii, Navicula halophila, N. costulata и др.

Диатомовые водоросли являются надежными индикаторами степени солености. В водоемах Псковской области обнаружено несколько мезогалобов - видов, предпочитающих солоноватые воды: Amphiprora paludosa, Navicula peregrina, Navicula

halophila и др. Преобладают в наших водоемах олигогалобы – типично пресноводные виды. Среди них около 90 % индифферентов, есть галофилы: Cyclotella meneghiniana, Cocconeis pediculus, Achnanthes hauckiana, Achnanthes affinis, Rhoicosphaenia curvata и др. и галофобы: Neidium iridis, Pinnularia microstauron, Surirella robusta и др.

Среди *зеленых водорослей* (Chlorophyta) наибольшим видовым разнообразием характеризуются протококковые (класс Protococcophyceae), особенно роды Scenedesmus и Pediastrum.

По распространению в водоемах области подавляющее большинство зеленых водорослей следует отнести к редким, т.к. встречаются только в одном водоеме. Особенно богато редкими видами зеленых водорослей Псковско-Чудское озеро, что можно объяснить его большими размерами и полнотой альгологических сборов.

По численности клеток зеленые обычно преобладают в планктонных сообществах, но по биомассе часто уступают диатомовым и сине-зеленым вследствие преобладания в их составе мелких форм. Крупные зеленые водоросли из порядков улотриксовых (Ulothrichales), кладофоровых, (Cladophorales), зигнемовых (Zygnemales) обрастают подводные предметы, гидротехничские сооружения, затрудняют работу водозаборных устройств, вызывают гибель молоди рыб, которая запутывается в скоплениях водорослей, в почве участвуют в накоплении органических веществ и повышении ее плодородия.

Многие исследователи считают, что из всех групп водорослей зеленые являются наиболее требовательными к содержанию азотистых веществ в воде, особенно нитратов. При этом, чем концентрация этих веществ выше, тем в большем количестве они потребляются зелеными водорослями (Гусева, 1951, Киселев,1980). На этой их особенности основано использование хлорококковых водорослей в доочистке сточных вод.

Потребность в азоте у разных видов зеленых водорослей неодинакова.

Как отмечает К.А. Виноградова (1974), опыты по питанию некоторых видов Ulva и Enteromorpha показали, что они хорошо используют все известные источники азота, причем соли аммония в небольших концентрациях для этих водорослей являлись

стимуляторами роста. С другой стороны, десмидиевые водоросли (пор. Desmidiales) предпочитают воды с низким содержанием нитратов и фосфатов. Виды рода Oocystis из хлорококковых, по данным Г.М. Лаврентьевой (1986), могут служить индикаторами дистрофных водоемов.

Среди хлорококковых водорослей довольно много показателей сапробности, причем преобладают β-мезосапробы. Среди десмидиевых и др. видов из класса конъюгат (Conjugatophyceae) преобладают олигосапробы-показатели вод, бедных органическими веществами.

По отношению к температурному фактору большинство зеленых водорослей следует отнести к теплолюбивым. Наибольшую численность в озерах Псковской области и др. регионов эти водоросли достигают в летнее время при температуре воды 20^0 и выше. Оптимальной освещенностью является 20 –30 лк. Компенсационная точка соответствует глубине 1, реже 1,5 м (Величко, 1981).

Наибольшую биомассу (до 100 г/ куб. м) в Псковских водоемах образуют *синезеленые водоросли* (Cyanophyta). Вопрос о систематическом положении этих водорослей до настоящего времени является дискуссионным. По способности к оксигенному фотосинтезу, наличию фикобилиновых пигментов, отсутствию жгутиковых стадий развития и другим признакам они относятся к водорослям как самостоятельный отдел. От других отделов водорослей сине-зеленые отличаются прокариотическим строением клетки, что позволяет объединять их с бактериями в одно царство Procaryota и называть *цианобактериями.* Согласно решениям последних Международных ботанического и микробиологического конгрессов эти организмы подчиняются двум кодам. Они называются сине-зелеными водорослями по Ботаническому или цианобактериями по Бактериологическому коду (Андреюк и др., 1990).

Сине-зеленые водоросли имеют большое значение в водоемах, вызывая летом “цветение” воды, обусловленное повышенным содержанием органических веществ в водоеме. “Цветение” делает воду непригодной для использования в качестве питьевой, а также вызывает гибель водного населения, т.к. некоторые возбудители “цветения” выделяют токсические вещества (виды Microcystis). В воде воз-

никает дефицит кислорода, который расходуется не только на дыхание, но и разложение отмершей массы. Недостаток растворенного кислорода приводит к летним заморам рыб и других гидробионтов, а также тормозит процессы самоочищения и минерализации органического вещества.

Возбудителями “цветения “ в наших водоемах являются виды Microcystis (M. aeruginosa, M. pulverea), Anabaena (A. spiroides, A. lemmermanii, A. flos-aquae), Gloeotrichia echinulata, Woronichinia naegliana, Aphanizomenon flos-aquae и другие.

К факторам внешней среды, оказывающим наиболее существенное влияние на жизнедеятельность сине-зеленых водорослей следует отнести температуру (Сиренко, 1969). Среди этой группы водорослей есть как термофилы с очень высокими температурными оптимумами (30-40 и даже 70-85^{0}С), так и холодолюбивые формы. Литературные данные свидетельствуют о том, что эта группа водорослей лучше, чем зеленые, переносит замораживание при – 10 и даже - 70^{0}С с последующим оттаиванием при комнатной температуре. Поэтому, кроме хорошо известного летнего цветения, сине-зеленые водоросли способны интенсивно вегетировать и окрашивать воду в подледный период. Такое «цветение» наблюдали на псковских озерах Е.А. Афанасьев и В.В. Ястремский (1982). Красновато-розовый цвет воды и обильные вишнево-красные нити видов Oscillatoria (Oscillstoria rubescens – O. prolifica – O. agardhii) были обнаружены в озере Белом, Велье, Островито и Кривом (Пустошкинский район).

Температурный режим не только обусловливает возможность массового развития видов сине-зеленых водорослей, но и значительно влияет на рост и некоторые физиологические процессы (фотосинтез, выделение кислорода и его поглощение, темпы образования сухого вещества (Сиренко, 1969).

Сине-зеленые водоросли характеризуются различной устойчивостью к высушиванию. Одни из них значительно повреждаются при высушивании в течение короткого периода, другие даже после продолжительного (до 500 дней) высушивания снова нормально развиваются (Гусев, 1961). Влажность среды особенно важна для почвенных водорослей.

Оптимальной для сине-зеленых водорослей является щелочная среда (pH -7, 5 – 9,5), поэтому в естественных условиях этот фактор может быть определяющим массовость развития и доминирования отдельных видов в альгоценозах.

На развитие сине-зеленых водорослей большое влияние оказывает газовый режим. Многие водоросли предпочитают анаэробные условия, так как кислород оказывает отрицательное влияние на их жизнедеятельность и приводит к выработке защитных приспособлений при его избытке (Сиренко и др., 1968). Большое значение здесь имеет тот факт, что в неаэрированной воде преобладает аммиачный азот, который сине-зеленые водоросли в 10 раз усваивают лучше, чем нитратный (Гусева, 1952).

Как известно, многие сине-зеленые водоросли способны восполнять недостаточность солевого азота молекулярным. В отличие от бактерий азотфиксирующие сине-зеленые водоросли не требуют наличия готовых органических веществ как источника энергии. В настоящее время азотфиксация доказана более чем у 130 видов сине-зеленых водорослей (Андреюк и др.,1990). Среди них имеются как водоросли, образующие гетероцисты, так и не образующие их. В водоемах Псковской области из этой группы водорослей встречаются Anabaena circinalis, A. hassalii, A. flos-aquae, A. lemmermanii, A. spiroides, Aphanizomenon flos-aquae, Calothrix braunii, Gloeotrichia echinulata и др., образующие гетероцисты, и Gloeocapsa minor, Microcystis aeruginosa, Phormidium tenue, Oscillatoria agardhii, O. rubescens и др., не имеющие гетероцист.

По отношению к свету некоторые авторы (Трухин, 1960) считают сине-зеленые водоросли индифферентными. В то же время К.А. Гусева (1965) отмечает, что наблюдения, проведенные на водохранилищах, показывают, что начало вегетации сине-зеленых совпадает с максимальной продолжительностью дня, а скопление их в тихую погоду в самом верхнем горизонте, «возможно, объясняется не только присутствием газовых вакуолей в их клетках, но и повышенной потребностью в свете» (стр.26).

Из элементов солевого питания для развития сине-зелных водорослей важен фосфор, так как их клетки содержат его несколько больше, чем клетки зеленых и диатомовых. Особенно важно

соотношение его с азотом. Наиболее интенсивное развитие сине-зеленых водорослей отмечено при соотношении N:P =20:1.

Сине-зеленые водоросли для своего развития нуждаются в небольших количествах железа, марганца, кальция, натрия, калия и магния. Из микроэлементов необходимы для этой группы водорослей в первую очередь кобальт и молибден. Первый нужен для синтеза витамина B_{12}, в состав молекулы которого он входит; второй – азотфиксирующим видам (Гусева, 1965).

Кроме солевого питания, сине-зеленые водоросли нуждаются в готовых органических соединениях. В этой группе довольно много видов, способных питаться гетеротрофно. Источником углерода для них являются углеводы. Отсюда среди сине-зеленых – индикаторов сапробности – есть полисапробы, обитающие вблизи от места сброса сточных вод (Anabaena constricta, Oscillatoria lauterbornii), α – мезосапробы - полисапробы, обитающие в загарязненных водах меньшей степени (Spirulina jenneri, Pseudanabaena catenata), и довольно много β – мезосапробов – показателей средней степени загрязнения воды (Anabaena flos-aquae, Coelosphaerium dubium, Gloeotrichia pisum, Microcystis aeruginosa, Oscillatoria agardii и др.).

Сине-зеленые водоросли обладают высокой конкурентной способностью, выделяя в процессе метаболизма различные вещества, ингибирующего действия, включая токсические. В литературе достаточно широко описана способность сине-зеленых водорослей образовывать токсические вещества. Известно, что степень токсичности зависит от биологических особенностей и физиологического состояния продуцента. Наиболее токсичными они являются при массовом развитии в особенно теплые и засушливые годы в водоемах с большим запасом питательных веществ (Иванова, 1965). Токсичными видами в водоемах Псковской области являются Microcystis aeruginosa, Coelosphaerium kuetzingianum, Anabaena flos-aquae, A. lemmermanii, Aphanizomenon flos-aquae, Gloeotrichia echinulata, Oscillatoria tenuis и др.

В последние годы (Гольдин, Сиренко, 1998) выявлена способность сине-зеленых водорослей продуцировать ряд соединений, угнетающих вредных насекомых, таких как комнатная муха, колорадс-

кий жук, непарный шелкопряд и др. Использование этих природных пестицидов может оказаться предпочтительнее традиционных средств борьбы с вредителями.

Эвгленовые, желто-зеленые, криптофитовые и динофитовые водоросли – малочисленные отделы, относящиеся к группе так называемых флагеллят, или жгутиковых. Они имеют монадную или амебоидную структуру тела и представляют своеобразную группу низших растений, стоящих на границе растительного и животного мира, и поэтому названную еще в 19 столетии «порубежниками» (Водоросли…1989).

Эвгленовые водоросли обычно занимают четвертое место в систематических списках водорослей различных водоемов Европы, включая и нашу область. Большинство из них развивается в поверхностных и придонных слоях воды, многие приспособились к ползанию по дну. Некоторые эвгленовые ведут прикрепленный образ жизни на зоопланктерах, есть среди них и паразиты, живущие в кишечниках беспозвоночных животных, амфибий, на жабрах рыб (Асаул-Ветрова, 1978).

По данным Т.А. Сафоновой (1992), специфичные для планктона виды среди эвгленовых отсутствуют. Наиболее приурочены к планктонным группировкам только виды Strombomonas. Достигающий иногда высокой численности в планктоне озер и прудов Colacium vesiculosum является, по существу, эпипланктонным организмом.

По отношению к температурному фактору эвгленовые водоросли являются эвритермными. Такие виды, как Trachelomonas volvocina, Trachelomonas intermedia, Euglena acus, Phacus caudatus и др., в озерах Псковской области встречаются как летом при температуре 20 - 27^0С, так и зимой подо льдом, но значительной биомассы не образуют.

Большинство эвгленовых развивается при широкой амплитуде pH (4,5 –8,8), но оптимальной является 5, 5 – 7,0. Преобладают индифференты, но есть ацидофилы – Anisonema acinus, Astasia gracilis и алкалифилы – Astasia parvula (Анисимова, Виноградоа, 2003).

Эвгленовые водоросли довольно чувствительны к наличию в воде таких биогенных элементов, как аммонийный азот, фос-

фор, железо и марганец. Увеличение числа видов эвгленовых в составе биоценозов всегда указывает на усиление эвтрофикации водоема. Поэтому в списке водорослей- индикаторов состояния водоема эвгленовые водоросли занимают 3-е место, немного уступая зеленым и диатомовым. Преобладают в этой группе виды, характеризующие зоны повышенного загрязнения (альфа-бета-мезосапробы и альфа-полисапробы). Euglena deses, по данным О.В. Анисимовой и Е.Н. Виноградовой (2003), относится к изосапробионтам-организмам, живущим в водах, характеризующихся отсутствием фотосинтетиков и наличием инфузорий.

Как считает Т.А. Сафонова (1992), такое важное значение эвгленовых водорослей в индикации органического загрязнения водоемов связано с их физиологическими особенностями. Повышенная потребность в органическом веществе объясняется миксотрофным питанием зеленых форм и сапрофитным или голозойным питанием бесцветных эвгленовых водорослей.

Из *золотистых* водорослей (Chrysophyta) самым распространенным родом в планктоне псковских водоемов является Dinobryon,монадные клетки которого, лишенные оболочки, заключены в колбовидные домики, образованные клетчаткой, пропитанной углекислой известью.

Золотистые водоросли преимущественно холодолюбивые организмы, встречающиеся ранней весной или поздней осенью, а также зимой. Иногда вызывают «цветение» воды, придавая ей желтовато-коричневую окраску и неприятный запах. Нами такое явление было отмечено весной 1976 г. в озере Белогули (Пушкиногорский район). Наибольшее число золотистых водорослей (более 30 видов) выявлено Г.М. Лаврентьевой(1983) в рыбоводных озерах Пустошкинского района.

Кроме планкона, золотистые водоросли встречаются в бентосе и нейстоне. Среди бентосных видов наиболее известен Hydrurus, крупные кустиковидные колонии которого обитают в холодных текучих водах, прикреплясь к камням. Нами этот вид отмечен в источниках Старого Изборска, в реке Толбе.

Золотистые водоросли обитают преимущественно в чистой воде, поэтому используются в качестве индикаторов при сани-

тарно-биологическом анализе воды (Ветрова. 1989).

В отделе *динофитовые* (Dinophyta = Pyrrophyta) преобладают одноклеточные организмы с монадной структурой тела и наличием панциря, состоящего из пластинок и щитков. В водоемах Псковской области зарегистрировано 12 видов, относящихся к 4 родам: Gymnodinium, Glenodinium, Peridinium и Ceratium. Большой встречаемостью и численностью характеризуются только два вида: Ceratium hirundinella и Peridinium cinctum. Изредка они входят в состав руководящего комплекса летнего фитопланктона, достигая максимальной биомассы 3 г/м^3 (оз. Белая Струга).

Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) представляют собой небольшую (около 100 видов) своеобразную группу одноклеточных организмов монадной структуры. Их положение в системе органического мира до сих пор дискутируется. Раньше они объединялись вместе с динофитовыми в один отдел Pyrrophyta, основанием для чего являлась сходная окраска хроматофоров, запасной продукт крахмал, неодинаковые жгутики. По данным Д.К. Зерова (1972), криптофитовые отличаются от динофитовых наличием в составе пигментов фикобилинов (фикоцианина и фикоэритрина), уникальной органеллы – нуклеоформа, отсутствием полового процесса, что делает выделение их в самостоятельный отдел вполне оправданным.

В водоемах Псковской области обнаружено 4 вида криптофитовых, относящихся к одному роду Cryptomonas. Это типичные представители планктона, обитающие в небольших хорошо прогреваемых озерах. Два вида: Cryptomonas erosa и C. ovata являются показателями загрязненных вод (β –мезосапробами).

Желто-зеленые водоросли распространены в воде, почве, в наземных местообитаниях, включая толщу воздуха. Большинство из них пресноводные организмы, предпочитающие чистые воды с кислой реакцией (сфагновые болота, ямы на тофяниках, заболоченные лесные озера и др).

Это преимущественно эвритермные организмы, предпочитающие теплые сезоны. В водоемах нашей области они малочисленны (около 10 видов), образуют небольшую биомассу, очень редко входят в состав доминирующего комплекса. Наиболее ча-

сто в наших водоемах встречаются виды Tribonema.

По данным Н.П. Масюк (1989), эта группа водорослей намного разнообразнее и обильнее представлена в почвах разных типов. Есть аэрофильные виды, поселяющиеся на стволах деревьев, стенах домов, вызывая их позеленение. Довольно разнообразны эпифитные желто-зеленые водоросли, обитающие на высших водных растениях и сфагновых мхах, эпизоиты, – живущие на корненожках, ракообразных, коловратках, и эндофиты, произрастающие в водоносных клетках сфагновых мхов, в черешках листьев ароидных и др. В целом эта небольшая група водорослей характеризуется широкой экологической амплитудой.

Самыми крупными пресноводными водорослями являются *харовые* (Charophyta). Это донные водоросли, по внешнему виду их слоевища похожи на хвощи. Длина таллома составляет обычно 20-30 см, но может достигать и 1–2 м (Паламарь-Мордвинцева, 1989). Произрастают эти водоросли вместе с высшими водными растениями, поэтому являются объектами изучения геоботаники. Наибольшее зарастание харовыми водорослями выявлено в озерах Мальском, Посадниковском, Белогули, Велье, Островито и др.

Поселяются харовые водоросли на иловых грунтах обычно на глубине 1–5м. Предпочитают чистую спокойную воду с умеренной температурой. Для многих требуется повышенное содержание в воде извести, что связано с особенностями строения оболочки (наружный слой состоит из каллозы, в которой отлагается углекислая известь). Пределы pH довольно широкие 5,2 – 9,8.

Сырой вес харовых водорослей колеблется в пределах 2–10 кг на 1м^2. Рыбами эти растения не поедаются из-за наличия плотных клеточных оболочек, покрытых снаружи слоем углекислой извести. В небольших количествах харовые водоросли потребляются плотвой, красноперкой, золотистым карасем, возможно, благодаря тому, что на их слоевищах произрастает множество эпифитных водорослей и бактерий, служащих кормом для беспозвоночных, поедаемых рыбами (Паламарь-Мордвинцева, 1989).

Молодь рыб, а также другие мелкие животные в зарослях харовых водорослей находят себе защиту. Широко используют

эти водоросли водоплавающие птицы, особенно в период осенних перелетов. Чаще всего птицы потребляют ооспоры (зиготы) водорослей, богатые крахмалом и жиром.

Методы сбора и изучения водорослей

Выбор метода зависит от типа водоема, задач исследования, наличия оборудования. В этой главе рассмотрены самые простые доступные методы сбора проб различных альгоценозов: фитопланктона, фитобентоса, перифитона, аэрофитона, эдафона и методы количественного учета водорослей.

Методы сбора проб фитопланктона

Для изучения качественного состава фитопланктона используют специальные планктонные сети, различной конструкции, основой которых является конический мешок, изготовленный из мельничного шелкового или капронового сита № 77 (5929 ячей в 1 см^3) или № 64 (1156 отверстий на 1см^2).

Узкое выходное отверстие конусовидного мешка плотно прикрепляется к стаканчику, имеющему выводную трубку, закрытую краном или зажимом Мора. С поверхности водоема зачерпывают воду кружкой определенного объема и выливают ее в сетку, слегка опущенную в воду. Если через планктонную сеть пропустить строго определенный объем воды (50 –100л), то эти пробы позднее можно использовать не только для выявления видового состава водорослей, но и их количества.

Сконцентрированную пробу фитопланктона из стаканчика через выводную трубку сливают в заранее приготовленную чистую баночку, к которой приклеивают специальную этикетку. На ней пишут название водоема, время сбора, количество пропущенной воды и фамилию сборщика. Если нет возможности изучать пробы в живом состоянии, их незамедлительно следует зафиксировать, так как в ее составе всегда много планктонных животных. Пробы фиксируют формалином до слабого запаха или ра-

створом Утермеля. Рецепт его приготовления следующий: 10 г йодистого калия растворить в 20 мл дистиллированной воды, прибавить 5 г кристаллического йода, после полного его растворения внести 5 г уксуснокислого натрия. Пробы фиксировать до цвета крепкого чая. Если в раствор добавить еще несколько капель формалина, то пробы могут сохраняться до 3-х лет.

Для количественного исследования планктонных водорослей лучше использовать осадочный метод. Суть его заключается в том, что проба воды объемом 0,5 л, полученная простым зачерпыванием с поверхности или с помощью специального прибора – батометра (рис. 22) с определенных горизонтов (1-3-5м), после фиксации отстаивается в темноте в течение 1-2-х недель. После чего с помощью сифона (резиновая трубка, конец которой закрыт мельничным ситом в несколько слоев), аккуратно отсасывают воду, чтобы не допустить нарушения осадка. Затем оставшуюся часть воды с осевшими водорослями переливают в меньшую посуду. Оптимальная концентрация пробы – 20 мл.

Методы сбора проб фитобентоса

Для изучения видового состава фитобентоса достаточно извлечь на поверхность некоторое количество донного грунта. На мелководье это можно сделать с помощью ведерка или стакана, прикрепленного к палке, а с глубины с помощью специального оборудования: драги, дночерпателя, илососа Перфильева и др. (рис. 23).

Для отбора количественных проб нужен специальный прибор –микробентометр, основная часть которого представляет собой латунную трубку. Наиболее совершенным является микробентометр Травянко и Евдокимовой (Масюк, Радченко, 1989) (рис. 20). Его длина 30-35 см, внутренний диаметр 5-6 см, на основании которого рассчитывают площадь внутреннего сечения трубки. На верхнем конце микробентометра находится автоматически работающий клапан стабилизатора. Трубку с открытой крышкой на мерной веревке опускают на дно. Под действием закрепленного на приборе груза трубка врезается в толщу дна, при этом клапан герметически запирает верхнее отверстие. Потянув за веревку, прибор извлекают на поверхность. Чтобы не выпадал грунт, нижнюю часть трубки при выходе из воды

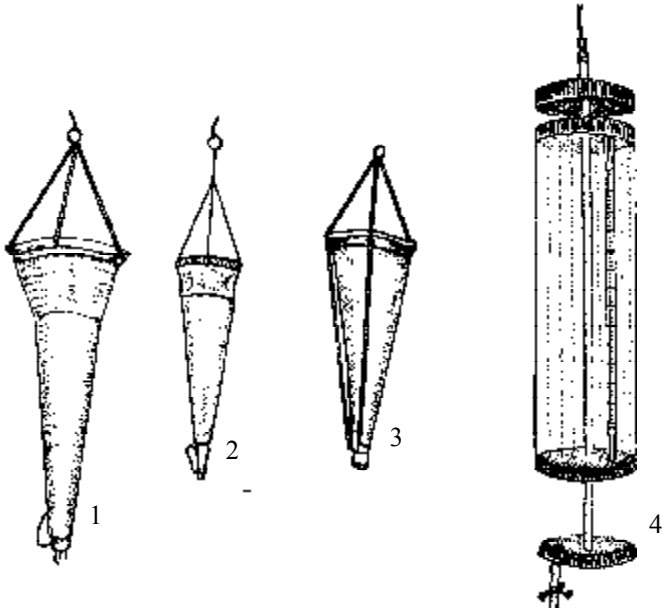


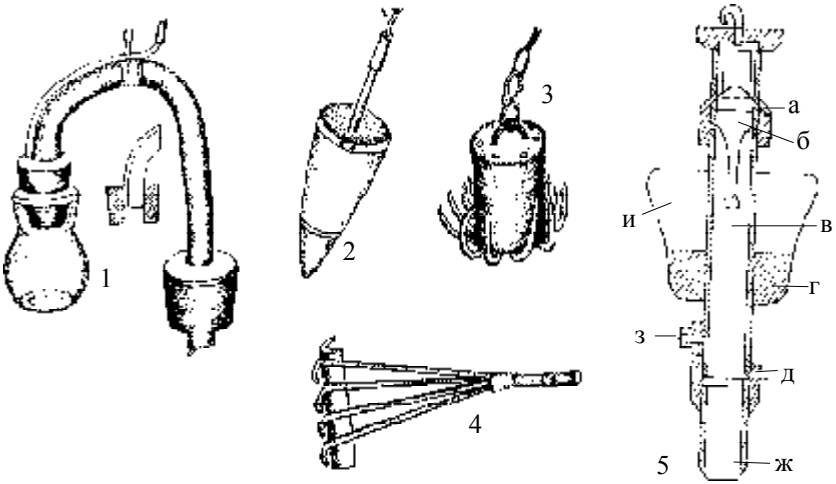
Рис. 22. Приборы для сбора проб фитопланктона
1-3 - сети Апштейна; 4 - батометр Рутнера

следует закрывать ладонью. Затем верхний слой воды выливают через боковой патрубок, а монолит грунта с остатками воды переносят в приготовленную посуду, предварительно замерив его объем.

Рис. 23. Оборудование для сбора проб фитобентоса и перифитона
1 - илосос Перфильева; 2 - ведро для ила; 3 - "кошка"; 4 - грабельки; 5 - микробентометр Травянко и Евдокимовой: а- клапанная коробка, б- клапан, в- основное тело микробентометра, г-свинцовый груз, д-переходная муфта, ж- трубчатый нож, з-штуцер для слива придонного слоя воды, и-лопасти стабилизатора

Методы сбора наземных и почвенных водорослей

Хорошо заметные скопления наземных водорослей различной окраски на деревьях, стенах домов, сырой почве и т.д. собирают вместе с субстратом в бумажные стерильные пакеты или стеклянные банки, заполенные слабым раствором формалина.



Сбор почвенных водорослей предусматривает соблюдение общих правил микробиологического исследования почвы: 1) отбор средней пробы; 2) соблюдение стерильности; 3) правильное этикетирование и хранение образцов; 4) описание рельефа местности и растительности; 5) точная характеристика почвы и ее анализ. Для пашни следует указать также агротехнику.

Для поверхностных разрастаний почвенных водорослей перед взятием образцов определяется степень проективного покрытия. Образец почвы в виде поверхностного слоя площадью 10-50 см^2 и толщиной около 1 см аккуратно снимают в наиболее типичном участке.

Пробы берут стерильными инструментами – ножом, совком, ложкой. Вместо стерилизации, которую обычно проводят спиртом, можно использовать многократное втыкание ножа в исследуемую почву.

Образцы почв и водорослей помещают в стерильные пакеты из прочной бумаги. Для перевозки их обычно складывают в ящики или коробки. На каждом пакете должна быть этикетка с указанием номера образца, горизонта взятия пробы, даты сбора и фамилии сборщика.

Для прямого счета водорослей пробы помещают в пробир-

ки или склянки и фиксируют 4 % формалином. Если за единицу почвы принимается 1 г, то почву перед фиксацией высушивают до воздушно-сухого состояния, если за единицу принимается 1 $см^3$, то среднюю пробу фиксируют без высушивания.

В связи с тем, что непосредственное определение видов в почвах под микроскопом в обычных препаратах очень затруднено и не дает представления о составе видов, главным методом выявления почвенных водорослей является метод культур. Почвенные водоросли выращивают на свету непосредственно на почве или в минеральной питательной среде в стерильных чашках Петри.

Почвенные культуры увлажняют дистиллированной водой или питательным раствором, используя часто стерильные покровные стекла, которые прижимают к почве пинцетом или стеклянной палочкой. Через 4 –5 дней стекла покрываются водорослями, и их можно непосредственно изучать с помощью микроскопа.

Водные культуры почвенных водорослей выращивают в колбах на питательных средах, содержащих все необходимые элементы, а также почвенную вытяжку. Из питательных растворов наибольшее распространение имеет раствор Бристоль в модификации Голлербаха (Голлербах, Штина,1969): $NaNO_3$ - 0,25г, KH_2PO_4 - 0,25г, $MgSO_4$ – 0,15г $CaCl_2$ - 0,05г, NaCl – 0,05г, Fe_2 Cl_6 – следы (3 капли 1 % -го раствора), вода –1000 мл.

Почвенную вытяжку готовят следующим образом: 1 весовую часть воздушносухой просеянной почвы взбалтывают с 4-мя частями дистиллированной воды 5 минут и отфильтровывают. В качестве питательной среды не годится вытяжка из кислой почвы и глубоких горизонтов.

Готовые питательные среды автоклавируют и засевают свежей или воздушно-сухой почвой.

Для выделения чистых культур водорослей обычно используют агаровые культуры, т.е. почвенный образец (10–20 мг) высевают на агаризованную почвенную вытяжку или питательный раствор (2%-й агар).

При выращивании почвенных водорослей любым способом всегда, кроме водорослей, вырастает протонема мхов, напоминающая нитчатые зеленые водоросли. Отличить ее можно по мел-

козернистым хлоропластам, косым перегородкам и коричневой окраске клеточных стенок.

Методы количественного учета водорослей

Количественный учет включает определение численности водорослей и их биомассы. Для этой цели существуют специальные приборы: штемпель-пипетка, счетная камера Ножотта, счетная камера Горяева и др. Для вычисления биомассы и определения видов необходимо проводить измерения размеров водорослей, которое осуществляется с помощью объект- и окуляр-микрометров (рис. 21).

Численность водорослей выражается количеством клеток, колоний, нитей или экземпляров в объеме (1 л) или площади. Расчет численности фитопланктона (или культуральной суспензии водорослей) в 1 л производят по формуле: $N = kn\left(\frac{A}{a}\right)v\left(\frac{1000}{V}\right)$,

где N –количество организмов в 1 л; k – коэффициент, показывающий во сколько раз объем счетной камеры меньше 1 см^3; n – количество организмов, обнаруженных на просмотренных квадратах; A – количество квадратов на счетной пластинке (камере); a –количество квадратов, на которых производился подсчет водорослей; V – первоначальный объем отобранной пробы, v – объем сгущенной пробы. Для определения численности планктонных водорослей обычно используется камера Нажотта объемом 0,01 см^3.

Расчет численности бентоса и перифитона ведут на 10 см^3 поверхности субстрата по формуле: $N = \frac{n \cdot 10v}{S} \cdot 10$, где N – количество организмов на 10 см^3 поверхности субстрата; n – число организмов в просчитанной капле объемом 0,1 см^3; v – объем пробы (см^3); S – площадь сечения трубки в микробентометре (для бентосных проб) или площади поверхности субстрата, с которого смыты водоросли обрастаний.

Показатели биомассы определяют с помощью счетно-объемного метода. Для этого тело водоросли приравнивается к какому-нибудь геометрическому телу. На основании размеров опре-

деляется по соответствующим формулам объем клетки (средние данные), который затем умножается на численность данного вида в конкретной пробе. Иногда пользуются готовыми объемами, которые приводятся в литературе. Этот метод является самым распространенным в гидробиологических исследованиях.

Словарь терминов, использованных в тексте

Абиотические (от греч. а –отрицат. частица и *bioticos*-жизненный, живой) – совокупность неорганических условий (факторов обитания организмов).

Абсорбция – поглощение вещества или энергии всей массой поглощаемого тела.

Автотрофы (от греч. *autos* – сам и *trophe* – пища) - организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических соединений с использованием энргии света или энергии, освобожденной при химических реакциях.

Автохтонный (от греч. *autos* – сам и *chton*–земля) –возникший в данном месте.

Агротехника (от греч. *agros* –поле)– система приемов возделывания сельскохозяйственных культур (подготовка почвы, севооборот, внесение удобрений, уход за растениями и др.); технология растениеводства.

Адаптация (от лат. *adaptatio* – приспособление) - эволюционно возникшее приспособление организма к условиям среды, выражающееся в изменении его поведения, внешних и внутренних особенностей и обеспечивающее ему успех в конкуренции с другими видами и особями одного вида.

Азотфиксация – связывание молекулярного азота атмосферы и перевод его в азотистые соединения, доступные для использования другими организмами.

Аккумуляция (от лат. *accumulatio* – собирание в кучу, накопление) – процесс накопления веществ.

Аллелопатия (от греч. *allelon* – взаимно и *pathos* - страдание, испытываемое воздействие) – влияние совместно проживающих организмов разных видов друг на друга посредством выделения продуктов жизнедеятельности во внешнюю среду.

Аллохтонный (от гр. *allos* - другой, иной, «инородный» и *chton* – земля) – возникший в другом месте

Альгология (от лат. *alga*- водоросль) – раздел ботаники, изучающий водоросли.

Альгоценоз (от лат. *альго*- и греч. *koinos* – общий) –сообщество водорослей.

Амебоидный – тип морфологической структуры водорослей. Характерен для одноклеточных организмов, не имеющих клеточной стенки и способных к амебоидному движению. То же *ризоподиальный* (от греч. *rhiza* – корень и *pus* – род. падеж *podos* – нога)

Антагонизм (от греч. *antagonisma* – спор,борьба) – взимоотношения микроскопических организмов, при котором один вид задерживает или полностью подавляет рост другого.

Антибиотики (от греч. *anti* –против и *bio* –жизнь) - вещества, выделяемые некоторыми микроорганизмами, способные оказывать губительное действие на другие организмы.

Арогенез (ароморфоз) (от гр. *airo* - поднимаю и *morphosis* – форма, образец) – 1)усложнение организации и функций организмов в процессе эволюции, дающее им возможность расширить использование внешней среды; 2) приспособление общего характера, в результате которого биологический таксон поднимается на принципиально новую, более прогрессивную ступень развития.

Ассоциация (от лат. *associatio* – соединение) - основная единица классификации растительных сообществ, характеризующаяся однородностью видового состава, определенным соотношением жизненных форм,продуктивностью и другими признаками, сложившимися в сходных условиях существования.

Ауксины (от греч. *auxo*- выращиваю, увеличиваю) – гормоны роста, физиологически активные вещества растений.

Ацидофилы – (от лат. *acidus* – кислый и греч. *phileo* – люблю) –организмы, способные существовать в условиях значительной кислотности среды.

Ацидофобы – (от *acidus*- и греч. *phobos* – страх) организмы, которые не переносят значительной кислотности и развиваются только в нейтральной или щелочной среде.

Аэрофиты (от греч. *aer*- воздух) - водоросли, слоевища которых находятся в воздушной среде.

Бентос (от греч. *benthos* – глубина) – совокупность организмов,обитающих на грунте и в грунте морских и континентальных водоемов. Подразделяется на растительный (фитобентос) и животный (зообентос).

Биомасса – количество живого вещества, выраженное в единицах массы (веса), приходящееся на единицу площади или объема.

Биогены – химические элементы, постоянно входящие в состав организмов и необходимые им для жизнедеятельности.

Галофилы (от греч. *hals* – соль и *…фил)* – организмы, предпочитающие местообитания с повышенным количеством солей.

Галофобы (от греч. *hals* – соль и *fobos* – страх) - виды, не выносящие повышенной солености среды.

Гелиофиты (от греч. *helios* – Солнце и *phyton* – растение) – светолюбивые растения солнечных местообитаний.

Геоботаника (от греч. *ge* – Земля и *botane* - растение, трава) – наука о растительных сообществах и закономерностях их распространения по земному шару.

Гетеротрофный (от греч. *heteros*– иной, другой и *trophe* –пища) – организм, способный питаться готовыми органическими веществами и неспособный синтезировать их из неорганических.

Гидробиология (от греч. *hydor* –вода и *… биология*) - комплексная биологическая наука, раздел экологии, изучающий водные экосистемы и слагающие их компоненты.

Гиперосмотические (от греч. *hiper* – над, сверх и *osmos* – толчок, давление) – организмы с высоким осмотическим давлением.

Гомойогидрические (от греч. *homoios* -одинаковый, подобный и *hydor* –вода) - водоросли, способныеподдерживать содержание воды в клетках на относительно постоянном уровне.

Гумификация – процесс превращения органических остатков в ходе биохимических реакций при затрудненном доступе кислорода в темноокрашенные высокомолекулярные вещества, в основном в гуминовые и близкие к ним кислоты.

*Детрит (*от лат. *detritus*- истертый) – мелкие органические частицы (остатки разложившихся животных, растений, грибов с содержащимися в них бактериями), осевшие на дно водоема или взвешенные в толще воды.

Доминант (от лат. *dominans,* род. падеж *dominantis* – господствующий) – вид, количественно преобладающий в данном сообществе.

Жизненная форма – это внешний облик организма, комплекс морфологических, анатомических, физиологических и поведенческих признаков, в которых отражается его приспособленность к условиям внешней среды.

Ингибитор (от лат. inhibeo – сдерживаю, останавливаю) - 1)вещество, выделенное организмом, замедляющее развитие других особей того же или других видов; 2) вещество, замедляющее протекание химических реакций; 3) вещество, тормозящее различные биологические процессы, например, рост растений.

Катагенез (от греч. *kata*-приставка, означающая движение сверху вниз, и *…генез*) - регрессивная эволюция, связанная с переходом организмов в упрощенную экологическую среду и ведущая к общему снижению их организации.

Климакс (от греч. *klimax* – лестница) – заключительное, относительно устойчивое состояние растительного покрова, возникающее в процессе смены сообществ и соответствующее условиям данной местности.

Комменсализм (от лат. *com* – с, вместе и *mensa* – стол, трапеза)-сотрапезничество, форма симбиоза, постоянное или временное сожительство особей, при котором один из партнеров извлекает из другого одностороннюю пользу, не причиняя хозяину вреда; нахлебничество.

Конкуренция (от лат. *concurro* – сбегаюсь, сталкиваюсь, соперничество) - взаимоотношения между организмами, соревнующимися за одни и те же ресурсы внешней среды при недостатке последних.

Криофилы (от греч. *kryos*- холод и *phyleo*- люблю) организмы, обитающие в условиях устойчиво низких температур.

Ксерофиты (от греч. *xeros* – сухой и *phyton* – растение) - растения сухих мест обитания, имеющие ряд приспособлений к перенесению перегрева и обезвоживания.

Литораль (от лат.*litoralis* – береговой) – зона морского дна, затопляемая во время прилива и осушаемая при отливе. В озерах – прибрежная зона до глубины 5–7 м, обычно занятая зарослями макрофитов и потому наиболее богатая жизнью.

Макрофиты (от греч. *makros*- большой, длинный и *-phyton*- растение) – растения, величина которых больше 500 мкм. Обычно так называют высшие водные растения.

Мезотермные (от греч. *mesos* – средний, промежуточный и *therme* – тепло) – организм, предпочитающий умеренные температуры.

Метаболиты (от греч. *metabole*-перемена, превращение) – промежуточные продукты обмена веществ в живых клетках.

Миксотрофы (от греч. *mixis* – смешение и *trophe* – пища,питание) - организмы со смешанным питанием: неорганическими и органическими веществами.

Морфотип – (от греч. *morphe* – вид, форма) – резко выделяющаяся по внешнему виду группа фенотипов внутри вида или популяции.

Мутуализм – (от лат. *mutuus* – взаимный) – форма симбиоза, при которой 1)оба различных организма получают относительно равную пользу; 2)возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внешней средой; 3)оба партнера (или один из них) не могут (не может) существовать без сожителя.

Неритический – организм, обитающий в прибрежной, относительно мелководной части (до 150 –200 м) морской пелагиали.

Облигатный (от лат. *obligatus* –обязательный, непременный) – постоянно встречающийся, обязательный.

Оксигенный фотосинтез - фотосинтез с выделением кислорода.

*Осмос (*от греч. *osmos* - толчок, давление) – перемещение воды в раствор через полупроницаемую мембрану, отделяющую раствор от воды.

Паренхиматозный (от греч. *parenchyma* – налитое рядом) – объемный тип структуры слоевища водорослей, возникший в результате деления клеток в разных направлениях и характеризующийся дифференциацией клеток в зависимости от положения в слоевище, т.е. тканевой тип.

Паразитизм (от греч. *para* – возле, мимо, вне; *sitos* – хлеб, пища; *parasitos*- нахлебник) - форма взаимоотношений двух организмов различных видов, при которой один из них (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания или источника пищи без его умерщвления.

Пелагиаль (от греч. *pelagos*-море) – толща моря или озера, служащая средой обитания видов, не связанных с дном водоема.

Планктон (от греч. *planctos* – блуждающий) – совокупность организмов, обитающих в толще воды и неспособных противостоять переносу течением.

Пойкилотермные (от греч.*poikilos* – различный, переменчивый и *therme* –тепло) – организмы, не имеющие специальных приспособлений к регуляции температуры, кроме как изменения состояния (анабиоз, изменение суточной активности и др.).

Пойкилоксерофиты (от греч . *poikilos* и *xeros* – сухой) – растения сухих местообитаний, не имеющие специальных приспособлений для регуляции влаги.

Полидоминантные (от греч. *polys* –многочисленный, обширный и лат. *dominantis* – господствующий) – сообщества с большим числом доминантов.

Почвенный раствор – жидкая часть почвы; вода с растворенными газами, минеральными и органическими веществами. Находится в пленочной, капиллярной и гравитационной (передвигается под влиянием силы тяжести) формах.

Продукция (от лат. *productio*, – произвожу, создаю) – прирост массы особей в течение определенного интервала времени на определенной площади.

Показатель интенсивности продуцирования *P/B коэффициент* - отношение прироста биомассы (продукции) за исследуемый промежуток времени к ее средней величине за тот же срок.

Прокариоты (от лат. *pro* –перед, раньше, вместе и греч. *karyon* –ядро) - древние организмы, не имеющие ограниченного мембраной ядра (а также хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей).

Псевдопаренхиматозный (от греч. pseudos – ложь и *parenchyma* – основная ткань)- *ложнотканевой*; объемный тип структуры слоевища водорослей, образующийся в результате переплетения и объединения слизью нитчатых структур (у красных водорослей).

Реофильные (от греч. *rheos* – течение, поток и *phyleo* – люблю) - организмы, приспособленные к обитанию в текучих водах, реках, ручьях, приливной зоне и т.п.

Самоочищение воды (почвы) – ликвидация загрязнения абиотическими факторами среды и в ходе жизнедеятельности природных организмов.

Сапробность (от греч. *sapros* – гнилой) 1) степень насыщенности воды разлагающимися органическими веществами; 2) физиолого-биохимические свойства организмов, обусловливающие их способность обитать в воде с тем или иным содержанием органических веществ, поступающих в водоемы с хозяйственно-бытовыми сточными водами.

Сарциноидный (от лат. *sarcina* – связка, тюк) тип морфологической структуры одноклеточных и колониальных водорослей, неподвижных в вегетативном состоянии, состоящий из скоплений клеток после деления их в различных плоскостях.

Симбиоз (от греч. *symbiosis* – совместная жизнь) – различные формы существования разноименных организмов, составляющих симбионтную систему.

Симбиогенез (от греч. *simbiosis* – совместная жизнь и *genesis* – происхождение, возникновение) – гипотеза о происхождении организмов путем симбиогенеза.

Стагнофильные (от лат. *stagnum* –стоячая вода) – обитатели водоемов со стоячей водой.

Стенобионт (от греч. *stenos* – узкий) – организм, требующий строго определенных условий существования.

Стигма (от греч. *stigma* – метка, пятно)- глазок -окрашенный в красный цвет участок хроматофора у подвижных водорослей, выполняющий функцию светового раздражения.

Стимулятор (лат. *stimulus*-остроконечная палка, которой погоняли животных, стрекало) – физиологически активное вещество.

Субстрат (от позднелат. *substratum* –подстилка, основа)- основа, к которой прикрепляются неподвижные организмы (для микроорганизмов и растений одновременно является питательной средой).

Сукцессия (от лат. *successio* –преемственность, наследование)- последовательная смена видов, биоценозов, преемственно возникающих в одном биотопе под влиянием природных факторов или под воздействием человека.

Таксон (от греч. *taxis* –расположение, строй) –конкретная группа организмов, связанная определенной степенью родства и относящаяся к определенной таксономической (систематической) категории (вид, семейство, отдел и пр.)

Таллом (слоевище) (от греч. *thallos* –молодая ветка, росток, побег) –вегетативное тело водорослей (а также слизевиков, грибов, лишайников и некоторых моховидных), не разделенное на органы.

Терморегуляция (от греч. *therme* –тепло и лат. *regulo* –упорядочиваю, регулирую) –1) совокупность физиологических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела; 2) активное избегание высокой или низкой температуры.

Термофилы (от греч. *therme* –тепло и *phyleo* –люблю) –организмы, нормально существующие и размножающиеся при температуре выше 45^0С (гибельной для большинства живых существ).

Турбулентное движение -беспорядочное вихревое движение бульших или мйньших частиц воды, возникающее от механического действия ветра или от переслаивания воды при охлаждении и испарении.

Фаготрофия –(от греч. *phagos* –пожиратель и *trophe* –пища, питание) –активное захватывание и поглощение микроскопических объектов.

Ценобий (от греч. *koinobios* –совместная жизнь) –колония с постоянным для каждого вида количеством клеток в течение всей жизни. Рост ценобия происходит за счет роста клеток, а не их деления.

Эврибионты (от греч. *eurys* – широкий)- организмы, способные существовать при широких изменениях факторов окружающей среды.

Эвтрофирование (эвтрофикация) водоемов (от греч. *eutrophe* –хорошее питание)-повышение уровня первичной продукции благодаря увеличению в них концентрации биогенных элементов, главным образом, азота и фосфора.

Эдафон –(от гр. *edaphos*- почва) – совокупность почвенных организмов.

Эукариоты (от греч. *eu* –хорошо, полностью и *karyon* – ядро) – организмы, клетки которых содержат оформленное мембраной ядро, или ядерные.

Список литературы

Авакян А. А. Эволюция паразитизма // Изв. АН ССР. 1970. № 2. Сер. биолог. С. 246–255.

Аксенова Е.И., Богучарская Г.И., Зозулина М.И. Роль фито- и бактериопланктона в питании доминирующих ветвистоусых ракообразных Нижнего Дона // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5. № 5. С. 41–48.

*Алеев Ю.*Г., *Хворов С.А.* Плавучесть как функция жизненных форм гидробионтов // Гидробиол. журн. 1985. 21. № 6. С. 24–28.

Алекин О.А. и др. Руководство по химическому анализу вод суши. Л. 1970. 269 с.

Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в ризосфере преобладающих растений лесных биогеоценозов // Экология. 1972. №1. С. 45-48.

Андреюк Е.И., Коптева Ж.П. Занна В.В. Цианобактерии. Киев. 200 с.

Анисимова О.В., Виноградова Е.Н. Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) водоемов Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского (Московская область) // Бюлл. Москов. о-ва испыт. природы, отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С.48–53.

Асаул–Ветрова З.И. Экологические особенности эвгленовых водорослей и закономерности распределения их на территории Украины //Проблемы гидробиол. и альгологии. Киев. 1978. С. 28-48.

Афанасьев Е.А., Ястремский В.В. Подледная вегетация сине-зеленых водорослей в Алольских озерах // Продуктивность и рыбохоз. освоение вод. Псков. обл. Сб. науч трудов ГосНИОРХ. Л. 1982. Вып. 185. С. 137- 145.

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Водоросли –индикаторы в оценке качества окружающей среды. М. 2000. 150 с.

Беклемишев К.В., Петрикова И.В., Семина Г.И. О причине плавучести планктонных диатомовых // Тр. Инст. Океанологии АН СССР. 1961. 51. С.33–35.

Березкина Н.Б., Гарштейн В.П и др. Теоретические основы автоматической классификации фитопланктона на примере Белого моря// Океанология. 1975. Т. 15. Вып. 1 С.181–185.

Богдановский Г.А. Химическая экология. М. 1994. 237 с.

Брагинский Л.П. О соотношении между составом прудового фитопланктона и проялением его «потребности» в биогенных элементах // Первичн. продукция морей и внутр. вод. Минск. 1981. С.139–147.

Бурлакова З.П., Кондратьева Г.М., Хайлов К.М. Выделение и поглощение растворенных органических метаболитов водорослями // Эколог. физиология морских планктон. водорослей. Киев. 1971. С.93 –136.

Быковский В.И. Характеристика движения воды и размножение водорослей //Гидробиол. журн. 1984. Т.20. № 4. С. 39–44.

Варенко Н.И., Мисюра А.В. Роль фитопланктона в биогеной миграции микроэлементов в Днепродзержинском и Запорожском водохранилищах // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21. № 4. С. 39–44.

Васильчук Т.А., Клоченко П.Д. Компонентный состав растворенных органических веществ некоторых притоков р. Днепр и его взаимосвязь с развитием планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. № 5. С. 101–114.

Ведерников В.И., Сергеева О.М., Коновалов Б.В. Экспериментальное изучение зависимости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания // Экосистемы пелагиали Черного моря. М. 1980. С. 140 – 157.

Величко И.М. Эколого-физиологическая характеристика зеленых нитчатых водорослей как фактора формирования продукции органического вещества и качества воды // Гидробио. журн. 1981. Т. 17. № 3. С. 121–122.

Величко И.М. Экологическая физиология зеленых водорослей. Киев 1982. 198 с.

Ветрова З.И. Бесцветные эвгленовые водоросли Украины. Киев. 1980.

Ветрова З.И., Царенко П.М. Водоросли водных местообитаний // Водоросли. Справочник. Киев. 1989. С.118–125.

Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрения прудов. М. 1965. 272 с.

Виноградова К.Л. Проблема жизненных форм у морских водорослей // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С 454–461.

Водоросли. Справочник. Киев. 1989. 608 с.

Воробьев В.И. Применение микроэлементов в рыбоводстве и некоторые методические аспекты изучения этой проблемы // Роль микроэлементов в жизни водоемов. М. 1980. С. 5–23.

Воронкова Е.А. Эпифитные водоросли на Betula pendula (Betulaceae) и Tilia cordata (Tiliaceae) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 40–43.

Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М. 1981. 80 с.

Геворгиз Р.Г. Светозависимое содержание пигментов в микроводорослях. Нестационарный процесс// Альгология. 1998. Т. 8. № 1. С. 69–74.

Генкель П.А. Физиология растений с основами микробиологии. М. 1962. 534 с.

Гладышев М. И. Нейстон континентальных водоемов // Гидробиол. журн. 1986. Т.22. № 5. С. 12–19.

Голлербах М.М., Полянский В.И. Пресноводные водоросли и их изучение //Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951. Вып. 1. 200 с.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л. 1969. 228 с.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Экология почвенных водорослей. М. 1976. 141 с.

Голубев Б.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1 . С. 3–10.

Гольдин Е.Б., Сиренко Л.А. Синезеленые водоросли как продуценты природных пестицидов // Альгология. 1998. Т. 8. № 1. С. 102–103.

Гортинский Г.Б. Аллелопатия в биоценологии // Бюлл. МОИП, отд. биолог. 1963. Т. 68. Вып. 6. С. 10-16.

Горюнова С.В. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли Oscillatoria splendula. М. 1950. 159 с.

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

Горюнова С.В., Максудов Т.У. Потребность в кобальте у некоторых азотфиксирующих сине-зеленых водорослей // Микробиология. 1971. Т.40. № 2. С. 297–304.

Горюшин В.А., Чаплинская С.М. Вирусы сине-зеленых водорослей // Актуальные проблемы биологии сине-зеленых водорослей. М. 1974. С. 9–17.

Громов Б.В., Мамкаева К.А. Электронно-микроскопическое изучене паразитизма бактерии Bdellovibrio chlorellavorus на клетках зеленой водоросли Chlorella vulgaris // Цитология. 1972. Т. 14. № 2. С. 256–261.

Громов Б.В. Микроорганизмы – паразиты водорослей. Л. 1976. 160

с.

Грушко Л.М. Токсические вещества органического происхождения в промышленных водах и проблемы санитарной охраны водоемов // Гигиена и санитария . 1971. № 10. С. 82–85.

Гуревич Ф.А., Христенко Н.Г. О взаимоотношениях между сине-зелеными, зелеными водорослями и другими гидробионтами // Изв. Сиб. Отделения АН СССР. 12. Серия биол.-мед. Наук 1965. 3. С. 14–20.

Гусева К.А. "Цветение" воды, его причины и меры борьбы с ним // Труды Всесоюз. гидробиол. общ. 1952. 4. С. 3 –92.

Гусева К.А., Ильинский А.Л. О забивании рыболовных сетей диатомовой водорослью Melosira italica в период зимнего “цветения” Рыбинского водохранилища // Труды ВГБО. 1959. Т. 59. С. 126–130.

Гусева К.А. Роль сине-зеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития // Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.-Л. 1965. С. 12-32.

Гусева К.А. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона // Растительность волжских водохранилищ. М.-Л. 1966. С. 64–76.

Гусева К.А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей // Гидробиол. журн. 1968. Т.4. № 3. С. 3–9.

Гусев М.В. Сине-зеленые водоросли // Микробиология. 1961. Т.15. № 6. С. 1108–1128.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л. 1985. 244с.

Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л. 1981. 212 с.

Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР. Их фауна и флора. М. 1961. 599 с.

Заварзина Н.Б., Проценко А.Е. О лизисе культур Chlorella pyrenoidosa // ДАН СССР. Т. 122. № 5. С. 936 .939.

Зайцева И.И. Экспериментальное изучение влияния тяжелых металлов на планктонные водоросли // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 33–41.

Зайцев Ю.И. Морская нейстонология. Киев. 1970. 264 с.

Зенова Г.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Учебное пособие. М. 1990. 79 с.

Зеров Д.К. Очерк филгении бессосудистых растений. Киев. 1972. 315

с.

Зубку В.П. Видовой состав фитобентоса оз. Красного // Водоросли водоемов Молдавии. Кишинев. 1974. С. 43-53.

Еленкин Е.Е. Сине-зеленые водоросли СССР. Общая часть. М.-Л. 1936. 679 с.

Елизарова В.А. Влияние зоопланкона на суточный прирост биомассы фитопланктона в мезотрофном водоеме (Рыбинское водохранилище) //Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 50–59.

Капутерко С.А. О химическом составе вод Псковско-Чудского озера // Сырьевые ресурсы Псковско-Чудского озера и их рацион. использов. Л. 1975. С.28–32.

Карпезо Ю.И. Основные закономерности распределения фитобентоса в необлицованных каналах юга УССР // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. Киев. 1976. С. 112–130.

Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л. 1980. Т.1. 657 с.

Коган Ш.И., Любезнов Ю.Е., Садыков Х.С. Фитопланктон и фитобентос Хаузханского водохранилища на Каракумском канале // Гидробиол. журн. 1973. Т.15. № 6. С. 12-20.

Кожова О.М. О подледном «цветении» озера Байкал // Бот. журн. 1959. Т.51. №2.

Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью // Биология и экология водных организмов. Л. 1986. С. 36–41.

Костяев В.Я., Ягодка С.Н., Соколов В.А. Чувствительность Anabaena spiroides к цинку и кобальту // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 2. С. 89–92.

Крупаткина Д.К. Влияние интенсивности света на размеры клеток планктонных водорослей при адаптации к свету // Океанология. 1980. Т.20. Вып. 5. С.902–908.

Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М. 1989. 124 с.

Кузнецов С.И. Биологический метод оценки богатства водоема / /Микробиология. 1945. Т.14. № 4. С. 248 –253.

Кузьменко М.И. Миксотрофизм у водорослей // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7. № 5 С.111 –123.

Кузьменко М.И. Гетеротрофное усвоение органических соединений

сине-зелеными водорослями // Проблемы гидробиологии и альгологии. Киев. 1978. С. 136 –153.

Кузьменко М.И., Кленус В.Г. Гетеротрофная ассимиляция фитопланктона как составляющая процессов самоочищения природных вод // Гидробиол. журн. 1980. Т.16. № 5. С. 122–123.

Кузьменко М.И. Миксотрофизм сине-зеленых водорослей и его экологическое значение. Киев. 1981. 210 с.

Кукк Э.Г. О проблемах экологии и географического рапределения сине-зеленых водорослей // Биология сине-зеленых водорослей. М. 1969. С. 9–20.

Кукк Э.Г. О морфологической изменчивости Scenedesmus acutus Meyen // Труды по ботанике. Тарту. 1970. 9. С.353–363.

Кумсаре А.Я. Летний фитопланктон промысловых озер Латвийской ССР и динамика его развития // Рыбное хозяйство внутр. водоемов Латв. ССР. Рига. 1955. Т.1.С.207-246.

Курейшевич В.А., Гусейнова В.П., Сакевич А.И. Влияние метаболитов водорослей на качество воды в условиях действия природных и антропогенных факторов // Гидробиол. журн. 2003. Т.39. № 6. С.57-72.

Кушинг Д.Х. Продукционные циклы во времени и в пространстве: Морская экология и рыболовство. М. 1979. 288 с.

Кываск В.О. Данные об экологии десмидиевых водорослей озер Эстонии // Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики. Рига. 1968. С. 81–84.

Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ биологии. 1965. 26.3. С.

Лаврентьева Г.М. Особенности ценоза фитопланктона удобряемых озер, малопродуктивных в исходном состоянии //Биолог. и рыбохоз. исследования водоемов Прибалтики. Псков. 1983. С.81–82.

Лаврентьева Г.М. Принципы регулирования кормовой базы малых озер – сиговых питомников // Биолог. ресурсы водоемов бассейна Балт. Моря. Петрозаводск. 1991. С. 35 –36.

Лаугасте Р.А. Данные об альгофлоре Псковско-Чудского озера // Труды Псков. отд-ния Гос НИОРХ. 1975. 1. С. 89–95.

*Лесненко В.*К. Псковские озера. Л. 1988. 112 с.

Линдпере А.В., Страст Х.А., Милиус А.Ю., Симм Х.А. Изменение

содержания биогенных элементов в воде Псковско-Чудского озера в 1985 – 1988 гг. // Биолог. ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Петрозаводск. 1991. С. 7.

Линник П.Н. Формы миграции тяжелых металлов и их действие на гидробионты // Экспериментальная водная токсикология. Рига. 1986. № 11. С. 114–154.

Лори А. Живая вода. Л. 1976. 176 с.

Лунд Д.В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода Melosira (Algae) // Бот. журн. 1966. Т.51. № 2. С. 176–187.

Макарова И.В. Жизненные формы диатомовых водорослей //Новости систематики низших растений. !974. Т.11. С. 3–19.

*Макарцева Е.*С., *Трифонова И.С.* Особенности сезонного функционирования сообществ фито- и зоопланктона в озерах различной трофии // Антропог. изменения экосистемы малых озер (причины, последствия, возможность управления). СПб. 1991. С. 300-304.

Малышев Л.И. Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 182–197.

Маляревская А.Я., Биргер Т.И. и др. К изучению метаболических связей между сине-зелеными водорослями и рыбами // Гидробиол. журн. 1972. Т.8. № 3. С. 47–55.

Масюк Н.П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Бот. журн. 1985. Т.70. № 8. С. 1009-1018.

Масюк Н.П. Желто-зеленые водоросли – Xanthophyta // Водоросли. Справочник. Киев. 1989. С. 339–353.

Мерзляк М.Н., Погосян С.И. и др. Спектральная характеристика продуктов фотоокисления хлорофилла в растворе и при фотоповреждении Anabaena variabilis //Физиология растений. 1996. Т.43. № 2. С. 181–195.

Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона озер Северо-Двинской водной системы // Биология и экология водных организмов. Л. 1986. С. 24–64.

Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск. 1983. 72 с.

Науменко Ю.В. Доминанты фитопланктона реки Оби // Бот. журн. 1998. Т.83. № 10. С.35–41.

Некрасова К.А., Максимов В.Н. Изучение индикационных свойств

водорослей с помощью методов математического планирования // Бот. журн. 1971. Т.56. № 6 .С. 819–825.

Никулина В.Н. Трофическая роль планктонных водорослей в озерах разного типа // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. № 5. С.47–57.

Обух П.А. Хлорококковые водоросли Молдавии. Состав, таксономия, распространение и влияние некоторых антропогенных факторов. Кишинев. 1978. 97 с.

Обух П.А. К вопросу о морфологическом строении слоевища первичных водорослевых организмов // Альгология .1998. Т.8. № 1. С. 105–108.

Одум Ю. Основы экологии. М. 1975. 740 с.

Охапкин А.Г. История и основные проблемы исследований речного фитопланктона // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С.1–10.

Охапкин А.Г., Юлова Г.А., Старцева Н.А. Состав и эколого-флористическая характеристика фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий (на примере города Нижнего Новгорода) // Бот. журн. 2002. Т.87. № 2. С. 78–88.

Павловская Т.В., Кондратьева Т.М. Зависимость содержания органического углерода от объема клеток массовых видов фитопланктона Черного моря // Океанология. 1981. Т.21. Вып. 3. С. 523–528.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Харовые водоросли – Charophyta / / Водоросли. Справочник. Киев. 1989. С 503–509.

Панкратова Е.М. Изучение роли сине-зеленых азотфиксирующих водорослей в жизни высших растений // Труды Кировск. с.-х. ин-та. 1970. 22. С. 121–128.

Пасичная Е.А., Арсан О.М. Накопление меди и марганца некоторыми погруженными высшими водными растениями и нитчатыми водорослями // Гидробиол. журн. 2003. Т.39. № 3. С 65–73.

Петрова Н.А . Роль гидрологических факторов в развитии фитопланктона крупных озер Северо-Запада СССР // Биология озер. Вильнюс. 1970. С.46–54.

Петров Ю.Е. Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей // Новости систем. низших растений. 1974. Т.11. С.19–28.

Попова Т.Г. Почвенные водоросли осваиваемых старозалежных земель Западной Сибири // Труды Биол. ин-та Зап.- Сиб. фил. АН СССР. 1957. Вып. 3. С. 225–230.

Порк М.М. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии //

Уч. записки Тартус. ун-та. 1970. Вып. 268. С.338–352.

Протасов А.А. Исследования пресноводного перифитона в Советском Союзе // Гидробиол. журн. 1984. Т.20. № 5. С. 3–16.

Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев. 1994. 308 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли – показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л. 1953. С. 187–205.

Работнов Т.А. О современном состоянии изучения аллелопатии // Бюлл. Москов. об-ва испыт природы. Отд. биолог. 1974. 79. № 4. С. 71–73.

Радзимовский Д.А О влиянии гуминовых веществ на Microcystis aeruginosa. // Гидробиол. журн. 1971. Т.7. № 2. С. 74–81.

Романенко В.Д. Учение В.И. Вернадского о природных водах и его роль в развитии современной гидроэкологии // Гидробиол. журн. 2003. Т.39. № 3. С. 3–11.

*Россолимо Л.*Л. Задачи и установки лимнологии как науки // Труды лимнол. станции в Косине . М. 1934. Вып. 17. С.5–19.

Рубин Б.А., Арциховская Е.В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М. 1960. 352 с.

Румянцева Э.А., Ульянова Д.З. Роль гумусовых кислот в сезонной динамике C, N, Fe в оз. Красном и его притоках // Основы биопродуктивности внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс. 1975. С. 16–21.

Сафонова Т.А. Планктонные эвгленовые водоросли // Мониторинг фитопланктона. Новосибирск. 1992. С.11–15.

Сачкова О.П., Дарканбаева Т.Б. К вопросу о межвидовом антагонизме некоторых представителей Cyanophyta // Вестник АН Каз. ССР. 1969. № 5. С. 69–73.

Сидорин М.И. О выцветании хлорофилла в отмерших органах и тканях растений // Тр. Ин-та физиол. Рат. 1950. Т.7. № 1. С. 115–132.

*Сиренко Л.А.*Физиолого-биохимические особенности сине-зеленых водорослей и задачи их изучения // «Цветение» воды. Киев. 1969. Вып. 2. С. 7-63.

Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах. Киев. 1972. 203 с.

Скабичевский А.П. Значение размеров, формы клеток и колониальности некоторых Melosira для планктонного образа жизни // Гидробиол. журн. 1977. Т.13. № 4. С.89-92.

Судницына Д.Н., Недоспасова Г.В., Рубисова Л.В. Экологические

группировки водорослей оз. Белая Струга // Материалы X научной конфер. ин-та. Псков. 1968 Вып. 5. С.39–42.

Судницына Д.Н. Фитопланктон озера Белая Струга и его динамика. Автореф. Канд. дисс. 1969. 20 с.

Судницына Д.Н. Фитопланктон озер различных ландшафтов Псковской области // Растит. покров Псков. обл. и вопросы его охраны. Л. 1983. С. 16 –25.

Судницына Д.Н. Фитопланктон озера Жижицкого // Сб. науч. трудов Гос НИОРХ . Л. 1983. Вып. 209. С. 120–130.

*Судницына Д.*Н. Жизненные формы планктонных водорослей // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. 1986. С. 40–45.

Судницына Д.Н. Фитопланктон дельты реки Великой // Эколог. мониторинг р. Великой .Псков. 2003. С. 25–34.

Телитченко М.М., Цыцарин Г. В., Широкова Е.Л. Микроэлементы и «цветение» воды // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6. № 6. С. 7-12.

Терешенкова Т.В. Влияние температурного фактора на изменения суточных Р/В коэффициентов фитопланктона // Биолог. и рыбохозные исследования водоемов Прибалтики. Псков. 1983. С. 82–83.

Тоом–Мянник М.В. О влиянии концентрации питательной среды на рост хлореллы // Труды по ботанике . Тарту. 1970. 9. С.12–18.

Топачевский А.В., Сиренко Л.А., Сакевич А.И. Роль летучих выделений сине-зеленых водорослей в формировании биоценозов «цветения» // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4. № 2. С. 42–50.

*Трифонова И.*С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л. 1979. 168 с.

*Трифонова И.*С. Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 21–28.

*Трифонова И.*С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. 1990. 184 с.

Успенский Е.Е. Железо как фактор распределения водорослей // Труды Бот. ин-та Ассоциации науч.-исслед. ин-тов при физ.-мат. фак. 1 Моск. гос. ун-та . 1925. С. 1–94.

Федоров В.Д., Белая Т.И., Максимов В.Н. Потребление биогенных элементов фитопланктонным сообществом в зависимости от концентрации в водоеме и условий освещения // Изв. АН СССР. Серия биолог. 1970. № 3. С.398–414.

Федоров В.Д., Белая Т.И. Определение коэффициента восстановле-

ния азота и фосфора и расчет первичной продукции Белого моря методом баланса питательных солей // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1971. № 3. С. 116–121.

Федоров В.Д., Хромов В.М. Действие света на фотосинтетическую активность фитопланктона в зависимости от его обеспеченности минеральным питанием // Изв. АН СССР. Серия биолог. 1971. № 4. С. 503–517.

Финенко З.З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море. Автореф. докт дисс. М. 1976. 46 с.

Хаберман Ю.Х, Лаугасте Р.А. О взаимосвязи фито- и зоопланктона // Биолог. исследования на внутр. водоемах Прибалтики. Минск. 1973. С. 34–37.

Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза. Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников. Л. 1979. 156 с.

Цирульская З.И. О выделениях водорослей// Бюлл. Моск о-ва испыт природы. Отдел. биол. 1971. Т.76. № 4. С. 112–116.

Чебан Е.А. Гетеротрофное питание планктонных водорослей .(Методы исследований и значение). М. 1989. 39 с.

Шевченко Т.Ф. Отличительные черты фитоперифитона в водохранилищах Днепровского каскада // Гидробиол. журн. 2003. Т.39. № 3. С. 27–35.

Шкундина Ф.Б., Мартыненкова Л.Н. Фитопланктон реки Уфы и его изменения в процессе водоподготовки (Россия) // Альгология. 2003. Т.13. № 4. С. 417–427.

Шмитхюзен И. Общая география растительности. М. 1966. 269 с.

Штина Э.А. Биомасса водорослей в почвах СССР // Биол. продуктивность и круговорот хим. элементов в растит. сообществах. Л. 1971. С.171–175.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Бот журн. 1990. Т.75. № 4. С. 441–453.

Юнгер В.П. Основные факторы, влияющие на распространение и развитие водорослей // Водоросли. Справочник. Киев. 1989.С. 107–117.

Ястремский В.В. Первичная продукция планктона Псковско-Чудского озера // Биолог. и промысл. ресурсы Псков.-Чуд. оз. Л. 1983.Вып. 209. С. 3–17.

Ястремский В.В. Изменения в структуре и продуктивности фитопланктона Псковско-Чудского озера под влиянием антропогенного эвтрофирования // Биолог. ресурсы водоемов бассейна Балтийско-

го моря. Петрозаводск. 1991. С. 225–226.

Chlnoky B.J. Die Okologie der Diatomeen in Binnengewassern. Lehre. 1968. 699 s.

Feldmann J. Recherches sur la vegetation marine de la Mediterranee. La cote des Alberes. Rev. Algol. 1937. 10. p.81–95.

Findeneg J. Factors controlling primary prodyctivity, especially with regard to water replenishment, stratification and mixing // Proceendings of the 1 B. P. Symposium on Prymary Productivity in Aquatic Enviroments. Pallanza. 1965. V. 18. P. 105 –119.

Fogg G.E. Phosporus in primary aquatic plants.// Water Res. 1973. 7. V. 12. P. 77-89.

Gessner F. Hydrobotanik . Die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung in Wasser. 1. Energhehaushalt. Berlin. 1955. 517 s.

Heaney S.J., Furnass T.J. Laboratory modes of diel vertical migration in the dinoflagellate Ceratium hirundinella // Fresh. Biol. 1980. V. 10. 2. P. 163 –170.

Hegewald E., *Hesse M., Jeeti-Bai N.* Okologische und physiologische Studien an Planktonalgen aus ungarischen Gewassern // Arch. Hydrobiol. 1981. Suppl. V. 60. 2. S. 172 –201.

Jacobs W. Das Schweden der Wasserorganizmen. Ergebn. Biol. 1935. 11. S. 131 –218.

Lewis W. M. Jr. Analysis of succession in a tropical phytoplancto community and a new measure of succession rate // Amer. Natur. 1978. C.v. 984. P. 401 –414.

Lund J.W.G. The ecology of the freshwater phytoplankton// Biol. Rev. 1965. V. 40. P.293–321.

Luntz A. Uber die Sinkgeschwindigkeit einiger Radertiere // Zool. Jarb. 1928. Abt. 1. 44. S. 451–482.

Munk W.H. et G. A. Riley Absorbtion of nutrients by aquatic plants // J. Mar. Res. 1952. 11. 2. P. 215–240.

Oltmans Fr. Morphologie und Biologie der Algen –2 Aufl. Jena. 1922 Bd. 2. 459 s.

Pearsall W.H. Phytoplankton in the English lakes 2. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances // J. Ecol. 1932. V. 20. P. 241–262.

Raunkiaer C. Planterigets Livsformer og eres Betydning for Geografien . Kristiania. 1907. 147 p.

Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge. 1984.

384 p.

Rodhe W. Environmentae requirements of freshwater plankton algae // Simbol. Bot. Upsal. 1948. V.10 1. 150p.

Ruttner F. Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen // Arch. fur Hydrobiol. 1937. Bd. 37. 2 . S. 143 –158.

Tilman D., *Kiesling D. Sterner R., Kilham S.,Johnson F.* Green, bluegreen and diatom algae Taxonomic differences in competive ability and phosphorus, silicon and nitrogen // Arch. Hydrobiol. 1986. Bd. 106. H. 4. S. 473–485.

Vollenwaider R. Okologische Untersuchungen von planktischen Algen an experimenteller Grundlage // Schweiz. Z. Hydrobiol. 1950. Bd. 12. H.2. S. 194–212.

Алфавитный указатель латинских названий водорослей

Achnanthes 68, 72, 73, 92
- affinis 84, 85
- clevei 84
- conspicua 84
- exigua 84
- hauckiana 85
- lanceolata 84
- - var. lanceolata 71
- - var. rostrata 71
- minutissima 84

Actinastrum 49
Amphiprora ornata 84
- paludosa 85

Amphora ovalis var. pediculus 71
Anabaena 27, 49, 52, 62
- affinis 47
- apanizomenoides 33
- azolla 57
- circinalis 88
- constricta 47, 89
- cylindrica 23, 38
- flos-aquae 34, 87, 88, 90
- hassalii 88
- laxa 38
- lemmermanii 87, 88, 90
- oscillaroides
- scheremetievii 34
- spiroides 64, 87, 88
- variabilis 78
- viguieri 64

Ankistrodesmus acicularis 47
- gracilis 33

Anisonema acinus 91
Aphanizomenon flos-aquae 62, 64, 87, 88, 90
Aphanothece castagnei 78
Ascophyllum 54
Astasia 46
- gracilis 91,
- parvula 91

Asterionella 52, 60, 63, 65, 82
- formosa 22, 55, 56, 65, 84

Aulacosira 64, 82
- granulata 55,56, 62, 84

Atteja zachariasii 84
Bacillariophyta 15, 67, 81
Bracteococcus minor 77
Botrydium granulatum 78
Botrydiopsis 55
Bumilleria klebsiana 78
Caloneis silicula 84
Calothrix 79
- braunii 87
- brevissima 38
- clavata 38
- elenkinii 78

Carteria caudata 47
Centronella 82
- reicheltii 64

Centrophyceae 82
Ceratium 17, 92
- hirundinella 64, 92

Chamaesiphon 79
Charophyta 35, 72, 93

Chara braunii 10
- vulgaris 35
Characiopsis 55
Chlamydomonas 55, 68
- atactogama 78
- reinardii 64
Chlorella 21, 49, 57, 58
- vulgaris 55, 77, 78
Chlorococcales 14, 80
Chlorococcum 14, 77
- humicola 55, 77
Chlorodesmus 66
Chlorophyta 27, 35, 50, 67, 73, 81
Chlorosarcinales14
Chlorosarcina stigmatica 55
Choricystis schodatii 77
Chromulina 68
Chrysococcus rufescens 78
Chrysophyta 67, 81, 91
Cladophorales 85
Cladophora 72, 73
- glomerata 10, 71
Closterium acerosum 35
- leibleinii 35
- moniliferum 78
Coccomyxa 55
- solorinae 77
Cocconeis 73, 74, 82
- diminuta 71
- pediculus 85
- placentula 47
Coelastrum 52, 63
- microporum 27
Coelochaete 71
Coelosphaerium dubium 23, 89
- kuetzingianum
Colacium vesiculosum 90
Conjugatophyceae 85
Cosmarium formosulum 10, 64
- turpinii 71
Cryptophyta 81, 92
Cryptomonas 92
- erosa 78, 93
- ovata 93
Cyanophyta 5, 67, 81
Cyclotella 21, 65, 82
- comta 84
- kuetzingiana 64
- meneghiniana 84, 85
- stelligera 84
Cylindrospermum 14
- lichenoforme 78
Cymbella 73, 82
- angustata 84,
- cystula 10
- hebridica 84
- helvetica 85
- hybrida 84
- leptoceros 84, 85
- prostrata 47, 74
- tumida 71
Cymatopleura solea 84,
Dermatocarpon miniatum
Desmidiales 86
Desmococcus vulgaris 76, 77
Diatoma elongatum 84, 85
Dictyosphaerium 49
Dinobryon
- sertularia 33
- sociale 52
Dinophyta 80, 92
Draparnaldia plumosa 10
Enteromorpha 86
- intestinalis 10
Epithemia 73, 82
- sorex 84
- turgida 34, 84
Eucaryota 5
Eucocconeis flexella 84
Euglenophyta 81

Euglena 68
- acus 91
- deses 91
- mutabilis 78
- viridis 10, 47
Eunotia exigua
- faba 84
- lunaris 84
- pectinalis 84
- veneris 84
Fragilaria 52
- brevistriata 84
- capucina 84
- - var. mesolepta 84
- construens 71, 84
- - var. binodis 84
- crotonensis 22, 60
- leptostauron 85
- pinnata 34, 85
Gloeocapsa 52, 72, 79
- alpina 58
- minor 87
Gloeotrichia echinulata 38, 87, 90
- pisum 89
Golenkiniopsis ciliata 64
Gomphonema 73,74, 82
- acuminatum 34, 71, 84
- constrictum 84
- intricatum 84
- olivaceum 71
Gonium 66
Gymnodinium 92
Gyrosigma 72
Hantzschia amphioxys 78
Hapalosiphon fontinalis 38
Heterothrix 15
- exilis 78
Hormidium nitens 78
Hyalococcus dermatocarponis 58
Hydrodictyon reticulatum 47
Hydrurus sp. 71, 72, 92
Krematochrysis pendens 69
Krematochloris sp. 69
Lambertia 49
Laminaria 48
Lyngbya 73
- martensiana 78
- spirulinoides 71
Mastigocladales 37
Mastigocladus laminosus 38
Mastogloa smitii 85
Melosira 22, 30
- varians 34, 85
Merismopedia punctata 39
Microcoleus 15
Microcystis 34, 87
- aeruginosa 39, 44, 62, 87, 88, 89
- pulverea 87
Myrmekia reticulata 58
Navicula 49, 82
- bacillum 84
- cincta 71, 84, 85
- costulata 85
- cryptocephala 84
- - var. veneta 84
- cuspidata 84
- dicephala 84
- dispensata 84
- halophila 85
- hassiaca 84
- lanceolata 84
- mediocris 81
- mutica 77, 78
- peregrina 85
- radiosa 84
- scutelloides 84, 85
- tuscula 84
- vulpina 84
Neidium iridis 84,85
- productum 84

Nitzschia 68, 82
- acicularis 33
- actinastroides 64
- amphibia 85
- hantzschiana 78
- palea 84
- sigmoidea 84
- vermicularis 85
Nodularia harveyana 38
Nostocales 37
Nostoc 15, 58
- microscopicum 78
- muscorum 38, 45
- paludosum 38
- punctiforme 39
Oedogoniales 80
Oedogonium 72
- pringsheimii 71
Oocystis 86
Opephora martyi 71, 85
Oscillatoriales 80
Oscillatoria 52, 72, 87
- agardii 87, 88, 89
- lauterbornii 47, 89
- limosa 10
- prolifica 87
- rubescens 87, 88
- rupicola 71
- tenuis 90
Pandorina morum 64
Pediastrum 52, 63, 65,85
Pediastrum clathratum 62, 64
- duplex 10
- kawrayskii 64
- tetras 64
Pennatophyceae 82
Peridinium 92
- cinctum 64, 92
Phacus caudatus 91
- pusillus 34
Phormidium 15
- autumnale 78
- tenue 88
Pinnularia 82
- borealis 78
- gibba 84
- major 84
- mesolepta 84
- microstauron 84, 85
Plectonema
Pleurochloris magna 78
Polytoma 46
Prasiola crispa 78
- fluviatilis
Procaryota 5
Protococcus dermatocarponis-miniata 58
Protococcophyceae 85
Prototheca 46
Pseudanabaena catenata 89
Pyrrophyta 92
Rhizosolenia longiseta 84
Rhoicosphaenia curvata 84, 85
Rhopalodia gibba 84
- parallela 84
Scenedesmus 49, 52, 85
- acuminatum 64
- opoliensis 10, 64
- quadricauda 49, 62, 64
Schizothrix
Scytonema sp. 58
- arcangelii 38
Spirogyra 73
- fluviatilis 71, 73
Spirulina jenneri 89
Stauroneis anceps 84
Stephanodiscus 65, 82
- astrea 84
- dubius 84
- hantzschii 84

Stichococcus bacillaris 58, 77
- chodatii 77
Stigonematales 37
Stigonema ocellatum 58
Strombomonas 90
Surirella 82
- biseriata 85
- robusta 85
Synedra 73, 74
- acus 33, 84, 85
- -var. angustissima 34, 84
- parasitica 84
- pulchella 84
- rumpens 84
- ulna 84
Tabellaria 52, 63, 82
- binalis 35
- fenestrata 55, 60, 64, 65, 84
- flocculosa 33, 84
Tetraspora lubrica 10
Tetraedron 60
Tetrastrum 60
Tolypothrix tenuis 78
Trachelomonas 68
- piceana
- intermedia 91
- robusta 78
- volvocina 10, 64, 91
Trebouxia sp. 58
Trentepolia umbrina 76, 77
Tribonema 93
- affine 71
- minus 10
- vulgare 78
Ulothrichales 32, 85
Ulothrix 72
- tenerrima 78
Ulva 86
Vaucheriales 32
Vaucheria 15
- constricta 10
Volvox aureus 10
Zygnema 73
Zygnemales 80 85
Xanthococcophyceae15
Xanthophyta 67, 81
Woronichinia naegliana 87

С 892

Диана Николаевна Судницына

Экология водорослей Псковской области

Учебное пособие

Издательская лицензия **ИД №06024** от 09.10.2001 года.
Подписано в печать 03.02.2005 г. Формат 60х90/16.
Объем издания в усл.печ.л. 12,25. Тираж 100 экз. Заказ №

Псковский государственный педагогический университет им. С.М.Кирова,
180760, г. Псков, пл. Ленина, 2.
Редакционно-издательский отдел ПГПУ им. С.М.Кирова,
180760, г. Псков, ул. Советская, 21, телефон 2-86-18.