

УДК 582.26:581.9 (490.12)

Л.Г. КОРНЕВА

Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
п. Борок, Некоузский район, 152742 Ярославская обл., Россия

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ *CHLOROPHYTA* И  
*STREPTOPHYTA* В СЛАБОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ МЕЛКОВОДНЫХ  
ЛЕСНЫХ ОЗЕРАХ**

Представлены результаты изучения флоры и доминирующих комплексов зеленых и стрептофитовых водорослей планктона 7 слабоминерализованных мелководных лесных озер, расположенных на территории Государственного Дарвинского заповедника (Вологодская обл., Россия). Показано, что с увеличением кислотности озер происходит снижение общего богатства водорослей, особенно представителей порядков *Sphaeropleales* и *Chlorellales*, увеличение числа видов, предпочитающих высокую кислотность, низкое содержание легкоусвояемого органического вещества и солей, числа доминирующих видов, относительной биомассы зеленых и стрептофитовых (зигнемовых и десмидиевых) водорослей. Обсуждаются возможные морфологические и физиологические адаптации отдельных представителей зеленых и стрептофитовых водорослей, способствующие их развитию в кислых озерах.

Ключевые слова: фитопланктон, *Chlorophyta*, *Streptophyta*, озера, ацидификация.

**Введение**

Возрастающее загрязнение природной среды окислами серы и азота, а также увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосферных осадках способствуют закислению поверхностных вод и изменению биотической структуры водных сообществ. Для выявления экологических механизмов реакции фитопланктона на закисление вод необходим детальный флористический и ценологический анализ различных групп планктонных водорослей. *Chlorophyta* — самая богатая в таксономическом отношении группа фитопланктона в пресных водах. Ее разнообразие и обилие значительно увеличивается с ростом трофии вод (Rawson, 1956; Trifonova, 1998; и др.). Однако отдельные ее представители могут доминировать и в кислых озерах Швеции, России и США (Almer et al., 1974; Stokes, 1986; Willen, 1992; Korneva, 1996). В некоторых случаях трофический статус водоема не влияет на уровень развития зеленых водорослей (Priddle, Harper-Wood, 1983).

Цель данного исследования — выявить закономерности изменения разнообразия, структуры и биомассы планктонных комплексов зеленых и стрептофитовых водорослей (представителей которых еще до недавне-

© Л.Г. Корнева, 2012

го времени относили к отделу *Chlorophyta*) в слабоминерализованных озерах с различным рН воды.

### Материалы и методы

Для исследований использовали материалы, собранные на 7 озерах (Хотавец, Кривое, Дубровское, Змеиное, Мотыкино, Темное, Дорожив), расположенных в Вологодской обл., на северном побережье Рыбинского водохранилища, на территории Гос. Дарвинского заповедника. Водное питание озер осуществляется за счет атмосферных осадков, а также поверхностного и почвенно-грунтового притока с водосбора (Лазарева и др., 1998). Детальная характеристика озер представлена в предыдущих публикациях (Корнева, 1996, 2006а, б). Озера относятся к разряду мягководных, небольших мелководных водоемов (площадь акватории 0,005–2,000 км<sup>2</sup>, максимальная глубина 1,5–4,0 м). По значениям цветности ( $126 \pm 10$ – $372 \pm 20$  град. Рт-Со шкалы) озера Хотавец, Кривое и Дубровское – полигумозные, оз. Змеиное – мезогумозное ( $50$ – $100$  град.), озера Мотыкино, Темное и Дорожив – олигогумозные ( $23 \pm 4$ – $39 \pm 3$  град.). По значениям рН оз. Хотавец – нейтральное ( $7,00 \pm 0,10$ ), а среди закисленных оз. Кривое – олигоацидное ( $6,40 \pm 0,09$ ), озера Дубровское, Змеиное, Мотыкино, Темное, Дорожив – мезоацидные ( $4,41 \pm 0,03$ – $4,73 \pm 0,05$ ). По содержанию хлорофилла *a* в воде (Минеева, 1994) озера Хотавец и Кривое относили к эвтрофному типу, Дубровское и Змеиное – к мезотрофному, а Мотыкино, Темное и Дорожив – к олиготрофному. Содержание гидрокарбонатного иона было определено только в эвтрофных озерах Хотавец ( $21,5 \pm 2,1$  мг/л) и Кривое ( $33,5 \pm 3,8$  мг/л). В остальных водоемах происходило его разрушение. Наиболее высокое содержание растворенных органических веществ ( $18,2$ – $48,2$  мг/л) наблюдалось в эвтрофных и мезотрофных озерах, а в олиготрофных их концентрация не превышала  $5,6$ – $8,6$  мг/л.

Сбор фитопланктона в озерах осуществляли батометром Рутнера объемом 0,5 л ежемесячно с февраля по октябрь 1989 г., с января по сентябрь 1990 г., с марта по октябрь в 1990–1996 гг. и летом – осенью в 1997–1999 гг. на реперных станциях, расположенных в центре каждого озера. Пробы воды концентрировали путем прямой фильтрации при слабом давлении поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 мкм, а затем – с диам. 1,2–1,5 мкм. Консервацию водорослей осуществляли раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика ..., 1975). Учет численности клеток водорослей проводили под световым микроскопом МББ – 1а (фирма ЛОМО) в счетной камере «Учинская – 2» объемом 0,01 мл (Корнева, 1993). Биомассу фитопланктона определяли счетно-весовым методом.

Современные номенклатурно-таксономические понятия и объем зеленых водорослей представлены согласно П.М. Царенко (2005) и ин-

формации, имеющейся в электронной базе данных <http://www.algaebase.org>. Данные об экологии и распространении видов и внутривидовых таксонов взяты из флористических сводок (Косинская, 1960; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Паламарь-Мордвинцева, 1984, 1986; Мошкова, Голлербах, 1986; Царенко, 1990; Starmach, 1972; Hindak, 1977, 1980, 1984, 1988, 1990; Förster, 1982; Ettl, 1983; Komárek, Fott, 1983; Ettl, Gärtner, 1988; Uherkovich, 1995) и отдельных публикаций (Кузьмин, 1976; Sládeček, 1973; Wegl, 1983; Rott et al., 1997). При оценке распределения видов по отношению к геохимическим факторам: галобности и pH, а также сапробности воды использованы шкалы, описанные ранее (Корнева, 2008).

### Результаты и обсуждение

За период 1989–1999 гг. в составе альгофлоры озер выявлено 227 видов, разновидностей и форм зеленых (170) и стрептофитовых (57) водорослей. Наибольшим их богатством отличался планктон эвтрофного полигумозного нейтрального оз. Хотавец (135), наименьшим – олиготрофных, олигогумозных, мезоацидных озер Темное и Дорожив (14–17) (табл. 1). Во всех семи озерах встречались: *Chlamydomonas sphagnicola* (F.E. Fritsch) F.E. Fritsch et Takeda, *Botryococcus braunii* Kütz., *Oocystis rhomboidea* Fott, *Koliella longiseta* (Vischer) Hindák, *Xanthidium trispinatum* (West et G.S. West) G. Deflandre и 5 таксонов рангом ниже рода отмечено в пяти озерах: *Chlamydomonas* sp. sp., *Chlorella* sp., *Desmodesmus armatus* (R. Chodat) E. Hegewald (= *Scenedesmus armatus* R. Chodat), *S. ecornis* (Ehrenb.) Chodat, *Staurastrum gracile* Ralfs. С увеличением кислотности заметно снизилось число видов и внутривидовых таксонов в порядках *Sphaeropleales*: от 76 до 2 (см. табл. 1) и *Chlorellales*: от 22 до 1, а также в родах *Desmodesmus* (R. Chodat) S.S. An, T. Friedl & E. Hegewald, *Ankistrodesmus* Corda, *Kirchneriella* Schmidle, *Monoraphidium* Komark.-Legn., *Pediastrum* Meyen и *Dictyosphaerium* Nägeli. В оз. Хотавец отсутствовали представители порядков *Pyramimonadales*, *Ulotrichales*, *Chaetophorales*, *Oedogoniales*, *Prasiolales*, *Zygnematales* и *Klebsormidiales*. По мере увеличения кислотности в озерах снижалось относительное число видов-космополитов (от 77 до 46 %), индифферентов по отношению к галобности (от 80 до 38 %), и pH (от 66 до 38 %), β-мезосапробов (от 34 до 5 %) и увеличивалось относительное богатство галофобов (от 4 до 27 %), ацидофилов (от 3 до 24 %) и α-β-мезосапробов (от 11 до 36 %) (табл. 2).

В подледный период (январь–апрель) практически во всех озерах доминировали жгутиковые из рода *Chlamydomonas* Ehrenb. (табл. 3). В нейтральном полигумозном эвтрофном оз. Хотавец иногда наряду с ними лидировали представители хлорококковых *Chlorella vulgaris* и *Pediastrum boryanum*. В остальных озерах разнообразие доминантов значительно увеличивалось за счет жгутиковых (*Chlamydomonas ambigua*,

*Chlorogonium gracile*), хлорококковых (*Botryococcus braunii*), сфероплеевых (*Tetraedron minimum*, *Monoraphidium* sp.), десмидиевых (*Staurastrum gracile*, *Penium cylindrus*), а также неидентифицированных мелких жгутиковых, коккоидных и нитчатых зеленых.

Таблица 1

Видовое богатство некоторых порядков и родов зеленых и стрептофитовых водорослей в исследованных озерах

Таксон	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
	1989–1999				1989–1996		
<b>CHLOROPHYTA</b>							
Pedinomonadales	1	1	1	1	1	1	1
Pyramimonadales	0	0	0	1	0	0	0
Ulotrichales	0	1	1	2	3	0	0
Chlamydomonadales	4	3	4	7	4	3	3
Volvocales	2	0	1	0	1	0	0
Tetrasporales	1	1	0	0	0	0	0
Chlorococcales	6	1	1	1	1	2	2
Sphaeropleales	76	45	2	7	12	3	3
<i>Ankistrodesmus</i>	6	2	0	0	1	0	0
<i>Kirchneriella</i>	7	6	0	0	0	0	0
<i>Monoraphidium</i>	8	8	0	2	0	0	0
<i>Pediastrum</i>	7	1	0	0	2	1	0
<i>Desmodesmus</i>	14	17	1	0	4	0	1
Chaetophorales	0	0	0	1	0	0	0
Oedogoniales	0	0	0	1	1	0	1
Chlorellales	22	16	4	7	6	1	3
<i>Dictyosphaerium</i>	2	5	0	0	0	0	0
Prasiolales	0	1	0	0	0	0	0
<b>STREPTOPHYTA</b>							
Zygnematales	0	2	0	2	1	1	1
Desmidiales	23	4	12	22	7	3	3
Klebsormidiales	0	0	0	0	1	0	0
<b>Всего*</b>	135/125	75/65	26/21	52/42	38/32	14/11	17/13

\* За чертой – число видов.

Соотношение (%) различных эколого-географических групп зеленых и стрептофитовых водорослей в озерах

Эколого-географические характеристики	Озеро						
	Хотаец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотьякино	Темное	Дорожив
Распространение							
Космополитный	77	74	57	56	69	55	46
=	18	26	43	40	28	45	54
Бореальный	3	0	0	4	0	0	0
Субтропический	2	0	0	0	3	0	0
Галобность							
Индифферент	80	69	57	49	63	45	38
Олигогалоб	3	4	0	0	3	0	0
Галофоб	4	8	19	27	13	18	23
Галофил	0.8	1	5	4	3	9	8
—	12	17	19	20	19	27	31
рН							
Индифферент	66	54	57	49	66	45	38
Алкалифил + алкалибионт	2	6	0	2	0	0	0
Ацидофил	3	7	14	24	9	18	15
—	29	33	29	24	25	36	46
Сапробность							
$\beta$	34	33	5	13	28	18	23
о- $\beta$	11	7	24	16	22	36	23
о	2	3	5	4	6	0	0
$\beta$ - $\alpha$	4	4	0	0	0	0	0
$\alpha$ - $\rho$	1	0	0	0	0	0	0
—	49	53	67	67	44	45	54

Обозначения: = — малоизученный вид в биогеографическом отношении; о — олигосапроб,  $\beta$  —  $\beta$ -мезосапроб,  $\alpha$  —  $\alpha$ -мезосапроб,  $\rho$  — полисапроб. Прочерк — таксоны с неясной экологической характеристикой.

Таблица 3

## Сезонное изменение (месяц, год) состава доминирующих видов зеленых и стрептофитовых водорослей в озерах в разные годы

Доминирующие виды	Озеро							
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив	
<b>CHLOROPHYTA</b>								
<i>Binuclearia tectorum</i> (Kütz.) Beger					VII, 1996			
<i>Botryococcus braunii</i>			X, 1996	IX, 1990 X, 1993 VIII, 1995 III, 1996	VII, 1999	III, 1991 VIII, 1995	VII, 1996	
<i>Chlamydomonas ambigua</i> Gerloff				IV, 1995				
<i>Chlamydomonas</i> sp. sp.	III, 1994	V, 1991 VIII, 1995	III, 1989 III, 1991 III, 1994 VII-VIII, 1994	IV, 1990 III, 1991 III, V, 1993 III, 1994			III, 1991	
<i>Chlamydomonas sphagnicola</i>			VII, VIII, 1989		27 V, 1989	III, 1989	VIII, 1995	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijerinck	IV, 1995							
<i>Chlorogonium gracile</i> Mat-wienko			III, 1989 III, 1990			III, 1990		
<i>Chloromonas</i> sp.					VII, 1990			
<i>Coenochloris fottii</i> (Hindák) Tzarenko				VII, 1990				
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i> (Naumann) Komárek et Pergaman		VII, 1990						

<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood		VI, 1989 VI, 1991								
<i>Gloeononas mucosa</i> (Korschikov) Ettl				4 V, 1989 V, 1991						
<i>Monomastix asigmata</i> Skuja						VI, 1997		VII, 1996		
<i>Monoraphidium</i> sp.								III, 1992		
<i>Oedogonium</i> sp.									VII, 1990	
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat			VI, 1993	VII, 1989 VIII, 1995					VII, 1989	
<i>Oocystis rhomboidea</i>				X, 1991 VII, 1993 VII, 1996						
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Meneghini	III, 1996									
<i>Scenedesmus parvus</i> (G.M. Smith) Bourrelly et Manguin	VII, 1993									
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Braun) Hansgirg							4 V, 1989 V, 1991 IV, 1995			
<i>Trochiscia granulata</i> (Reinsh) Hansgirg			4 V, 1989							
Не идентифицированные жгутиковые		III, 1990		III, 1994						
Не идентифицированные нитчатые								II, 1989		

Не идентифицированные одиночные коккоидные		IX, 1989 VI, 1990 VII, 1991 VII, 1992	X, 1989 I, IV, 1990 V, 1991 VII, 1999	III, VIII, 1989 VII, 1991 VII, IX, 1994 IX, 1995 VII, 1996	X, 1993 IX, 1994 VIII, 1996	VII, 1991	VII, 1989 III, VII, 1991
STREPTOPHYTA							
<i>Bambusina brebissonii</i> Kütz.					VIII, 1989 X, 1993 VIII, 1995 VIII, 1996 X, 1997		
<i>Closterium acutum</i> (Lyngb.) Brébisson			27 V, VI, 1989 X, 1995				
<i>Klebsormidium</i> sp.					VIII, 1990		
<i>Mougeotia</i> sp.				VII, 1989	VI, VII, VIII, IX, 1989 VII, X, 1996	III, IX, X, 1989 IX 1990	IX, X, 1989 VII, 1990 VII, 1996
<i>Penium cylindrus</i> (Ehrenb.) Brébisson					III, 1996 VII, 1996		
<i>Penium</i> sp.						VII, 1990	
<i>Staurastrum anatinum</i> Gooke et Wille			VII, 1999				
<i>Staurastrum gracile</i>			VII, IX, 1990 V, VI, VII, X 1991	I, 1990			27 V, 1989 IX 1990



					VII-VIII, IX, 1994 VIII, X, 1995 VII, X, 1996 VI, 1997					VIII, 1995
<i>Staurodesmus indentatus</i> (West) Teiling					IX, 1989					
<i>Staurodesmus megacanthus</i> (Lundell) Thumm				X, 1991	VI, 1990 VI, 1994 VIII, 1995 VII, 1996					
<i>Xanthidium armatum</i> (Brébisson) Rabenhorst									IX, 1989 VII, 1991	

В период открытой воды в оз. Хотавец зеленые и стрептофитовые водоросли обычно не входили в состав доминирующего комплекса фитопланктона, за исключением июля 1993 г., когда лидировал *Scenedesmus parvus*. В кислых озерах преобладали виды родов *Dictyosphaerium* (*D. pulchellum*, *D. chlorelloides*) и *Oocytis* (*O. lacustris*, *O. rhomboidea*), а также *Botryococcus braunii*, *Coenochloris fottii*, *Trochiscia granulata*, *Tetraedron minimum*, неидентифицированные мелкие одиночные коккоидные формы, десмидиевые: *Staurodesmus megacanthus*, *S. indentatus*, *Staurostrum gracile*, *S. anatinum*, *Xanthidium armatum*, *Closterium acutum*, *Bambusina brebissonii*, *Penium cylindrus*, *Penium* sp., зигнемовые (*Mougeotia* sp.), клещевниковые (*Klebsormidium* sp. = *Chlorhormidium* sp.), улотриксые (*Binuclearia tectorum* (Kütz.) Beij.), эдогониевые (*Oedogonium* sp.) и жгутиковые (*Monomastix astigmata* Skuja, *Gloeomonas mucosa* (Korschikov) Ettl, *Chlamydomonas sphagnicola*, *Chlamydomonas* sp.). Виды рода *Dictyosphaerium* преобладали только в слабозакисленном высокоцветном эвтрофном оз. Кривое. Представители пор. *Chlamydomonadales* лидировали периодически во всех закисленных озерах. По мере снижения рН число доминантов увеличивалось от 5–6 до 9–16 за счет хламидомонадовых, десмидиевых, зигнемовых, улотриксых и эдогониевых.

Сезонное изменение состава доминирующих видов зеленых и стрептофитовых водорослей в озерах в разные годы представлено в табл. 3.

Абсолютная средняя по рангам рН биомасса зеленых водорослей, снижаясь в 2–5 раз после рН 7, увеличивалась почти вдвое при рН < 5, а относительная (% общей биомассы фитопланктона) – постепенно нарастала по мере снижения рН от 8 до 4 (см. рисунок, а, б). Из рисунка видно, что не столько общая биомасса зеленых водорослей реагировала на снижение рН, сколько соотношение отдельных видов, из которых в условиях закисления выживали ацидотолеранты. Из стрептофитовых при снижении рН особенно увеличивалась доля десмидиевых и зигнемовых водорослей, достигавшая 98–100 % общей биомассы водорослей (см. рисунок, в). Наибольшей абсолютной биомассы десмидиевые достигали в ацидном полигумозном мезотрофном оз. Дубровском: средняя – 1 г/м<sup>3</sup>, максимальной – 13 г/м<sup>3</sup> (обычно в летний период). В остальных озерах, независимо от трофического статуса и рН, их биомасса в среднем не превышала 0,1 г/м<sup>3</sup>. Наибольшая абсолютная биомасса зигнемовых (виды р. *Mougeotia* С. Agardh) отмечена в кислых светловодных озерах (Мотыкино, Темное, Дорожив), где она в среднем достигала 0,04–0,46 г/м<sup>3</sup>, в остальных озерах – ≤ 0,02 г/м<sup>3</sup>.

Зигнемовые хорошо адаптированы к низким величинам рН 5,5–4,8 (France et al., 1992; Vinebrooke, Graham, 1997). В тех же пределах (5–4) варьировал рН и в кислых озерах Дарвинского заповедника. Десмидиевые водоросли могут развиваться в широком диапазоне трофии и кислотности. Одни предпочитают умеренно эвтрофные воды, другие – сильнозакисленные олиготрофные (Coesel, 1975, цит. по: Van Dam, Buskens, 1993), как, например, *Bambusina brebissonii*. В олиготрофных озерах Швеции десмидиевые наибольшего обилия достигали в высокоцветных

водах (Willén, 1992). Очевидно, для их развития важное значение имеет сочетание двух факторов: рН и количества растворенных органических веществ.

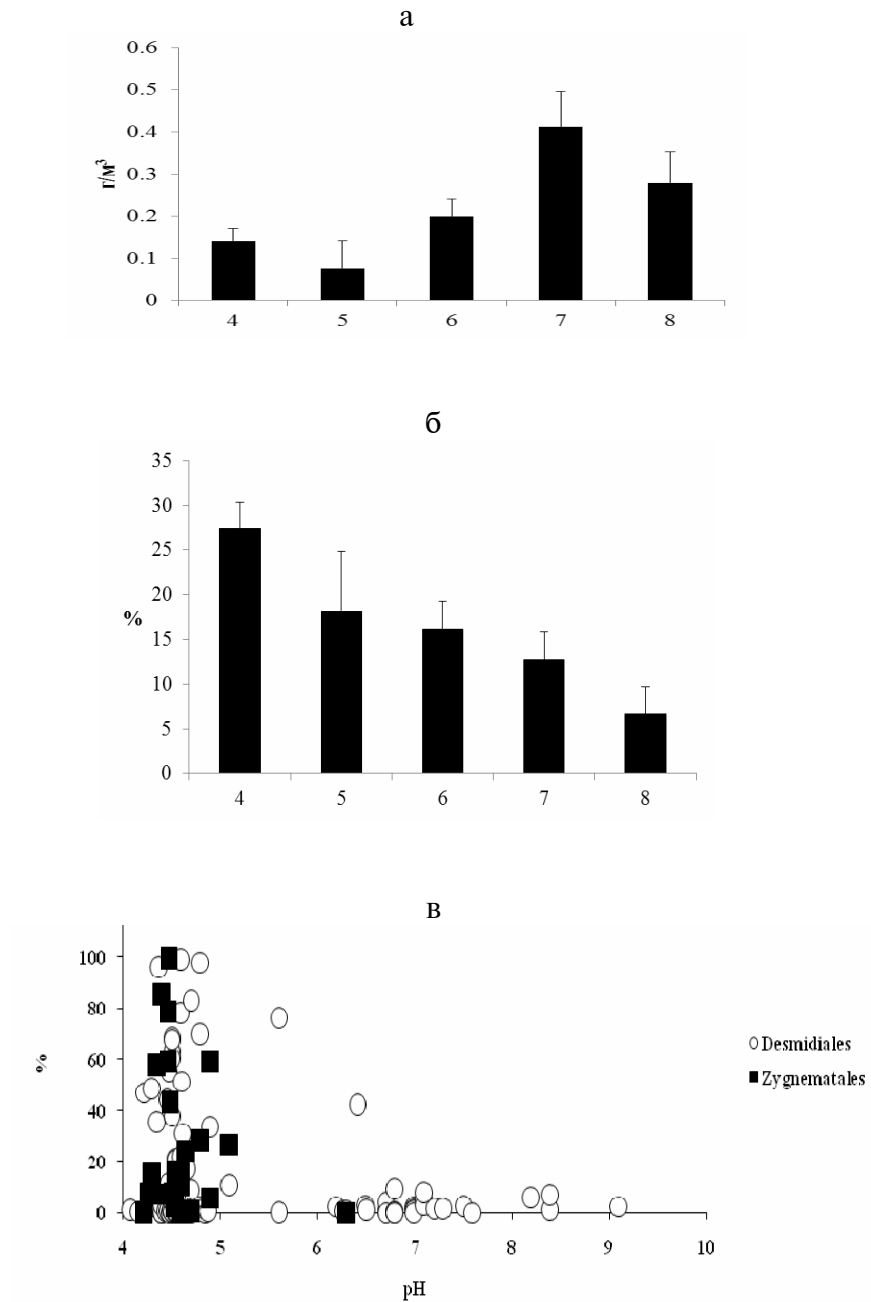


Рисунок. Изменение общей абсолютной (а), относительной (б) биомассы зеленых водорослей и относительной биомассы десмидиевых и зигнемовых водорослей (в) в градиенте рН

В исследованных озерах Дарвинского заповедника наибольшая средневегетационная биомасса десмидиевых наблюдалась в оз. Дубровское ( $1,00 \pm 0,46$  г/м<sup>3</sup>), где цветность воды в среднем составляла  $108 \pm 6$  град., и в оз. Мотыкино ( $0,14 \pm 0,07$  г/м<sup>3</sup>) –  $24 \pm 2$  град. Однако видовое богатство десмидиевых среди сильнозакисленных озер с pH ~ 4 действительно было самым высоким в поли-мезогумозных озерах Дубровское и Змеиное: 12 и 22 вида соответственно (см. табл. 1).

Известно, что к низким значениям pH хорошо адаптированы представители жгутиковых зеленых из рода *Chlamydomonas*. При этом в их клетках отмечены значительные морфологические изменения: утолщение клеточной оболочки, уменьшение размеров хлоропластов. Ацидный стресс (pH 3.4) приводит к отбрасыванию жгутиков в результате остановки синтеза жгутиковых протеинов микротрубочек и формированию многочисленных пальмеллевидных колоний. Слизь связывает излишки водородных ионов, защищая клетки от их проникновения внутрь (Visviki, Santikul, 2000). Способность представителей из пор. *Chlamydomonadales* переходить в пальмеллевидное состояние (ослизняться) для переживания различных стрессовых ситуаций способствует их устойчивости также к низкой температуре и высокой концентрации хлоридов, что позволяет этим водорослям в массе развиваться даже в условиях Арктики (Newton, 1982). *Chlamydomonas acidophila* Negro хорошо приспособлена как к низкой температуре, так и к низкой освещенности, что позволяет ей доминировать в гипоплимниальных слоях кислых озер (pH 2,6), где она переходит на гетеротрофное питание (Gerloff-Ellias et al., 2005). Этот вид способен к осмо-миксотрофии в условиях углеродного лимитирования (Spijkerman, 2007). Наличие слизи наблюдается у многих других зеленых водорослей, доминирующих в исследованных кислых озерах, из родов *Coenochloris* Korschikov, *Botryococcus* Kütz., *Dictyosphaerium*, *Oocytis* Nägeli ex A. Braun, а также у зигнемовых и десмидиевых. Последние образуют цепочки из клеток, скрепленных слизью (Wiltshire et al., 2003). Образование слизи у десмидиевых в олиготрофных озерах необходимо для дополнительного «захвата» пищи в бедных питательными веществами водах (Coesel, 1994).

Адаптацией к обитанию в олиготрофных кислых озерах, где свободная углекислота и низкое содержание кальция снижают мобильность фосфора, является способность *Ch. acidophila* продуцировать фосфатазу, поддерживающую определенный уровень фосфатов в организме, причем оптимально при pH 2 (Boavida, Heath, 1986). Увеличение продукции фосфатазы при дефиците фосфора отмечено также у десмидиевых водорослей (Olsson, 1990; Spijkerman, Coesel, 1998). Предполагают, что секретруемая клеткой фосфатаза аккумулируется слизистыми покровами десмидиевых, где она сохраняет свою активность, поэтому клеточная фосфатазная активность выше у видов из олиготрофных озер, чем у таковых из эвтрофных (Spijkerman, Coesel, 1998). Наличие плотных слизистых капсул или тяжей у многих зеленых и стрептофитовых водорослей, обитающих в кислых водах, по-видимому, необходимо для удержания

клеточной фосфатазы. Для этого, очевидно, приспособлены и виды, способные образовывать слизистую муфту у поперечных перегородок (напр., *Vinuclearia tectorum* из улотриксковых), или окружать себя слоем слизи разной толщины (напр., виды р. *Mougeotia* С. Agardh) или образовывать трехслойные толстые оболочки (виды р. *Oedogonium*), преобладающие в кислых озерах.

В условиях азотного и фосфорного лимитирования скорость роста некоторых зеленых водорослей повышают  $\text{CO}_2$  и растворимое органическое вещество (РОВ). Увеличение концентрации углекислоты при низкой концентрации азота положительно влияет на скорость роста и фотосинтетическую активность *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. и *Chlorella pyrenoidosa* Chick (Yang, Gao, 2003). В составе доминирующих комплексов фитопланктона исследованных озер отмечено присутствие неидентифицированных мелких коккоидных форм. Установлено, что похожие формы рода *Nannochloris* могут утилизировать скорее  $\text{CO}_2$ , чем  $\text{HCO}_3^-$  как экзогенный ресурс растворенного неорганического углерода (Huetas, Lubian, 1998).

Толерантен к низким рН и *Dictyosphaerium pulchellum*, который в лабораторных условиях выдерживает рН от 2,4 до 10,7. В озере Delamere (Англия), где развитие вида было лимитировано азотом, он переносил низкую освещенность, высокую цветность и дефицит  $\text{CO}_2$  (Irfanullah, Moss, 2006). Условия обитания в этом озере сходны с таковыми в полигумозном слабозакисленном оз. Кривое, где доминировали виды рода *Dictyosphaerium*.

При ацидификации происходит нарушение цикла азота за счет подавления процесса нитрификации, протекающего в щелочной среде (Rudd et al., 1988), и минеральное питание водорослей осуществляется в основном за счет потребления водорослями иона  $\text{NH}_4^+$ . Экспериментальные работы по изучению накопления аммонийного азота в культурах зеленых и синезеленых водорослей, показали, что увеличение концентрации ионов  $\text{NH}_4^+$  в среде в культурах синезеленых водорослей в конечном итоге приводило к их гибели вследствие высокой активности уреазы. У зеленых водорослей (хлорококковых в понимании Komárek, Fott, 1983) ингибирующий эффект ионами  $\text{NH}_4^+$  отсутствовал из-за содержания мочевиной амидазы и, соответственно, способности к меньшей интенсивности гидролиза мочевины (Клоченко и др., 2001). При добавлении мочевины в воду увеличивалась численность жгутиковых зеленых и снижалась численность синезеленых (Клоченко и др., 2000). У отдельных представителей зеленых водорослей активность глутаматдегидрогеназы более чем в 20 раз выше, чем у синезеленых, что увеличивает их способность к детоксикации аммиака в воде (Клоченко и др., 2002). Приведенные выше сведения свидетельствуют о высокой адаптивной способности некоторых представителей зеленых и стрептофитовых водорослей к низким значениям рН.

## Заключение

Исследование разнообразия и структуры планктонных комплексов зеленых и стрептофитовых водорослей в слабоминерализованных озерах с разной степенью кислотности показало, что по мере ее увеличения происходит снижение богатства их флоры (особенно это касается видов *Sphaeropleales* и *Chlorellales*), увеличение доли галофобов, ацидофилов, о-β-мезосапробов, относительной общей и биомассы видов *Desmidiiales* и *Zygnematales*, а также общего числа доминирующих видов водорослей. Структура сообществ в acidных озерах формируется видами, морфология которых позволяет переносить осмотический стресс и аккумулировать фосфатазу в условиях фосфорного дефицита, и способных к миксотрофии. Адаптация отдельных представителей *Chlorophyta* и *Streptophyta* к обитанию в кислых водах может быть связана с физиологическими механизмами, направленными на использование тех ресурсов, которые формируются в результате трансформации гидрохимических процессов при ацидификации.

Клоченко П.Д., Борисова Е.В., Медведь В.А. и др. Трансформация мочевины в процессе роста некоторых синезеленых (*Cyanoprocarota*) и зеленых (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*) водорослей // Альгология. – 2001. – **11**, № 3. – С. 316–326.

Клоченко П.Д., Грубинко В.В., Гуменюк Г.Б., Арсан О.М. Особенности ассимиляции аммонийного азота зелеными и синезелеными водорослями // Гидробиол. журн. – 2002. – **38**, № 2. – С. 88–93.

Клоченко П.Д., Сакевич А.И., Усенко О.М., Шевченко Т.Ф. Изменение структуры фитопланктона под воздействием мочевины // Там же. – 2000. – **36**, № 6. – С. 62–74.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. – СПб: Гидрометеиздат, 1993. – С. 50–113.

Корнева Л.Г. Влияние кислотности на планктонные диатомовые водоросли в слабоминерализованных лесных озерах Северо-Запада России // Биол. внутр. вод. – 1996. – № 1. – С. 33–42.

Корнева Л.Г. Таксономический состав и экология золотистых водорослей (*Chrysophyta*) в слабоминерализованных мелководных лесных озерах (Вологодская обл.) // Там же. – 2006. – № 2. – С. 3–12.

Корнева Л.Г. Альгофлора планктона водохранилищ волжского бассейна // Бот. журн. – 2008. – **93**, № 11. – С. 1673–1690.

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

Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. – Л.: Наука, 1976. – С. 3–60.

Лазарева В.И., Комов В.Т., Степанова И.К. Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления болотных озер // Биол. внутр. вод. – 1998. – № 3. – С. 52–59.

- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. — М.: Наука, 1975. — 239 с.
- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. — СПб: Наука, 1994. — С. 43–64.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые. 1 // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). — Л.: Наука, 1986. — 360 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. 2. *Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiaceae*. 2 // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11 (2). — Л.: Наука, 1982. — 620 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Конъюгаты — *Conjugatophyceae*. Мезотенієві — *Mesotaeniales*, гонатозигові — *Gonatozygales*, десмідієві — *Desmidiaceae* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Вып. VIII, ч. 1. — К.: Наук. думка, 1984. — 512 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Конъюгаты — *Conjugatophyceae*. Десмідієві — *Desmidiaceae* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Вып. VIII, ч. 2. — К.: Наук. думка, 1986. — 320 с.
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. — К.: Наук. думка, 1990. — 208 с.
- Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе «зеленых» водорослей // Альгология. — 2005. — 15, № 4. — С. 459–467.
- Almer B., Dickson W., Ekström C., Hurnström E. Effects of acidification on Swedish lakes // *Ambio*. — 1974. — 3, N 1. — P. 30–36.
- Boavida M.J., Heath R.T. Phosphatase activity of *Chlamydomonas acidophyla* Negoro (*Volvocales, Chlorophyceae*) // *Phycologia*. — 1986. — 25. — P. 400–404.
- Coesel P.F.M. On the ecological significance of a cellular mucilaginous envelope in planktic desmids // *Algol. Stud.* — 1994. — 73. — P. 65–74.
- Ettl H. *Chlorophyta*. I. *Phytomonadina* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 9. — Jena: Gustav Fischer Verlag, 1983. — 807 S.
- Ettl H., Gärtner G. *Chlorophyta*. II. *Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 10. — Jena: Gustav Fischer Verlag, 1988. — 436 S.
- Förster K. *Conjugatophyceae. Zygnematales und Desmidiaceae (excl. Zygnemataceae)* // *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie*. Bd. 16. Teil 8. Hälft. 1. — Stuttgart: Schweizer. Verlags., 1982. — 543 S.
- France R.L., Yung Y.-K., Welbourn P.M. Identification of metaphytic *Zygnemataceae* algae in acid-sensitive Canadian Shield Lakes // *Algol. Stud.* — 1992. — 66. — P. 99–103.
- Gerloff-Ellias A., Spijkerman E., Schubert H. Light acclimation of *Chlamydomonas acidophila* accumulating in the hypolimnion of an acidic lake (pH 2.6) // *Freshwat. Biol.* — 2005. — 50, N 8. — P. 1301–1314.
- Hindák F. Studies on the chlorococcal algae (*Chlorophyceae*). I – V // *Biologické Práce*. — Bratislava: Veda, Publ. House Slovak Acad. Sci., 1977. — XXIII, N 4. — 190 p., 1980. — XXVI, N 6. — 195 p., 1984. — XXX, N 1. — 308 p., 1988. — XXXIV, N 1/2. — 263 p., 1990. — XXXVI. — 225 p.
- Huertas E., Lubian L.M. Comparative study of dissolved inorganic carbon utilization and photosynthetic responses in *Nannochloris (Chlorophyceae)* and *Nannochloropsis (Eustigmatophyceae)* species // *Can. J. Bot.* — 1998. — 76, N 6. — P. 1104–1108.

- Irfanullah H.M., Moss B.* Ecology of *Dictyosphaerium pulchellum* Wood (*Chlorophyta*, *Chlorococcales*) in as hallow, acid, forest lake // *Aquat. Ecol.* – 2006. – **40**, N 1. – P. 1–12.
- Komárek J., Fott B.* *Chlorophyceae* (Grünalgaen). Ordnung: *Chlorococcales* // *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie.* Bd. 16. Teil 7. H. 1. – Stuttgart: Schweiz. Verlag., 1983. – 1044 S.
- Korneva L.G.* Impact of acidification on structural organization of phytoplankton community in the forest lakes of the north-western Russia // *Water Sci. Technol.* – 1996. – **33**, N 4/5. – P. 291–296.
- Newton A.P.W.* Red-Coloured Snow Algae in Svalbard – Some Environmental Factors Determining the Distribution of *Chlamydomonas nivalis* (*Chlorophyta volvocales*) // *Polar Biol.* – 1982. – **1**, N 3. – P. 167–172.
- Olsson H.* Phosphatase activity in relation to phytoplankton composition and pH in Swedish lakes // *Freshwat. Biol.* – 1990. – **23**, N 2. – P. 353–362.
- Pridde J., Haphey-Wood C.M.* Significance of small species of *Chlorophyta* in freshwater phytoplankton communities with special reference to five Welsh Lakes // *J. Ecol.* – 1983. – **71**. – P. 793–810.
- Rawson D.S.* Algal indicators of trophic lake types // *Limnol. Oceanogr.* – 1956. – **1**. – P. 18–25.
- Rott E., Hofmann G., Pall K., Pfister P., Pipp E.* Indikationslisten für Aufwuchsalgen in Österreichischen Fließgewässern. Teil 1: Saprobielle Indikation. – Wien: Bundesmin. Land Forstwirt., 1997. – 73 p.
- Rudd J.W. M., Kelly C.A., Schindler D.W., Turner M.A.* Distribution of the nitrogen cycle in acidified lakes // *Science.* – 1988. – **240**. – P. 1515–1517.
- Sládeček V.* System of Water Quality from the Biological Point of View // *Arch. Hydrobiol.* – 1973. – Beih. 7. – *Ergeb. Limnol.* – H. 7. – 218 p.
- Spijkerman E.* Phosphorus acquisition by *Chlamydomonas acidophila* under autotrophic and osmo-mixotrophic growth conditions // *J. Exp. Bot.* – 2007. – **58**. – P. 4195–4202.
- Spijkerman E., Coesel P.F.M.* Alkaline phosphatase activity in two planktonic Desmid species and the possible role of an extracellular envelope // *Freshwat. Biol.* – 1998. – **39**, N 3. – P. 503–513.
- Starmach K.* *Chlorophyta*. III. Zielenice nitkowate: *Ulotrichales*, *Ulvales*, *Prasiolales*, *Sphaeropleales*, *Cladophorales*, *Chaetophorales*, *Trentepohliales*, *Siphonales*, *Dichotomosi-phonales* // *Flora Słodkowod. Polski.* T. 10. – Warszawa; Kraków: Panstw. Wydaw. Nauk., 1972. – 750 s.
- Stokes P.* Ecological effects of acidification on primary producers in aquatic systems // *Water, Air & Soil Pollut.* – 1986. – **30**, N 1/2. – P. 421–438.
- Trifonova I.S.* Phytoplankton composition and biomass structure in relation to trophic gradient in some temperate and subarctic lakes of north-western Russia and the Prebaltic // *Hydrobiologia.* – 1998. – **369/370**. – P. 99–108.
- Uherkovich G.* The green algal genera *Scenedesmus* (*Chlorococcales*, *Chlorophyceae*) with special attention to taxa occurring in Hungary. – Budapest: Mag. Algal. Társ., 1995. – 270 p.
- Van Dam H., Buskens R.F.M.* Ecology and management of moorland pools: balancing acidification and eutrophication // *Hydrobiologia.* – 1993. – **265**, N 1–3. – P. 225–263.



- Vinebrooke R.D., Graham M.D. Periphyton assemblages as indicators of recovery in acidified Canadian Shield lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1997. – **54**, N 7. – P. 1557–1568.
- Visviki I., Santikul D. The pH tolerance of *Chlamydomonas applanata* (Volvocales, Chlorophyta) // Arch. Environ. Cont. Toxicol. – 2000. – **38**, N 2. – P. 147–151.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. – 1983. – **26**. – 175 S.
- Willén E. Planktonic Green Algae in an Acidification Gradient of Nutrient-poor Lakes // Arch. Protistenk. – 1992. – **141**, N 1/2. – P. 47–64.
- Wiltshire K., Boersma M., Meyer B. Grazer-induced changes in the desmid *Staurastrum* // Hydrobiologia. – 2003. – **491**, N 1–3. – P. 255–260.
- Yang Y., Gao K. Effects of CO<sub>2</sub> concentrations on the freshwater microalgae, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Chlorella pyrenoidosa* and *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyta) // J. Appl. Phycol. – 2003. – **15**, N 5. – P. 379–389.

Получена 15.08.11

Рекомендовал к печати П.М. Царенко

L.G. Korneva

Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
152742, Borok, Yaroslavl, Russia

TAXONOMIC COMPOSITION AND ECOLOGY OF GREEN ALGAE  
(CHLOROPHYTA AND STREPTOPHYTA) IN SHALLOW WEAKLY  
MINERALIZED FOREST LAKES

The results of studies (1989–1999) on the flora and dominant assemblages of planktonic greens (*Chlorophyta* and *Streptophyta*) in seven shallow weakly mineralized forest lakes are presented. The lakes are located on the area of the Darwin State National Reserve (Vologda Oblast, Russia). It is shown that the process of increasing lake acidity is accompanied by decline in the general richness of greens, especially of order *Sphaeropleales* and *Chlorellales*. At the same time, the proportion of species preferring high acidity and low content of organic matter and salts increases, as well as of number of dominant species, relative biomass of *Chlorophyta* and *Streptophyta* owing to algae of orders *Zygnematales* and *Desmidiiales*. The possible morphological and physiological adaptations of individual representatives of greens promoting their development in acidic lakes are discussed.

Key words: phytoplankton, *Chlorophyta*, *Streptophyta*, lakes, acidification.