

М.В. УСОЛЬЦЕВА¹, Т.В. НИКУЛИНА², Д.Н. ЮРЬЕВ³, Е.В. ЛИХОШВАЙ¹

¹Лимнологический ин-т СО РАН,

Россия, 664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3

²Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН,

Россия, 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

³Ин-т водных и экологических проблем ДВО РАН,

Россия, 680000 Хабаровск, ул. Ким-Ю-Чена, 65

К ИЗУЧЕНИЮ РАЗВИТИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ *AULACOSEIRA ISLANDICA* (O. MÜLLER) SIMONSEN (*BACILLARIOPHYTA*)

Изучено развитие вида *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen в оз. Ханка и р. Амур. Показано одновременное образование аукоспор и покоящихся спор в одной колонии. Исследовано тонкое строение панцирей и проведено сравнение дальневосточного вида с неспорообразующей *A. islandica* из Северной Америки и Европы, *A. skvortzowii* Edlund, Stoermer & Taylor из оз. Байкал и *A. pseudoislandica* Lupikina & Ozornina из плейстоценовых отложений Камчатки. Выявлено наибольшее сходство по расположению и форме двугубых выростов дальневосточного представителя с *A. pseudoislandica*.

Ключевые слова: оз. Ханка, р. Амур, *Bacillariophyta*, численность, биомасса, тонкое строение панцирей, двугубые выросты.

Введение

Интересной особенностью р. Амур является наличие в ней криоперитонных сообществ с доминированием диатомовой водоросли *A. islandica* Simonsen. Криоперифитон р. Амура – первый для пресноводных водоемов мира пример развития водорослей во льдах (Юрьев, Лебедев, 1988). Позднее ледовые сообщества с доминированием *A. islandica* (*A. skvortzowii* Edlund, Stoermer & Taylor) и *A. baicalensis* (K. Meyer) Simonsen были обнаружены и в оз. Байкал (Оболкина и др., 2000; Бондаренко, 2002). Представители обеих популяций не только успешно вегетируют подо льдом, но и интенсивно размножаются внутри него, образуя в межкристаллических прослойках жидкой фазы (рассола) скопления в виде пластин, лент и шнуров, которые, развиваясь далее на нижней поверхности льда, свисают в подледную воду в виде бород (Юрьев, Лебедев, 1988; Бондаренко, 2002). Главным фактором, определяющим количество водорослей в подледный период, является свет (Юрьев, 1993). Перед вскрытием реки ото льда при доминировании *A. islandica* концентрация хлорофилла *a* в приводном слое льда толщиной 1-8 см может быть на три порядка больше, чем в подледной воде (Юрьев, 1996).

Амур – крупнейшая река Дальнего Востока России, имеет чрезвычайно густую и разветвленную речную сеть, которая через р. Сунгача связана с оз. Ханка. Современное оз. Ханка является крупным, мелководным с максимальной глубиной 6,5 м (История ..., 1990), мезотрофным с чертами олиготрофности (Щур

и др., 1995) пресноводным водоемом Приморья. Озеро Ханка существовало уже в миоцене (Никольская, 1952). Миоценовая флора в отложениях пра-Ханки была представлена несколькими видами *Aulacoseira* (Жузе, 1952), которые, по мнению А.П. Жузе, являются предшественниками современных видов. В настоящее время в оз. Ханка и р. Амур доминируют виды рода *Aulacoseira* (Хахина, 1937; Журкина, 1959; Щур и др., 1995; Баринова, Медведева, 1996), среди которых определен вид *A. islandica*. В этих водоемах он формирует покоящиеся споры (Скворцов, 1929; Генкал, Щур, 2000).

Целью данной работы было описание жизненного цикла *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур, изучение ультраструктуры панцирей, проведение сравнительного анализа дальневосточного вида с *A. skvortzowii*, который также образует споры в пелагиали Байкала (Edlund et al., 1996), с неспорообразующей «панарктической» *A. islandica* и *A. pseudoislandica* Lupikina & Ozornina из плейстоценовых отложений Камчатки (Лупикина, Озорнина, 1992).

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили количественные и качественные альгологические пробы, отобранные на юго-западном побережье оз. Ханка в районе пос. Камень-Рыболов и на юго-восточном побережье в районе кордона «Восточный» Ханкайского заповедника. Для изучения сезонной динамики количественные пробы отбирали в районе пос. Камень-Рыболов с глубины 1-2 м батометром Рутнера с объемом цилиндра 1 л ежемесячно в период с марта 2001 г. по март 2002 г. Пробы фиксировали 4%-м раствором формальдегида и использовали для подсчета численности клеток в камере объемом 0,01 см³, биомассу рассчитывали счетно-объемным методом (Макарова, Пичкилы, 1970). Керны льда с водорослями из р. Амур отбирали ручным кольцевым буром с внутренним диаметром 18 см. Использовали технические приемы, обеспечивающие сохранность нитчатых колоний *A. islandica* на водной поверхности льда при извлечении нижней части керна. Водоросли с ненарушенной (без сколов) поверхности керна счищали вместе с ледовой стружкой ножом в емкость. Площадь сбора определялась по проекции, выполненной на кальке, и составляла обычно от 150 до 250 см². В лаборатории пробу разводили до известного объема водой и после гомогенизации водорослевой суспензии концентрировали известную часть пробы водорослей на мембранный фильтр марки "Watman GF/C" для последующего спектрофотометрического определения хлорофилла (Report ..., 1964; Бульон, 1983). Объем пробы и профильтрованной ее части, а также площадь сбора водорослей вводили в формулу расчета концентрации хлорофилла *a*. Пробы подледного фитопланктона отбирали батометром-бутылкой с глубины 0,5 м от нижней кромки льда. Пробы льда с водорослями перед концентрированием расплавляли при комнатной температуре.

При расчете сырой биомассы водорослей (*B*) по концентрации хлорофилла *a* (*C*_{хл}) использовали принятый в гидробиологии коэффициент, равный 500 (Бульон, 1983):

$$B = C_{\text{хл}} \cdot 500.$$

Для изучения тонкого строения *A. islandica* с помощью световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) были использованы качественные пробы из оз. Ханка, отобранные в районе пос. Камень-Рыболов (22 марта 1993 г., 1 мая 2001 г.), в районе кордона «Восточный» (3 марта 2001 г.) и из протоки Амурская (4 апреля 2001 г.). Пробы отбирали планктонной сетью Апштейна из мельничного капронового газа № 77 или большой сетью Джеди из шелкового сита № 70 (6000-6500 ячеек на 1 см²), фиксировали 70%-м этанолом. Полученный материал без предварительной обработки просматривали с помощью СМ ZEISS Axiovert 200 с фотокамерой Pixera Penguin 600CL при увеличении объектива x20-x40. Для анализа в СЭМ и ТЭМ пробы обрабатывали 30%-й перекисью водорода при 75 °С в течение 3 ч и трехкратно отмывали дистиллированной водой с последующим центрифугированием. Для изучения ультраструктуры внутренней стороны панцирей створки дополнительно ломали раздавливанием капли с материалом между двумя покровными стеклами. Обработанный таким образом материал наносили на столик для СЭМ, напыляли золотом в вакуумной установке SDC 004 (BALZERS) и исследовали с помощью СЭМ Philips SEM 525M при увеличении 1,3-16 тыс. раз либо наносили на сеточку для ТЭМ, покрытую фармваровой пленкой, и исследовали с помощью ТЭМ LEO 609L при увеличении 3,5-12,9 тыс. раз.

Результаты

Развитие диатомовой водоросли *A. islandica* в р. Амур начинается в период ледостава и достигает своего максимума во второй половине февраля-марте, когда этот вид становится абсолютным доминантом, развиваясь в нижних слоях зрелого ледового покрова и на его нижней поверхности (рис. 1). Значения биомассы, рассчитанные по содержанию хлорофилла *a* (Бульон, 1983), достигают: на нижней поверхности льда до 100 г/м², в нижнем 10 см слое льда – до 90 (а в нижнем 1 см слое – до 370) мг/л расплава льда, в подледной воде – до 18 мг/л.

Рис. 1. Нижняя поверхность льда с колониями *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen. Река Амур, с. Богородское, март 1998 г.



Вегетация *A. islandica* в оз. Ханка также начинается подо льдом в первой декаде марта. Массовое развитие водорослей этого вида отмечается в период освобождения озера ото льда – в апреле. В это время вид является абсолютным доминантом, его численность достигает 29 тыс. кл/л, а биомасса – 73 мг/м³ (рис. 2). В конце апреля-начале мая температура поверхностных слоев воды в оз. Ханка изменяется от 2 до 11 °С и у *A. islandica* начинается массовое образование покоящихся спор (рис. 3, 1) по типу, описанному ранее для байкальской спорообразующей водоросли (Скабичевский, 1953; Edlund et al., 1996).

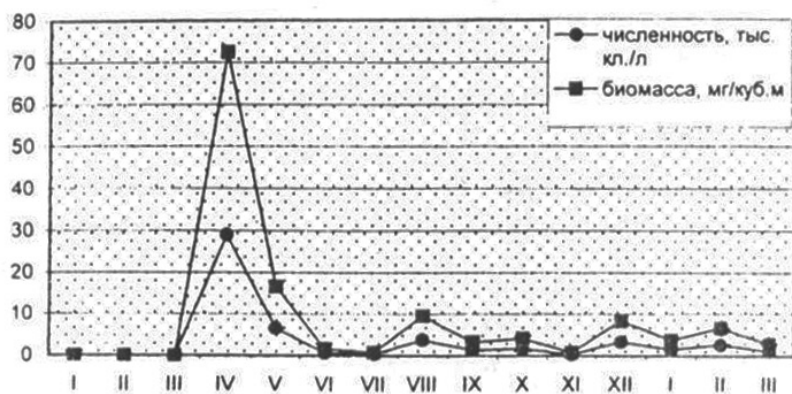


Рис. 2. Количественные характеристики *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen из оз. Ханка.

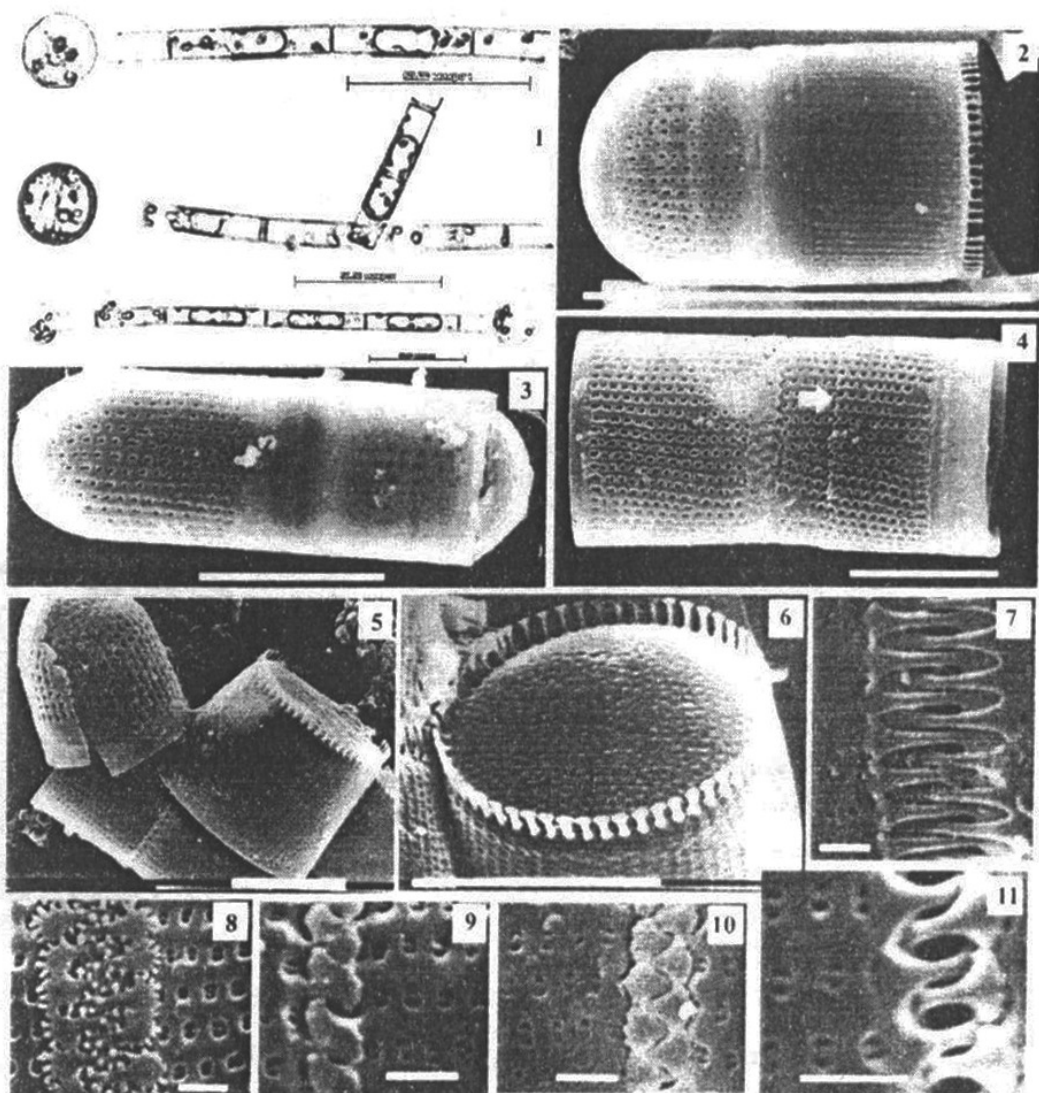


Рис. 3. *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen из оз. Ханка (1, 2, 4-11) и р. Амур (3): 1 – покоящиеся споры и аукоспоры в одной колонии; 2 – клетка, эпитека которой является створкой вегетативной клетки (справа), а гипотека – первой половинкой будущей споры (слева); 3 – покоящаяся спора; 4 – створки вегетативных клеток, видна ступенька (стрелка); 5 – створки вегетативных клеток и покоящейся споры (сверху); 6 – лицевая часть створки; 7-11 – различная форма соединительных шипов. СМ (1) и СЭМ (2-11). Масштаб 1 – 50 мкм, 2-6 – 10 мкм, 7-11 – 1 мкм.

В оз. Ханка и р. Амур в апреле-мае часто наблюдается образование покоящихся спор и ауксоспор в одной нити (см. рис. 3, 1). Ось ауксоспор располагается как наклонно, так и перпендикулярно по отношению к оси вегетативной клетки (см. рис. 3). В начале мая наблюдается уменьшение доли вегетативных нитей до 24% и увеличение нитей со спорами до 75%, и только 1% нитей содержат ауксоспоры. В июне-июле *A. islandica* выпадает из планктона. В другие месяцы можно наблюдать незначительное количество клеток этого вида, что, вероятнее всего, обусловлено взмучиванием осевших створок со дна озера в результате ветрового перемешивания водных масс.

С помощью СЭМ и ТЭМ были измерены параметры панцирей и изучены элементы их тонкого строения. Показано, что *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур морфологически идентичны как по морфометрическим признакам (рис. 4), так и по тонкому строению створок (см. рис. 3, 5). Вегетативные клетки имеют тонкостенные цилиндрические панцири высотой 8-18 мкм, диаметром 7-22 мкм, 10-16 рядов ареол в 10 мкм загиба створки, 10-20 ареол в 10 мкм ряда. Корреляция между высотой загиба створки и плотностью ареол отсутствует. На створках равной высоты плотность ареол варьирует в широких пределах (см. рис. 3, 4, 5). Форма ареол варьирует на загибе створки от круглой до широкоовальной. Иногда встречаются створки со сдвоенными рядами ареол (см. рис. 3, 5). Велум типа роты и волю (см. рис. 3, 8-11) с мембраной со свободным краем (рис. 5, 1). Ареолы на лицевой поверхности створки мелкие, круглые, покрывают всю поверхность и расположены беспорядочно (см. рис. 3, 6).

Встречаются створки со ступенькой на загибе створки (см. рис. 3, 4; 5, 5). Соединительные шипы разнообразной формы (см. рис. 3, 7-11): шпательобразные (7), закругленные с дополнительными выростами (дендровиднолопастные) (8), закругленные с коротким основанием (9), треугольные с волнистым краем (10) или закругленные с длинным основанием (11). Кольцевидная диафрагма очень мелкая (рис. 5, 5) или отсутствует (см. рис. 5, 2, 3, 6). В одной нити можно наблюдать створки как с кольцевидной диафрагмой, так и без нее. Кольцевидная диафрагма покоящихся спор более глубокая и широкая (см. рис. 5, 4). Расположение двугубых выростов на загибе створки среди клеток одной колонии варьирует: они могут располагаться группой (4-20 штук) в средней части загиба створки (см. рис. 5, 5), продольными рядами (см. рис. 5, 9, 10), вдоль кольцевидной диафрагмы (рис. 5, 2) и равномерно по всему загибу створки (рис. 5, 3). Двугубые выросты в виде прямой или изогнутой трубки (см. рис. 5, 8, 10, 11). Щели двугубых выростов на одной створке могут быть ориентированы в разные стороны (см. рис. 5, 8, 10, 11). Наружное отверстие двугубого выроста в виде удлиненного или изогнутого отверстия (см. рис. 5, 7) всегда открывается в ареолу (см. рис. 5, 10).

Обсуждение

В р. Амур можно визуально наблюдать на нижней поверхности льда «буро-зеленую тину», состоящую из нитей *A. islandica*, свисающих в воду (см. рис. 1). Периодически нитями *A. islandica* сплошь забиваются рыболовные сети.

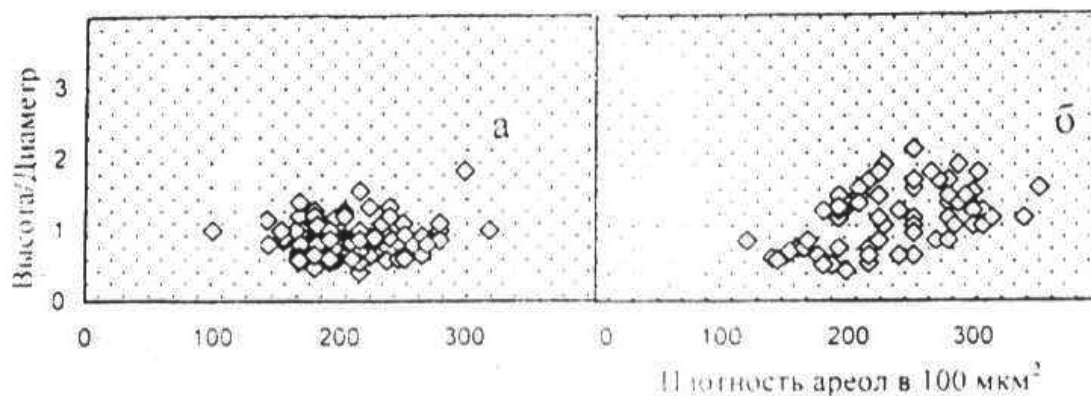


Рис. 4. Распределение признаков панцирей вегетативных клеток *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen в исследованных пробах из оз. Ханка (а) и р. Амур (б).

В марте 1980 г. при средней биомассе (рассчитывалась счетно-объемным методом) *A. islandica* $1,2 \text{ г/м}^2$ нижней поверхности амурского льда ее средняя численность составила 630 млн кл/м² (Юрьев, Лебедев, 1988). Поскольку максимальные величины сырой биомассы *A. islandica* в р. Амур, рассчитанные по содержанию хлорофилла *a*, достигали в криоперифитоне 100 г/м^2 нижней поверхности льда и в фитопланктоне 18 г/м^3 (Юрьев, 2000), то, исходя из приведенного выше соотношения, максимальные величины ее численности должны составлять порядка 52,6 млрд кл/м² и 9,5 млрд кл/м³ соответственно.

Ближние величины получены и для *A. skvortzowii* (*A. islandica*) в оз. Байкал, где ее максимальная численность может достигать 7 млн кл/л (Поповская и др., 2002), что соответствует биомассе $17,5 \text{ г/м}^3$. Показано, что к концу периода ледостава численность вида в планктоне небольшая (159 тыс. кл/л), тогда как в жидкой фазе льда на порядок выше (Оболкина и др., 2000). Значения численности и биомассы *A. islandica* в оз. Ханка были невысокими – вид в данном водоеме не образовывал визуально наблюдаемых массовых скоплений.

Полученные нами данные согласуются с опубликованными ранее наблюдениями о времени максимального развития вида в планктоне р. Амур (Боруцкий, Верегин, 1958: цит. по: Медведева и др., 2001), но количественные характеристики вида для оз. Ханка в несколько раз превышают данные Л.А. Щур (Щур и др., 1995 и персональное сообщение).

В жизненном цикле *Aulacoseira* известны две стадии размножения: вегетативное и половое. В начале вегетации клетки активно размножаются путем деления надвое, уменьшаясь при этом в диаметре и увеличиваясь в количестве. Достигнув определенного диаметра, некоторые клетки проходят стадию полового размножения, образуя в результате аукоспору, которая затем прорастает в клетку с большим диаметром (20-24 мкм). Размножаться половым путем способны не все клетки популяции и их число по сравнению с вегетативными клетками обычно незначительное. Аукоспоры вида *A. subarctica* (O. Müller) Haworth составляют не более 0,16% общего количества клеток (Jewson, 1992). На аукоспоры *A. islandica* из оз. Ханка, по нашим данным, приходится 1%. Для байкальской водоросли *A. baicalensis* на одной нити могут образовываться и две аукоспоры, количество материнских клеток между ними колеблется от 3 до 7 (Скабичевский, 1929). Мы также наблюдали это явление и для дальневосточной *A. islandica* (см. рис. 3, 1).

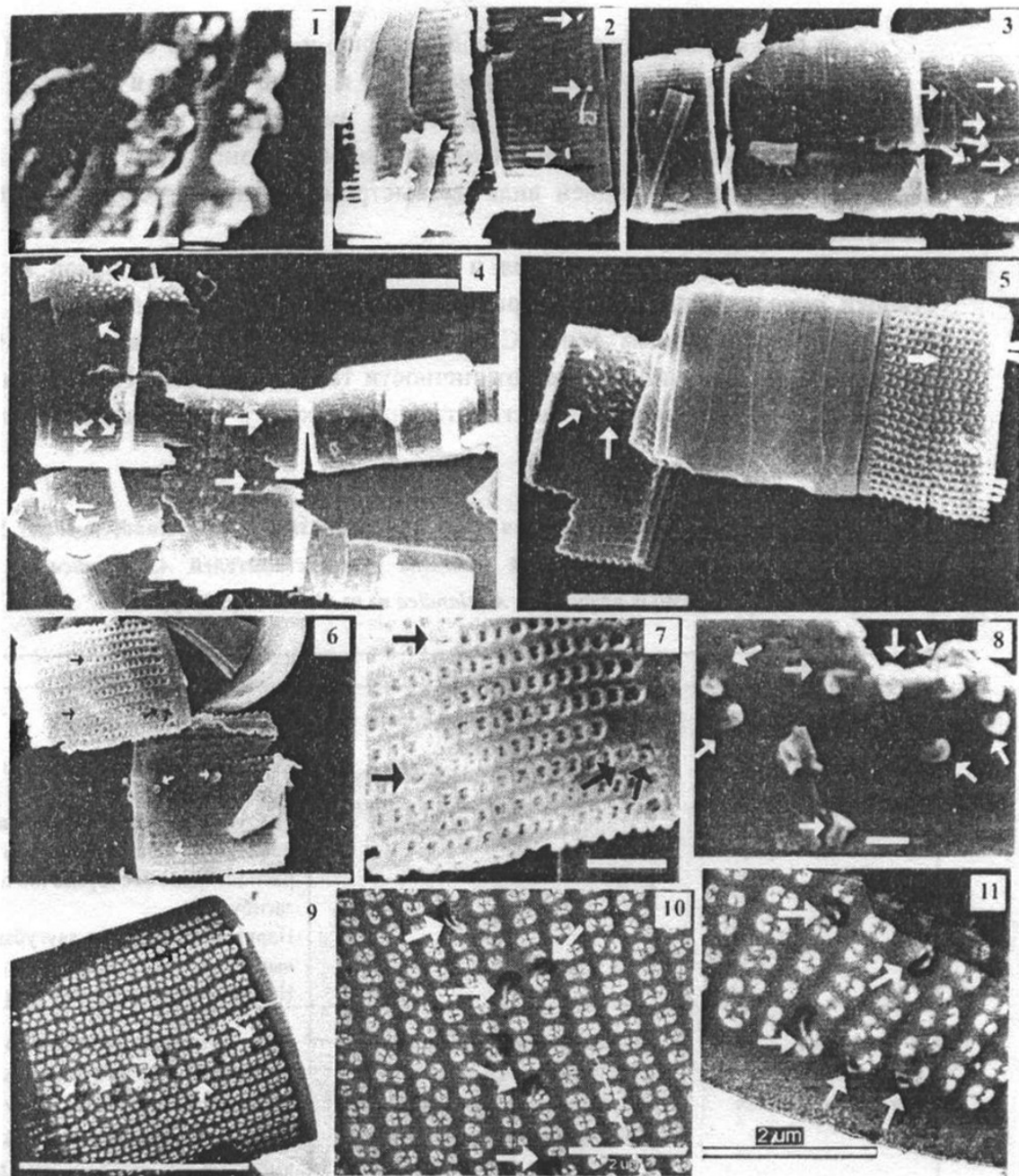


Рис. 5. Тонкое строение створки *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen из оз. Ханка (1, 5-11) и р. Амур (2-4). 1 – велум; 2 – расположение двугубых выростов вблизи кольцевидной диафрагмы и на удалении от нее; 3-4 – вариабельность локализации двугубых выростов на створках разных клеток одной колонии (белые стрелки), кольцевидная диафрагма (черные короткие стрелки); 5 – расположение двугубых выростов группой в центре загиба створки (тонкие стрелки), на загибе створки видна ступенька (широкая стрелка); 6 – двугубые выросты на внутренней стороне загиба створки (белые стрелки), наружные отверстия двугубых выростов (черные стрелки); 7 – фрагмент створки 6; 8 – двугубые выросты, ориентированные в разные стороны; 9 – расположение двугубых выростов продольными рядами; 10 – фрагмент створки 9; 10, 11 – каналы двугубых выростов связаны своим основанием с ареолами. Масштаб 1, 8 – 1 мкм; 10, 11 – 2 мкм; 7 – 2,5 мкм; 2-6, 9 – 10 мкм. СЭМ (1-8), ТЭМ (9-11).

В Байкале образование покоящихся спор и ауксоспор обычно происходит в разных колониях популяции *A. skvortzowii* и лишь иногда в одной и той же (Кобанова, 2001). В оз. Ханка и р. Амур ауксоспоры и покоящиеся споры образуются практически одновременно в одной колонии (см. рис. 3, 1), что, вероятно, связано с реакцией вида на быстроменяющиеся условия обитания в мелководном водоеме.

Данные о форме панциря и плотности расположения ареол на загибе створки, определенные нами (см. рис. 4), совпадают с описанием вида из р. Амур и оз. Ханка, приведенным ранее С.С. Бариновой и Л.А. Медведевой (1996), и согласуются с концепцией о монотипичности таксона (Genkal, Popovskaya, 1991) на основе анализа вариабельности этих признаков у представителей вида из различных водоемов.

Таблица. Сравнение тонкого строения видов *Aulacoseira skvortzowii* Edlund, Stoermer & Taylor, *A. pseudoislandica* Lupikina & Ozornina и представителей *A. islandica* (O. Müller) Simonsen из разных водоемов с *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур

Вид	Сходство	Различие
<i>A. islandica</i> (неспорообразующая) соврем., Европа, Америка	Ступенька располагается на уровне 5-8 ареолы. Створки одной колонии могут быть ареолированы по разному. Велум типа рта и вола	Толстостенные панцири. Кольцевидная диафрагма хорошо выражена, средняя. Двугубые выросты сидячие, в количестве менее 10 на створку, расположены беспорядочно по всему загибу. Наружные отверстия двугубых выростов заменяют ареолу в ряду. Не образует покоящиеся споры
<i>A. skvortzowii</i> (спорообразующая) соврем., оз. Байкал	Тонкостенные панцири. Сдвоенные ряды ареол. Велум типа рта и вола. Кольцевидная диафрагма мелкая или отсутствует. Образует покоящиеся споры	Двугубые выросты сидячие в количестве менее 10 на створку, расположены беспорядочно по всему загибу. Наружные отверстия двугубых выростов заменяют ареолу в ряду или располагаются между ареолами сдвоенного ряда
<i>A. pseudoislandica</i> (неспорообразующая) плейстоцен, Камчатка	Тонкостенные панцири. Велум типа рта, вола. Кольцевидная диафрагма мелкая или отсутствует. Двугубые выросты в виде прямой или изогнутой трубки располагаются продольными рядами. Наружные отверстия открываются в ареолу (?)	Не образует покоящиеся споры

Особенности строения дальневосточных представителей *A. islandica* по сравнению с другими популяциями нам удалось выявить с помощью детального исследования тонкого строения сломанных панцирей при большом увеличении с помощью СЭМ и ТЭМ. Дальневосточная *A. islandica* сходна с *A. islandica* из водоемов Северной Америки и Европы (Le Cohu, 1996; Siver, Kling, 1997)

наличием и расположением ступеньки, формой ареол, расположенных одиночными или сдвоенными рядами, строением велума, но отличается способностью образовывать покоящиеся споры, неглубокой кольцевидной диафрагмой или ее отсутствием, числом, формой, локализацией двугубых выростов, а также местом расположения наружного их отверстия (см. таблицу). Ни для одного вида рода *Aulacoseira* ранее не было отмечено такого разнообразия по характеристикам двугубых выростов.

Дальневосточная *A. islandica* сходна с байкальской *A. skvortzowii* по форме ареол, строению велума, наличию или отсутствию неглубокой кольцевидной диафрагмы, способности образовывать покоящиеся споры в массовом количестве, но по форме, локализации двугубых выростов и их наружных отверстий эти виды различаются (Усольцева и др., 2004).

Наибольшее сходство по ультраструктуре прослеживается у *A. islandica* из современного фитопланктона оз. Ханка и р. Амур с ископаемым видом *A. pseudoislandica* из плейстоценовых отложений Камчатки (см. таблицу). Оба вида имеют неглубокую кольцевидную диафрагму, или она отсутствует, велум типа роты, волны, двугубые выросты некоторых створок в виде прямой или изогнутой трубки могут располагаться продольными рядами, их наружные отверстия открываются в ареолу. *Aulacoseira islandica* оз. Ханка и р. Амур отличается от *A. pseudoislandica* отсутствием конусовидных створок и тем, что двугубые выросты не приурочены к интерштрихам, а располагаются прямо в рядах ареол. В описании вида *A. pseudoislandica* (Лупикина, Озорнина, 1992) не указано наличие покоящихся спор.

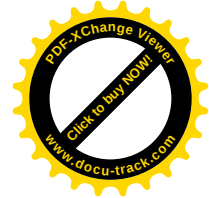
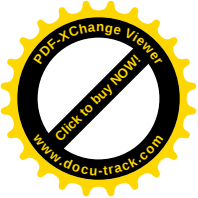
Способность к формированию спор, а также большая вариабельность двугубых выростов по количеству и расположению на загибе створки может характеризовать представителей вида из оз. Ханка и р. Амур как древние.

Сходство в строении загиба створки у географически близких *A. islandica* из Ханки и Амура и *A. pseudoislandica* из плейстоценовых отложений Камчатки свидетельствует о наличии общего предка на определенных этапах эволюции.

Глубокие и резкие изменения климата в плейстоцене сыграли существенную роль в эволюции диатомовых водорослей, и *Aulacoseira* в частности (Лихошвай и др., 2004). По всей видимости, особенность распределения границы материковых льдов во время последнего глобального оледенения плейстоцена (Марков, 1965) привела к исчезновению вида *A. pseudoislandica* на Камчатке и сохранению спорообразующего представителя *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур.

Выводы

Максимальное развитие вида *Aulacoseira islandica* в оз. Ханка, как и в р. Амур, приурочено к весеннему периоду. В это время наблюдается активное образование аукоспор (почти 1 % клеток популяции) и совмещение процессов образования покоящихся спор и аукоспор в одной колонии. Спорообразующие представители вида *A. islandica* из оз. Ханка и р. Амур имеют особенности строения: большое количество двугубых выростов (до 20), вариабельное их распределение по загибу створки, связь наружных отверстий двугубых выростов с ареолами. По этим признакам они отличаются от спорообразующих представителей вида из оз. Байкал и *A. islandica* из водоемов северной Америки и Европы, которые не образуют спор, и имеют сходство с *A. pseudoislandica* из плейстоценовых отложений Камчатки.



Благодарности

Авторы выражают благодарность Е.И. Барабанщикову и Н.А. Черных (ТИНРО-центр, Владивосток) за отбор количественных проб из оз. Ханка, Л.А. Щур (ИБФ СО РАН, Красноярск) и Н.А. Бондаренко (ЛИН СО РАН) за консультации при подготовке рукописи. Работа выполнена в рамках Интеграционного проекта СО РАН № 58.

M.V. Usoltseva¹, T.V. Nikulina², D.N. Yuriev³, E.V. Likhoshvai¹

¹Limnological Institute, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,
3, Ulan-Batorskaya St., 664033 Irkutsk, Russia

²Biological-Soil Institute, Far East Branch of Russian Academy of Sciences,
159, Stoletiya Vladivostoka Av., 690022 Vladivostok, Russia

³Institute of Water and Ecological Problems, Far East Branch of Russian Academy of Sciences,
65, Kim-U-Chen St., 680000 Khabarovsk, Russia

TO STUDY OF DEVELOPMENT OF MORPHOLOGY OF *AULACOSEIRA ISLANDICA* (O. MÜLLER) SIMONSEN (*BACILLARIOPHYTA*)

Development of the species *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen in Khanka Lake and the Amur River was studied. Simultaneous formation of auxospores and resting spores in the same colony was shown. Microscopic study of the frustules and comparison with non spore-forming *A. islandica* from North America and Europe, *A. skvortzowii* Edlund, Stoermer & Taylor from Lake Baikal, *A. pseudoislandica* Lupikina & Ozornina from Pleistocene deposits of Kamchatka was carried out. It was found that *A. islandica* in position and shape of bilabiate growths is most similar to *A. pseudoislandica*.

Key words: Khanka Lake, Amur River, *Bacillariophyta*, number, biomass, thin structure of frustula, bilabiate growth.

- Баринаова С.С., Медведева Л.А. // Атлас водорослей – индикаторов сапробности. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 364 с.
- Бондаренко Н.А. Особенности биологии водорослей рода *Aulacoseira* на примере его байкальских представителей // Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. VIII школы диатомологов России и стран СНГ. – Борок, 2002. – С. 10-11.
- Боруцкий Е.В., Верегин Б.В. О летней динамике сестона Амура // Тр. Амур. ихтиол. экспед. 1945-1949 гг. – 1958. – 4. – С. 275-287.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. – Л.: Наука, 1983. – 152 с.
- Генкал С.И., Щур Л.А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* озера Ханка // Альгология. – 2000. – 10, № 3. – С. 278-281.
- Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. – М.: Наука, 1983. – 216 с.
- Жузе А.П. К истории диатомовой флоры озера Ханка: Мат. по геоморфологии и палеографии // Тр. Ин-та географии АН СССР. – 1952. – 51, № 6. – С. 226-252.
- Журкина В.В. О фитопланктоне озера Ханка // Сообщения ДВФ им. В.Л. Комарова СО РАН СССР. – Владивосток: Примор. книж. изд-во, 1959. – Т. 11. – С. 85-90.
- История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки / Под ред. Д.Д. Квасова. – Л.: Наука, 1990. – 273 с.
- Кобанова Г.И. Первые сведения о бесполом множественном размножении диатомовых водорослей в Байкале // Сиб. экол. журн. – 2001. – 4. – С. 401-404.
- Лихошвай Е.В., Усольцева М.В., Поповская Г.И., Воробьева С.С., Никулина Т.В. Споры видов рода *Aulacoseira* (*Bacillariophyta*) из современных водоемов и осадков разного времени формирования // Бот. журн. – 2004. – 89, № 1. – С. 60-72.

- Лутикина Е.Г., Озорнина С.П. Новый род *Aulacoseira* (Thw.) Sim. (Bacillariophyta) из эуплейстоценовых отложений Центральной Камчатки // Альгология. – 1992. – 2, № 2. – С. 102-105.
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журн. – 1970. – 55, № 10. – С. 1488-1494.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период (ледниковый период – антропогенный период). – М.: Изд-во МГУ, 1965. – Т. 1. – 371 с.
- Медведева Л.А., Сиротский С.Е., Озлы З.П. Водоросли бассейна реки Амур (Россия): литературный обзор // Биогеохимические и гидроэкологические особенности экосистем бассейна реки Амур. Вып. 11. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 151-174.
- Моисеева А.И. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. – Л.: Наука, 1971. – 204 с.
- Никольская В.В. Некоторые данные по палеогеографии озера Ханка: Мат-лы по геоморфологии и палеографии СССР // Тр. Ин-та географии. – 1952. – 51, № 6. – С. 215-225.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорощенко Л.Ф., Горбунова Л.А., Моложская О.А. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // Докл. РАН. – 2000. – 371, № 6. – С. 815-817.
- Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. – Новосибирск: Наука, 2002. – 168 с.
- Скабичевский А.П. К биологии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. // Рус. гидробиол. журн. – 1929. – 8, № 4/5. – С. 93-114.
- Скабичевский А.П. Об образовании спор у *Melosira islandica* // Докл. АН СССР. – 1953. – 62, № 3. – С. 671-674.
- Скворцов Б.В. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли оз. Ханка // Зап. Южно-Уссур. отд-ния гос. Рус. геогр. об-ва. – Владивосток, 1929. – Вып. 3. – 76 с.
- Хахина А.Г. Горизонтальный фитопланктон Астраханского залива озера Ханка // Вестн. ДВ фил. АН СССР. – 1937. – № 24. – С. 41-50.
- Щур Л.А., Анонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Филимонов В.С. К характеристике фитопланктона бассейна озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. – 1995. – 5, № 2. – С. 166-172.
- Юрьев Д.Н. Свет как фактор среды, регулирующий развитие криоперифитона // Оценка продуктивности фитопланктона. – Новосибирск: Наука, 1993. – С. 76-80.
- Юрьев Д.Н. Динамика хлорофилла *a* в подледном фитопланктоне и криоперифитоне р. Амур и факторы, ее определяющие // Биогеохимические и экологические исследования природных и техногенных экосистем Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – С. 97-112.
- Юрьев Д.Н. Необычно высокие концентрации хлорофилла в р. Амур в период ледостава // Гидробиотика 2000. V Всесоюз. конф. по водным растениям. – Борок, 2000. – С. 98-99.
- Юрьев Д.Н., Лебедев Ю.М. Развитие ледового перифитона р. Амур в связи со световым фактором // Бот. журн. – 1988. – 73, № 11. – С. 1546-1551.
- Edlund M.B., Stoermer E.F., Taylor C.M. *Aulacoseira skvortzowii* sp. nov. (Bacillariophyta), poorly understood diatom from Lake Baikal, Russia // J. Phycol. – 1996. – 32. – P. 165-175.
- Genkal S.I., Popovskaya G.I. New data on the frustule morphology of *Aulacoseira islandica* (Bacillariophyta) // Diatom Res. – 1991. – 6. – P. 255-266.
- Jewson D.H. Size reduction, reproductive strategy and the life cycle of a centric diatom // Phil. Trans. R. Soc. Lond. – 1992. – 336. – С. 191-213.
- Usoltseva M.V., Nikulina T.V., Yuryev D.N., Likhoshway Ye.V. Rimoportulae of the sporulating *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim. (Bacillariophyta) from the water bodies of Siberia and Far East // Тез. междунар. симп. «Живые клетки диатомей». – Иркутск: Ин-т географии, 2004. – С. 104-105.
- Report of SCOR-UNESCO working group 17th determination photosynthetic pigments (June 4-6, 1964). – Paris: UNESCO, 1964. – 12 p.

Получена 07.04.05

Подписал в печать С.И. Генкал