

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УССР

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

N°3798-В87 от 27.05.87.

УДК 579:574.582 /261/

ПИКОФРАКЦИЯ В СОСТАВЕ ПЛАНКТОНА ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА
(МАТЕРИАЛЫ 20-го РЕЙСА НИС "ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ")

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
Л. 146 деп.

С е в а с т о п о л ь - 1 9 8 7

ПИКОФРАКЦИЯ В СОСТАВЕ ПЛАНКТОНА ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

(МАТЕРИАЛЫ 20-го РЕЙСА НИС "ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ")

№ 3798-В87

УДК 579:574.582:591.13(261)

В.Е.Заика, В.А.Шевченко, К.В.Булатов, И.И.Малиночка

ИССЛЕДОВАНИЯ ФОТОТРОФНОГО ПИКОПЛАНКТОНА В ТРОПИЧЕСКОЙ
АТЛАНТИКЕ

Материал и методы

Воду брали 100-литровым батометром. По 20мл воды с помощью шприца фильтровали последовательно через фильтры с рабочим диаметром 10мм и размерами пор 2,0мкм (Синпор) и 0,2мкм (ядерные фильтры, производство ОИЯИ, г.Дубна). Исследовали оба фильтра. Препараты просматривали с использованием флуоресцентного микроскопа отраженного света "Laboval - 2a-7I" (Цейс) при увеличении $\times 400$ или $\times 1000$ и МБИ-15. На фильтре 2,0мкм исследовали колонии цианобактерий. Автофлуоресценцию возбуждали при эпифлуоресцентном освещении синим цветом (возбуждающий светофильтр B229, блокирующий светофильтр - G-247/G-245). При этом клетки цианобактерий светятся светло-желтым светом, клетки эукариот - красным, частицы пикодетрита - светло-зеленым. Счет вели при увеличении $\times 400$ в круге площадью $0,071\text{мм}^2$ по 5-10 случайно выбранным полям зрения. С каждого горизонта исследовали по 4 препарата (два "верхних" и два "нижних" фильтра). Данные по двум препаратам усредняли и рассчитывали величину среднего количества клеток на поле зрения. Эта величина была использована для расчета числа клеток в 1мл. При этом учитывали, что площадь для микроскопа "Лабовал" рабочей поверхности фильтра ($78,54\text{мм}^2$) в IIII раз больше площади

поля зрения микроскопа при использовании объектива х40, окуляра х6,3 и увеличении бинокулярной насадки расчет х1,6. Число клеток в одном миллиметре рассчитывали по формуле:

$$X_{мл} = \frac{X \cdot IIII}{20} = X \cdot 55,55 \quad \text{где: } X - \text{среднее число клеток в поле зрения микроскопа. Для каждого горизонта рассчитывали стандартную ошибку среднего арифметического числа клеток и доверительный интервал (P=0,95). Аналогичные расчеты вели по данным подсчетов под МБИ-15.}$$

После подсчета фильтры фиксировали в парах 40%-ного раствора формалина с одновременной их покраской в течение 24 часов эритрозином. При этом фильтры несколько раз промакивали на увлажненной фильтровальной бумаге для удаления избытка краски и сушили в течение 24 часов. Далее фильтры помещали на предметное стекло в капле балъзама, накрывали покровным стеклом, на которое ставили стандартный грузик для отжима избытка балъзама и препараты сушили в течение суток. На фильтрах, ставших прозрачными в балъзама, подсчитывали общее количество микроорганизмов в 5-6 полях зрения в проходящем свете микроскопа "Laboval -2a-II" при увеличении х400 либо х1000, в зависимости от задач эксперимента. Сопоставление числа флуоресцирующих клеток с общим числом клеток, выявленных на одних и тех же фильтрах, позволяло оценить число нефотосинтезирующих микроорганизмов, в том числе и гетеротрофов.

Работы выполнены на двух меридиональных разрезах в центральной открытой части Атлантического океана по 30° и 22° з.д. и на квазиразрезе в районе мыса Кап-Блан по 17° з.д. По первому меридиональному разрезу исследования проведены на 18 станциях, по второму - на 17 станциях и по третьему - на 7 станциях. Исследования проводили на 6-9 горизонтах каждой станции в пределах от 0 до 200м. Материалы по учету численности пикопланктона представлены в таблице.

Морфологические формы цианобактерий

В Атлантическом океане среди одиночных цианобактерий обычно доминировали округлые клетки диаметром 1-1,5мкм, овальные

1,5x0,8мкм. Изредка попадались единичные яркие шаровидные клетки диаметром 2-3мкм, однажды найдены цианобактерии длиной 1,5мкм, имеющие каплевидную форму.

В некоторых районах Атлантики массовыми были палочковидные клетки длиной 2,5-6, диаметром 0,5-0,8мкм. Указанные пределы размеров охватывают несколько разновидностей. Обычно в пробе преобладала одна из следующих форм: 1-2x0,5; 2,5-3x0,5-0,8; 4-6x0,5-0,7мкм. Указаны размеры клеток, не имеющих перетяжки и наиболее массовых в пробе, тем не менее различать клетки, находящиеся на разных стадиях жизненного цикла, не всегда возможно, поэтому три формы выделены условно. Палочковидные цианобактерии распадаются на две группы по признаку подвижности. Относительно "толстые" и короткие клетки обычно были неподвижными, яркими, сохраняли постоянную форму прямой палочки. Более тонкие клетки (такими почти всегда были цианобактерии длиной более 3-3,5мкм) проявляли подвижность, причем их тело червеобразно изгибалось. Часто на препарате такие червеобразные клетки "висели" в жидкости вертикально, не касаясь поверхностей. Для этой формы характерно также тусклое свечение во многих случаях, разгорание в ходе освещения. Иногда более яркими были концы клетки при тусклой средней части. При содержании на герметичных препаратах среди червеобразных цианобактерий через несколько дней появлялись уродливые клетки - согнутые углом, с утолщенным концом или утолщением в средней части.

Интересны данные по встречаемости палочковидных цианобактерий в Атлантическом океане. На II станциях первого этапа рейса (от 24⁰с.ш. до 14⁰ю.ш.) ни на одном горизонте такие клетки не отмечались. Начиная с 15⁰ю.ш. (ст.2938) они стали массовыми, доминировали на глубине пика цианобактерий. На разрезе II палочковидные клетки встречались до м.Кап-Блан и позже - в Средиземном море, но были массовыми на обоих разрезах лишь в полосе между 15⁰ и 21⁰ю.ш.

Приведенные сведения дают общую характеристику встречаемости основных морфологических разновидностей цианобактерий в исследованных акваториях, но далеко не исчерпывают список форм. Это особенно наглядно проявляется при периодическом обследовании герметизированных парафином препаратов, на ко-

торых в результате сукцессии появляются формы, не отмеченные при начальном изучении пробы. В этих условиях сильнее проявляется способность некоторых разновидностей клеток образовывать колонии. Для более полной характеристики разнообразия палочковидных цианобактерий отметим, что именно на препаратах была найдена форма 3-3,2 мкм длиной и 0,6 мкм в диаметре со строго палочковидными (не червеобразными) неподвижными клетками, соединенными концами в короткие ломаные цепочки. В свежих пробах подобные по размерам "тонкие" палочковидные цианобактерии всегда были одиночными и червеобразными.

Имеющиеся в литературе сведения о форме и размерах цианобактерий морского пикопланктона не позволяют существенно дополнить наши наблюдения. Предполагая, что анализ электронномикроскопических снимков может быть полезен для характеристики общей морфологии клеток, наряду с эпифлуоресцентной микроскопией, можно сослаться на следующие сведения. В северной части Атлантического океана и Карибском море зарегистрированы цианобактерии 0,8 x 1; 0,7 x 0,9 и 0,4 x 0,5 мкм [1]. Из вод умеренной зоны Южной Атлантики выделены округлые подвижные клетки, а также палочковидные, длиной 1,25-2,5 и диаметром 0,7-0,9 мкм [4]. Для северо-западной части Тихого океана и Южно-Китайского моря указаны цианобактерии размерами от 0,5 до 2 мкм [2], в океанических и прибрежных водах вблизи Японии преобладали округлые и овальные клетки, на порядок меньше было палочковидных цианобактерий длиной 0,6-1,5 мкм [3].

Таким образом, нашими наблюдениями обнаружен более широкий спектр размеров одиночных цианобактерий. Палочковидные клетки, особенно, их подвижные разновидности - червеобразные цианобактерии, по нашим данным могут достигать 4-6 мкм, а делящиеся - еще большей длины. Формально такие клетки выходят за размерные границы пикопланктона. Но при фильтрации практически все они проникают через "Нуклеопор" с порами 2 мкм, тем самым попадая в пикофракция планктона.

Вертикальное распределение пикофитопланктона в исследованных акваториях

Материалы по численности планктона представлены в таблице. Типичная картина распределения численности цианобактерий и пиководорослей в зависимости от глубины представлена на рис. I.

Анализ всего массива материалов, полученных в Атлантике на станциях, позволяет выделить следующие характерные особенности полученных распределений:

- наблюдается четкий максимум как числа цианобактерий, так и пиководорослей, причем полученные распределения могут быть охарактеризованы в терминах вариационной статистики;

- как правило максимумы числа цианобактерий и пиководорослей расположены на определенной глубине, а не на поверхности;

- максимум численности цианобактерий чаще всего находится над максимумом численности пиководорослей;

- величина максимума численности цианобактерий и их общее количество в обследуемом слое воды превышает таковые величины для пиководорослей.

Эти особенности распределения для пикоформ в толще морской воды обусловлены, очевидно, многими факторами среды и четко ограничивают границы экологических ниш этих микроорганизмов, такие распределения характерны, в частности, для олиготрофных вод Центральной Атлантики.

Указанные наблюдения основаны на статистически значимом материале. Применяемая в работе методика учета числа люминисцирующих микроорганизмов позволила достаточно полно количественно охарактеризовать наблюдаемые максимумы численности цианобактерий и водорослей.

Обратимся к более детальной характеристике особенностей распределения численности микроорганизмов по различным горизонтам. При этом основное внимание уделим тем распределениям, которые не укладываются в рамки типичной картины, представленной выше. Результаты исследований на некоторых станциях свидетельствуют о том, что максимальное число клеток цианобактерий и пиководорослей может наблюдаться и на поверхности. В этом случае возможны варианты, когда в самом верхнем горизонте воды наблюдается максимум одной какой-то формы пикопланктона, либо цианобактерий, либо пико-

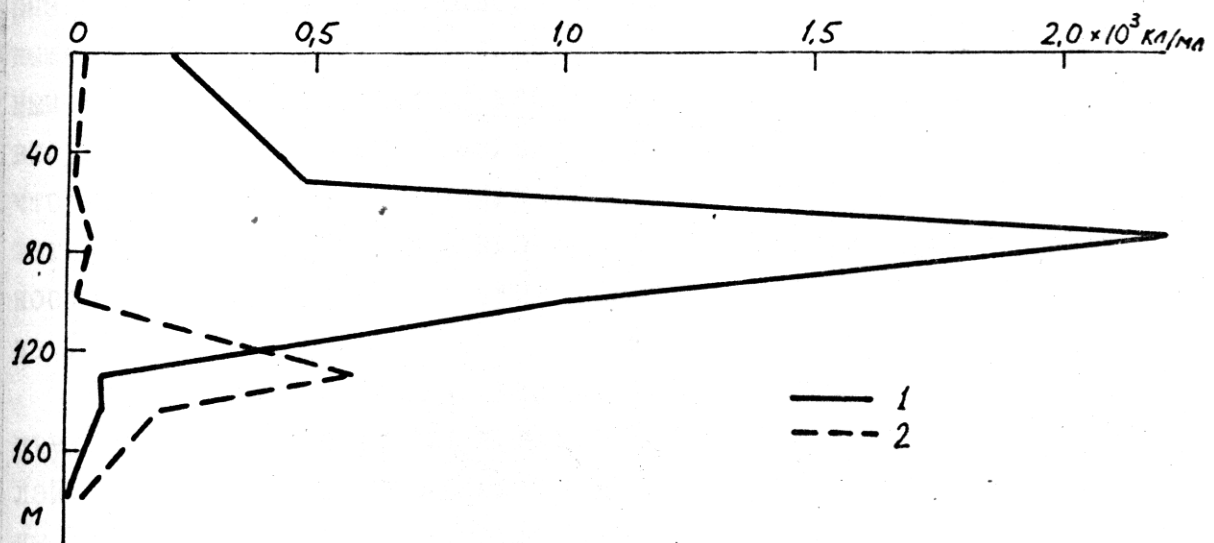


Рис. I. Типичное для олиготрофных районов Атлантического океана распределение численности цианобактерий (1) и пиководорослей (2), в зависимости от глубины. Станция 2940.

водорослей, чаще всего цианобактерий, и варианты, когда в верхнем горизонте имеет место максимум и той и другой пиковых форм. Отметим, что такие распределения выявлены в прибрежных водах северо-западной Африки в районе мыса Кап-Блан.

Выявлены также распределения численности клеток и цианобактерий и пиководорослей с очень сближенными по глубине максимумами и их совпадением. В целом, наблюдаются все переходные формы распределения от весьма удаленных друг от друга до их совпадения по максимумам. Как отмечалось выше, число цианобактерий в максимуме, как правило, в несколько раз превышает число пиководорослей. Обратная картина - превышение численности пиководорослей в максимуме над максимальным числом цианобактерий наблюдалась лишь на трех станциях второго разреза расположенных рядом между 15° и 21° . Отметим, что именно на этих станциях наблюдали преобладание сильно вытянутых червеобразных цианобактерий. Максимальные численности пиководорослей на этих станциях расположены на глубине 125-160 м.

Необходимо отметить, что на некоторых станциях выявлены двухвершинные распределения цианобактерий, либо пиководорослей. Наконец, в нескольких случаях отбор проб воды до глубины 160 м и более не позволил выявить максимум численности пиководорослей (например, на станциях 2997 и 2955) - очевидно, он был расположен еще ниже.

Для двух станций было проведено определение общего числа микроорганизмов, относящихся к пикоплантону (0,2-2,5 мкм), включая гетеротрофные микроорганизмы. Это определение производили на постоянных препаратах, изготовленных из микропористых фильтров 0,2 мкм, на которых предварительно был произведен подсчет в режиме эпифлуоресценции цианобактерий и пиководорослей. Учет общего числа бактерий и водорослей проводили в проходящем свете при увеличении $\times 1000$. Полученные результаты представлены на рис. 2 (станция 2980). Видно, что общее число микроорганизмов достигло $4,2 \times 10^5$ кл/мл. В состав учитываемых клеток входят пиководоросли (максимум около 10^3 кл/мл), цианобактерии (максимум около 7×10^3 кл/мл) и гетеротрофы, составляющие преобладающую часть пикопланктона. Следует подчеркнуть, что максимум численности гетеротрофов не совпадает по глубине с максимумами численности цианобакте -

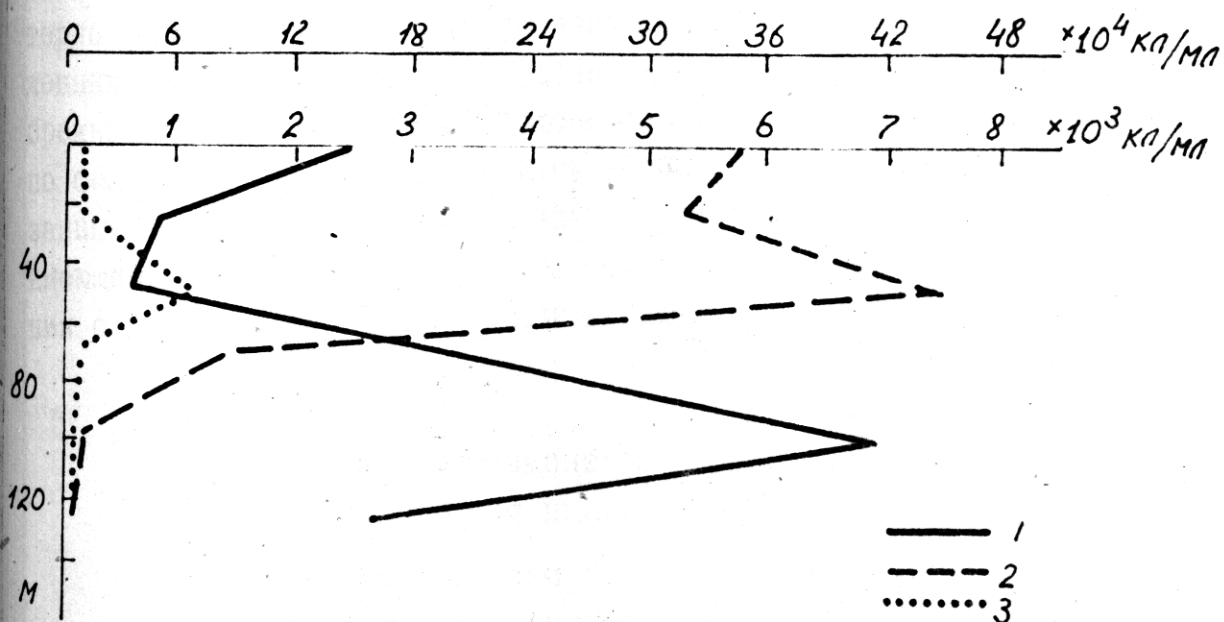


Рис. 2. Распределение численности цианобактерий (2, нижняя шкала), пиководорослей (3, нижняя шкала) и общее количество бактерий и пиководорослей (1, верхняя шкала) и зависимости от глубины на станции 2980. Максимальная численность цианобактерий и пиководорослей на одной и той же глубине - 50 м.

рий и пиководорослей. Из полученных данных следует, что основные формы, входящие в пикопланктон - водоросли, цианобактерии и гетеротрофные бактерии, могут иметь максимумы на разных глубинах и в целом, при рассмотрении общей картины по ряду станций, могут составлять различные сочетания максимумов численности и других характеристик распределений, отражающие всю сложность формирования экологических систем поверхностных вод океана.

В итоге можно выделить несколько типов распределения численности цианобактерий и пиководорослей в зависимости от глубины. Для олиготрофных вод центральной части Атлантики характерно распределение с четко выраженными максимумами, расположенными на определенной глубине. Для богатых биогенами прибрежных вод апвелинга в районе северо-западной Африки выявлено большое разнообразие типов распределений: наряду с вышеуказанным типом и его вариациями встречаются распределения, не имеющие место в олиготрофных районах, в частности, распределения с максимумом численности на поверхности океана.

Широтные изменения распределения и обилия пикопланктона

Материалы по численности цианобактерий и пиководорослей, полученные на отдельных станциях, выполненные по меридиональным разрезам в Атлантике по 30° , 22° и 17° з.д., позволили составить общее представление об изменении численности этих пикоформ в различных районах Атлантики.

На рисунке 3 представлены данные по величине максимума цианобактерий и пиководорослей по первому меридиональному разрезу (30° з.д.). Видно, что цианобактерий в максимуме по численности приблизительно в 10 раз больше, чем пиководорослей. В целом, возрастанию численности цианобактерий, насколько можно судить по максимумам, соответствует возрастание численности пиководорослей, хотя и не наблюдается полного совпадения их кривых. Наибольшая численность пикопланктона имеет место в районах $8-14^{\circ}$ с.ш. и $28-35^{\circ}$ ю.ш. Минимальная численность пикопланктона выявлена в районах $21-23^{\circ}$ с.ш., 5° с.ш. и $10-20^{\circ}$ ю.ш. К сожалению, на этом меридиональном разрезе от-

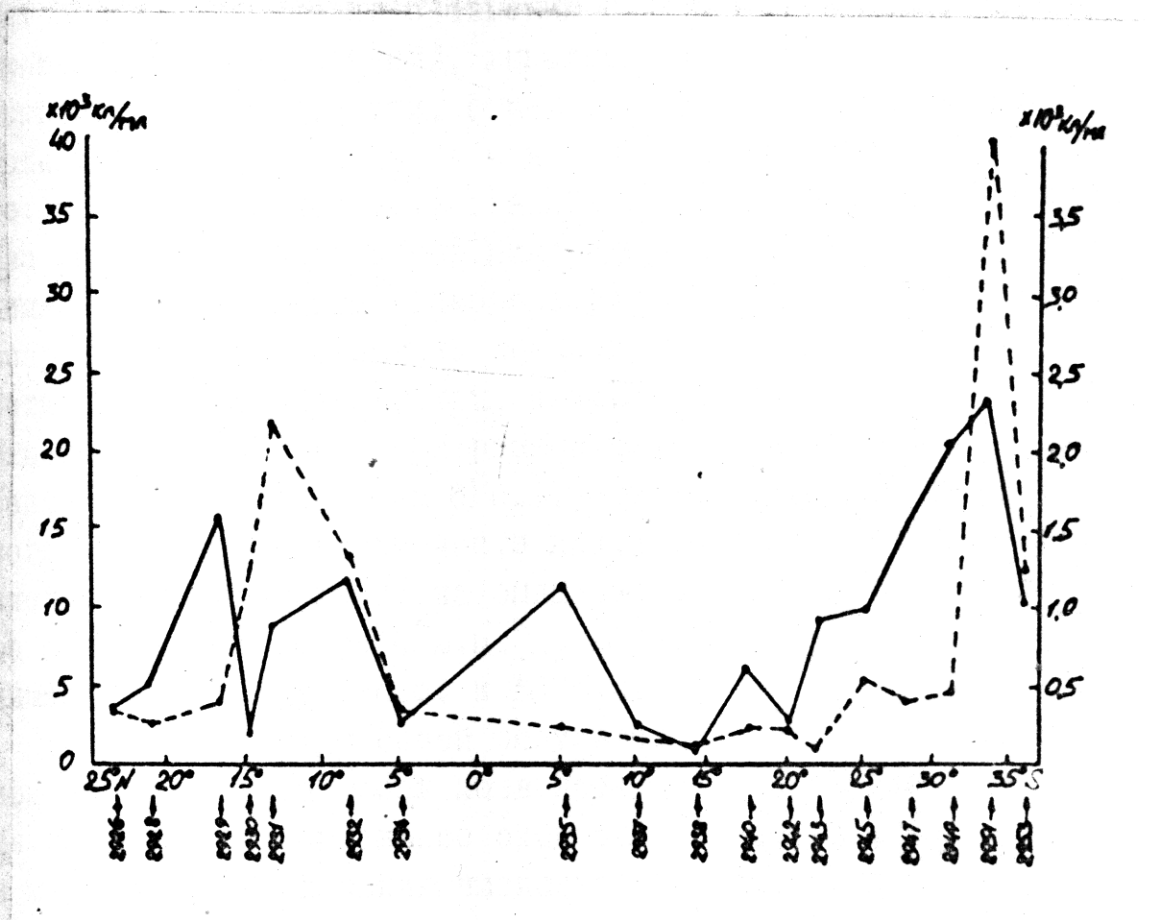


Рис. 3. Численность цианобактерий (1, шкала слева) и пиководорослей (2, шкала справа) на глубине максимума.

существовала возможность проведения исследований в районе экватора, что, конечно, обедняет полученную информацию и затрудняет интерпретацию данных.

На рисунке 4 приведены данные по второму меридиональному разрезу (22° з.д.). Данные по этому разрезу выглядят более цельными по сравнению с первым разрезом, т.к. включают и серию станций, выполненных в районе экватора. Основные закономерности, отмеченные для первого разреза, полностью воспроизводятся и на материалах второго, а именно: а) общая численность цианобактерий приблизительно в 10 раз выше, чем численность пиководорослей; б) подъему или снижению численности цианобактерий в целом соответствует возрастание либо снижение численности пиководорослей, что четко видно на результатах, полученных между 22° и 35° ю.ш. Отметим, однако, что при резком подъеме численности цианобактерий, выявленном на 8° с.ш., не наблюдается существенного возрастания численности пиководорослей. Максимальная численность пикопланктона была обнаружена в районе экватора в широкой зоне от 4° ю.ш. до 10° с.ш. и на 35° ю.ш., а минимальная — между 8° с.ш. и 30° ю.ш.

Сравнение между собой результатов исследований по первому и второму разрезам позволяет заключить, что между ними имеется принципиальное сходство. Во-первых, минимальные и максимальные значения численности цианобактерий и пиководорослей близки. Так, минимальные значения численности в максимумах для цианобактерий по первому и второму разрезам равны 1–2 тыс. клеток на один мл, максимальные — 25–35 тыс. клеток на один мл. По пиководорослям такие значения равны, соответственно, около 100 кл./мл для наименьших численностей и около 3,5–4,0 тыс. клеток на мл — для наибольших. Во-вторых, прослеживается совершенно очевидное сходство в картинах максимальных и минимальных значений численности пикопланктона в зависимости от широтного местонахождения станций.

Данные, полученные в районе мыса Кап-Блан, могут быть сгруппированы в квазиразрезе по 17° з.д. (рис. 5). Этот район исследований характеризуется большими перепадами глубин в местах проведения исследований. По этому разрезу тоже наблюдается совпадение минимальных и максимальных

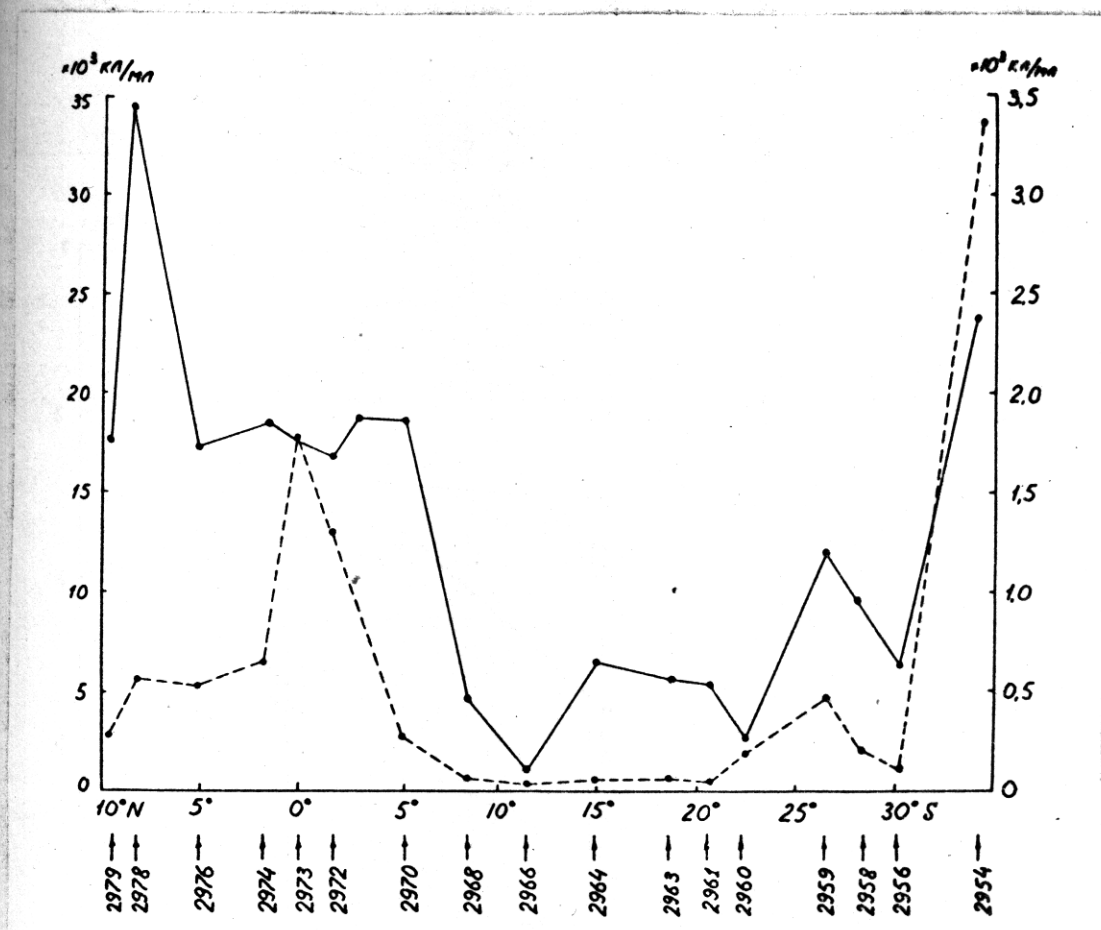


Рис. 4 . Изменение величины максимума численности цианобактерий (1, шкала слева) и пиководорослей (2, шкала справа) по второму меридиональному разрезу в Атлантическом океане.

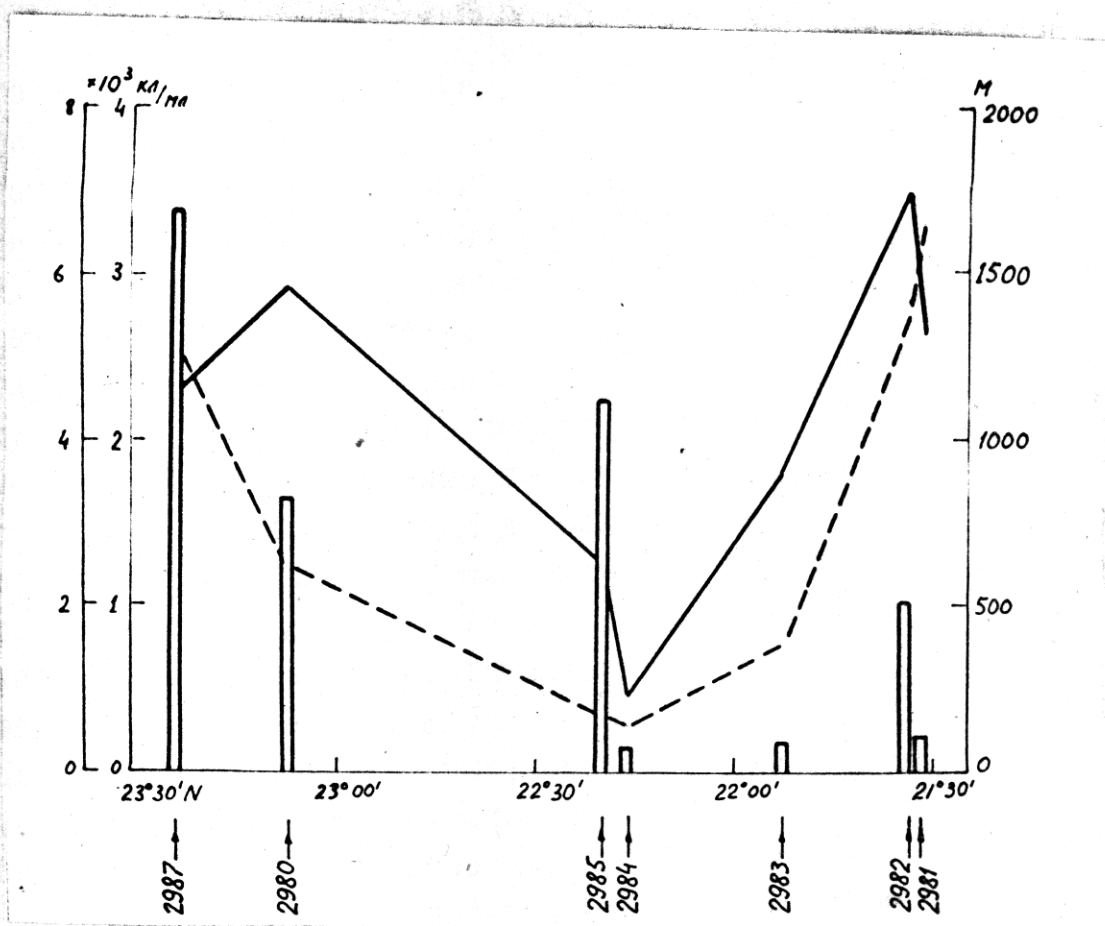


Рис. 5. Изменение величины максимума численности цианобактерий (1, шкала первая слева) и пиководорослей (2, шкала вторая слева) по третьему меридиональному разрезу в районе мыса Кап-Блан. Столбиками представлены глубины в океане в районе проведения работ (шкала справа).

значений численности цианобактерий и пиководорослей. Минимальные значения получены на станции 2984, характеризующейся наименьшей глубиной, максимальные значения — на станциях 2981 и 2982. Какой-либо определенной связи между численностью пикопланктона и глубиной океана в данном случае не прослеживается.

На рисунке 6 представлены данные по глубине размещения максимумов цианобактерий и пиководорослей по первому разрезу. На этом же рисунке приведены данные по глубине прохождения верхней границы термоклина. Видно, что наблюдается связь между глубиной максимумов пиководорослей и цианобактерий. В целом имеется определенная зависимость между глубиной верхней границы термоклина и глубиной максимумов пикопланктона. По второму разрезу между станциями 2966 и 2979 верхняя граница термоклина лежит между максимумом численности цианобактерий (наверху) и максимумом численности пиководорослей (внизу). Особенно четко взаимосвязь прослеживается между 2928 и 2934 станциями первого разреза и 2963 и 2979 станциями второго разреза. Однако имеются и явные несоответствия между изменениями этих величин, например, на 2960 и 2961 станциях второго разреза. Для объяснения этих данных, очевидно, необходимо привлечь информацию о гидрохимических и других характеристиках районов проведения исследований.

Общие заключения являются следующими:

- четко видно, что численность цианобактерий практически на всем протяжении разреза в несколько раз выше, чем численность пиководорослей;
- максимальные численности цианобактерий характерны для более высоких горизонтов по сравнению с численностью пиководорослей;
- районам увеличения либо снижения численности пиководорослей, соответствуют районы увеличения либо снижения численности цианобактерий, хотя границы и общие контуры таких участков часто не совпадают;
- для цианобактерий, в целом, характерен больший размах изменчивости численности, чем для пиководорослей.

Полученные при выполнении второго разреза данные по экваторной части Атлантического океана позволяют заключить,

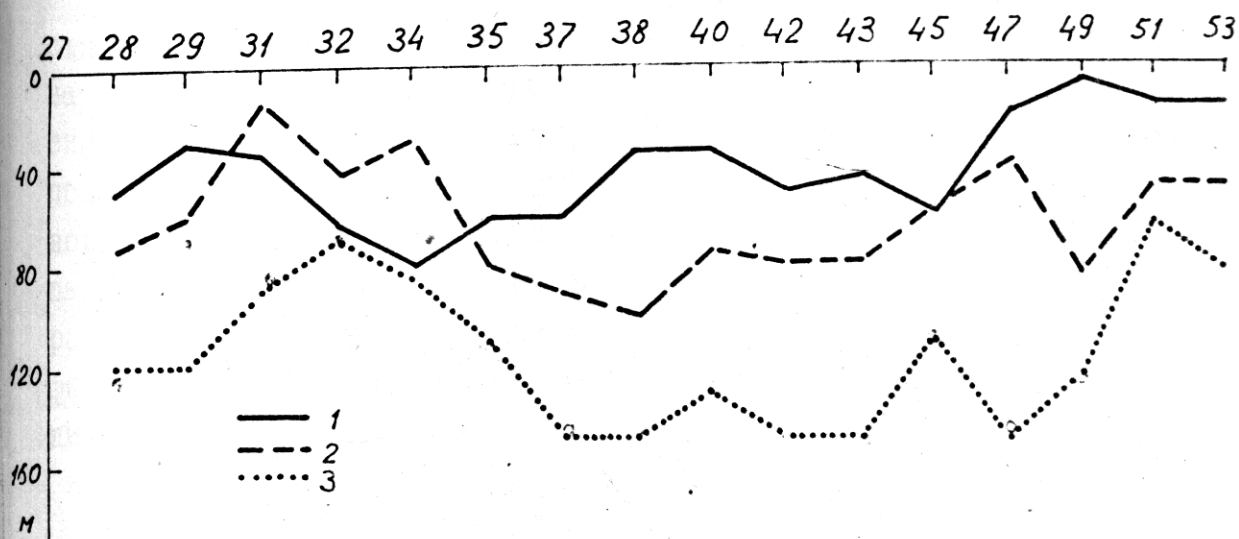


Рис. 6. Изменение глубины расположения максимума цианобактерий (2) и пиководорослей (3) по первому меридиональному разрезу. Представлены также глубина верхней границы термоклина (1). Наверху - номера станций от 2927 до 2953.

что этот район отличается высокой плотностью пикопланктона и четко выявляется на фоне вод $10-20^{\circ}$ ю.ш., характеризующихся низкими численностями пикопланктона. Именно на этом участке с низкой общей численностью пикопланктона наблюдается повышение численности пиководорослей над численностью цианобактерий, что хорошо видно на профиле второго разреза. Высокие численности пикопланктона в районе экватора вероятно обусловлены течением Ломоносова, приводящим к обогащению поверхностных водных масс биогенами.

Две другие области высокой численности пикопланктона связаны с районами прибрежных вод Южной Америки (максимум на $28-37^{\circ}$) и северо-западной Африки ($5-10^{\circ}$), при этом максимум пиководорослей во втором районе менее выражен. Можно полагать, что эти максимумы связаны с мощными перемещениями водных масс в этих районах. Детальный анализ факторов, обуславливающих эти максимумы, возможен лишь при комплексном рассмотрении гидрологической, физической и биологической информации, имеющейся в литературе и полученной в ходе экспедиционных исследований.

Встречаемость колониальных цианобактерий

В Атлантическом океане на меридиональных разрезах I-II колонии цианобактерий (всех типов вместе, кроме зеленых) встречены на 23 станциях (64% от общего числа станций), причем на II станциях они найдены только на одном из горизонтов. Колонии регистрировались от 0 до 150м, и зона их встречаемости в целом располагалась несколько ниже полосы максимума одиночных цианобактерий. Приняв за 100% общее число проб (с разных глубин по всем станциям), в которых встречены колонии, получаем, что на глубине пика одиночных цианобактерий встречаемость колоний составляет 21%, выше пика 21%, ниже 58%. Чаще всего колонии встречались в слое 40-80м.

Аналогичные расчеты проведены для района м.Кап-Блан. Здесь колонии найдены на всех 7 станциях, причем в 5 случаях на 3-6 горизонтах. Таким образом, встречаемость колоний в этом районе была существенно выше, а глубина нахождения -

меньше.

Колонии с клетками зеленой окраски ("зеленые колонии") регистрировались, начиная со II разреза. Не исключено, что они спорадически попадали в пробы и на разрезе I, но не были отнесены к цианобактериям, а привлекли внимание лишь при повышенной встречаемости. На разрезе II они зарегистрированы на 7 станциях (колонии типичной окраски - на 9), у м.Кап - Блан - на 5 станциях. Встречались зеленые колонии на глубинах от 0 до 150м и даже 175-190м (ст.61). В целом по разрезу II зона их встречаемости приблизительно соответствовала полосе пика одиночных цианобактерий.

Численность колоний в II, как правило, не превышала 25-50, лишь в единичных случаях возрастала до 500-600.

На основе таких признаков, как форма и размеры клеток, характер их взаимного расположения в колонии и, в меньшей мере - особенности автофлуоресценции, для Атлантического океана выделено несколько типов колониальных цианобактерий. Вероятно выделенные типы принадлежат разным таксонам.

Тип I. Относительно часто встречались колонии с округлыми клетками диаметром около 1мкм. Студенистая основа этих колоний содержала рыхло расположенные клетки. Иногда клетки образовывали недлинные цепочки, формирующие рыхлый клубок. Студень колонии не светится, клетки имеют различную окраску, от бледножелтой до яркооранжевой. В колонии от 7-8 до 100-200 клеток. Анализ выборки из 24 колоний этого типа показал, что 67% от их числа содержали до 40 клеток (в том числе 50% - до 20), 12% - 41-80 и 21% колоний - более 80 клеток. Ясно, что размеры колоний при этом варьировали. Поскольку рыхлые колонии на фильтре уплотняются, меняя размеры, последние не приводятся.

Тип II. Столь же часто встречались колонии с округлыми (часто - шаровидными) клетками диаметром 1,3-1,5мкм. Как и в предыдущем случае, клетки одной колонии обычно светились сходно. В разных колониях окраска клеток варьировала от бледножелтой до темнооранжевой. Обычно свечение было более интенсивным и сдвинутым ближе к красной области спектра, по сравнению с типом I. По расположению клеток в колонии тип II более гетерогенный: наряду с рыхлыми колониями, в которых клетки расположены без видимого порядка, изредка встречались

еще два вида "упаковки" - колонии плотные и иерархической структуры. В первом случае несколько десятков клеток тесно сближены между собой, образуют комок, сохраняющий форму на фильтре. В колониях иерархической структуры сотни попарно собранных клеток образуют подгруппы из 15-20 клеток, последние оформлены в десяток групп, составляющих колонию. Единицы каждой более высокой ступени различаются по возрастианию "просвета" - свободного от клеток студня.

Для более многочисленных колоний рыхлого строения на выборке из 28 колоний выяснено распределение по числу клеток, причем до 40 клеток содержало 64% колоний, сходно с типом I. Колонии не содержали более 100 клеток.

Тип III. Колонии с типичными для летних олиготрофных средиземноморских вод клетками: овальными, $1,3-2,0 \times 0,7-0,8$ мкм (длина до 2 мкм характерна для делящихся). Обычно образуют рыхлые клубки из небольших цепочек. В Атлантическом океане изредка встречались некрупные колонии этого типа, иногда плотные. Иногда клетки объединены попарно.

Тип IV. Колонии из мелких округлых клеток диаметром $0,5-0,7$ мкм. В небольших колониях - 20-25 клеток. Более крупные обнаруживают иерархическую структуру: по 10-20 клеток образуют шарообразные группы диаметром 6-8 мкм, таких шаров в колонии - до 50-70. Мелкие цианобактерии часто выглядят золотистыми.

Тип V. Колонии из 16-30 ярких округлых клеток диаметром около 3 мкм. Выделен из-за крупных размеров клеток.

Тип VI. Условно объединяет формы с характерной автофлуоресценцией: центральная часть клетки выглядит тусклой, краевой ободок яркий. Колонии (за одним исключением) довольно плотные, но с угадываемой иерархической структурой, содержат 15-20 шаровидных клеток диаметром 2,5 мкм. Одна колония имела 180 округлых клеток диаметром $1,2-1,5$ мкм.

Тип VII. Колонии диаметром 30-40 мкм, содержащие 15-20 конусовидных клеток (выглядят как треугольные или каплевидные). Длина клеток в одной колонии варьирует от 2,5 до 7-8 мкм. Наиболее крупные из клеток - это делящиеся. Характерной чертой является явная флуоресценция студня колонии того же желтоватого тона, что и у клеток, но гораздо менее интенсивная.

Клетки могут быть объединены в двойки, тетрады и более круп-

ные группы, в пределах колонии.

Тип УШ. Колонии рыхлой структуры, содержащие от 6-7 до 80-100 клеток. Характерна палочковидная форма клеток. Обычные их размеры 2,6-4,0 x 0,5-0,7 мкм. Наибольшая указанная длина свойственна делящимся клеткам. Изредка встречались клетки длиной 2 мкм. Наконец, однажды найдена колония с крупными клетками 4,5 x 1,5 мкм.

"Зеленые колонии" выглядели на фильтрах более уплотненными. Их округлые клетки зеленой окраски имели обычно диаметр 1,3-1,5 мкм. Иногда клетки образовывали цепочки, в отдельных колониях до 50% клеток были сдвоенными. По разу встречены колонии с клетками диаметром 3 мкм и с каплевидными клетками длиной 2 мкм. Зеленые колонии содержали до 100 клеток, но в большинстве случаев - не более 30. студенистая основа колоний обычно имеет слабую автофлуоресценцию того же тона.

Можно предполагать, что описанные колонии принадлежат описанным выше типам (прежде всего типу П), в которых по неизвестным причинам клетки приобрели зеленое свечение. Но встречаемость (по районам и глубине) зеленых колоний отличается от желтооранжевых, что свидетельствует скорее о самостоятельности формы с зеленой автофлуоресценцией. Таким образом, природа зеленых колоний пока остается неясной.

Изучение скорости роста пикопланктона с использованием

^3H -тимидина и прямого счета

В данном разделе рассмотрены материалы по изучению динамики включения ^3H -тимидина в клетки пикопланктона (фракция 0,3-2,5 мкм) *in situ* и в лабораторных экспериментах.

В экспериментах использовали воду из батометра, которую отбирали с двух горизонтов, характеризующихся на основе данных флуориметрии максимумом и минимумом хлорофилла. Пробы воды пропускали через прокипяченный ядерный фильтр (г. Дубна) (размер пор 2,5 мкм) при разряжении 100-200 мм Н. Для опытов *in situ* производили погружение склянок с морской водой с добавленной радиоактивной меткой на различные глубины. Для этой цели применяли склянки 0,5 л герметически закрываемые пробками с прокладками из целлофана. В лабораторных экспериментах использовали конические колбы объемом 1 л. В опытах

использовали (метил - $^3\text{H}/2$ тимидин с удельной активностью 3,8 Ки/ммоль. Для серии опытов был приготовлен на дистиллированной воде рабочий раствор с активностью 54мКи/мл. Воду с соответствующих горизонтов фильтровали через фильтр с порами 2,5мкм (либо не фильтровали, в зависимости от целей эксперимента), помещали в склянки для опытов с погружением, либо для лабораторных опытов - в колбы и добавляли по 2мл раствора ^3H -тимидина. При этом радиоактивность морской воды, с которой проводили эксперименты, была равна 0,216мКи/мл. Склянки с морской водой, в которую добавлена радиоактивная метка, опускали на различные глубины (обычно 20-60м), соответствующие тем глубинам, с которых была взята вода для экспериментов, и периодически через 4 часа производили подъем емкостей на борт корабля, отбор проб и вновь погружение емкостей на соответствующую глубину. Опыт продолжали в течение суток.

В лабораторных экспериментах, часть из которых проводили параллельно с опытом с погружением, колбы с водой выставляли на свет на фотостат (световой вариант, освещенность 10тыс.лк, свет внизу). Другую часть материала помещали в темноту (темновой вариант). Температура воды во время эксперимента была равна 24-26°C. Продолжительность эксперимента - одни сутки. Пробы отбирали через каждые 1-3 часа, 10-20мл воды фильтровали через фильтры Сынпор 0,3мкм с рабочим диаметром фильтра 1,2см. На каждую временную точку материал отбирали на 3-4 фильтра. Часть фильтров в дальнейшем использовали для определения интенсивности включения ^3H -тимидина в клетки пикопланктона с использованием жидкостного сцинтилляционного счетчика, другую часть - для радиоавтоматического анализа.

Фильтры фиксировали в парах формалина и отмывали от морской соли, для чего их помещали в чашки Петри на увлажненную дистиллированной водой фильтровальную бумагу. На крышку чашки Петри с внутренней стороны помещали кусочек фильтровальной бумаги, смоченной 40%-ным раствором формалина. После этого фильтры, предназначенные для определения интенсивности меченения на счетчике, высушивали, а фильтры для радиоавтоматических исследований помещали в чашки Петри на поверхность фильтровальной бумаги, пропитанной раствором эритрозина, для покраски. Фильтры окрашивали в течение 24 часов, далее уда-

ляли избыток краски путем многократного промывания фильтров на увлажненной дистиллированной водой фильтровальной бумаге. Далее фильтры высушивали и на их поверхность наносили фотоэмульсию. Для этого фотоэмульсию плавили в стаканчике на водяной бане при температуре 55° и вдвое разводили дистиллированной водой. Эмульсию наносили на поверхность фильтров с "лицевой" стороны при помощи петли из тонкой металлической проволоки, позволяющей получать тонкие пленки фотоэмульсии. Все операции производили в темноте при темном зеленом свете - фильтре. Фильтры с нанесенной на них тонкой пленкой фотоэмульсии высушивали в течение 15 минут и помещали в светонепроницаемые коробки для экспонирования. Через 7-10 суток фильтры проявляли в стандартном метол-гидрохиноновом проявителе в течение 2-3 минут, фиксировали, отмывали от фиксатора и высушивали. Для изготовления постоянных препаратов для целей радиоавтографического исследования. Фильтры помещали на предметное стекло в каплю канадского бальзама, накрывали предметным стеклом и препараты помещали под грузик на 24 часа. Препараты просматривали на микроскопе Laboval -2a- fl " в проходящем свете при увеличении $\times 1000$. Всего с ^3H -тимидином было поставлено 6 экспериментов, подготовлено для анализа 424 фильтра.

Предварительный просмотр полученных препаратов для радиоавтографических исследований показал, что их препараты имеют удовлетворительную интенсивность мечения с низким фоновым мечением фотоэмульсии. Четко выявляются клетки с включенным ^3H -тимидином. Препараты окрашены эритрозином, что позволяет учесть долю меченных и немеченных клеток и тем самым определить интенсивность синтеза ДНК в клетках пикопланктона.

Распад ^3H приводит, как правило, к образованию только одного зерна серебра в фотоэмульсии, поэтому степень мечения клеток определяется прямым подсчетом зерен серебра, приходящихся на объем клетки. При достаточно высокой интенсивности мечения зерна серебра, выявляемые при проявлении радиоавтографов, оконтуривают клетку (либо хромосомы или ядро при достаточно больших размерах исследуемых объектов). Форма некоторых клеток явно вытянутая, причем эти клетки, точнее, контуры клеток, мечены равномерно, что характерно для прока-

риот, не имеющих настоящих ядер. Можно выделить клетки, характеризующиеся наличием перетяжки, что свидетельствует, судя по всему, о делении этих клеток.

В целом наблюдается возрастание интенсивности мечения клеток в ходе эксперимента. Таким образом, может быть прослежена динамика включения ^3H -тимидина в клетки пикопланктона, на основе чего может быть определено время генерации клеток. Просмотр препаратов с количественным учетом числа меченых клеток требует проведения цитологических наблюдений в стационарных условиях на берегу, поэтому материалы, полученные в ходе экспериментов, в полном виде будут обсуждены после проведения таких наблюдений. Данные по интенсивности мечения клеток пикопланктона с использованием сцинтилляционного счетчика тоже будут получены позже, т.к. такого счетчика не было на борту судна.

В ходе лабораторных экспериментов с ^3H -тимидином были получены прямые свидетельства размножения клеток пикопланктона в условиях наших опытов. В ходе опытов Т-5 и Т-6 изучали при помощи эпифлуоресценции изменение численности цианобактерий и пиководорослей в условиях содержания клеток на свету и в темноте. Опыт Т-5 был начат в 12 часов дня с использованием воды из батометра, взятой утром. Опыт Т-6 был начат в 22 часа с использованием воды, взятой в 21 час. В каждом опыте было 2 варианта - световой и темновой. Кроме того в каждом варианте выращивали клетки как после фильтрации воды через фильтры 2,5 мкм, так и без фильтрации. Учет числа клеток проводили в начале эксперимента и в конце (через 9 часов).

Цель экспериментов - выяснить, имеются ли различия в темпе деления клеток в дневное и ночное время суток. Время генерации рассчитывают по формуле:

$$g = \frac{t \ln 2}{\ln N_t - \ln N_0}$$

где t - временной интервал между взятием проб (9 часов), N_0 и N_t - численность популяции клеток в начале эксперимента и через время t . Полученные данные по учету численности цианобактерий представлены в таблице.

Полученные значения времени удвоения числа клеток в по-

пуляции цианобактерий (от 10.9 до 48.6 час) хорошо согласуется с литературными данными.

В опыте Т-6 получены большие значения времени генерации, что указывает на снижение темпа размножения клеток в ночное время. Отметим, также, что все "нефильтрованные" варианты опыта показали более низкий темп размножения, чем фильтрованные. Можно предположить, что в процессе фильтрации происходит отсев представителей планктона, потребляющих цианобактерий, а также крупных планктонных водорослей потребителей биогенов, и тем самым постоянно снижающих их численность. Следует также указать, что цианобактерии успешно размножаются в темноте.

Данные по пиководорослям ограничены из-за меньшей их численности (приблизительно в 10 раз) по сравнению с цианобактериями. Предварительные оценки темпа роста пиководорослей следующие: в дневное время (опыт Т-5) скорость роста пиководорослей сравнительно с цианобактериями выше (время генерации колеблется в разных вариантах опыта от 4 до 44 часов); в ночное время (опыт Т-6) не наблюдается роста численности клеток пиководорослей.

Пикопланктон на герметизированных фильтрах

В Атлантическом океане после прижизненного микроскопического изучения пикопланктона на фильтрах Сынпор 0,2мкм, некоторые препараты сохраняли, герметизируя их обмазкой ровных стекол парафином или вазелиновым маслом. Периодическое исследование таких препаратов показало, что клетки пикопланктона сохраняются, судя по всем признакам, в живом состоянии.

В связи с этим описанный метод использовали для длительного хранения препаратов и наблюдений за состоянием пикопланктона в динамике. Воду с глубины пика цианобактерий фильтровали, как обычно (по 20мл через 2мкм, затем 0,2мкм), готовили серии параллельных препаратов (от 8 до 30), герметизируя их описанным способом. Для препаратов использовали фильтры Сынпор 0,2мкм. Препараты содержали в лаборатории при

21-25°C в темноте либо при очень слабом освещении, а также в термостате при 20°C и постоянном умеренном освещении. Две серии препаратов приготовлены при доминировании в исходной воде червеобразных цианобактерий.

На таких сериях препаратов была исследована яркость цианобактерий при содержании в темноте и на свету, проведены наблюдения длительностью до 1 мес. за состоянием клеток пикопланиктона. Трудность точного количественного учета вызывалась неравномерностью распределения клеток на препаратах и нежелательностью повторного частого изучения одних и тех же участков фильтров из-за возможного повреждения клеток за счет фотодеструкции. Результирующая неточность учета отчасти компенсировалась сравнением данных по многим параллельным фильтрам. Кроме того, сведения о плотности клеток приводятся в самом общем и усредненном виде.

При содержании в темноте серии препаратов (вода с глубины 80 м, ст. 2935) с исходно доминировавшими овальными цианобактериями 1,5x0,8 мкм и округлыми клетками диаметром 1,1-1,3 мкм, через 3 сут. было зарегистрировано 17% делящихся цианобактерий. От общего числа обследованных клеток 1,3% составляли группки из трех цианобактерий. Через 6 суток доля делящихся цианобактерий не изменилась (13,7%), одиночные клетки сохраняли подвижность. Через 7 суток на отдельных препаратах впервые обнаружили единичные цепочки из 4 клеток цианобактерий, через 8 суток - число групп по 4-6 цианобактерий возросло, обнаружено несколько колоний, содержащих по 10-15 экз. типичных овальных клеток. Через 10 суток найдено 2 колонии из 24 и 26 клеток, доля делящихся цианобактерий составляла 5,5%, одиночные клетки сохраняли подвижность. Через 17 суток от начала опыта число колоний и групп цианобактерий возросло, причем колонии явно относились к разным типам (в основном - рыхлые, из извитых цепочек, но также колонии иерархической структуры). Число пиководорослей снизилось, но появились подвижные округлые водоросли длиной 1,5-2 мкм, в том числе делящиеся, и единичные клетки диаметром 12-15 мкм, видимо, развившиеся из спор. Одиночные цианобактерии сохраняли подвижность, но кроме доминировавших ранее форм появились отдельные палочковидные клетки (эти были неподвижными). Через 20 суток доля

делящихся цианобактерий составляла 12,6%, часть делящихся клеток отличалась тем, что в образующейся паре дочерние клетки были разной яркости. Через 23 суток доля делящихся составляла 18,9%, клетки сохраняли подвижность, соотношение одиночных цианобактерий и групп (колоний) не изменилось. На некоторых препаратах увеличилось число пиководорослей. В последний день наблюдений (через 30 суток) среди цианобактерий отмечено преобладание мелких округлых клеток (около 0,8 мкм), хотя было довольно много овальных. Наблюдались и пиководоросли.

Таким образом, наблюдения показали наличие явной сукцессии форм как среди цианобактерий, так и среди пиководорослей. Соответствующие изменения протекали неодинаково на разных препаратах. Представляет интерес появление очень крупных водорослей (12-15 мкм), если учесть предварительную фильтрацию через Нуклеопор 2 мкм. Появление нетипичных одиночных и колониальных цианобактерий легко объясняется исходной малочисленностью соответствующих клеток, получивших затем преимущество в размножении. Все колонии несомненно образовались из исходно одиночных клеток, поскольку Нуклеопор 2 мкм пропускает лишь пары, изредка - тройки соединенных цианобактерий. Содержание в темноте увеличивает яркость цианобактерий. Что касается пиководорослей, то до окончания опыта они сохраняли обычную красную окраску (все наблюдения вели в режиме эпифлуоресценции). Следует отметить, что при отмеченной сукцессии форм изменения общей численности клеток не отражает темп размножения определенных видов, поскольку сукцессия происходит именно за счет изменений в соотношении скоростей деления. Тем не менее, информация об общей динамике численности будет дана по усредненным результатам всех серий опытов.

О темпе размножения косвенно позволяет судить доля делящихся клеток. Выше указывалось, что делящиеся цианобактерии составляли в период наблюдений 13-19%. Это следует признать очень большой величиной, плохо согласующейся с оценками скорости размножения клеток в обсуждаемых опытах. Возникает предположение, что число делящихся клеток, оцениваемое по наличию перетяжки, в данных опытах завышено за счет поделившихся, но не разошедшихся пар. Повидимому, в море условия

способствуют более быстрому расхождению таких пар. В серии препаратов с доминированием червеобразных цианобактерий (вода с глубины 100м, ст.2938), содержащейся при 20°C и постоянном освещении, в первые дни отмечалось, что часть червеобразных клеток имела длину несколько меньше обычной. Цианобактерии обнаруживали подвижность и в основном были "тусклыми", причем усиливали свечение в ходе освещения под микроскопом. Через 7 суток наблюдались очевидные признаки сукцессии: червеобразные клетки составляли только 40% от общего числа цианобактерий, а 60% приходилось на овальные клетки 1,5x0,8мкм, среди которых был заметный процент делящихся. Меньше делящихся было среди червеобразных клеток. Последние сохраняли подвижность, но появились единичные аномальные клетки, у которых один из концов образовывал вздутие. Некоторые червеобразные цианобактерии имели клетки резко изогнутые, как бы с изломом. Численность пиководорослей к этому времени возросла против исходной. Через 9 суток число уродливых клеток среди червеобразных цианобактерий заметно увеличилось на некоторых препаратах. Появилось много клеток почти удвоенной длины, без признаков перетяжки. Среди них отмечались клетки со вздутием в средней части.

Через 14 суток червеобразные клетки наблюдались в незначительном числе, многие - с описанными выше аномалиями. В то же время среди них отмечались делящиеся. Среди цианобактерий резко преобладали овальные клетки 1,5x0,8мкм и более малые формы. Через 25 суток наблюдалось общее снижение численности пикопланктона. Червеобразные клетки стали единичными, а доминирование среди цианобактерий перешло к округлым мелким клеткам диаметром 0,6-0,8мкм.

Аналогичные изменения происходили в серии препаратов из той же исходной пробы воды, содержащихся в темноте. Следует отметить, что в этих сериях препаратов из воды, взятой на глубине 100м (ст.2938), не отмечено образования колоний и микрогрупп цианобактерий.

Таким образом, при содержании пикопланктона на герметизированных фильтрах как цианобактерии, так и пиководоросли в течение месяца сохраняли жизнеспособность. Клетки делились, причем в результате дифференциального размножения происходили сукцессии форм. Во всех вариантах опытов доминирование

постепенно перешло к наиболее мелким округлым цианобактериям. На параллельных препаратах изменения происходили не всегда синхронно, что можно объяснить случайными различиями в исходном наборе и соотношении форм, сгущенных из 20мл воды.

Выше указывались трудности в определении динамики общей численности на каждом из препаратов. Усредненные данные по каждой серии опытов, при большом разбросе точек, позволяют все же охарактеризовать изменения численности цианобактерий за период наблюдений. В течение первых 7-9 суток происходило медленное нарастание общего числа клеток. Плотность цианобактерий увеличивалась в среднем в 3-5 раз. Расчеты показывают, что среднее время генерации для смешанной популяции цианобактерий составляло в этот период 3-6 суток. Затем в течение II-16 суток общая численность этой группы держалась приблизительно на одном уровне, после чего снижалась. При этом за 5-6 суток плотность цианобактерий падала в два раза.

Таблица
Численность (кл/мл) пикопланктонных форм.

Станция	Глубина (м)	Цианобакте- рии	Пиководорос- ли	Суммарная численность
1	2	3	4	5
2924	0	583.	-	583
	45	715	50	765
	60	917	28	945
	75	2339	100	2439
	90	67	56	123
2926	35	944	28	972
	60	3287	184	3471
	75	2666	44	2710
	90	228	339	567
	120	183	283	466
2928	0	1406	6	1412
	50	2238	123	2361
	75	2513	3	2516
	95	2213	17	2240
	120	95	499	594
	175	22	255	277
2929	0	2474	90	2564
	45	1750	28	1778
	60	4062	22	4084
	75	34	1391	1425
	120	314	1543	1857
	150	62	45	107
2930	40	12432	162	12594
	55	2642	34	2676
2931	0	4645	153	4798
	15	5554	6	5560
	35	5217	45	5262
	45	21464	118	21582
	60	1206	377	1583

I	2	3	4	5
	90	I85	852	I037
	I20	67	252	3I9
2932	0	7844	22	7866
	25	II088	289	II377
	45	I3I2I	267	I3388
	55	8680	200	8880
	70	855	II53	2008
	90	I08	725	833
	I20	73	I65	238
	I50	II5	53	I68
2934	0	2444	33	2477
	30	3200	39	3239
	60	3022	2II	3233
	85	2333	26I	2594
	I00	980	I08	I088
	I20	I59	230	389
	I50	44	228	272
2935	0	2I2	50	262
	30	348	II	359
	60	36I	-	36I
	80	22II	67	2278
	95	I894	-	I894
	II0	I44	355	499
	I20	II	IIII	II22
	I50	7	I5	22
2937	0	367	I7	384
	60	46I	II	372
	80	822	I7	839
	90	I5I6	I7	I533
	I00	644	22	666
	I50	22	222	244
2938	0	94	-	94
	40	I05	-	I45
	55	372	-	427

I	!	2	!	3	!	4	!	5
		70		361		II		372
		I00		978		I00		I078
		I50		22		I50		172
		I75		5		I75		I80
2940		0		205		28		253
		55		472		II		483
		75		2227		55		2282
		I00		I022		I7		I039
		I30		67		578		645
		I45		67		I89		256
		I75		II		44		55
2942		0		3I1		50		36I
		35		189		5		I94
		55		952		96		I048
		70		255		39		294
		80		I926		78		2004
		I00		67I		I24		795
		I50		22		244		266
2943		0		758		-		758
		35		555		28		583
		65		I328		78		I406
		80		1489		78		I567
		I00		I047		92		I139
		I50		I60		882		I042
		I90		0		55		55
2945		0		5337		44		538I
		35		3966		26		3992
		60		5430		I72		5602
		85		4355		I05		4410
		II0		790		978		I768
		I50		2I7		635		850
2947		0		3I6I		22		3I85
		40		4044		72		4I16
		60		3955		59		3994
		80		2I55		I66		2321

1	!	2	!	3	!	4	!	5
		100		I866		4II		2277
		135		566		II00		I666
		I50		353		I505		I858
2949		0		1728		50		1778
		30		3189		67		3256
		60		2559		183		2722
		85		4622		255		5075
		I00		5266		400		3666
		I25		I628		2022		3650
		I50		544		I250		I594
295I		0		I552I		II		I5532
		30		7677		255		7932
		50		39350		589		39719
		65		12276		2300		I2576
		80		7288		II94		8482
		I00		18I3		722		2535
		I50		2I7		II		228
2953		0		2753		67		2800
		35		7644		344		7988
		50		12443		267		I27I0
		65		I1877		I39		I20I6
		85		2566		101I		3577
		I00		967		644		16II
		I50		124		78		202
2954		0		3955		3II		4266
		35		2455		233		2688
		50		33774		I055		34329
		65		5633		2366		7999
		75		844		428		I262
		I00		133		67		200
		I50		2I7		II		228
2956		0		467		II		478
		35		545		39		584
		50		572		39		6II
		75		I016		II7		II33

I	!	2	!	3	!	4	!	5
		I00		767		128		895
		I25		500		209		709
		I50		I55		639		794
2958		0		I222		5		I227
		35		II50		I7		II67
		50		I969		55		2024
		75		I494		67		II56I
		I00		I372		I28		I500
		I25		I55		950		II05
		I50		72		605		677
		I70		22		522		544
2959		0		I922		-		I922
		35		4466		II		4477
		50		30II		28		3039
		75		4644		2II		4855
		I00		672		I200		I872
		I25		50		394		444
		I50		39		289		328
2960		0		322		-		322
		35		2II		-		2II
		50		36I		33		394
		75		76I		50		8II
		I00		I716		89		I805
		I25		944		I00		I044
		I50		II7		255		372
		I70		I7		200		2I7
296I		0		I50		33		I83
		35		I67		5		I72
		50		67		0		67
		75		339		39		378
		I00		300		94		394
		I50		239		239		478
		I75		-		528		528
		I90		-		233		233

I	!	2	!	3	!	4	!	5
2963		0		67		I7		84
		35		283		0		283
		54		472		67		539
		75		344		44		388
		I00		200		489		689
		I25		72		500		572
		I50		-		650		650
		I80		I7		I00		II7
2964		0		I67		II		I78
		35		I00		II		III
		50		255		I7		272
		65		83		I7		I00
		I00		555		78		633
		I25		II		644		655
		I50		II		405		4I6
		I70		-		I86		I86
2966		0		50		-		50
		35		26I		II		272
		60		305		II		3I6
		75		294		33		327
		I00		344		39		383
		I25		I7		I00		II7
		I50		I7		83		I00
2968		0		5		5		I0
		35		94		II		I05
		50		239		II		250
		I00		700		28		728
		I35		I7		494		5II
		I50		II		33		44
		I70		28		39		67
2970		0		305		33		338
		50		I06I		33		I094
		70		28I6		255		307I

	I	!	2	!	3	!	4	!	5
			85		50		I855		I905
			I00		22		200		222
			I20		28		250		278
			I50		I0		55		65
2972			0		4I85		55		4240
			25		I3076		89		I3I65
			40		4794		72		4866
			65		II72		I94		I366
			80		I48		I683		I83I
			I00		72		2I6		288
			I20		50		I05		I55
2973			0		I0048		II		I0059
			I5		I3974		50		I4024
			30		I7528		222		I7750
			50		I7I90		596		I7786
			75		703		I765		2458
			I00		3I6		767		I083
			I20		233		594		827
2974			0		I766		I00		I866
			30		2644		I33		2777
			50		3377		I55		3532
			65		6533		I844		8377
			80		5222		I852		7074
			I00		I72		I655		I827
			I20		83		539		622
2976			0		4I00		44		4I44
			30		5444		II7		556I
			50		2769		I4II		4I80
			65		289		I844		2I33
			80		I7		933		950
			I00		33		583		6I6
			I25		28		244		272
2978			0		I466		5		I47I
			35		3900		I72		4072

I	!	2	!	3	!	4	!	5
		50		5666		3422		9088
		65		96I		367		I328
		80		6I		5I7		578
		I00		I7		44		6I
		I25		28		-		28
		I50		5		-		5
2979		0		2844		I00		2944
		30		2844		I39		2983
		50		2022		989		30II
		65		7II		I766		2477
		80		I89		605		794
		I00		I7		228		245
		I20		50		94		I44
2980		0		5772		I72		5944
		25		5322		200		5522
		50		7466		I2II		8677
		70		I583		I72		I755
		I00		78		28		I06
		I25		I7		5		22
298I		0		52II		3222		8433
		25		4466		I9II		6377
		50		4344		33II		7655
		75		2200		867		3067
2982		0		6888		I533		842I
		25		4I33		III6		42449
		40		3066		378		3444
		55		30II		2655		5666
		70		I4I6		367		I783
		I00		300		72		372
2983		0		3744		778		4522
		25		I694		I83		I877
		40		9I7		I67		I084
		55		262		78		340

I	!	2	!	3	!	4	!	5
2984		0		683		I39		822
		25		800		I44		944
		40		86I		205		I066
		55		4II		28		439
2985		0		2244		322		2566
		25		2433		I05		2538
		50		I678		22		I700
		65		5I7		II		528
		80		36I		II		372
		I00		36I		5		366
		I25		405		39		444
2987		0		46I0		2489		7099
		25		30II		644		3655
		40		3633		628		426I
		65		2289		278		2567
		80		344		I55		499
		I00		455		228		683
		I25		539		I28		767

1. Johnson P.M., Sieburth I. McN. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass //Limnology and Oceanography. - 1979.- 24, N5. - P.928 - 935.
2. Takahashi M., Hori T. Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters //Mar.Biology. - 1984. - 79. N2. - P. 177-186.
3. Takahashi M., Kikuchi K., Hara Y. Importance of picocyanobacteria biomass (unicellular, blue-green algae) in the phytoplankton population of the coastal waters off Japan //Mar. Biology. - 1985. - 89, N1. - P. 63-70.
4. Waterbury J.B., Willey J.M., Franks B.G., Valeis F.W., Watson S.W. A cyanobacterium capable of swimming motility //Science. - 1985. - 230, N4721. - P. 74-76.