

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ И ВИРУСОЛОГИИ

М. И. НОВОЖИЛОВА

АСПОРОГЕННЫЕ
ДРОЖЖИ
И ИХ РОЛЬ
В ВОДОЕМАХ



Издательство «НАУКА» Казахской ССР

АЛМА-АТА · 1979

УДК 581.526.325+551.48/584.6

Аспорогенные дрожжи и их роль в водоемах. Новожилова
М. И. Алма-Ата, «Наука» КазССР, 1979.
200 с.

В книге анализируются различные стороны экологии водных дрожжей, включая их отношение к ряду физико-химических факторов водной среды (температура, концентрация различных солей), минеральных и органических веществ; показана скорость размножения дрожжей и использование их в качестве корма водными беспозвоночными.

Приводятся данные о количественном и видовом составе дрожжей, их распространении в различных типах акваторий, расположенных в разных географических зонах; отмечается роль дрожжей в биологической продуктивности водоемов, а также их способность использовать нефть и нефтепродукты в качестве единственного источника энергии.

Монография является первым фундаментальным обобщением многолетних исследований автора, а также литературной сводкой по данному вопросу.

Книга рассчитана на научных работников-микробиологов, гидробиологов, гидрохимиков и аспирантов биологического профиля; она иллюстрирована оригинальными рисунками и таблицами.

Ил. 36, табл. 47, библиограф. 323.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН КазССР

доктор биологических наук М. Х. ШИГАЕВА

Н 51007—033 87.79.2001040000
407(07)—79

©Издательство «Наука» Казахской ССР, 1979 г.

ВВЕДЕНИЕ

При разработке проблемы биологической продуктивности водоемов особое внимание уделяется изучению начальных звеньев трофической цепи — исследованию роли микроорганизмов в пищевых взаимоотношениях водных животных, в круговороте веществ в водоемах. При этом большая роль отводится группе дрожжевых грибов. Благодаря своим крупным размерам (дрожжи в 60 раз крупнее бактерий) дрожжи составляют значительную часть в биомассе микроорганизмов. Кроме того, лабораторные опыты убедительно доказали пищевую ценность дрожжевых грибов для многих водных беспозвоночных и молоди рыб (Родина, 1946, 1948, 1960; Константинов, 1951; Константинова, 1952; Асман, 1957; Новожилова, 1958).

Некоторые дрожжи способны синтезировать в своих клетках витамины комплекса В (Моснашвили, Осипова, 1964; Берендеева, 1967; Тютенькова, 1968), восстанавливать сульфаты и нитраты, окислять сероводород (Wolf, 1899; Надсон, Красильников, 1932; Roberts, Wilson, 1954; Hilz a. o., 1959).

Из 137 культур, выделенных в Бухтарминском водохранилище, 78 штаммов синтезировали от 0,0001 до 0,762 мкг/мл витамина В₁₂ (Тютенькова, 1968; Тютенькова, Гулая, 1970).

Дрожжевая клетка богата питательными веществами: белки составляют приблизительно 90%, значительно содержание фосфора и калия. В связи с этим аспорогенные дрожжи находят широкое применение как белковые препараты в кормопроизводстве.

Дрожжи принимают активное участие в преобразовании органических веществ в водоемах, используя не только простые углеводы, но и более сложные органические вещества. Например, представители рода *Candida* способны развиваться на озокерите и его составных частях (Штурм, Розанова, 1963). Выделение из водоемов, почв и других источников цветных дрожжей рода *Rhodotorula* представляет интерес с точки зрения изучения каротиноидов.

В природе могут складываться различные взаимоотношения между дрожжами и другими микроорганизмами (бактериями, грибами, актиномицетами, с одной стороны, и животными и растениями — с другой). Известно, что дрожжи не растут на целлюлозе, но их часто можно встретить на среде для целлюлозных бактерий; в данном случае они используют продукты распада целлюлозы. Замечено, что продукты метаболизма актиномицетов, некоторых почвенных бактерий и морских псевдомонасов в небольших концентрациях задерживают рост дрожжей.

За последнее время исключительно интересным аспектом в исследовании водных дрожжей является изучение их способности окислять нефть и нефтепродукты. Так, в Каспийском море мы выделили большую коллекцию дрожжевых организмов, способных активно расти и окислять нефть, соляр, керосин, вазелин и парафин (Новожилова, 1975; Попова, Новожилова, 1976). Поэтому в составе микробиоценозов морских и пресных водоемов необходимо учитывать и дрожжи, способствующие очистке воды от нефтяных загрязнений.

С помощью современных методов селекции (способ индуцированного мутагенеза) стало возможным получать мутанты, обладающие ценными свойствами (Шигаева, 1975). В связи с этим весьма перспективно получение или, вернее, усиление способности дрожжей окислять нефть и нефтепродукты с помощью мутагенных факторов.

В настоящее время достигнуты значительные успехи в изучении экологии водных дрожжей. Накоплены данные о видовом составе дрожжевых организмов, обитающих в морских и пресных водоемах, проанализированы некоторые закономерности их географического распределения, отношения дрожжей к минерализации воды и температурным условиям.

Однако большая часть материалов по дрожжам опубликована в отдельных статьях (Lund, 1954; 1958; Windisch, 1959).

Отсутствие крупных сводок или обзоров по этому вопросу привело к необходимости обобщения собственных данных автора, полученных в многочисленных экспедициях, и литературных сведений в виде монографии, тем более, что систематические исследования дрожжевой флоры впервые были начаты в СССР (Исаченко, 1914; Надсон, Бургвиц, 1931; Кудрявцев, 1932; Крисс и др., 1952; Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955, 1958, 1966, 1971, 1973а, б).

В предлагаемой книге обсуждаются вопросы экологии и систематики дрожжей, обитающих в водоемах, особенно аспорогенных, представленных в водных экосистемах большим количеством клеток и максимальным видовым разнообразием. Кроме того, дан обзор работ советских и зарубежных исследователей по распространению дрожжевых организмов в морях и океанах, озерах и водохранилищах.

В работу включены материалы по дрожжам, полученные автором на Аральском, Каспийском, Черном и Охотском морях, на Тихом, Атлантическом и Индийском океанах, а также на ряде озер и водохранилищ.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ ДРОЖЖЕЙ

Исследования дрожжевых организмов мы проводили на Черном, Охотском, Аральском, Каспийском морях, Тихом, Атлантическом, Индийском океанах, Рыбинском водохранилище, озере Балхаш и ряде высокоминерализованных озер Казахстана.

Выделение дрожжей в Черном, Охотском морях и северо-западной части Тихого океана проводили на 22 станциях; 7 станций на Черном море располагались по разрезу Ялта — Батуми, 2 из них были прибрежные и 5 — глубоководные. Первая мелководная станция находилась в 2 милях от Ялты, вторая — у берегов Батуми, остальные — в открытом море, и расстояние между ними составляло 60—80 миль.

Большинство станций в Охотском море и Тихом океане располагалось в 30—140 милях от материка или ближайших островов и имело большие глубины. Здесь работали на 15 станциях.

Полевые микробиологические исследования в Аральском море проводили с 1965 по 1968 г. В 1965—1966 гг. в основные гидробиологические сезоны (май, июль, октябрь) изучали водную толщу. В последующие годы пробы воды и ила отбирали главным образом в летние месяцы на стандартных гидробиологических станциях (рис. 1, 2). Кроме того, в бухте Большой Сарышганак вели ежемесячные наблюдения за количеством и видовым составом дрожжей. Изучение наличия дрожжей проводили также в основных нерестовых водоемах дельты р. Сырдарья летом 1966 г. Всего в Аральском море работали на 450 станциях, где взято 700 проб воды и 265 — ила.



Рис. 1. Схематическая карта станций Аральского моря, где отбирали пробы воды

В Каспийском море подобные исследования проводили с 1972 по 1974 г. В 1972 г. была исследована северная часть Каспийского моря. В 1973 г.— средняя и южная и в 1974 г.— северная и глубоководная средняя часть Каспия (рис. 3, 4, 5, 6). Отбор проб для микробиологического анализа осуществляли



Рис. 2. Схематическая карта станций Аральского моря, где отбирали пробы илов

на 123 стандартных гидробиологических станциях, в том числе на 52 для анализа ила. Общее число исследованных проб воды составило 722, на которых помимо различных физиологических групп микроорганизмов изучали распределение дрожжей, их таксономический состав. Выделили 125 культур дрожжей.



Рис. 3. Карта микробиологических стаций в Северном Каспии (1972 г.)

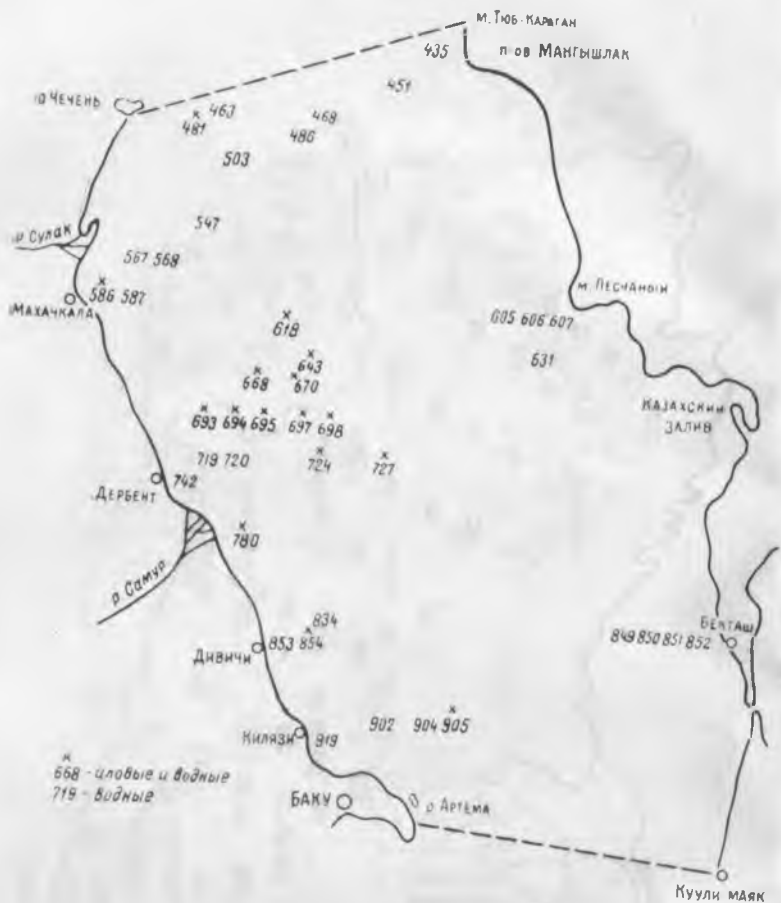


Рис. 4. Карта микробиологических станций в Среднем и Южном Каспии (1973 г.)

Дрожжевые организмы водной толщи и грунтов оз. Балхаш изучали в течение 4 лет (1962—1965 гг.). В весенне-летний сезон 1962 г. осуществлено 2 экспедиционных выезда в западную часть озера. Исследования проводили на 39 станциях. В 1963 г. направлены 3 экспедиции в восточную часть озера, где отбор проб проводили на 58 станциях. В 1964 г. эту работу выполняли на 150 станциях в обеих частях озера и в 1965 г. — на 142.



Рис. 5. Карта микробиологических станций в Северном Каспии (1974 г.)



Изучали также дрожжевую флору в Рыбинском водохранилище, где анализировали пробы также со стандартных гидробиологических станций.

Характер распределения дрожжевой флоры в Атлантическом океане (Гвинейский залив) изучали в 1968 г. на 7 широтных разрезах по 5, 8, 11, 14, 17, 20 и 23° ю. ш. Разрезы шли от африканского побережья в глубь океана. Количество и видовой состав дрожжей исследовали в пробах воды, взятых на 41 станции с глубин 0, 10, 25, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 1000, 1200, 1500, 2000, 2500, 3000, 4000, 4500 и 5000 м. На 13 станциях с той же целью исследовали ил. Микробиологические станции располагались над большими глубинами и на значительном расстоянии от берегов Африки (рис. 7).

В 1976 г. сбор материала по распределению дрожжей проводили в северо-западной части Индийского океана на станциях, расположенных вдоль восточного побережья Африки от о. Сокотра до порта Момбаса, на широтном разрезе от о. Мадагаскар на восток в глубь океана, на меридиональном разрезе по 65—67°, в Аденском и Оманском заливах. Проанализировали более 400 проб воды.

Пробы в Черном, Охотском, Каспийском морях и в океанах отбирали батометром Нансена, который опускали нестерильным. В дальнейшем батометры перед опусканием в водную толщу промывали этиловым спиртом. Для отбора проб воды в Аральском море, оз. Балхаш и Рыбинском водохранилище применяли стерильные бутылочные батометры, позволяющие брать пробы с глубины до 50 м.

Перед тем, как взять пробу из батометра, его кран тщательно обжигали над пламенем спиртовки или паяльной лампы, затем сливали небольшое количество воды из батометра, после чего наливали воду в стерильные колбы. Пробы илов отбирали дночерпателями разных конструкций, стратометром со вставленным в него стерильным цилиндром, а в океане — прамоточной трубкой. Пробы из планктоносферы брали из стаканчика планктонной сети в стерильную посуду.

Планктонной сетью Джеди облавливали слои 0—10, 10—25, 25—50, 50—75, 50—100, 75—100, 100—125, 125—150, 150—175, 100—200, 200—500, 500—1000 и 1000—2000 м.

В пресных водоемах и Аральском море на станциях с глубиной до 10 м для анализа отбирали поверхностную пробу,

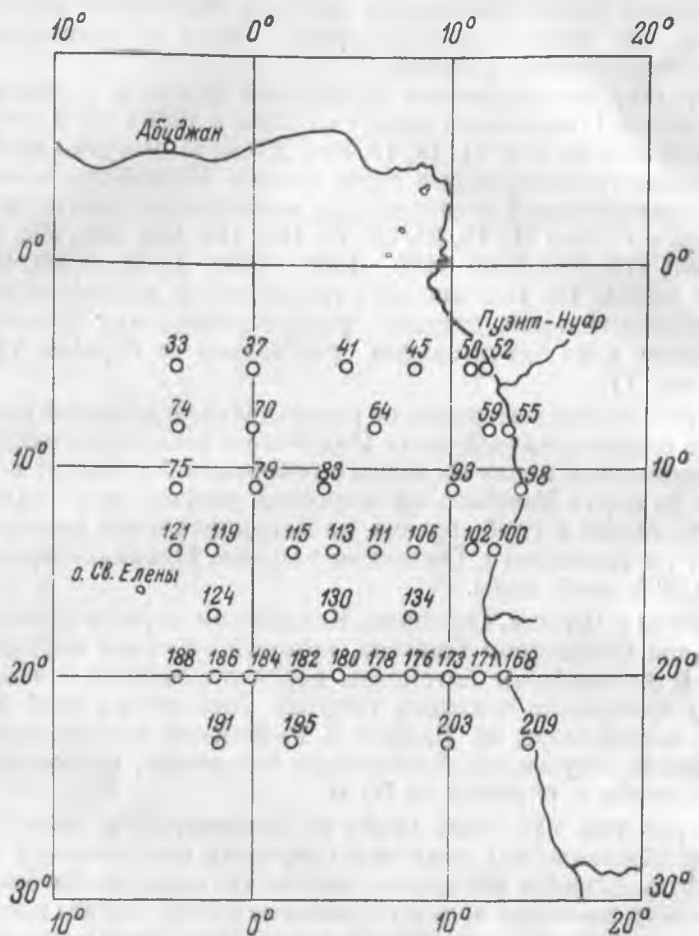


Рис. 7. Карта микробиологических станций в юго-восточной части Атлантического океана (1968 г.)

в местах с глубинами 10—30 м анализировали поверхностную и придонную пробы и на станциях с глубинами, превышающими 30 м, отбирали дополнительную пробу из промежуточного горизонта.

В специально оборудованных на судах микробиологических лабораториях все отобранные пробы обрабатывали с

целью количественного учета и выделения штаммов дрожжей. Число проанализированных в разные годы проб, отобранных из водной толщи и планктоносферы, составило 3333 (табл. 1).

Таблица 1

Объем выполненных исследований по дрожжам в различных водоемах

Водоем	Кол-во проанализированных проб			Число выделенных штаммов дрожжей
	воды	ила	планктоносферы	
Черное море	124	—	9	320
Охотское море и с.-з. часть Тихого океана	197	10	70	205
Рыбинское водохранилище	50	—	—	67
Аральское море	700	265	—	450
Озеро Балхаш	500	155	—	250
Гвинейский залив	657	13	—	75
Индийский океан	450	10	—	10
Каспийское море	171	52	—	125
Всего	2749	505	79	1502

Методы выделения дрожжей

Прежде исследователи для выделения дрожжевых организмов из морской воды употребляли мясо-пептонные среды. Например, В. Fischer (1894) использовал мясо-пептонную желатину, Б. Л. Исаченко (1914) — мясо-пептонный агар с 3% соли. Позднее большинство исследователей при выделении дрожжей применяли суловые среды (жидкие или агаризованные) и отвары из морских водорослей (Надсон, Бургвиц, 1931; Крисс и др., 1952; Новожилова, 1955, 1973а, б).

Однако все эти способы не удовлетворяли нас. В своей работе на Черном, Охотском морях и Тихом океане, по предложению профессора А. Е. Крисса, мы впервые использовали метод проращивания дрожжей на мембранных фильтрах (1959). При этом пробы воды сразу после анализа профильтровывали через мембранные фильтры № 3, предварительно 2 раза прокипяченные в безбактериальной воде. После окончания фильтрации их клали тыльной стороной в чашки Петри с усло-агаром для проращивания осевших на фильтрах клеток

дрожжей. Питательные среды, как правило, готовили на морской воде или к водопроводной добавляли соль в количестве, соответствующем минерализации воды в исследуемом водоеме. На эти же среды высевали суспензию ила из разведений 1 : 10 и 1 : 100 или профильтровывали 3 мл иловой суспензии из разведения 1 : 1000 через те же фильтры, что и водные пробы, и раскладывали в чашки Петри для проращивания. С целью задержки роста мицелиальных грибов и бактерий в средам добавляли молочную кислоту или смесь антибиотиков в разных комбинациях (Uden, Fell, 1968).

После инкубации в течение 3—7 дней при температуре 18—35° выросшие колонии подсчитывали, а представителей отличающихся колоний отсеивали в пробирки со скошенным агаром того же состава. Культуры дрожжей хранили в холодильнике при температуре 2—4°.

Иногда для выделения дрожжей использовали жидкое сусло, которое смешивали с пробой воды, или же в жидкое сусло вносили фильтр с профильтрованной через него водой. Выросшие дрожжи пересевали сначала в чашку с сусло-агаром, а отсюда колонии дрожжей — на скошенный агар. Количество посевного материала из планктоносферы составляло 0,5 мл.

Многие исследователи выделяют дрожжи с поверхности водорослей, высших водных растений, с различных органов водных животных в основном путем смывов, из которых делается ряд разведений. Полученную болтушку высевают на сусло-агар, на котором спустя 3—5 дней подсчитывают выросшие колонии дрожжей и пересевают их на скошенный сусло-агар.

Методы анализа

Видовое определение культур дрожжей осуществляли согласно требованиям определителей Lodder и Kreger van Rij (1952), Lodder (1970), В. И. Кудрявцева (1954). Для определения спорогенной способности дрожжи высевали на среду Гордковой, гипсовые блоки, ломтики моркови. Основная часть дрожжей, обитающих в водоемах, не обладает способностью к образованию спор. У споровых дрожжей изучали форму спор микроскопически. Морфологические и культуральные признаки изучали на сусловых средах 7 Val., pH 5—6.

На жидком сусле изучали микроскопические особенности дрожжей суточного и трехсуточного возраста: форму и разме-

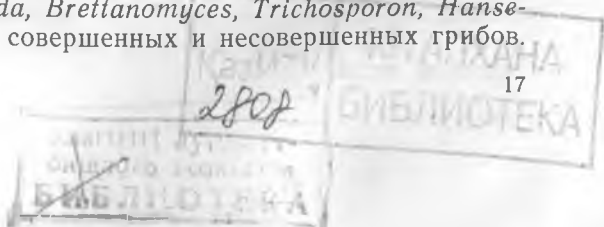
ры клеток, характер почкования, образование мицелия. Штрих описывали в культурах месячного возраста. Наблюдения над способностью дрожжевых организмов разжижать желатину вели в течение 45—60 дней. Для определения бродильной способности все выделенные штаммы дрожжей высевали на дрожжевой отвар, к которому прибавляли 2% следующих сахаров: глюкозы, сахарозы, мальтозы, маннозы, левулезы и галактозы (Родина, 1965).

При выяснении способности ассимилировать различные источники азота и углерода дрожжами использовали так называемый ауксонографический метод Бейеринка. При этом употребляли минеральную среду различного состава в зависимости от того, испытывались азотистые или углеродистые вещества. В случае определения способности к усвоению различных источников азота на 1 л дистиллированной воды прибавляли 0,5 г серноокислого магния, 1 г монофосфата калия, 20 г глюкозы и 20 г выщелоченного агар-агара.

При изучении же способности дрожжей усваивать сахара вместо глюкозы к той же среде добавляли 5 г серноокислого аммония. Указанные среды разливали в чашки Петри, в которые предварительно наливали 2 мл суспензии дрожжей в физиологическом растворе. Суспензию получали путем смыва молодой культуры дрожжей со скошенного сусло-агара. Затем чашки с застывшей агаровой средой ставили в термостат при температуре 27—30° на 1,5 ч для подсушивания. После этого их делили на секторы и в каждый раскладывали соответствующий источник азота или углерода.

Ассимилирующую способность дрожжей испытывали по отношению к пептону, аспарагину, мочеvine, серноокислому амонию и азотнокислому калию, а из углеводов — к глюкозе, сахарозе, маннозе, левулезе, мальтозе, лактозе и галактозе. Согласно материалам последнего определителя, значительно расширился список тестов углеводного и азотного происхождения.

Известно, что большинство исследователей для определения способности ассимилировать различные источники углерода и азота применяли ауксонографический метод. С его помощью была изучена способность ассимилировать углерод и азот для родов *Candida*, *Brettanomyces*, *Trichosporon*, *Hansenula* и многих других совершенных и несовершенных грибов.



С некоторыми изменениями использовали методику Wickerham и Burton (1954), рекомендуя расширить список исследуемых при этом методе углеводов.

М. Shifrin и др. (1954) предложили методику, позволяющую на одной агаровой пластинке определять ассимиляцию того или иного источника углерода сразу для нескольких видов дрожжей. С этой целью на агар высевается несколько видов их и с помощью специального приспособления из бархат наносятся метки углеводов. Таким образом, за короткий промежуток времени можно идентифицировать большое число штаммов дрожжей; экономятся при этом и сахара.

Кроме того, с целью видовой идентификации дрожжей определяли амилалитическую способность, характер роста на спиртах, в частности на этиловом. Усвоение того или иного источника определяли по появлению заметного роста в соответствующем секторе сусло-агара по сравнению с контрольным. По мере изучения этих свойств культур дрожжей их сопоставляли и идентифицировали.

Количество дрожжей в водоемах помимо подсчета колоний выросших при проращивании фильтров на сусло-агаре, определяли методом прямого микрофотографирования. Для этого про фильтровывали пробу воды через мембранный фильтр, который подсушивали, окрашивали эритрозинем и подсчитывали число дрожжевых клеток с последующим пересчетом по формуле на 1 л.

Часто изучавшиеся нами виды дрожжевых организмов нельзя было отнести к тому или иному виду, описанному в соответствующем определителе, так как они различались по целому ряду признаков. Чтобы не описывать большое количество новых видов дрожжей, мы были вынуждены сближать их теми или иными видами в определителях, рассматривая как разновидность последних. Однако систематизация большой коллекции дрожжей, выделенных из водоемов, не являлась нашей специальной задачей, а была необходима для того, чтобы выяснить распространенность некоторых видов дрожжей в различных водоемах, на разных глубинах и расстояниях — их ареалы.

Скорость размножения отдельных видов дрожжей изучали по общепринятому методу А. С. Разумова (1947) и М. В. Иванова (1955). Опыты ставили на естественной морской или пресной воде.

Была изучена солетолерантность штаммов дрожжей по отношению к хлористому натрию (концентрации 1, 3, 5, 8, 10, 15, 20%), а также способность к мобилизации органических и неорганических форм фосфатов, восстановлению нитратов, сульфатов, синтезу витаминов группы В.

Для сравнения видового разнообразия дрожжей из Аральского моря и оз. Балхаш с таковым из других водоемов использовали индекс разнообразия α R. A. Fischer и др. (1943), впервые примененный в морской микробиологии М. Н. Лебедевой и Е. М. Маркианович (1972). Значения индекса разнообразия вычисляли по номограмме Вильямса.

В условиях моря и в модельных опытах определяли окисление дрожжами нефти, керосина, соляра, вазелина и парафина. Их добавляли по одной капле в минеральную среду Диановой-Ворошиловой (1952).

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДРОЖЖЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ В ВОДОЕМАХ

Численность дрожжей в океанах и морях

Впервые на широкое распространение дрожжей в поверхностных водах Атлантического океана указал В. Fischer (1894). Количество дрожжей в образце воды, взятой в 330 милях от ближайшего берега, составляло 242 колонии в 0,25 мл засеянной морской воды, а в пробе, взятой для анализа близ Плимута, было 666 колоний в 0,5 мл воды.

Первым на важность изучения дрожжей в морских водоемах указал Б. Л. Исаченко; он обнаружил черные и розовые дрожжи в воде Екатерининской гавани и в Баренцевом море (1914).

Массовый рост дрожжей часто происходит на поверхности вегетирующих и отмерших водорослей (Надсон, Бургвиц, 1931; Кудрявцев, 1932; Suehiro, 1960, 1962; Suehiro a. o., 1962; Suehiro, Tomiyasu, 1964a).

Г. А. Надсон и Г. Бургвиц выделяли дрожжи с поверхности морских водорослей вдоль побережья Северного Ледовитого океана и на о. Кильдин (1931). Авторы отмечают специфику приспособления отдельных видов дрожжей к жизни на различных водорослях. Так, белые дрожжи рода *Torula* встречались главным образом на *Laminaria sacharina* и *Alaria esculenta*, а окрашенные — на *Rhodimonia palmata*, *Fucus vesiculosus* и *Laminaria sacharina*.

С. Е. Zo Bell (1946) указал, что дрожжи вырастали постоянно на агаровых пластинках, заражаемых отобранными им образцами морских материалов, взятых как вблизи берегов, так и на глубинах Тихого океана. Мы работали на 22 станциях, из них 7 станций находились в Черном море. Применители

метод проращивания колоний дрожжей на мембранных ультрафильтрах (с последующим подсчетом выросших колоний дрожжей) и метод непосредственного подсчета клеток дрожжей под микроскопом на мембранных ультрафильтрах (прямая микроскопия). Изучали батометрические и сетяные пробы из водной толщи, а в Охотском море и Тихом океане — и илы.

Таблица 2

Количество клеток дрожжей в планктонсфере Черного, Охотского морей и Тихого океана (Новожилова, 1955)

Слой воды, м	Черное море (3 ст.)	Охотское море и Тихий океан													
		Станции													
		1	5	6	9	14	15	16	18	20	23	24	25	26	
0—10	28, 8, 4, 6 4, 2, 2	0	0	34	4	72	0	6	2	4	0	174	2	0	
10—25	4, 4, 4, 8	2	0	4	0	54	0	2	0	0	0	0	0	4	
25—50	4, 6, 36, 4 20, 2	0	2	0	0	56	2	10	0	0	0	0	0	0	
50—75	4, 2, 2, 2	—	—	—	—	—	3	0	—	—	—	—	—	—	
50—100	—	0	32	14	0	—	0	0	0	2	0	0	0	8	
75—100	20, 2, 6 20, 4	—	—	—	—	—	4	0	—	—	—	—	—	—	
100—125	2, 2, 4, 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
125—150	2, 4, 26, 4 8, 4, 6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
150—175	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
100—200	—	0	0	14	0	—	—	—	2	14	2	22	0	2	
175—200	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	
200—500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	
500—1000	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	
1000—2000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Исследования показали, что в Черном море дрожжей больше, чем в Охотском море и Тихом океане. Из общей коллекции 525 культур дрожжей, выделенных из указанных водоемов, более 300 приходилось на Черное море.

При сравнении частоты встречаемости дрожжевых организмов в Черном и Охотском морях были получены следующие цифры: из 124 батометрических проб воды, взятых в Черном море, дрожжи были обнаружены методом проращивания в 40% проб, а в Охотском море — лишь в 15%. Выделение дрожжей из планктонсферы в Черном море показало, что из 9 обследованных слоев дрожжи были найдены в 8 (табл. 2), тогда

Количество клеток дрожжевых организмов на 1 л воды на различных

Глубина, м	Черное море							Охотское	
								Стан	
	1	2	3	4	5	6	7	1	5
0	100	150	400	150	100	0	0	1000	67
10	50	300	0	0	0	150	0	400	0
20	—	—	—	—	—	—	—	200	—
25	200	0	21800	100	50	50	0	100	200
35	—	—	—	—	—	—	—	200	0
37	50	300	550	50	50	50	0	—	—
50	150	150	2150	0	50	0	50	50	0
60	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70	50	—	—	—	—	—	—	—	—
75	—	50	50	0	0	150	0	0	67
100	—	0	0	0	0	0	50	0	67
125	—	0	0	50	0	0	0	—	—
150	—	0	0	50	100	0	50	100	0
175	—	150	0	50	0	0	0	—	—
200	—	0	50	50	50	0	0	0	0
225	—	50	0	0	50	0	550	—	—
250	—	50	0	100	150	0	0	—	0
300	—	0	50	0	0	50	0	100	33
400	—	—	—	—	—	—	—	—	0
500	—	100	50	0	0	200	—	50	33
600	—	—	—	—	—	—	—	—	0
750	—	150	0	0	100	50	—	0	33
1000	—	100	100	100	0	50	—	50	100
1075	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1200	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1250	—	50	300	100	50	250	—	—	—
1500	—	50	50	100	0	350	—	50	0
1750	—	0	200	150	150	100	—	—	—
2000	—	0	150	350	0	—	—	—	0
2500	—	—	—	—	—	—	—	0	0
2600	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3000	—	—	—	—	—	—	—	—	67
3100	—	—	—	—	—	—	—	—	0
3300	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4800	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Определено методом прямого счета: фильтра

как в Охотском море последние были обнаружены лишь в 50% проб.

Примерно те же соотношения по частоте встречаемости

глубинах Черного, Охотского морей и Тихого океана (Новожилова, 1955)

море и Тихий океан

ции										
6	9	14	15	16	19	20	23	24	25	26
0	0	0	0	—	100	—	1	100	0	0
100	0	0	0	100	100	100	0	200	0	200
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	50	100	0	0	50	0	100	0	—	100
33	0	0	0	67	100	0	0	0	100	50
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	33	67	50	0	0	0	0	0	38
—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	—	133	0	0	33	—	0	0	0
0	0	—	33	33	33	0	—	100	0	0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	—	0	0	0	0	—	0	0	0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	33	—	0	0	0	0	—	—	0	100
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	—	0	0	0	0	—	—	0	0
0	33	—	0	0	0	0	—	—	50	33
0	0	—	33	0	0	0	—	—	0	0
0	33	—	0	0	33	0	—	—	100	—
0	0	—	0	0	0	0	—	—	0	—
0	0	—	0	0	0	0	—	—	50	38
0	0	—	—	33	—	—	—	—	0	67
—	—	—	—	0	0	0	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	—	—	—	—	—	—	—	0	0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	—	—	—	—	—	—	—	0	0
—	2533	—	—	—	—	—	—	—	50	0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

лось 20—30 мл воды, из поверхностных проб — 5—10 мл.

дрожжей наблюдались при учете их прямым микроскопированием. Например, в Черном море этим методом дрожжи обнаружены в 56% проб, в Охотском — в 30%. В поверхностных

слоях воды как в Черном, так и в Охотском море количество и разнообразие организмов значительно выше, чем в глубинных. Здесь наличие дрожжей было отмечено на 13 станциях из 20 на глубинах: 50 м — на 3 станциях из 21; 75 м — на 7 из 18; 250 м — на 4 из 16; 750 м — на 2 из 16; 1500 м — на 1 станции из 12.

Следует подчеркнуть, что дрожжевые организмы нередко встречались и на больших глубинах: 1750, 2000 м в Черном море, 2500, 3300, 4000 м в Охотском море и Тихом океане (табл. 3).

Особенно интересно наличие дрожжевых организмов в Охотском море на станции № 9 на глубине 2500 (количество колоний дрожжей составляло более 200 в 40 мл воды). Найдены дрожжи и в нижних слоях (200—500 и 500—1000 м) планктоносферы в Охотском море (Новожилова, 1955).

Установлено, что количество и частота встречаемости дрожжей выше в прибрежных районах моря по сравнению с открытой его частью (Новожилова, 1955). Так, на прибрежных станциях № 1 и 7 в Черном море (табл. 4) дрожжи были обнаружены в 58% проб, в открытом же море этот процент равен 38. Аналогичная картина наблюдалась в Охотском море и Тихом океане. Например, на прибрежной станции № 14 дрожжи были найдены в планктоносфере во всех слоях воды и в больших количествах (54—72 кл. в 1 мл воды).

При исследовании батометрических проб воды (табл. 4) отмечалась та же закономерность, т. е. в пробах воды, взятых на прибрежных станциях, дрожжи встречались чаще, чем в пробах из открытой части моря. Так, на прибрежной станции № 15 дрожжи обнаружены в 5 пробах из 15, на 23 станции — в 2 из 5, тогда как на станциях № 1, 5, 6, 16, 20 и 25 наличие дрожжей отмечалось в 1—2 пробах из 15—20. Богатство поверхностных горизонтов и прибрежных районов моря дрожжами связано, по нашему мнению, с обилием фито- и зоопланктона, поставляющего при отмирании и прижизненно органические вещества, используемые дрожжами.

Дрожжевые организмы, подобно многим другим морским микроорганизмам, распределены в морских водоемах неравномерно, микроразнообразно. При этом количество и частота встречаемости дрожжей неодинаковы на различных глубинах вертикального разреза и на одном и том же горизонте на разных станциях. Например, в планктоносфере в слое воды 50—100 м

5 станции в Черном море было отмечено высокое число дрожжей (см. табл. 2). Выше этого слоя количество дрожжей составляло 2 кл. в 1 мл воды, в поверхностном горизонте и ниже горизонта 50—100 м их не было вовсе.

Более наглядно явление неравномерного распределения дрожжевых организмов можно видеть в пробах воды, отобранных батометром (см. табл. 3). Например, на станции № 2 (глубина 1000 м) в Черном море, как показали наши исследования (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955; Крисс, 1959), число дрожжевых клеток в пересчете на 1 л воды составляло 542, выше этого горизонта до 200 м дрожжи не были найдены, а в поверхностных слоях они обнаружены в малых количествах.

Подобные примеры не единичны. Так, в Черном море неоднократно обилие дрожжей найдено на следующих глубинах: 100 и 300 м — на 4 станции, 200 м — на 5, в Охотском море на глубине 2500 м — на 9 станции, 400 м — на 15, 500 м — на 17, 35 м — на 20, 3300 м — на 26 и 250—300 м — на 31 станции, тогда как ниже и выше этих горизонтов дрожжи не обнаруживались, или были найдены в небольших количествах.

Большое влияние на распределение дрожжей в морских водослоях оказывает планктон (Новожилова, 1955; Крисс, 1959). При сопоставлении проб воды, взятых в Черном море батометром и планктонной сетью Джеди, оказалось, что в первом случае дрожжевые организмы встречались в 50, а во втором — в 90% исследованных образцов. Для Охотского моря и Тихого океана эти показатели были равны соответственно 65 и 50%.

Характеризуя распределение дрожжей в кислородной и сероводородной зонах Черного моря, мы показали, что в первой зоне частота встречаемости дрожжей составила 47%, а во второй — 30 (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955). На наш взгляд, это связано с концентрацией растительной и животной жизни в кислородной зоне.

Данные по численности дрожжей, полученные методами проращивания на сусло-агаре и прямого микрофотографирования, равны, так как исследовались примерно равные количества воды — 20—35 мл. Однако в большинстве случаев методом прямого микрофотографирования обнаруживается значительно большее количество дрожжей, чем при проращивании. Коли-

Количество клеток дрожжевых организмов* на различных глубинах Ч (Новожилова, 1955)

Глубина, м	Черное море							Охотское море		
								Стр.		
	1	2	3	4	5	6	7	1	5	6
0	114	29	29	0	57	114	1368	743	0	0
10	0	143	2081	0	0	0	0	0	0	0
25	143	57	0	0	0	0	86	114	0	0
35	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
37	57	0	0	29	143	29	0	—	—	—
50	29	0	0	0	0	0	0	0	29	—
60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75	—	29	29	0	0	29	29	0	0	0
100	—	86	0	0	29	0	0	0	0	0
125	—	29	29	0	0	0	57	—	—	—
150	—	86	0	29	0	0	57	0	0	0
175	—	114	0	0	29	0	0	—	—	—
200	—	57	29	57	171	0	0	0	0	0
225	—	0	0	0	0	0	0	—	—	—
250	—	0	0	0	29	29	29	—	0	0
300	—	0	57	57	0	0	29	0	0	0
400	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
500	—	86	29	29	0	0	—	0	0	0
600	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
750	—	0	0	0	0	0	—	0	0	0
1000	—	542	0	0	0	0	—	0	0	0
1075	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1250	—	29	0	0	29	—	—	—	—	—
1500	—	0	29	0	0	0	—	0	0	0
1750	—	57	0	0	0	0	—	—	—	—
2000	—	0	0	29	29	—	—	—	0	0
2500	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
2600	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3000	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
3100	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0
3300	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. * Определено методом проращивания мембранных станций № 10, 26, 31, где посев производился на МПА).

чество дрожжевых клеток, полученное при проращивании на фильтрах, как правило, составляло 28—150 в 1 л. Свыше 150 клеток было найдено на ряде других горизонтов в Черном море.

Таблица 4

Охотского морей и Тихого океана в пересчете на 1 л

е и Тихий океан

	10	14	15	16	19	20	23	24	25	26	31
0	—	86	32	0	64	—	28	28	114	0	0
0	—	0	28	0	171	0	0	0	0	0	0
0	—	0	0	0	0	0	28	0	—	57	0
0	—	0	0	0	0	114	0	0	0	0	—
0	—	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0
0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	—	0	0	0	0	—	0	0	0	0
0	29	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	0	0	0	28	0	—	0	0	0	28
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	0	0	0	0	0	—	—	0	0	86
32	0	—	0	0	0	0	—	—	0	0	86
0	—	—	387	0	0	0	—	—	0	28	—
0	—	—	0	28	0	0	—	—	0	0	0
0	—	—	0	0	0	0	—	—	0	—	0
0	—	—	57	0	0	0	—	—	0	0	28
0	—	—	—	0	—	—	—	—	0	28	0
0	—	—	—	—	28	0	—	—	—	—	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57	—
0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

графильтров на сусло-агаре, приготовленном на морской воде (кроме

(1000 м, ст. 2; 10 м, ст. 3; 200 м, ст. 5) и в Охотском море глубинах 400 и 2500 м.

Минимальное количество дрожжевых клеток, обнаружен-

ное при непосредственном просмотре фильтров, равнялось в основном же их число составляло 100—200 и 500 в 1 л воды. Кроме того, при методе прямого подсчета дрожжи обнаруживались значительно чаще. Так, высокими показателями в этом отношении в Черном море характеризовалось 10 горизонтов (на 4 станциях) и 11 горизонтов в Охотском море и Тихом океане.

Полученные данные о количественной разнице дрожжей при сравнении двух методов согласуются с подобными результатами по распределению бактерий (Исаченко, 1937; Крисс, 1959; Кузнецов, 1970), когда численность микроорганизмов учитываемых прямым микроскопированием, в сотни и тысячи раз больше по сравнению с методом разливок. Кроме того, как считает А. Е. Крисс (1959), на небольшой площади фильтра на которой прорастают колонии, резко проявляются конкурентные взаимоотношения среди микроорганизмов за источники жизни.

В Охотском море и Тихом океане на наличие дрожжевых организмов исследовались илы. Дрожжи были найдены в пробе из 10.

Приблизительно к этим же годам относятся исследования индийских микробиологов, изучавших распределение дрожжей в прибрежной части Индийского океана, в 6 милях от Бомбея (Bhat, Kachwalla, 1955). Однако эти исследователи основное внимание сосредоточили на изучении видов, обитающих в этой части океана, и не приводят данных о количестве дрожжей в морской воде.

В последующие годы изучение количественного распределения и видового состава дрожжей в значительной степени было расширено американскими, немецкими и японскими исследователями (Uden, Castelo-Branco, 1961, 1963; Fell, Uden, 1960, 1962, 1963; Capriotti, 1962a, b; Sinano, 1962; Siepmann, Höhnk, 1962; Siepmann, 1963; Morris, 1968; Goto e. a., 1971; 1974; Meyers, Ahearn, 1974).

Так, подробные исследования J. W. Fell и др. (1960), J. W. Fell и N. Uden (1962, 1963) провели в Бискайском заливе. Авторы показали, что количество дрожжей в прибрежной зоне значительно выше, чем в открытой части залива. Отметим также неравномерность в распределении дрожжей как в воде, так и в грунтах. В последних максимум дрожжей наблюдается в илистых грунтах и на глубине не ниже 2 см, причём

большое разнообразие видов дрожжей зарегистрировано в
рунтах открытой части залива.

Замечено, что на средах, приготовленных на морской воде,
число и разнообразие дрожжей значительно выше, чем на сре-
дах с дистиллированной водой.

Количество дрожжей в воде Бискайского залива было
всего 10—100 кл/л, в районе скопления водорослей — 5 —
тыс/л (Fell, Uden, 1963). На таких водорослях, как *Thalassia*,
Pennicillus, *Udotea*, *Sargassum* и *Laurencia*, дрожжи встреча-
лись редко и, по мнению авторов, это связано с влиянием
антибиотических веществ, выделяемых водорослями. Наблю-
дения исследователей показали, что дрожжей больше на раз-
жившихся водорослях.

В открытом океане дрожжи чаще встречаются в планкто-
носфере и на границе течений. Это подтверждают данные по
Гольфстриму, когда на глубине 300 м, куда вторгаются атлан-
тические воды, количество дрожжей было высоким — 2300 кл/л
(Capriotti, 1962b; Fell, Uden, 1963).

Исследовалась также флора дрожжей на кусочках бана-
нов, плавающих в морской воде. Обилие дрожжей на них
авторы объясняют тем, что они часто покрываются слоем мор-
ских организмов, в том числе саргассовыми водорослями,
которые являются убежищем для дрожжей.

Относительно вопроса, являются ли дрожжи истинно мор-
скими формами, J. W. Fell и др. (1960) считают, что боль-
шинство их представителей сходно с наземными формами, хо-
тя для полного подтверждения требуются дальнейшие экспе-
риментальные исследования.

Содержание дрожжей, их видовой состав изучались в мор-
ской воде, на водорослях и на некоторых рыбах у побережья
Калифорнии в Тихом океане (Uden, Castelo-Branco, 1961).
Количество дрожжей варьировало для *M. zobellii*: в морской
воде — 2—58 кл. на 100 мл, в свежем содержимом рыбы —
25—5730 кл/мл, на поверхности *Macrocystis pyrifera* — 520—
99 200 кл/г. *M. krissii* был выделен только в морской воде в
количестве 1—57/100 кл/мл (табл. 5).

Дрожжевое население морской воды в районе течения
Гольфстрима, близ Багамских островов, изучал А. Capriotti
(1962b). Количество дрожжей в морской воде колебалось ши-
роко: от 0 до 120 кл. при выделении их на сусло-агаре и от
0 до 112 в 10 мл морской воды — на рыбном агаре (табл. 6).

Количество дрожжевых клеток в различных субстратах в пересчете на 100 мл воды или 1 г водорослей (по Uden, Castelo-Branco, 1961)

Дата отбора проб	Кол-во клеток в 100 мл воды		Кол-во клеток <i>Metschnikowiella zobellii</i> в 1 г водорослей		
	<i>Metsch. zobellii</i>	<i>Metsch. krissii</i>	<i>Atherinop. affinis litoralis</i>	<i>Trachurus symmetr.</i>	<i>Macroc. tis pyri</i>
12/ II	8	1	—	—	12600
19/ II	28	4	—	—	23000
21/ II	2	0	—	—	760
3/III	2	0	—	—	5720
8/III	0	14	2100	0	—
11/III	58	0	275	—	—
14/III	16	0	—	—	—
15/III	0	25	520	0	—
23/III	15	30	—	1950	—
29/III	4	0	—	—	0
30/III	3	57	—	—	—
1/IV	—	—	—	5730	39200
1/IV	42	0	0	—	—
9/V	17	0	85	—	—
10/V	47	0	930	—	520
11/V	22	0	—	25	29600
13/V	15	0	—	—	0

Обилием дрожжей отличались глубины 50—100, 100—200, 200—300 м в Гольфстриме, куда, вероятнее всего, они заносятся течением. Значительно меньше дрожжевых организмов отмечено близ Багамских островов, хотя на поверхности водоросли *Thalassia* количество их составляло 4600—4800 кл. Много в морской воде и черных дрожжей (Capriotti, 1962b). Вода р. Майами содержала дрожжи во всех образцах, а из Бискайского залива — в 90%.

Большое количество проб воды было отобрано для изучения дрожжей в северной части Тихого океана, в Беринговом море, в районе Алеутских островов, восточнее и южнее островов Японии и в Восточно-Китайском море (Sinano, 1962). Был отобран 801 образец до глубины 1000 м, дрожжи выделялись на среде Zo Bella 2216-E. (1946). Наибольшее число дрожжей отмечено в поверхностном горизонте, на глубине 100, 150, 750 м и очень мало — ниже 1000 м (табл. 7). Дрожжи обнаружены на 51 станции из 81, а частота их встречаемости от числа исследованных проб составила 14,4%, немного превысив нац

Таблица 6.

Дрожжевое население в морской воде
(Carpriotti, 1962)

Место исследования	Глубина. м	Число клеток дрожжей в 100 мл воды	
		Сусло- жел.	Рыбн. агар
Середина Гольфстрима	50-100	—	—
	100-200	120	98
	200-300	—	—
	50-100	—	—
	100-200	—	—
	200-300	84	91
	50-100	104	112
	100-200	40	50
	200-300	80	90
	50-100	6	9
	100-200	8	9
	200-300	6	8
	50-100	10	8
В 3 милях восточнее о. Би- мини (Багама)	100-200	—	—
	50-100	—	—
	100-200	6	8
	200-300	—	—
	50-100	—	—
	100-200	2	—
	50-100	—	—
	100-200	6	8
	50-100	—	—
	100-200	6	8
	200-300	10	14
	50-100	—	2
	100-200	4	—
200-300	2	4	
В 500 милях западнее залива Солидер	0,8	4600	4800

данные (Новожилова, 1955) для с.-з. части Тихого океана.

Характеризуя распределение дрожжей, выделенных с различных глубин Гренландского и Норвежского морей, Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов, А. Е. Крисс и др. (1958, 1960), Н. Н. Кирикова (1964) указывают, что из проб воды на фильтрах часто вырастали десятки и сотни колоний дрожжей, а это, в свою очередь, показывает, что на

Находки штаммов дрожжей в морской воде
(Sinano, 1962)

Год	Район моря	Кол-во				шт. штаммов дрожжей
		станций	проб	из них с дрожжами		
				станций	проб	
1959, июнь— июль	Северная часть Тихого океана (Берингово море и район Алеутских островов)	22	253	19 (86,4%)	45 (17,8%)	5
1959, ноябрь	Восточнее островов Японии	4	25	3 (75,0%)	4 (16,0%)	4
1960, июнь— август	Северная часть Тихого океана (Берингово море и Алеутские острова)	35	353	13 (37,1%)	17 (4,8%)	18
1960, октябрь— ноябрь	Южнее собственно островов Японии (Восточно-Китайское море)	20	170	16 (80,0%)	49 (28,8%)	69
Всего		81	801	51 (63,0%)	115 (14,4%)	144

Примечание. В скобках дан процент обнаруженных дрожжей.

глубинах Мирового океана происходит размножение дрожжей.

Однако для учета дрожжей авторам следовало бы использовать специфические среды, в частности сусло-агар, тогда количество и видовое разнообразие морских дрожжей было бы значительно богаче.

Исследования в прибрежной зоне Атлантического океана в эстуариях рек Тагус и Садо показали, что плотность, распространение и разнообразие дрожжей убывают с удалением от эстуария в глубь океана. Число клеток дрожжей колебалось от 3 до 185 в 100 мл морской воды. Наибольшая плотность дрожжей наблюдалась в эстуарии р. Тагус и ближе к ее устью (Taysi, Uden, 1964).

По разрезу Гренландия — Антарктида, проходящему через все географические зоны северного и южного полушария вдоль 30° з. д., поиски дрожжевых и мицелиальных грибов проводил М. А. Литвинов (1970). Отмечена чрезвычайно низкая встречаемость дрожжей (обнаруженных в 19 пробах воды).

Таблица 8

Количество микроскопических мицелиальных грибов и дрожжей, обнаруженных в пробах воды в Атлантическом океане по разрезу Гренландия — Антарктида по 30° з. д. в 1 мл воды (Литвинов, 1970)

Номер станции (градусы северной широты)	Глубина, м	Кол-во		Номер станции (градусы северной широты)	Глубина, м	Кол-во	
		грибов	дрожжей			грибов	дрожжей
1 60)	0	1	—	25(12)	0	—	1
	22	1	—	28(6)	78	1	—
	37	2	1	32(0)	0	1	—
	75	16	—		1976	—	1
	110	10	—	35(6)	694	1	—
	227	6	—		868	—	1
	390	1	—	39(12)	60	1	—
3,56)	624	1	2		106	1	1
	0	1	—		163	1	2
	31	2	—		772	1	—
	104	2	—	45(24)	58	1	—
6 50)	810	1	1		292	—	1
	72	2	1	48(30)	0	2	—
	96	1	—		189	1	—
	2572	—	1	51(36)	30	1	1
9,44)	0	1	—	54(42)	162	—	1
	29	1	—		1439	1	—
	72	1	1	60(54)	50	1	—
13,36)	187	1	—	62(60)	47	—	1
	150	1	—		186	1	—
16(30)	109	1	1		280	—	1
	162	1	—				
	2516	1	—				

и 349 исследованных). Они были найдены на 13 станциях, расположенных в районе 60, 56, 50, 44, 30, 12° с. ш. и 0, 6, 12, 1, 36, 42, 60° ю. ш. (табл. 8). Чаще встречались микроскопические мицелиальные грибы, правда, выделялись они в основном до глубины 300 м.

Микробиологические исследования в Гвинейском заливе проводились на 7 широтных разрезах по 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23° с. ш. Разрезы шли в глубь океана. Количество и видовой состав дрожжей изучались в пробах воды, отобранных на 41 станции с глубин 0, 10, 25, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 1000, 1200, 1500, 2000, 2500, 3000, 4000, 5000 м. На 13 станциях с той же целью исследовали ил.

Значительная часть микробиологических станций располагалась над большими глубинами и далеко от берегов Африки. Все среды, в том числе и сусло-агар, готовились на океанической воде, непосредственно на судне. Количество дрожжей учитывали подсчетом колоний, выросших на мембранных

Таблица 9

Содержание дрожжевых организмов в Гвинейском заливе (1973 г.)

Разрезы по параллелям южной широты, град.	Кол-во исследованных проб воды	Кол-во обнаруженных дрожжей, %
5	69	13,0
8	61	8,2
11	72	2,7
14	133	6,0
17	51	4,0
20	211	7,5
23	60	6,6

фильтрах на сусло-агаре, лишь на некоторых станциях (41, 64, 70, 98) дрожжи были обнаружены при посеве 0,2 мл воды на мясо-пептонный агар (Новожилова, Попова, 1973).

Дрожжи были обнаружены на 24 станциях из 41 исследованной, а количество проб воды с дрожжами к общему числу изученных составило 7% т. е. меньше, чем в Тихом океане, Охотском и Черном морях (Новожилова, 1955). Частота встречаемости дрожжей по разрезам представлена в таблице 9.

Наибольшее количество обнаруженных дрожжей (8,2—13,0%) отмечено на первых 2 разрезах — по 5 и 8° ю. ш., что, несомненно, связано с влиянием рек Конго и Нигера, которые несут в океан вместе с неорганическими частицами массу органических веществ. На третьем разрезе, по 11° ю. ш., процент найденных дрожжей резко снижается (до 2,7). На этом разрезе дрожжи были встречены лишь в 3 пробах из 72 исследованных. На последующих 4 разрезах частота встречаемости дрожжей снова увеличивается до 6—8%.

Большим количеством дрожжей отличается разрез по 20° ю. ш.: они встречены на 7 станциях из 10, причем и на небольших глубинах шельфовой части, и на больших в открытом океане. Характерно, что на этом разрезе на разных станциях обнаружены дрожжи на одной и той же глубине. Например, на глубине 200 м они найдены на станциях № 176, 182, 184, на глубине 600 м — на станциях № 178, 182, 186 и на глубине 1500 м — на станциях № 184, 186. На станции № 186, имеющей глубину 5000 м и расположенной в открытой части океана

дрожжевые организмы были обнаружены на 7 горизонтах поверхностных и глубинных слоях воды.

По данным О. И. Кобленц-Мишке (устное сообщ.), наибольшие величины первичной продукции были зафиксированы на станциях по 17 и 20° ю. ш., особенно в юго-восточном углу, где наблюдается подъем обогащенных биогенами глубинных вод.

На 3 станциях из 4 на глубине 50 м отмечены дрожжи на разрезе 23° ю. ш. Частота встречаемости дрожжевых организмов в открытом океане составила 5, а в шельфовой части — 2%. Дрожжи, обнаруженные на больших глубинах (ниже 100 м), составляли 5,7, а на глубинах выше 1000 м — 10,1%.

Количество колоний дрожжей в 1 л воды по глубине и на различных станциях неравномерно и колеблется от 0 до 1186 (метод проращивания) и от 10 до 100 тыс. (непосредственный посев воды на мясо-пептонный агар). В большинстве проб численность дрожжей не превышала 23,2—46,5 кл. в 1 л, и лишь в 13 пробах этот показатель достигал нескольких сотен клеток. При этом следует иметь в виду, что дрожжи — наиболее крупные формы среди микроорганизмов и обладают высокой скоростью размножения. По своим размерам они приближаются к некоторым водорослям, поэтому могут представлять пищевую ценность для зоопланктона на больших глубинах, где нет фитопланктона. Замечено, что на станциях, где часто встречались дрожжи (41, 64, 55, 83, 98, 111, 115, 119, 171, 178, 2), более высокое содержание фитопланктона, зачастую оно составляет несколько тысяч клеток в 1 м³ воды (Г. И. Семица, устное сообщ.). В донных отложениях дрожжи найдены на станциях (39, 68, 143, 153), 2 из которых (39, 68) глубоководные.

На станциях в Тихом океане вдоль разреза от 40° с. ш. до экватора японские ученые исследовали пробы воды, отобранные на различных горизонтах от поверхности до глубины 4000 м на отсутствие дрожжевых организмов (Goto a. o., 1972, 1974; Masamoto a. o., 1974). Дрожжи обнаружены на всех глубинах от поверхности до 4000 м, за исключением глубины 150 м. Из 4 образцов 27,7% проб содержали дрожжи, среднее число которых в 150 мл было равно 8,49 кл. от числа положительных образцов и 2,35% от всех анализировавшихся проб.

Характеризуя горизонтальное распределение дрожжей в разрезе по 150° в. д., авторы пришли к выводу, что плотность

дрожжей выше в южных широтах и в поверхностных горизонтах, где средняя частота их встречаемости составляла 25,8—29,9%, тогда как в северной части — соответственно 6,2—10,7%. Распределение дрожжей по вертикальному разрезу Тихом океане характеризовалось следующими величинами: поверхности — 73,3, ниже 20 м — 14—33%, значительное количество их отмечено авторами на глубине 1000 м, с глубины оно плавно уменьшалось. Исследователи не наблюдали корреляции между численностью дрожжей и бактерий, особенно по вертикали (Goto а. о., 1974).

В 19% образцов обнаружены дрожжи в Тихом океане близ Японии (Taga, Seci, 1962). Используя стерильные проборы, J. W. Fell (1967) выделял дрожжи на 60 станциях в Индийском океане. Станции располагались вдоль 60° в. д. между 11°56' с. ш. и 40°54' ю. ш. Максимальная глубина по вертикали была 2000 м. Число клеток дрожжей составляло 0—5 колоний на 1 л. Самое высокое содержание дрожжей наблюдалось в Сомалийском течении и в антарктических промежуточных водах.

В экспедиции на э/с «Академик Курчатов» в северо-западную часть Индийского океана мы изучали распределение микелиальных грибов и дрожжей. Основные находки мицелиальных грибов приходились на горизонты до 300 м, дрожжи обнаружены всего в 10 образцах на 4 станциях (Новожилова, Березина, 1976).

Обширные исследования дрожжевой флоры мы провели в различных водоемах Казахстана. Так, в Аральском море было проанализировано 287 проб воды и 125 илов (Новожилова Лим, 1968; Новожилова и др., 1969, 1970; Адиятова и др., 1970; Новожилова, 1973б). Были обследованы открытая часть моря бухта Большой Сарышиганак и побережье северо-восточной части Аральского моря.

В водной толще Аральского моря наличие их колеблется в течение года от 16,2 до 59% числа проб, в которых исследовали дрожжи. Весной 1965 г. и осенью 1966 г. процент встречаемости дрожжей составлял 22,4 и 24,1; летом он снизился до 1,1% (см. табл. 9). Вероятно, летом происходит выедание дрожжей зоопланктоном. Особенно резко это проявилось при анализе данных по дрожжам, полученных для бухты Большой Сарышиганак, где пробы отбирались ежемесячно (Новожилова Лим, 1968; Лим и др., 1969).

Таблица 10

Количество дрожжевых организмов в поверхностном слое воды
Аральского моря по годам

Номер станции	Кол-во клеток дрожжей в 1 л воды				Номер станции	Кол-во клеток дрожжей в 1 л воды			
	Весна 1965 г.	Лето 1965 г.	Осень 1966 г.	Лето 1967 г.		Весна 1965 г.	Лето 1965 г.	Осень 1966 г.	Лето 1967 г.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	0	0	—	Спл. рост	38	—	0	0	0
				0	39	0	0	29	62
2	26	0	—	0	40	—	26	0	0
3	0	0	—	0	41	0	0	87	—
4	—	0	—	155	42	0	0	—	775
5	—	0	—	217	43	53	52	0	31
6	0	0	—	93	44	—	26	0	62
7	0	0	—	0	45	—	0	29	0
12	0	130	—	93	46	26	0	0	—
13	—	—	—	0	47	184	208	87	961
14	0	—	—	0	49	—	26	0	—
15	26	—	—	93	50	0	0	0	0
16	0	—	—	62	51	—	—	174	279
17	53	—	—	0	52	0	0	0	186
18	0	—	—	31	53	—	104	0	31
19	0	—	—	0	54	79	234	0	Спл. рост
21	53	—	—	0	—	—	0	—	124
22	0	—	—	620	55	—	0	—	—
23	0	—	—	—	56	0	0	0	—
24	53	26	—	124	58	0	0	—	217
25	0	0	0	0	59	—	1846	145	—
26	—	0	0	62	60	—	0	0	434
27	0	0	0	0	61	53	0	29	279
28	0	0	0	31	62	—	0	—	0
29	105	0	—	62	63	—	234	—	0
30	0	0	0	31	65	—	0	—	124
31	—	26	0	0	67	—	0	—	0
32	0	—	0	372	68	0	0	—	186
33	0	0	0	341	70	0	0	—	0
34	0	0	0	—	71	—	0	—	—
35	0	—	—	—	72	0	0	—	3596
37	0	—	0	—	73	—	0	—	558
74	0	0	—	217	93	0	0	—	465
75	—	0	—	217	94	—	—	—	155
76	289	0	—	434	95	0	0	—	62
77	—	0	—	0	96	—	0	—	62
78	184	0	—	31	101	0	0	—	0
79	0	—	—	0	102	—	0	—	0
80	0	0	—	248	103	—	0	—	0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
82	—	0	—	0	104	0	0	—	—
83	0	0	—	0	105	0	0	—	—
84	—	0	—	93	106	—	0	—	—
85	—	442	—	0	107	0	—	—	—
86	—	0	—	589	108	0	0	—	—
87	0	0	—	0	110	—	0	—	—
88	0	—	—	—	111	0	0	—	—
89	—	0	—	0	112	—	0	—	—
90	0	0	—	0	113	—	0	—	—
91	—	0	—	651	114	0	0	—	—
92	—	0	—	62	—	—	—	—	—

Количество дрожжей в водной толще испытывает значительные колебания по годам (табл. 10). Минимум их отмечен весной 1965 г. и осенью 1966 г. — 176 кл/л воды. Летом 1966–1967 гг. численность дрожжей достигала максимума и колебалась от 1846 до 3596 кл., но были пробы, которые не содержали дрожжей.

Таблица

Количество (на 1 л) и частота встречаемости (%) дрожжей в Аральском море по районам

Вода					Ил		
Открытая часть моря				Бухта Б. Сары-шиганак, 1966 г.	Озера в устье р. Сырдарья, 1966 г.	Открытое море, 1966 г.	Прибрежье, 1966 г.
1965 г., весна	1966 г., лето	1966 г., осень	1967 г., лето				
0–289	0–1846	0–174	0–3596	0–2228	0–613	0–105	0–300
22,4	16,2	24,1	59	86	44,4	18	28

Колебания количества клеток дрожжей

0–289 | 0–1846 | 0–174 | 0–3596 | 0–2228 | 0–613 | 0–105 | 0–300

Частота встречаемости дрожжей

22,4 | 16,2 | 24,1 | 59 | 86 | 44,4 | 18 | 28

В бухте в августе дрожжи не обнаружены, в сентябре было много — 86 кл/л воды. В ноябре их количество увеличилось до 657 кл/л и достигло максимума в марте и апреле, составляя соответственно 1234 и 2228 кл/л. Увеличение процентного содержания дрожжей до 59 в целом по морю наблюдалось летом 1967 г. Это, по-видимому, связано с тем, что в устье

ванное время произошло значительное повышение уровня воды по сравнению с 1965 и 1966 гг., в результате чего увеличилось поступление дрoжжей в море с речным и береговым стоком, тем более, что вдоль рек, впадающих в Аральское море, сплошной стеной тянутся заросли тростника. Кроме того, по данным Л. О. Пичкилы (1970), в Аральском море значительного развития, в особенности в конце лета и осенью, достигает фитопланктон; после его отмирания в море поступает свежее органическое вещество (табл. 11).

При анализе данных по Аральскому морю следует отметить бедность дрожжевой флоры в южной части моря (станции № 82, 83, 87, 88, 89, 90, 101, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 110, 111, 112, 113, 114), правда, на последних 3 станциях дрожжи найдены в 1967 г. в количестве 31—93 и 341 кл/л воды. Характерно, что дрожжи не обнаружены на станциях, расположенных в устьях рек Сырдарьи и Амударьи. Это показывает, что реки, впадающие в Аральское море, практически не вносят в него органического вещества типа углеводов.

В Малом (северная часть Аральского моря) море дрожжи найдены почти на каждой станции, расположенной вдоль островов, особенно по ту и другую сторону о. Куг-Арал (ст. № 26, 28—33, 39), а также на станциях, находящихся в северо-западной части Аральского моря (40—47). На станциях № 24, 43, 47, 54, 51, 76, 78 дрожжи встречались почти во все сроки, когда проводились анализы, причем последние 4 станции расположены в центральной части Большого моря.

В таблице 12 приводятся данные по распределению дрожжей по вертикали. Они показывают, что часто дрожжи встречаются не только в поверхностных пробах, но и на нижних горизонтах (ст. № 15, 17, 28, 32, 33, 39, 41, 42, 47, 52, 56, 61, 93, 95), на глубинах от 5 до 35 м. Это связано с тем, что в описываемом водоеме богато представлена донная растительность, состоящая из харовых водорослей, зоостеры и вошерин, поставляющих в воду органическое вещество. Из общего количества проб воды число находок дрожжей в поверхностных слоях составляло 20,7, на глубине 5 м — 19,5, 10 м — 27 и у дна — 31,6%. Таким образом, с глубиной оно увеличивается приблизительно на 10%. Нередко встречаются дрожжи и в илах Аральского моря: в открытой части их 18 и в прибрежной — 28% от числа анализированных проб илов.

В 1968 г. на наличие дрожжей были исследованы некото-

Распределение дрожжевых организмов в Аральском море по вертикали
(количество клеток в 1 л воды, май 1965 г.)

Глубина, м	Станции														
	0	2	3	6	7	12	14	15	16	17	18	19	21	22	23
0	0	26	0	0	0	0	0	0	0	53	0	0	53	0	0
5	0	—	—	0	0	0	0	26	—	0	0	—	—	0	—
10	—	—	—	0	—	0	0	0	—	26	0	—	—	0	—
15	0	—	—	0	—	—	0	0	—	53	0	—	—	0	—
20	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—

Глубина, м	Станции													
	25	27	28	29	30	32	33	34	35	37	39	41	42	44
0	53	0	0	105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53
5	26	0	0	0	0	53	0	0	—	—	53	0	0	689
10	—	—	53	—	0	0	26	—	—	—	0	26	0	—
15	—	—	—	—	0	105	0	—	—	—	26	131	26	—
20	—	—	—	—	0	26	0	—	—	—	—	184	Спл. рост	—
25	—	—	—	—	—	26	0	—	—	—	—	79	—	—

Глубина, м	Станции													
	46	47	50	52	54	56	58	61	68	69	70	72	74	
0	26	184	0	0	79	0	0	53	0	0	0	0	0	
5	0	0	0	0	79	0	—	53	—	—	0	0	0	
10	0	0	0	26	—	26	—	26	—	—	—	0	0	
15	0	53	0	131	—	0	—	26	—	—	—	—	0	
20	0	447	—	26	—	0	—	0	—	—	—	—	0	
25	0	131	—	0	—	0	—	0	—	—	—	—	0	
30	—	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	
35	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Глубина, м	Станции														
	76	78	79	83	87	88	90	93	95	101	105	107	108	111	114
0	289	184	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	—	0	0	0	—	26	0	0	0	0	—	—	—
10	0	0	—	0	0	0	—	0	0	0	—	—	—	—	—
15	0	0	—	0	0	0	—	0	26	—	—	—	—	—	—

Таблица 13

Дрожжи на различных рыбах, обитающих в Аральском море (1973 г.)

Рыба	Число клеток дрожжей в различных органах рыб					
	Кишечник	Чешуя	Жабры	Плавник спинной	Плавник брюшной	Слизь с поверхности
Зан	50	1	0	—	—	—
Щ	0	0	1	1	—	—
С	—	0	0	—	14	0
Л	0	Спл. рост	0	1	0	1
С	—	*	0	16	Спл. ро т	Спл. рост

Примечание. Цифры означают число дрожжевых клеток, выросших непосредственно на сусло-агаре при внесении на среду небольших кусочков органов рыб.

е аральские рыбы, и больше всего их отмечено на шемае и обле (табл. 13).

На распространение дрожжей по акватории Каспийского моря большое влияние оказывают органическое вещество автотонного и аллохтонного происхождения, фито- и зоопланктон и течения. В Северном Каспии дрожжевые организмы были обнаружены на 22 станциях из 66, и число их колебалось от 0 до 45 тыс. кл. в 1 л воды. В Каспийском море, как и в других водоемах, дрожжи распределены микроразнообразно (Новожилова, 1955, 1973б; Новожилова, Попова, 1974; Fell, 1967). Так, в Северном Каспии содержание дрожжей неодинаково на различных глубинах по вертикали и на одном и том же горизонте на различных станциях. Особенно часто встречались дрожжи в западной части Северного Каспия (ст. № 403, 423, 424, 440, 441, 460) в районах влияния рек Волги и Терека с наибольшим биогенным стоком и максимальным содержанием фитопланктона (Левшакова, 1972, 1975), но количество их не превышало 320 кл. в 1 л (Попова, Новожилова, 1976; Новожилова, Попова, 1977). Обилием дрожжей (до 30 тыс. кл/л) отличались поверхностные слои воды на станциях № 23/24 и № 44/68, расположенных в предустьевой части Урала (табл. 14).

Ряд станций на юго-востоке Северного Каспия характеризуется увеличением числа дрожжевых клеток с глубиной. Известно, что основная масса биогенных веществ накапливается в глубинных слоях моря, а направление придонных течений на

Таблица 14

Распределение дрожжевых организмов в северной части
Каспийского моря (1972—1974 гг.), кл/л

Номер станции	Г л у б и н а, м							
	0	3	5	7	10	13	18	26
1	2	3	4	5	6	7	8	9
23/24	30000	0	0					
44/68	30000	0	0					
47	0	0						
64	0	0						
65/66	0	0	0					
69	0	0	0					
72	0	0	0					
97	0	0	0	0				
100	0	0	0					
124	0	0	0	0				
128	0	0	0					
152	0	0						
156	0		0	0				
160	0		0					
181	0	0						
185	0		0	0				
189	0			0				
216	0	0						
218	0	0						
220	0	0						
220/221	0	0						
224	0							
227/228	0		0					
253	0		0					
258	0	0						
262	0	0						
266/307	5000		0					
293	0		0					
295/296	0		0					
297	0		5000					
300	0		0					
305/306	0		0					
323	5		0					
324/325	0		0					
328/355	0		0		100			
333	100							
346	0		0					
347	0		0					
348	0		0					
351/352	0		0					
359	0		0					
372	0		0					
374	0		100					

Окончание таблицы 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9
379	0		0			0		
382	100		15 000		0			
386	100		0		45 000			
387	0		0					
399/400	0		2000					
401	0		0					
402	10		0					
403	5		15			10		
404	0		0					
415	0		5000			0		
421/422	0		0					
423	320		10			10		
424	5		0		35			
425	0		0		0			
432/450	0		0		0			100
438/439	0		0					
440	10		100		10			
441	0		130				60	
443/463	0		0		0		0	
445	0		0				0	
448	0		0		0		0	
457	0							
460	50				10			
461	0		0				0	

всей акватории Северного Каспия совпадает с направлением поверхностных течений (Компаниец, 1973). Следует отметить, что станция № 386, расположенная близ о. Кулалы, и ее придонные слои имеют максимум дрожжевых клеток (до 45 тыс./л), что обусловлено водообменом между Средним Каспием и восточной частью Северного Каспия через пролив между п-вом Мангышлак и о. Кулалы.

В Среднем Каспии находки дрожжей мы зарегистрировали на 26 станциях из 41, число их колебалось от 0 до 5125 кл/л (табл. 15). Для Среднего Каспия, так же как и северной части его, характерна микрizonaльность в распределении дрожжей как по отдельным станциям, так и по глубинам описываемой акватории моря. Так, на прибрежных станциях № 451, 586, 605/606, 631, 852, имеющих сброс с суши, количество дрожжей выше, чем в открытом море. На станциях № 463 и 503 (близ устьев рек Терека и Сулака), а также на ряде станций

Распределение дрожжевых организмов в воде Среднего и Южного Каспия (1972—1974 гг.), кл/л

Номер станции	Г л у б и н а, м											
	0	10	25	50	75	100	200	300	400	500	600	700
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Средний Каспий												
435	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
451	Спл.	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	рост											
463	Спл.	125	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	рост											
468	25	50	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
481	0	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
486	0	0	Спл.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			рост									
503	0	Спл.	Спл.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		рост	рост									
547	0	—	0	75	—	—	—	—	—	—	—	—
567	0	—	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
568	100	—	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
586	775	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
587	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
605/606	50	25	200	25	—	—	—	—	—	—	—	—
607	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
618	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
631	25	50	450	100	5125	—	—	—	—	—	—	—
643	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—
668	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—
670	0	—	0	0	—	0	0	0	0	0	—	—
693	10	—	0	0	—	0	40	0	—	—	—	—
694	0	—	0	0	—	0	0	0	0	—	—	—
694/695	0	—	0	0	—	20	0	0	0	—	—	—
695	0	—	0	0	—	0	0	0	0	200	—	—
697	0	—	0	0	—	10	0	0	0	0	0	—
698	0	—	30	0	—	0	0	0	0	0	0	—
719	0	—	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—
720	0	—	25	0	—	0	0	—	—	—	—	—
724	0	—	10	0	—	50	0	0	0	0	0	—
727	0	—	0	0	—	0	0	0	0	0	0	—
742	0	—	10	0	—	0	0	0	—	—	—	—
790a	0	—	0	0	—	0	0	0	—	—	—	—
790b	0	—	0	10	—	0	0	—	—	—	—	—
834	0	—	0	25	—	—	25	—	—	—	—	—
849/850	0	—	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
851	0	—	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—
852	150	—	150	—	—	—	—	—	—	—	—	—
853	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
854	0	—	0	25	—	—	—	—	—	—	—	—
902	0	—	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
904/905	1425	—	50	0	—	0	0	—	—	—	—	—
919	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ю ж н ы й К а с п и й												
980	0	125	1350	—	—	—	—	—	—	—	—	—
981	0	—	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—
983	0	—	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—
988	0	525	0	Спл. рост	25	—	—	—	—	—	—	—
1027	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1029	0	—	0	0	—	25	—	—	—	—	—	—
1040	25	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1042	25	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
1043	125	25	25	100	—	—	—	—	—	—	—	—
1045/1046	100	325	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1051	125	—	0	0	25	25	—	—	—	—	—	—
1120/1120	0	—	50	0	—	—	—	—	—	—	—	—
1134	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1139	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1140	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1141	0	30	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

восточного побережья Среднего Каспия наличие дрожжей отмечено на всех горизонтах от поверхности до глубины 100 м. На глубине 200 м в водных пробах найдены дрожжи на станциях № 693, 695 и 834 и на глубине 500 м — на станции № 695. Характерно, что на одной из станций (№ 631) восточного побережья, имеющей глубину 75 м, дрожжи были встречены на всех исследованных горизонтах, причем с глубиной их численность нарастала, достигнув в слое 75 м максимального количества для Среднего Каспия — 5125 кл/л. Это, по нашему мнению, можно объяснить тем, что в Каспийском море с глубиной увеличивается содержание кислорода, которое указывает на перемешивание водных масс в этом районе, а вместе с ними и биогенов. Надо сказать, что северо-восточный район Среднего Каспия наиболее богат по численности и биомассе фитопланктоном (Бабаев, 1968), тогда как зоопланктон обильнее в центральной части моря на линии Махачкала — мыс Меловой.

На 9 станциях Среднего Каспия дрожжи не были обнаружены ни на одном из исследованных горизонтов, что, по-види-

тому, обусловлено дефицитом биогенов в весенне-летний сезон, усиленно потребляемых планктоном.

Значительное количество дрожжевых организмов обнаружено в поверхностных водах станций, расположенных вдоль западного берега Среднего Каспия (ст. № 586, 904/905), где много скапливается органического вещества, приносимого течением из Северного Каспия при наличии северных ветров (Косарев, 1975).

В Южном Каспии встречаемость дрожжей по станциям составляла 35%, а количество их варьировало от 0 до 1750 кл/л (табл. 14). Станции, расположенные в районе о. Жилого г. Красноводска и Красноводской бухты, предустьевой части р. Куры, характеризовались наиболее высокой частотой находок дрожжевых организмов, что связано с антициклоническим течением вод Южного Каспия, полным насыщением их кислородом, а следовательно, сильно развитым процессом фотосинтеза. Так, по данным А. Н. Косарева (1975), содержание кислорода в Южном Каспии в поверхностном слое воды достигало 110—120%.

Максимальное количество дрожжей было отмечено нами (Новожилова, Попова, 1974) в районе о. Жилого, где значительно нефтяное загрязнение. Таким образом, дрожжевые организмы способны приспосабливаться к загрязнению в водоемах как к новому экологическому фактору (Мионов и др., 1975).

Обобщая распределение дрожжевых организмов по акватории Каспийского моря, следует отметить, что оно неравномерно как по отдельным его частям, так и по глубинам. Это согласуется с ранее полученными данными (Новожилова, 1953; 1973б; Крисс, 1976; Крисс и др., 1964) и обусловлено неравномерным распределением в водной толще моря органического вещества, биогенов, фитопланктона (Бабаев, 1968; Левшакова, 1972, 1975).

Несмотря на то, что в море наблюдается явление микроразнообразного распределения этой группы организмов, однако, как показали наши данные по Аральскому морю (Новожилова, 1973б) и Каспию, чаще всего дрожжевые организмы обнаруживаются в прибрежных и поверхностных водах, в предустьевых участках рек, близ населенных пунктов и островов, т. е. там, где происходит максимальный сброс органического вещества и отмечена высокая численность фито- и зоопланктона.

Таблица 16

Распределение дрожжевых микроорганизмов в грунтах Каспийского моря (1972—1974 гг.), кл/г ила

Номер станции	Глубина, м	Кол-во клеток на 1 г	Тип грунта	Номер станции	Глубина, м	Кол-во клеток на 1 г	Тип грунта
23/24	4,7	600		421/422	7,0	0	
152	3,9	0		422	7,0	100	Ракушечник с илом
181	2,9	0		423	9,0	0	
216	3,6	0		438/439	4,0	0	
227	5,3	0	Ракушечник	440	10,0	0	
262	3,7	0	с песком	441	13,5	0	
295/296	4,4	0					
351/352	11,3	100		346	4,2	500	
359	6,0	0		348	5,0	0	Черный ил
382	10,4	0		399/400	5,0	0	
401	6,3	0		481	10,5	0	
402	7,0	1000					
403	12,0	0		643	400,0	0	
415	11,5	0		668	400,0	0	
424	10,2	0		670	500,0	0	
432/450	26,0	0		694	400,0	0	Темно-серый ил
460	9,8	0		695	500,0	0	
463	20,0	100		697	600,0	0	
				698	600,0	0	
69	4,7	0		724	700,0	0	
72	5,6	0		727	600,0	0	
124	6,8	0	Ракушечник	790a	400,0	0	
128	5,4	0	с илом	790б	500,0	0	
224	7,4	0		854	43,0	0	
305/306	4,3	0		904/905	167,0	0	
323	5,0	0					
328/355	9,5	0		586	17,0	0	
374	4,7	100		618	300,0	0	
401	10,5	0		693	300,0	0	Серый ил
				694/695	450,0	0	

В грунтах Каспийского моря дрожжи встречались редко и были обнаружены в 8 пробах из 55 исследованных. Количество дрожжей колебалось от 100 до 1000 кл. в 1 г сырого ила (табл. 16), что согласуется с данными по Охотскому, Черному и Аральскому морям (Новожилова, 1953, 1955, 1973а).

Большинство находок дрожжей в Каспийском море относится к станциям, на которых грунт представлен белым раку-

шечником с песком (№ 351/352, 402, 463), ракушечником (ст. № 374, 422) и лишь на станции 346 (северо-западная часть Северного Каспия), а также на одной из станций в Среднем Каспии дрожжи найдены в образцах черного ила. Высоким количеством дрожжей отличалась станция № 23/24, имеющая глубину 4,7 м, на которой ил состоял из ракушечника с песком. На станции была отмечена низкая прозрачность воды, так как район подвергнут влиянию р. Урал, приносящей в море значительную часть органического вещества. По данным Т. И. Горшковой (1972), содержание органического вещества в осадках Каспийского моря в значительной степени связано с поступлением его с речным стоком.

В литературе мало сведений относительно дрожжей, обитающих в высокоминерализованных озерах. Тем не менее их выделение и выделение дрожжей из такого рода водоемов может представлять определенный интерес в связи с исследованием проблемы галофильных свойств микроорганизмов.

Впервые Л. А. Зильберберг и М. С. Вейнберг (1898) выделили и описали розовые дрожжи из соли Куяльницкого лимана. Из залива Кара-Богаз-Гол О. Е. Тимук (1972, 1974) выделила 12 штаммов аспорогенных дрожжей, отнесенных к видам родов *Rhodotorula* и *Cryptococcus*. Было показано, что дрожжи из Кара-Богаз-Гола выдерживают до 10—15% поваренной или озерной соли в среде.

Аспорогенные дрожжи рода *Rhodotorula* были выделены нами (Новожилова, Фролова, 1975) на сусло-агаре с 0, 5, 1, 5, 8% поваренной соли из рапы, соли оз. Терескен и лечебного ила оз. Улькен-Сор. Эти озера наиболее богаты легкоусвояемым органическим веществом, так как в огромных количествах населены *Artemia salina* и нитчатými водорослями. Надо отметить, что в момент исследования озер с лечебными грязями рапа в них имела высокую минерализацию, достигшую 220 г в оз. Терескен и примерно такую же в оз. Улькен-Сор. Количество дрожжей в рапе колебалось от 5 до 125 кл. в 1 мл, 3000 в 1 г сырого ила.

Таким образом, дрожжи в озерах с лечебной грязью наряду с другими микроорганизмами принимают участие в образовании грязей, разлагая органическое вещество различного происхождения и состава (Новожилова, Фролова, 1975).

Численность дрожжей в озерах, реках, водохранилищах

Сведений по распространению и количеству дрожжей в пресных водоемах значительно меньше, чем в морских. Однако в пресных водоемах дрожжи могут играть большую роль как в круговороте веществ этих водоемов, так и в их продуктивности.

Наиболее подробные исследования по этому вопросу были проведены А. Г. Родиной (1950, 1954, 1960, 1968) на ряде озер Залучья (Калининская обл.), в Вышневолоцком водохранилище, в рыбноводных прудах, озерах Приладжья и оз. Байкал. Дрожжевые организмы обнаружены в значительном количестве во всех обследованных водоемах, хотя содержание их было неодинаковым. Наибольшее количество дрожжей автор отмечает в прибрежных частях озер, где имеются густые заросли водной растительности. Колеблется количество дрожжей в зависимости от характера грунта. Так, в иле, по данным А. Г. Родиной (1950), их значительно больше, чем в песке. Из 235 проб растительности озер Залучья наличие дрожжей было отмечено в 224. А. Г. Родина полагает, что дрожжи не только прикрепляются к поверхности водных растений, но и используют выделения последних.

Рассматривая распространение микроорганизмов в пресных водоемах, А. Г. Родина (1951) постоянно подчеркивает роль отдельных групп микроорганизмов в продуктивности водоемов, считая, что еще мало проводится исследований о количестве, видовом составе и биохимической активности различных физиологических групп.

Говоря о дрожжах, автор подчеркивает широкое распространение их в водоемах, особенно на поверхности водной растительности вместе с азотобактером. Дрожжи способны к фиксации азота.

При исследовании микрофлоры каменистой литорали заднего побережья Байкала, являющейся одной из продуктивных зон озера, обнаружено, что бактерии на камнях образуют покрытие, зависящее от породы камня и от зарастаемости их губками и водорослями (Родина, 1954). Постоянно встречались на камнях клетки азотобактера и дрожжей; последние развивались на камнях в виде пленки. Среди дрожжей выделено большое количество черных штаммов. Частота встречаемости дрожжей в песчаных грунтах составляет 80—

100%. В воде число бактерий и дрожжей было значительно ниже. Еще в 1954 г. А. Г. Родина указывала, что дрожжевая флора Байкала заслуживает специального исследования.

В 1975 г. нами (М. И. Новожилова, О. М. Кожова, Т. И. Путятина, Н. И. Трямкина) была предпринята экспедиция на Среднему и Южному Байкалу (с охватом района Байкальского целлюлозного комбината) с целью изучения дрожжевой флоры в водной толще. Было обследовано 68 проб воды на 11 станциях с глубин 0, 5, 10, 25, 75, 100, 200, 300, 400, 500 м отбиравшихся с помощью стерильных баллонов. Количество дрожжей колебалось от 0 до 2,5 тыс/л (табл. 17).

Наибольшей частотой встречаемости дрожжей отличались воды на станциях № 4 и 10, причем обе станции находятся на открытом Байкале.

В оз. Безымянном, расположенном в районе Приладожья А. Г. Родина (1968) изучала распределение дрожжей методом прямого подсчета, посевами на сусло-агар и на пластинках обростания. В этом озере, особенно в грунтах, обнаружено огромное количество дрожжей, чему благоприятствовали кислая рН, низкое содержание ионов Са и Mg, а также обилие слаборазложившейся растительности, богатой азотом.

Люминесцентная микроскопия показала, что дрожжи в озере находятся в активном состоянии в виде размножающихся микроколоний. Кроме того, много дрожжей обнаружено автором в детрите, где они находятся также в виде колоний. В связи с этим А. Г. Родина полагает, что детрит может служить существенным источником пищи для гидрофауны. Тем более, что детрит богат и другими микроорганизмами, а также углеродом и азотом (табл. 18).

В оз. Белом (Вологодская обл.) частота встречаемости дрожжей составляла 42%, а их количество исчислялось лишь десятками клеток в 1 л (Розанова, Новожилова, 1958).

Количественные исследования дрожжей в поверхностных и глубинных водах пресных озер Дуглас и Мичиган были предприняты N. Uden, D. S. Achearn (1963). Пробы брались стерильной эрленмейеровской колбой с поверхностных слоев до глубины 21 м. Всего исследовали 21 образец, причем в 10 из них обнаружили дрожжи в количестве 1—59 кл. в 100 мл воды (метод проращивания). Все образцы из глубинных слоев также содержали дрожжи — 19—110 кл. со средним числом

Таблица 17

Количество дрожжей в воде оз. Байкал

Место исследования	Глубина, м	Температура воды на поверхности, °С	Кол-во дрожжей в 1 л
1	2	3	4
Малое море, против мыса Қобылья Голова, ст. 1	0	9,4	2500
	5		0
	10		150
	26,5		0
Против пос. Хужир, ст. 2	0	8,8	0
	5		0
	10		0
	25		100
	50		0
	100		0
Малое море, против мыса Хобой, ст. 3	0	3,9	0
	5		0
	10		0
	25		100
	50		0
	75		100
	100		0
	250		50
Открытое озеро, против мыса Ухан, ст. 4	0	4,4	50
	5		28
	10		50
	25		28
	50		0
	75		528
	100		112
	200		128
	300		50
	400		112
Селенгинское мелководье, против пос. Харауз, ст. 5	500	13,0	28
	0		28
	5		0
Середина оз. Байкал, против пос. Харауз, ст. 6	0	9,6	0
	5		0
	10		0
	25		0
	50		0
	75		0
	100		0
	200		0
	300		0
В 50 м от трубы сброса БЦБК, против пос. Солзан, ст. 7	0	8,8	100
	5		0
	10		200

1	2	3	4
	25		0
	40		200
В 100 м от трубы сброса БЦЭК, против пос. Солзан, ст. 8	0		0
	5		0
	10	8,4	0
	25		0
	50		0
В 200 м от берега, против пос. Солзан, ст. 9	0		Спл. рост
	5		50
	10		150
	25	9,9	0
	50		0
	75		0
	100		0
Против мыса Березовый, пос. Листвничное, ст. 10	0		Спл. рост
	5		50
	10		150
	25		0
	50	4,6	350
	75		0
	100		100
	200		50
	300		750
	400		0
500		50	

40,3 кл. в 100 мл воды. В результате детального изучения торы приходят к выводу, что озера с пресной водой можно считать естественным местообитанием дрожжей, встречающихся в море и на суше.

На 31 станции в озерах Мичиган и Эри в воде и грунте определены частота встречаемости и видовой состав дрожжей (Hedrick а. о., 1964, 1966, 1968). В глубинных водах, по данным авторов, плотность дрожжей в единице объема была выше в 100-метровом слое, чем на глубине 0 и 200 м. В средних глубинах (от 40 до 50 м) этот показатель был выше, чем в 75—90 м. На мелководных участках с максимальной глубиной 15—20 м наибольшая плотность дрожжей отмечалась у дном. В пробах плов и в прибрежных водах их разнообразие было большим, чем в открытом озере. Однако в оз. Эри этот

затель по сравнению с оз. Мичиган уступал другому — плотности микроорганизмов.

В оз. Рица дрожжи и дрожжеподобные грибки, изучавшиеся Н. И. Якобашвили (1965) на 6 станциях с глубинами 1,4 м в прибрежье до 100 м в открытой части, были обнаружены на всех станциях. Но частота встречаемости их различна на разных участках озера и глубинах. Максимум дрожжей, по данным автора, приходится на побережье с хорошо развитым фитопланктоном. В открытой части озера их несколько меньше, однако резкой разницы по сравнению с прибрежьем не наблюдается. Количество дрожжевых организмов в воде сравнительно высокое — 7 — 26 кл/мл, преобладают белые и черные дрожжи.

Таблица 18
Содержание азота и углерода в детрите и грунте оз. Безымянного, % к возд.-сух. весу (Родина, 1968)

Фракция	C	N	C/N
Детрит	27,39	2,17	12,6
Грунт	0,95	0,073	13,0

Исключительно богаты дрожжами в оз. Рица грунты, причем большой разницы между станциями не наблюдается. Автор связывает это с тем, что грунты данного озера заилены в равной степени и содержат приблизительно одинаковое количество органического вещества.

М. Е. Гамбарян (1968), исследуя микрофлору олиготрофного оз. Севан, показал, что дрожжи в водной толще встречаются редко и их количество составляет 0,1—1 кл/мл, в большинстве же проб дрожжи отсутствовали вовсе. Однако необходимо отметить, что изучение распространения дрожжей в оз. Севан носило несколько эпизодический характер. И полученная редкая встречаемость дрожжей в этом озере связана, по-видимому, с тем, что автор обследовал небольшое количество проб, а главное — использовал для учета дрожжей не метод проращивания дрожжей на мембранных фильтрах, обычно применяемый в практике микробиологических исследований морских и олиготрофных пресных водоемов, а высевал небольшие объемы воды (0,1—1 мл) на соответствующие питательные среды. Значительно большие количества дрожжей встречались в иловых отложениях оз. Севан, где их число колебалось от 0,2 до 6,5 тыс. кл. в 1 г влажного грунта. Дрожжи изучали в следующих разновидностях грунтов: песок,

илистый песок, ил. Максимум как дрожжевых, так и плесневых грибков отметил М. Е. Гамбарян (1968) в илах. Характеризуя содержание дрожжей и плесеней по сезонам (февраль, май, август, ноябрь), автор установил, что наибольшее количество и максимальная частота встречаемости их отмечены в феврале; в августе же дрожжи не были обнаружены как в водной толще, так и в илах. Приблизительно такую же картину наблюдали при исследовании распределения дрожжей в бухте Сарышиганак (Аральское море), и это, вероятно, связано с тем, что в летний сезон они в значительной степени выедаются зоопланктоном и бентосом.

Из 5 озер Антарктиды, расположенных на островах (Staley, Rose, 1967), дрожжевая флора была встречена в 3. В этих озерах изучен видовой состав дрожжей. Сведения о встречаемости дрожжей в водоемах разного типа имеются в работах В. Norrgrens (1966) и Н. G. Норре (1972) и других исследователей.

Количественное распределение дрожжей в оз. Балхаш мы изучали в 1962—1965 гг. в пробах поверхностной воды ила весеннего и летнего отборов (Новожилова, 1966, 1971). Пробы воды брали стерильными бутылочными батометрами ила — дночерпателем. Выделяли и учитывали дрожжи путем непосредственного посева из воды образцов методом их проращивания на ультрафильтрах с сусло-агаром. С этой целью профильтровывали 40 мл воды и 3 мл иловой суспензии из разведения 1 : 1000. За время работы на озере было проанализировано 254 пробы воды и 102 — ила. Исследования показали, что дрожжевые грибки широко распространены в воде озера, встречаются в больших количествах (табл. 19, 20), но распределены неравномерно. Численность их колеблется широко весной — 0—14 375 и летом — 0—8843 кл/л воды. Варьируется этот показатель по годам и районам. Чаще встречались дрожжи во втором, третьем и четвертом районах. Среднее количество их составляет 1372—1597 кл/л. В целом по озеру частота встречаемости дрожжей в воде колебалась от 50 до 70,3% в илах — от 31 до 60,7% и их было значительно больше, чем в мелководном Аральском море (Новожилова, 1973а). Это, на наш взгляд, обусловлено тем, что в Балхаше обширные площади заняты мелководьем. На берегах озера, особенно в южной части западной и восточной зон Балхаша, тянутся заросли тростника, а также воднопогруженной растительности, при

Количество дрожжевых организмов в воде оз. Балхаш, кл/л (1963 г.)

Номер станции	Глубина, м	Весна	Лето	Номер станции	Глубина, м	Весна	Лето
85(1)	Поверхн.	0	8843	61(21)	Поверхн.	0	212
83(2)	»	343	375	60(22)	»	63	435
80(3)	»	63	300	54(23)	»	94	0
79(5)	»	0	0	53(24)	»	344	0
81(6)	»	31	0	51(25)	»	0	0
76(7)	»	0	1625	52(26)	»	31	80
77(8)	»	188	0	52(26)	Придон. часть	156	0
75(9)	»	0	28	47(27)	Поверхн.	31	0
71(11)	»	656	282	47(27)	Придон. часть	31	0
67(12)	»	1563	900				
67(12)	Придон. часть	0	0	46(28)	Поверхн.	31	0
68(14)	Поверхн.	0	0	45(29)	»	0	4000
66(15)	»	375	0	48(30)	»	0	0
65(16)	»	0	0	44(31)	»	250	461
65(16)	8	94	0	44(31)	Придон. часть	31	0
64(17)	Поверхн.	843	217	43(32)	Поверхн.	0	63
64(17)	8	541	437	42(33)	»	125	250
64(17)	Придон. часть	31	375	42(33)	Придон. часть	688	231
63(18)	Поверхн.	31	0	41(34)	Поверхн.	0	0
59(19)	»	156	303	38(36)	»	0	250
58(20)	»	31	343	38(98)	»	625	63
37(38)	Поверхн.	63	157	45а	Поверхн.	969	0
39(35)	»	0	312	17(49)	»	562	125
34(40)	»	0	62	19(50)	»	0	312
32(41)	»	63	92	19(50)	7	0	0
32(41)	Придон. часть	125	0	19(50)	Придон. часть	0	0
31(42)	Поверхн.	6666	250	16(51)	Поверхн.	0	300
31(42)	8	156	Спл. рост	20(52)	»	0	0
31(42)	Придон. часть	0	700	20(52)	Придон. часть	63	0
29(43)	Поверхн.	0	800	1(53)	Поверхн.	31	0
30(44)	»	0	125	2(54)	»	31	0
28(45)	»	31	470	55	»	0	0
22(46)	»	14375	0	6(56)	»	406	0
21(47)	»	250	0	9(57)	8	63	0
18(48)	»	0	0	9(57)	Придон. часть	31	0
18(48)	Придон. часть	0	156	12(58)	Поверхн.	63	0
				12(58)	10	63	0

разложении которой в озеро поступает органическое вещество углеводного характера.

По данным Л. Ф. Демидовской и др. (1964), площадь, занятая под тростником в р. Или, ее притоках и в оз. Балхаш

Таблица 20

Число дрожжей на различных станциях оз. Балхаш
(июль 1964 г.)

Номер станции	Число клеток дрожжей		Номер станции	Число клеток дрожжей	
	в 1 л воды	в 1 г ила		в 1 л воды	в 1 г ила
7	0	200	132(23)	Спл. рост	0
21(47)	0	400	133(12)	31	330
65(16)	1400	0	135	62	9300
72	0	400	134	0	400
96(1)	100	0	136	930	0
100	5300	9000	137(14)	0	19300
101	2400	0	139	62	0
106(29)	2697	0	140	62	0
113(9)	0	500	142(15)	62	330
119(7)	0	3900	143 22)	0	64
122(27)	286	330	145	31	0
124	155	0	146(17)	31	330
126	0	0	148(21)	155	54000

составляет 250 тыс. га. Авторы приводят результаты химического анализа тростника, произрастающего в оз. Балхаш. Он богат углеводами, содержание их колеблется от 21,6 до 28% (в зависимости от того, в какую стадию роста производился химический анализ растения), и пентозанами, на долю которых, по данным тех же авторов, приходится от 12 до 26% (табл. 20).

Содержание дрожжей в различных грунтах неодинаково (табл. 21). В иловых отложениях частота их встречаемости ниже, чем в воде, но абсолютное количество значительно выше. Так, если в воде оз. Балхаш численность дрожжевых грибов не превышала 14 375 кл/л, то в илах она составляла, как правило, десятки и сотни тысяч в 1 г сырого ила, что связано с более высоким содержанием в илах доступного органического вещества. Кроме того, известно, что водные дрожжи довольно быстро размножаются, давая за сутки 2—3 генерации (Роза-

ова, Новожилова, 1958; Тютенькова, 1963), а в илах она еще
ыше (Тютенькова, 1969а, б.; 1970а).

Чаще всего дрожжи встречались в воде южной части пер-
того, третьего, четвертого районов Балхаша, а также в или-

Таблица 21

Количество и частота встречаемости дрожжей
в оз. Балхаш в зависимости от характера грунта
(1963—1964 гг.)

Тип грунта	Пределы колебаний числа клеток дрожжей, тыс./г	Частота встречаемости дрожжей, %
Песчаный ил	0,4—10	46,6
Илистый песок	0,33—60	40,0
Темно-серый ил с растительными остатками	0,23—10	36,5
Известковый ил	2—60	27,7
Доломитовый ил	0—2,5	14,2

стом песке и песчаном иле. Так, из 36 станций, на которых были обнаружены дрожжи, на 25 станциях они выделены из илистого песка, на 7 — из песчаного ила, на 3 — из известкового ила и лишь один раз были найдены в доломитовых илах. Высокая частота встречаемости дрожжей и большое их количество в оз. Балхаш доказывают тот факт, что они составляют значительную долю в пищевом рационе планктонных и бентосных организмов этого водоема (Новожилова, 1973а).

Найдены дрожжи и в воде основных нерестовых озер бассейна р. Сырдарьи — Кара-Терень, Куйлюс и Карачелан (табл. 22). В основном их содержание здесь равнялось 29—86 кл/л воды и лишь на станции № 3 (море) оно увеличилось до 613 кл. Частота встречаемости дрожжей составила 52%. Не обнаружены дрожжи в р. Сырдарье (Новожилова, 1973а).

В грунтах нерестилищ дрожжевые грибки были найдены в 7 пробах из 15 и в основном в морских илах; количество их колебалось от 600 до 3000 кл/г.

Рыбоводные пруды с этой точки зрения изучались мало.

Распределение дрожжевых организмов в воде и грунтах некоторых нерестовых озер близ Аральского моря (1973 г.)

Озеро, станция	Кол-во клеток дрожжей	
	в 1 л воды	в 1 г ила
Кара-Терсь, 1	29	0
2	0	0
3	0	0
4	57	0
Куйлюс, 1	86	0
2	0	0
Место у выхода в море	29	0
Баян	29	1800
Джида	0	600
Устье р. Сырдарья	0	0
Река Сырдарья	0	0
Близ оз. Карачелан	0	0
Ак-Чокат	114	0
Аджибай, 2	0	0
Куг-Арал, 1	0	0
2	0	0
Станции в море, 0	29	1800
3	613	0
3 (Ю-В)	143	0
5	57	0
7	86	600
7а	0	600
23	0	600
23а	0	0
25	0	3000

Первые исследования проведены А. Г. Родиной (1957) на речных и прудовых водоемах двух климатических зон — Северном Кавказе и Латвийской ССР. Дрожжи учитывали методом разлива и прямым подсчетом на мембранных ультрафильтрах. Выяснилось, что прямой подсчет дает более высокие показатели, чем метод разлива. Это подтверждают наши данные по морю (Новожилова, 1955).

Известно, что дрожжи встречаются в воде неодинаковой минерализации, в разных типах грунтов и на поверхности водной растительности в ассоциации с различными животными. Все это указывает на их высокую приспособляемость.

Число дрожжей, по данным А. Г. Родиной (1957), в неудобряемых прудах, где мало органического вещества, было ниже, чем в удобряемых. Так, в прудах Краснодарского края содержание дрожжей не превышало 20 кл/мл (метод разликов) и 500 кл/мл (прямой подсчет), но чаще — 1—2 кл/мл. Обычно в месте внесения удобрений появляется много рачков, поедающих дрожжи (подтверждено вскрытием их кишечника). Следовательно, для развития дрожжей благоприятно внесение минеральных и комплексных удобрений, с которыми дрожжи вносятся в пруды; кроме того, и сама растительность служит хорошим источником питания для дрожжей.

Изучение динамики численности дрожжей по сезонам показало, что максимальное их количество отмечалось в июле — августе (при максимальном содержании органического вещества), наименьшее — в июне. Замечено, что число клеток дрожжей резко увеличивалось при внесении удобрений, особенно растительных. В прудах Латвийской ССР дрожжи встречались чаще, но их количество было невелико.

Большое значение в круговороте веществ придает дрожжам А. Ф. Сокольский (1976), проводивший исследования в рыбоводных прудах Астраханской области.

Относительно содержания дрожжей в реках мало данных. Одни из них имеют большое количество дрожжевых клеток, другие — малое, иные не содержат вовсе. Так, р. Майами, испытывающая влияние Бискайского залива, промышленных и бытовых стоков, довольно богата дрожжами (Capriotti, 1962a, b). Были проанализированы 22 пробы воды с поверхностного горизонта и с глубины 30 см. Число клеток дрожжей в первом случае колебалось от 16 до 29 в 1 мл, во втором — 19—59, среднее число для всех 22 образцов равно 17 кл. В 96% образцов воды р. Святого Лаврентия были обнаружены дрожжи, количество которых варьировало от 0 до 9800 кл. и увеличивалось в местах сброса промстоков (Simard, Blackwood, 1971).

J. F. T. Spenser и др. (1970, 1974), исследовавшие некоторые водоемы в Саскатчеване (Англия), а также С. R. Lasagus и J. A. Koburger (1974) сообщают, что в здешних реках и озерах количество дрожжей было относительно невелико — 400 кл/л, исключая места вблизи городов и промышленных центров, где этот показатель достигал 10^6 кл/л.

В реках, впадающих в оз. Балхаш и Аральское море, дрожжи почти не встречались, что, по-видимому, объясняется тем,

Число клеток дрожжей на 100 мл воды
(Taysi, Uden, 1964)

Дата отбора образцов	Река Тагус					Река Садо			Лагуна
	Станции								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
6/X 1961	47	0	0	0	0	0	3	5	0
13/XI 1961	152	10	12	7	13	24	3	5	22
8/I 1962	107	52	16	16	44	51	9	11	0
25/VII 1962	185	88	28	15	84	23	44	28	18
Среднее	122,8	37,5	14,0	9,5	35,3	24,5	14,8	12,3	10

что реки Или, Амударья, Сырдарья текут по песчаным пустыням, бедным органическими веществами. Однако такие реки как Волга, Урал, Терек, несут значительное количество дрожжей в Каспийское море, так как ими богаты эстуарные районы моря. Приблизительно ту же картину наблюдали I. Taysi, N. Uden (1964), N. Uden (1967) в Португалии (реки Садо, Тагус, табл. 23). Дрожжи были найдены в 29 образцах из 3 и количество их колебалось от 3 до 185 в 100 мл воды, превышая морские водоемы приблизительно на порядок величины.

Содержание дрожжей в реках зависит не только от географического расположения, но и от сезона наблюдения. В частности, А. Г. Мелберг (1971), исследуя реки Даугавы, Лиелупе, показала, что количество в этих реках дрожжей выше в мае и августе, тогда как в озерах, в частности в Балхазе в Аральском море, наоборот, в этот сезон оно минимально.

Исключительно большое значение в круговороте веществ и как пища водных животных имеют дрожжи в водохранилищах. В нашей стране на содержание дрожжей исследовали Рыбинское, Ткибульское, Тбилиское, Усть-Каменогорское, Бухтарминское, Капчагайское, Братское водохранилища. Детальное изучение дрожжей в водной толще Рыбинского водохранилища методом проращивания на мембранных фильтрах показало, что распределение их по водохранилищу неравномерно (Розанова, Новожилова, 1958). Максимальное количество дрожжевых грибков найдено в реках и в Шекснинском озере. Например, в поверхностном слое воды рек Согожи и Уры число их клеток колебалось от 162 до 1046 в 1 л. Эти ре-

Таблица 24

Число клеток и биомасса дрожжей в поверхностных и придонных слоях Рыбинского водохранилища (метод проращивания на фильтрах; Розанова, Новожилова, 1958)

Показатель	Шекснинская горловина против пос. Волково		У с. Вольское		Устье р. Ухры		Река Согожа против с. Бабки	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Число дрожжей, кл/л	93	0	46,5	256	162	488	1046	1711
Биомасса дрожжей, мг/л	0,0085	0	0,0042	0,023	0,014	0,044	0,09	0,156

Показатель	Центр. р-н (Наволоч)		Ягорба		Река Суда		Слияние рек Суды и Шексны		У бывшего г. Мологи	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Число дрожжей, кл/л	23,2	23,2	156	620	1281	2531	62	62	100	350
Биомасса дрожжей, мг/л	0,0021	0,0021	0,014	0,056	0,1173	0,2317	0,0056	0,0056	0,0091	0,0318

Примечание. 1 — поверхность, 2 — дно.

протекают среди лесов. Центральная часть водохранилища и Моложский отрог значительно беднее дрожжами. Здесь их количество исчислялось десятками, реже — сотнями клеток в 1 л (табл. 24).

Как видно из данных таблицы 24, клетки дрожжей обладают значительным объемом, имеют сравнительно высокую биомассу — от 0,0021 до 0,2317 мг/л, несмотря на небольшое количество клеток. Таким образом, они составляют определенную часть пищи планктонных и бентосных организмов. Преоблада-

ние дрожжей у берегов водохранилища и в реках авторы связывают с распределением там основной массы фитопланктона при отмирании которого вода обогащается доступным органическим веществом. Кроме того, высокая биомасса микроорганизмов прибрежья, в том числе дрожжей, создает хорошие условия для питания организмов зоопланктона, которые здесь развиваются в изобилии. Авторы полагают также, что богатство дрожжами прибрежных частей Рыбинского водохранилища и рек, в него впадающих, обусловлено тем обстоятельством, что дрожжи поступают в водохранилище с речными водами во время паводков и из зарослей прибрежья. Анализ проб из поверхностных и придонных слоев воды показал преобладание дрожжей в придонной воде, куда они, вероятнее всего, попадают из грунтов при перемешивании водных масс под воздействием ветра.

В Тбилисском водохранилище распределение дрожжей изучала Н. И. Якобашвили (1969) на 7 станциях с глубинами до 35 м. Как и во многих водоемах, здесь дрожжи распространены неравномерно, но в отличие от ранее полученных данных наиболее населена дрожжевой флорой открытая часть водохранилища; правда, как отмечает автор, больших отличий в количестве дрожжей от прибрежной зоны не наблюдали. Относительно вертикального распределения дрожжей в Тбилисском водохранилище автор наблюдала следующую картину: на глубоководных станциях, на глубине до 5 м, количество дрожжей увеличивается, затем, до глубины 15 м, оно уменьшается, после чего наступает опять увеличение, и численность дрожжей достигает своего максимума на глубине 20 м (табл. 25). На мелководных станциях, как правило, в придонных слоях воды дрожжей больше, чем в поверхностных, за счет их поступления из грунтов (Якобашвили, 1969). При изучении распределения дрожжей в сезонном аспекте автор отмечает максимум их летом и минимум осенью. В водохранилищах Грузии, и в частности в Тбилисском, как раз осенью наиболее обильен зоопланктон, который и выедает в значительной мере дрожжевые грибки. В илах минимум дрожжей (307 кл/г) приходился на район водохранилища, где было затоплено солёное озеро с черными сероводородными илами, в заиленных же грунтах они составляли 1600 кл/г. При сравнении количественного содержания дрожжей, учитываемых двумя методами — прямой микроскопией, проращиванием на фильтрах (табл.

Таблица 25

Количество дрожжей в Тбилисском водохранилище, август 1963 г.
(по Якобашвили, 1969), тыс./л

Номер станции и метод анализа	Г л у б и н а , м								Грунт
	1	5	10	15	20	25	30	35	
1, А	126	200	834	158	—	—	—	—	85,7
В	85	74	52	32	—	—	—	—	5,0
С	115	121	4	137	—	—	—	—	14,8
2, А	78	124	93	99	235	177	207	—	23,5
В	52	66	9	51	14	13	24	—	6,8
С	68	54	87	77	164	38	—	—	4,3
3, А	168	154	207	105	287	81	—	—	32,0
В	4	4	9	12	12	18	—	—	3,2
С	16	30	37	41	10	13	—	—	2,7
4, А	320	307	106	105	188	109	1464	1306	—
В	5	2	3	42	216	855	6	3	—
С	30	17	9	365	73	4	18	7	—
5, А	262	520	857	350	824	794	—	—	22,4
В	223	77	2	24	11	8	—	—	4,5
С	4	110	84	12	25	23	—	—	3,5
6, А	13	15	—	—	—	—	—	—	11,5
В	2	9	—	—	—	—	—	—	1,2
С	4	11	—	—	—	—	—	—	1,3
7, А	56	162	—	—	—	—	—	—	56,9
В	31	43	—	—	—	—	—	—	3,2
С	45	12	—	—	—	—	—	—	27,0

Примечание. А — метод прямого микроскопирования; В — метод смешивания исследуемой пробы воды с сусло-агаром; С — подсчет на фильтрах методом проращивания.

25), оказалось, что в первом случае численность дрожжей была наибольшей (Якобашвили, 1969).

На водохранилищах Казахстана регулярные исследования в течение 10 лет проводила Н. Л. Тютенькова (1963, 1969а, б, 1970а, б). Она изучала дрожжевую флору в водной толще и грунтах с учетом годовой и межгодовой сезонности, в зависимости от гидрогеологических и гидробиологических условий, характера иловых отложений. Средняя частота встречаемости дрожжей в Бухтарминском водохранилище колеблется от 43 до 52%. В грунтах Усть-Каменогорского водохранилища количество дрожжей, по данным Н. Л. Тютеньковой (1963), на 25,8% выше, чем в воде. Больше всего дрожжевых организ-

мов в темно-серых илах заливов и меньше в серых. Биомасса дрожжей для грунтов Бухтарминского водохранилища на отдельных участках колебалась от 0,026 до 39 мг/г сырого грунта. Автор рассчитала биомассу дрожжей на весь объем водной толщи — 75—98,7 тыс. кл. Если учесть, что дрожжевые клетки богаты белками, имеют в своем составе ряд витаминов и могут сами их синтезировать (Мейсель, 1950), то можно сделать заключение о немаловажной роли дрожжей в питании водных животных. Н. Л. Тютенькова (1969а) показала, что дрожжи широко распространены в Бухтарминском водохранилище — в воде, грунтах, на поверхности водных растений. Максимальное число их обнаружено в прибрежье и устьях притоков р. Иртыша. Реже и в меньшем количестве встречались они от верховья водохранилища к плотине, а также в гряды с высоким уровнем воды. Анализируя сезонное распределение дрожжей в водохранилище, автор сообщает, что чаще всего они обнаруживались осенью, и меньше — летом. Это, по ее мнению, связано со значительным выеданием дрожжей водными животными.

В вертикальном распределении дрожжей наблюдалась приуроченность их к поверхностным и придонным слоям, а также к зоне термоклина (20—30 м). Количество дрожжей в грядках колебалось от 500 до 750 000 кл/г и зависело от характера попавших под затопление почв. Наиболее богаты дрожжами почвы пойменных лугов и залитые пахотные.

Известно, что при определении степени использования микроорганизмов, в том числе и дрожжевых как источника пищи для водных животных, большое значение имеют данные о скорости размножения их в естественной воде, т. е. о том, сколько генераций дрожжи дают за сутки и с какой интенсивностью они выедаются. Первые опыты в этом направлении проведенные Е. П. Розановой и М. И. Новожиловой (1958) в Рыбинском водохранилище, показали (табл. 26), что время генерации колебалось от 17 до 27 ч, в среднем 22 ч, т. е. биомасса дрожжей обновляется менее чем за сутки. Опыты были поставлены на естественной воде водохранилища с 3 видами дрожжей. Подобные опыты проведены Н. Л. Тютеньковой (1970а, б) на Бухтарминском водохранилище. Время генерации, по Н. Л. Тютеньковой, значительно колебалось в зависимости от района, где проводились опыты. Так, в озерной мелководной части водохранилища скорость размножения дрож-

Время генерации дрожжевых организмов (Розанова,
Новожилова, 1958)

Дрожжи	Температура, °С	Длит. опыта, ч	Кол-во дрожжей		Время генерации, ч
			до опыта	после опыта	
<i>Torulopsis minor</i>	17	8	3504700	4292500	27
<i>Rhodotorula bron-</i> <i>zealis</i>	17	8	810100	1030200	24
			3100800	4282400	17
<i>Rhodotorula co-</i> <i>lestri</i>	17	8	1747300	2222000	20

жен колебалась от 6 до 77 ч, причем в устьях рек Черного Иртыша, Букони и Курчума дрожжи за сутки давали до 3 генераций; несколько медленнее они размножались в открытой части оз. Зайсан. В этих районах была более высокой и суточная продукция, составляющая в устьях рек 18—41 тыс. кл/мл и в открытом озере — 1, 9—6, 8. Суточный коэффициент Р/В колебался в пределах 0,3—3,5. Средняя горно-долинная часть водохранилища характеризовалась более высокими показателями времени генерации, которое колебалось от 9 до 92 ч. Медленное размножение дрожжевых грибов, по данным Н. Л. Тютеньковой, наблюдалось в Славянском и Нарымском районах этого же водохранилища (59—92 ч). Значительно ниже здесь были величины суточной продукции дрожжей (0,02—34,2 тыс. кл/мл) и коэффициент Р/В (0,2—2,0).

В горной глубоководной части Бухтарминского водохранилища дрожжи размножались еще медленнее; при этом время генерации варьировало от 8 ч до 4,5 сут, суточный коэффициент составлял меньше единицы, а суточная продукция равнялась 1,1—5,5 тыс. кл/мл. Замечено, что на размножение дрожжей влияет сезонность, в частности, в сентябре — октябре суточная продукция и коэффициент Р/В выше, чем летом. Время генерации дрожжей в грунтах колеблется от 4 ч до 5 сут, достигая максимума в серых илах, тогда как в заиленном песке они размножались наиболее медленно.

Таким образом, автор на основании полученных данных по Бухтарминскому водохранилищу приходит к выводу, что

дрожжи, обладая высокой ежегодной продукцией, можно считать важным компонентом пищи водных животных.

Ряд авторов отмечают наличие дрожжей в загрязненных сточных водах (Cook а. о., 1960; Cook, 1970; Woollett, Hedrick, 1970а, b; Spenser а. о., 1970; Simard, 1971; Noel, Simard, 1971). По-видимому, некоторые виды могут не только перерабатывать те или иные загрязнения, но и служить индикаторами на соответствующие загрязнения. В связи с этим следовало бы отметить, что например, в открытой части олиготрофного озера Чимплейн (Ahearn а. о., 1969; Meyers а. о., 1970) количество дрожжей было невелико (1—5 кл/100 мл воды), но резко повышено в районе сброса сточных вод бумажной фабрикой. При этом здесь преобладали виды родов *Candida*, *Trichosporon*, *Saccharomyces*, которые не встречались в других районах озера, поэтому авторы полагают, что перечисленные дрожжи могут быть индикаторами на эти загрязнения.

Примерно такие же данные мы получили по Байкалу: в районе Байкальского целлюлозного завода численность дрожжей была значительно выше по сравнению с открытым озером (Новожилова и др., 1979).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ДРОЖЖЕЙ

Виды дрожжей в морях и океанах

Морские и пресные водоемы являются специфической средой обитания для всего живого, в том числе и микроорганизмов, которые приспосабливаются к условиям значительной солености воды. В море она достигает 10—18, в океане — 35‰. Еще выше этот показатель в Красном и Мертвом морях, а в самоосадочных озерах, таких, как Кара-Богаз-Гол, в минеральных озерах с лечебными грязями он составляет 250—280‰.

Большое влияние на распределение всего живого в морских водоемах оказывают гидростатическое давление, увеличивающееся с глубиной, а также неравномерное содержание органических и минеральных питательных веществ, изменяющийся газовый и температурный режимы, течения, фито- и зоопланктон. В пресных водоемах своеобразие распределения микроорганизмов. Оно зависит от различных экологических условий, включающих влияние не только фитопланктона, но и высшей водной растительности, распространяющейся далеко вглубь, от неравномерного распределения пищевых ресурсов, влияния речного и берегового стоков. Как правило, с глубиной снижается температура воды. В Черном море ниже 150—200 м отсутствует кислород, но большое количество сероводорода.

Все эти условия накладывают определенный отпечаток не только на количественное распределение тех или иных групп микроорганизмов, но и на их видовой состав. В связи с этим представляется интересным и необходимым дать сводку сведений о видовом составе дрожжей, обитающих в морских и пресных водоемах (табл. 27).

Виды дрожжевых организмов, выделенные из морских водоемов

Дрожжи	Место обитания	Автор, год
1	2	3
<i>Candida guilliermondii</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода Бискайский залив, вода; Багамские острова, ил, внутренности рыб Индийский океан, вода, поверхность рыб Побережье Атлантического океана Залив Нарангасет, морская вода и поверхность водорослей	Phaff a. o., 1952 Bhat, Kachwala, 1958 Bhat a. o., 1955 Fell a. o., 1960; Fell, Uden, 1963 Fell, 1967 Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967; Buck, 1975; Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. humicola</i>	Внутренности морских моллюсков	Kobayasi a. o., 1953
<i>C. melibiosa</i> n. sp.	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода Залив Нарангасет, морская вода и поверхность водорослей Морская вода Атлантического океана	Bhat, Kachwala, 1958 Bhat a. o., 1955 Seshadri, Sieburth, 1975 Buck, 1975
<i>C. parapsilosis</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок Бискайский залив, Багамские острова, ил Индийский океан, вода Побережье Атлантического океана Гольфстрим, слой воды 200—300 м Прибрежье Атлантического океана	Phaff a. o., 1952 Fell a. o., 1960 Fell, 1967 Buck, 1975 Capriotti, 1962b Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. parapsilosis</i> var. <i>intermedia</i>	Илы из Бискайского залива и Багамских островов, внутренности рыб Гольфстрим с глубины 200—300 м Кишечники чаек и уток Бискайский залив и Багамские острова, вода С гниющих водорослей на побережье Японского моря	Fell, Uden, 1963 Capriotti, 1962b. Kawakita, Uden, 1960 Fell a. o., 1960 Suehiro, 1960

1	2	3
<i>C. pelliculosa</i>	Морская вода, поверхность водорослей	Suehiro, Tomiyasu, 1962; Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. tropicalis</i>	Внутренности морских моллюсков	Kobayasi a. o., 1953; Nakasima, 1954, 1957
	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея	Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat a. o., 1955
	Илы Бискайского залива	Fell a. o., 1960
	Пищеварительный тракт чаек и уток	Kawakita, Uden, 1965
	Илы Бискайского рифа и р. Майами, из водорослей	Capriotti, 1962a
	Морские и эстуарные воды	Buck, 1975
	Илы Бискайского залива и внутренности рыб	Fell, Uden, 1963
	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Тихий океан, кишечники чаек	Uden, Castelo-Branco, 1963
<i>C. atmosphaerica</i>	Индийский океан и Красное море, вода, поверхность рыб	Fell, 1967
<i>C. polymorpha</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
<i>C. intermedia</i>	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960; Fell, Uden, 1963
	Прибрежье Атлантического океана	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
	Залив Нарангасет, вода, поверхность водорослей	Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. boidinii</i>	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960; Fell, 1963
	Побережье Атлантического океана, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967; Buck, 1975
<i>C. melinii</i>	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960; Fell, Uden, 1963
	Побережье Атлантического океана, вода	Buck, 1975
<i>C. tenuis</i>	Багамские острова, вода	Uden, 1963
	Кишечники чаек и рыб	Fell a. o., 1960; Kawakita, Uden, 1965
	Индийский океан, поверхность рыб	Fell, 1967
	Морская вода, поверхность водорослей	Suehiro, 1960; Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. curvata</i>	Багамские острова, морские осадки	Fell, a. o., 1960; Fell, Uden, 1963
<i>C. reucajii</i>	Обрастания кораллов	Uden, Zo Bell, 1962
	Тихий океан, северная часть, вода	Sinano, 1962
<i>C. krusei</i>	Тихий океан, кишечники чаек	Uden, Castelo-Branco, 1963

1	2	3
	Тихий океан, кишечники чаек и уток	Kawakita, Uden, 1965
	Атлантический океан, побережье, вода	Buck, 1975
<i>C. albicans</i>	Флоридские острова, поверхностный слой воды	Capriotti, 1962
	Атлантический океан, побережье, вода	Buck, 1975
<i>C. marina n. sp.</i>	Обрастания кораллов Атлантического океан, побережье, вода	Uden, Zo Bell, 1962 Buck, 1975
<i>C. norvegensis</i>	Кишечники чаек и уток	Kawakita, Uden, 1965
<i>C. sp.</i>	Внутренности морских моллюсков	Kobayasi a. o., 1953; Nakasima, 1954, 1957
<i>C. sp. I (n. sp.)</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Японское море, гниющие водоросли	Suehiro, Tomiyasu, 1962
<i>C. mycoderma</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Атлантический океан, побережье	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. rugosa</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
<i>C. viswanathii</i>	Атлантический океан, побережье, жабры рыб	Fell, 1967; Buck, 1975
<i>C. brumtii</i>	Японское море, побережье, гниющие водоросли	Suehiro, Tomiyasu, 1962
	Атлантический океан, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. pulcherrima</i>	Черное море, водная толща от поверхности до глубины 2500 м; Охотское море и с.-з. часть Тихого океана от поверхности до глубины 2500 м	Крисс и др., 1952; Рыкина, Новожилова, 1952; Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
<i>C. beechii</i>	Атлантический океан, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. bogoriensis</i>	Залив Нарангасет, поверхность водорослей и морская вода	Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. brumtii</i>	»	»
<i>C. capsuligena</i>	»	»
<i>C. ciferrii</i>	»	»
<i>C. claussenii</i>	»	»
<i>C. lambica</i>	Прибрежье Атлантического океана	»
<i>C. conglobata</i>	Залив Нарангасет, морская вода и поверхность морских водорослей	»

1	2	3
<i>C. curiosa</i>	Залив Нарангасет, морская вода и поверхность морских водорослей	Seshadri, Sieburth, 1975
<i>C. guilliermondii</i>	»	»
var <i>caprophilia</i>	»	»
<i>C. macedoniensis</i>	»	»
<i>C. maritima</i>	»	»
<i>C. melibiosica</i>	»	»
<i>C. rnoautii</i>	»	»
<i>C. sake</i>	»	»
<i>C. salmanticensis</i>	»	»
<i>C. solani</i>	»	»
<i>C. zeylanoides</i>	Тихий океан, вода Прибрежье Атлантического океана, вода	Sinano, 1962 Buck, 1975
<i>C. diddensii</i>	Тихий океан, вода	Goto a. o., 1972
<i>C. berthelii</i>	Атлантический океан, побережье, вода	Buck, 1975
<i>C. krissii</i> sp. nov.	»	»
<i>C. catenulata</i>	Атлантический океан, прибрежье, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. lipolytica</i>	»	»
<i>C. lusitaniae</i>	»	»
<i>C. globosa</i>	Атлантический океан, побережье, вода	»
<i>C. slooffii</i>	»	»
<i>C.</i> sp. II	Гольфстрим, вода с глубины 50—100 м	Capriotti, 1962b
<i>C.</i> sp. III	Гольфстрим, вода с глубины 200—300 м	»
<i>C.</i> sp. IV	Гольфстрим, вода с глубины 100—200 м	»
<i>Cryptococcus laurentii</i>	Бискайский залив и Багамские острова, ил Атлантический океан, рыбы, губки Гниющие водоросли	Fell, a. o., 1960; Fell, Uden, 1963 Siepmann, Hohnk, 1962 Suehiro, Tomiyasu, 1962
	Индийский океан, побережье, вода	Bhat, Kachwalla, 1955; Fell, 1967
	Атлантический океан, побережье, вода	Buck, 1975
<i>Cryp. albidus</i>	Бискайский залив и Багамские острова, ил Гольфстрим, вода с глубины 50—100 м Тихий океан, вода	Fell, Uden, 1963; Fell a. o., 1960 Capriotti, 1962b Sinano, 1962; Uden, Castelo-Branco, 1963

1	2	3
	Атлантический океан, внут- ренности рыб	Siepmann, Höhnk, 1962
	Атлантический океан, побе- режье, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Cryp. albidus</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Атлантический океан, побе- режье, вода	Buck, 1975
<i>Cryp. neoformans</i> var. <i>uniguttula-</i> <i>tus</i>	Багамские острова	Fell a. o., 1960; Fell Uden, 1963
<i>Cryp. diffluens</i> n. comb.	Бискайский залив и Багам- ские острова, ил	Fell a. o., 1960; Fell Uden, 1963
	Берингово море, вода	Sinano, 1962
<i>Cryp. albidus</i> var. <i>albidus</i>	Тихий океан, вода	Goto a. o., 1972, 1974
<i>Cryp. sp.</i>	Атлантический океан, побе- режье, вода	Buck, 1975
<i>Debaryomyces</i> <i>hansenii</i>	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat a. o., 1955; Fell, 1967
<i>D. Kloeceri</i>	Тихий океан, вода	Goto a. o., 1972, 1974;
	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat a. o., 1955
	Внутренности морских мол- люсков	Nakasima, 1954, 1957
	Бискайский залив и Багам- ские острова, ил	Fell a. o., 1960
	Внутренности красного оку- ня и губки, чешуя рыб	Siepmann, Höhnk, 1962
<i>D. nicotianae</i>	Внутренности рыб	Fell, Uden, 1963
	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat a. o., 1955
<i>D. subglobosus</i>	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода	*
	Внутренности морских рыб	Capriotti, 1962b
	Северная Атлантика, придон- ная вода с илом с глубины 2200, 3340 и 3725 м; яйца креветок, внутренности морской звезды, морского огурца, губок, поверх- ность чешуи и кожи рыб, икра окуня	Siepmann, Höhnk, 1962
<i>D. guilliermon-</i> <i>dii</i>	Норвежское море, вода с глубины 600 и 800 м	Крисс и др., 1964; Кр рикова, 1964; Крисс, 197
<i>D. spp.</i>	Атлантический океан, побе- режье, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967

1	2	3
<i>D. globosus</i>	Гренландское море, вода с глубины 2754 и 3026 м; Норвежское море, вода с глубины 100 м; Тихий океан, вода с глубины 400 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
<i>D. rosei</i>	Северный Ледовитый океан, вода с поверхности; Норвежское море, вода с глубины 100 м; Гренландское море, вода с глубины 1000, 1907, 2000, 2160, 2656, 2679, 2800, 3040, 3026 и 2754 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
<i>Dematium</i> sp.	Северный Ледовитый океан, поверхность <i>Laminaria saccharina</i>	Надсон, Бургвиц, 1931
<i>Endoblastoderma liquefaciens</i>	Атлантический океан, морская вода	Fischer, 1894
<i>Endomycetales</i>	Северное море, вода	Höhnk, 1958
<i>Endomyces</i> sp.	Северный Ледовитый океан, поверхность водорослей	Надсон, Бургвиц, 1931
<i>Hanseniospora valbyensis</i>	Бискайский залив, внутренности рыб	Fell, Uden, 1963
<i>Henricapiculata</i>	Черное море, вода с глубины 250 м	Рукина, Новожилова, 1952; Крисс и др., 1952
<i>Hansenula anomala</i>	Внутренности морских моллюсков	Nakasima, 1954, 1957
	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960
	Бискайский залив, внутренности рыб	Fell, Uden, 1963
	Бискайский залив, ил	Capriotti, 1962b
<i>H. californica</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Мексиканский залив, поверхность креветок	Phaff a. o., 1952
	Внутренности рыб	Siepmann, Höhnk, 1962
<i>H. ussuriensis</i> Дробязки	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Белое и Баренцево моря, Северный Ледовитый океан, вода	Исаченко, 1914
	Поверхность рыб	Новожилова, 1973b
	Антарктика, вода	Циклинская, 1908
	На погруженных морских материалах	Kobayasi a. o., 1953
	Морская вода	Крисс, 1957
	Северный Ледовитый океан, морской залив Маннкр, бухта Раек; Индия, ил с глубины 3500 м	Velankar, 1957; Nakasima, 1954, 1957
	Внутренности моллюсков	Kobayasi a. o., 1953

1	2	3
<i>Mycotoruloidea</i>	Черное море	Рукина, Новожилова
<i>Mycoderma</i> sp.	Морская вода	1952; Крисс и др., 1952
<i>Meischnikowiella</i>	Тихий океан, вода, кишечни-	Fischer, 1894
<i>zobellii</i>	ки рыб, бурые водоросли	Uden, Castelo-Brand
<i>M. krissii</i>	Тихий океан, вода, кишечни-	1961
	ки рыб, поверхность бурых во-	»
	дорослей	»
<i>M.</i> sp.	Атлантический океан, побе-	Buck, 1975
	режье, вода	»
<i>Nadsoniella</i>	Баренцево море, вода с глу-	Исаченко, 1914
<i>nigra</i>	бины 5—10 м	»
<i>Nadsoniomyces</i>	Японское море, поверхность	Кудрявцев, 1932
<i>spenoideus</i>	водорослей	»
<i>Pichia farinosa</i>	Обрастания кораллов	Uden, Zo Bell, 1962
<i>P. ohmeri</i>	Индийский океан, водоросли	Seshadri, Sieburth, 1975; Fell, 1967
<i>P. fermentans</i>	Побережье Флориды, водо-	Capriotti, 1962a,b
	росли; Бискайский риф, ил;	»
	р. Майами, вода	»
<i>P. guilliermondii</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
<i>P. bovis</i>	Атлантический океан, при-	Taysi, Uden, 1964;
	брежье, вода	Uden, 1967
<i>P. membranae-</i>	»	»
<i>faciens</i>	»	»
<i>P. terricola</i>	»	»
<i>Phodotcruta</i>	Черное море, вода с глубины	Крисс, Новожилова
<i>aurea</i>	до 300 м	1954; Новожилова, 1955
	Охотское море и с.-з. часть	»
	Тихого океана, вода с глубины	»
	до 300 м	»
<i>Rh. rubra</i>	Гренландское море, вода с	Крисс и др., 1964; Ки
	глубины 3500 м	рикова, 1964; Крисс, 1976
	Атлантический океан, вода с	Крисс и др., 1964; Ки
	глубины 500 и 800 м	рикова, 1964; Крисс, 1976
	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Внутренности морских мол-	Kobayasi a. o., 1953
	люсков	»
	Атлантический океан, яйца	Siepmann, Hohnk, 1962
	креветок	»
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попова
	Северная Атлантика, придон-	1973
	ная вода с илом с глубины	Siepmann, Hohnk, 1962
	2200 м, внутренности морского	»
	ежа	»

1	2	3
	Гольфстрим, вода с глубины 200—300 м; Багамские острова, вода с глубины 100—200, 200—300 м	Capriotti, 1962b
	Атлантический океан, побережье, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
	Тихий океан, вода	Goto a. o., 1972, 1974
	Залив Нарангасет, морская вода и поверхность водорослей	Seshadri, Sieburth, 1975
<i>Rh. colostri</i>	Черное, Охотское моря и с.-з. часть Тихого океана, вода с глубины до 200 м	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попова, 1973
	Мексиканский залив, поверхность креветок	Phaff a. o., 1952
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>infirmiter-minuta</i>	Бискайский залив и Багамские острова, ил, внутренности рыб	Fell a. o., 1960; Fell, Uden, 1963
	Берингово море, вода	Sinano, 1962
	Гольфстрим, слой воды 200—300 м	Capriotti, 1962b
	Чешуя и внутренности рыб	Siermann, Hönk, 1962
	Черное море, вода от поверхности до 300 м	Крисс и др., 1952; Руккина, Новожилова, 1952
	Охотское море, вода с глубины 2500 м	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
	Тихий океан, вода	Uden, Castelo-Branco, 1963
	Индийский океан, вода	Fell, 1967
	Гренландское море, вода с глубины от 1304 до 3040 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
	Индийский океан, вода с глубины до 200 м	
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попова, 1973
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>rubescens</i>	Черное море, вода с глубины 75 и 100 м; Охотское море, вода с глубины 10 и 2500 м	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
	Берингово море, вода	Sinano, 1962
	Гренландское море, вода с глубины 506, 659, 1280, 2160 и 2845 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>glutinis</i>	Тихий океан, вода	Goto a. o., 1972, 1974
	Атлантический океан, побережье, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967

1	2	3
<i>Rh. graminis</i>	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960; Fell Uden, 1963
<i>Rh. murina</i>	Индийский океан, вода Морская вода и поверхность водорослей	Fell, 1967 Seshadri, Sieburth, 1973
<i>Rh. marina</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок Багамские острова, ил с глубины 828 м	Phaff a. o., 1952 Fell a. o., 1960
<i>Rh. minuta</i>	Бискайский залив и Багамские острова, ил Северная часть Тихого океана, вода Бискайский залив, ил и внутренности рыб Внутренности морских моллюсков Гольфстрим, вода с глубины 200—300 м	» Sinano, 1962 Fell, Uden, 1963 Kobayasi a. o., 1953 Capriotti, 1962b
<i>Rh. crocea</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
<i>Rh. mucilaginoso</i>	Бискайский залив и Багамские острова, ил и внутренности рыб	Fell a. o., 1960; Fell Uden, 1963
	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода	Bhat a. o., 1955
	Внутренности морских моллюсков	Kobayasi a. o., 1953
	Черное море, вода с глубины до 300 м; Охотское море и с.з. часть Тихого океана, вода с глубины до 2500 м, ил	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1956
	Мексиканский залив, поверхность креветок	Phaff a. o., 1952
	Багамские острова, вода с глубины 100—200 м	Capriotti, 1926b
	Кожа и чешуя рыб	Siepmann, Hohnk, 1962
	Берингово море, вода	Sinano, 1962
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попов, 1973
	Гренландское море, вода с глубины 348, 3040, 2160, 2754, 2656 м; Индийский океан, вода с глубины 10 м	Крисс и др., 1964; Крикова, 1964; Крисс, 1976
	Японское море, поверхность водорослей у побережья	Suehiro, Tomiyasu, 1962
<i>Rh. mucilaginoso</i> var. <i>sanguenea</i>	Черное море, вода	Крисс и др., 1952; Руккина, Новожилова, 1952

1	2	3
<i>Rh. pallida</i>	Индийский океан, в 2—6 м-лях от Бомбея, вода Индийский океан, вода Черное море, вода с глубины до 50 м Морская вода, поверхность водорослей	Bhat a. o., 1955 Fell, 1967 Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955 Seshadri, Sieburth, 1975
<i>Rh. aurantiaca</i>	Черное море, вода с глубины до 200 м; Охотское море и с.-з. часть Тихого океана, вода с глубины до 2500 м Поверхность водорослей	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955 Seshadri, Sieburth, 1975
<i>Rh. peneaus</i>	Мексиканский залив, с поверхности креветок	Phaff a. o., 1952
<i>Rh. rufula</i>	Черное море, вода	Крисс и др., 1952; Руккина, Новожилова, 1952
<i>Rh. sanniei</i>	»	»
<i>Rh. texensis</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок; Бискайский залив и Багамские острова, ил Атлантического океана, вода, внутренности морского ежа Залив Нарангасет, морская вода и поверхность водорослей	Phaff a. o., 1952; Fell a. o., 1960 Siepmann, Pöhnik, 1962 Seshadri, Sieburth, 1975
<i>Rh. lactosa</i>	»	»
<i>Rh. pilimanae</i>	»	»
<i>Rh. spp.</i>	Бискайский залив, ил, внутренности рыб Берингово море, вода	Fell a. o., 1960; Fell, Uden, 1963 Sinano, 1962
Розовые дрожжи <i>Sporobolomyces salmonicolor</i>	Черное море, вода Черное море, вода с поверхности до 1750 м; Охотское море и с.-з. часть Тихого океана, вода с глубины до 1000 м Берингово море, вода Гвинейский залив, вода	Крисс и др., 1954 Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
<i>Spor. hispanicum</i> <i>Spor. odoros</i> <i>Spor. holsaticum</i> <i>Spor. roseus</i>	Индийский океан, вода » Охотское море, вода Гренландское море, ил с глубины 3500 м; Северный Ледовитый океан, вода с глубины 3400 м	Sinano, 1962 Новожилова, Попова, 1973 Fell, 1967 » Новожилова, 1955 Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
<i>Saccharomyces ellipsoideus</i>	Северное море (пролив Скагеррак), вода Побережье Флориды, р. Майами, вода и водоросли	Fischer, 1894 Capriotti, 1962a

1	2	3
<i>S. cerevisiae</i>	Кишечник чаек Индийский океан, вода Атлантический океан, вода	Kawakita, Uden, 1965 Fell, 1967 Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>S. fructum</i> <i>n. sp.</i>	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода Бискайский залив, вода Северная часть Тихого океа- на, вода	Bhat, Kachwalla, 1967 Bhat a. o., 1955 Fell a. o., 1960 Sinano, 1962
<i>S. pasteurianum</i>	Северное море (пролив Ска- геррак), вода	Fischer, 1894
<i>S. rosei</i>	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1967 Bhat a. o., 1955
<i>S. steineri</i> sp.	Индийский океан, в 2—6 ми- лях от Бомбея, вода Морская вода Побережье Атлантического океана, вода	» Fischer, 1894 Buck, 1975
<i>S. sp.</i> <i>S. aestuarii</i> n. sp.	Бискайский залив, вода Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960 Fell a. o., 1960; Fell, 1961
<i>S. smitti</i> <i>Sterigmatomyces</i> <i>halophilus</i>	В обрастаниях кораллов Бискайский залив, ил Индийский океан, вода	Uden, Zo Bell, 1962 Capriotti, 1962b Fell, 1967
<i>St. halophilus</i> var. <i>indicus</i>	Индийский океан, вода	Fell, 1967
<i>Torulopsis</i> <i>denitrificans</i>	Южно-Китайское море, вода с поверхности	Gräf, 1909
<i>T. aeria</i>	Внутренности морских мол- люсков	Kobayasi a. o., 1953
	Мексиканский залив, поверх- ность креветок	Phaif a. o., 1952
	Черное море, вода с глубины до 300 м	Крисс и др., 1952; По- жина, Новожилова, 1957
	Охотское море, вода с глуби- ны до 25 м	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1957
	Северный Ледовитый океан, вода с глубины 10, 250 и 3950 м	Крисс и др., 1964; Ки- рикова, 1964; Крисс, 1957
	Индийский океан, вода с глу- бины 1500 м	»
	Норвежское море, вода с глубины 30 м	»
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попо- ва, 1973
<i>T. minor</i>	Черное море, вода	Крисс и др., 1952; Ки- рикова, 1964; Новожилова, 1955

1	2	3
<i>T. candida</i>	Гвинейский залив, вода Северная Атлантика, иловая вода с глубины 2200, 3725 м; яйца креветок, чешуя рыб, внутренности губки Берингово море, вода Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода	Рукина, Новожилова, 1955 Новожилова, Попова, 1973 Siermann, Hohnk, 1962 Sinano, 1962 Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat, a. o., 1955; Fell, 1967
<i>T. neoformans</i>	Черное море, вода с поверхности до глубины 1500 м Охотское море и с.-з. часть Тихого океана, вода от поверхности до дна Побережье Атлантического океана, вода Черное море, вода с глубины до 70 м Черное море, вода	Рукина, Новожилова, 1952; Крисс и др., 1952 Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955 Buck, 1975 Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955 Крисс и др., 1952; Рукина, Новожилова, 1952
<i>T. pulcherrima</i>	Черное, Охотское моря и Тихий океан, вода	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
<i>T. luteola</i>	Черное море, вода с глубины 25—50 м; Охотское море и Тихий океан, вода с поверхности до 2500 м	
<i>T. lipojera</i>	Охотское море, вода с глубины 0—10 м Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попова, 1973
<i>T. haemulonii</i> n. sp.	Атлантический океан, побережье Португалии, с поверхности рыб	Uden, Kolipinski, 1962
<i>T. delbruccii</i>	Побережье Атлантического океана, вода	Buck, 1975
<i>T. dattilla</i>	Бискайский риф, ил	Capriotti, 1962b
<i>T. dattilla</i>	Тихий океан, вода	Sinano, 1962
<i>T. holmii</i>	Гренландское море, вода с глубины 2845 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964
<i>T. torresii</i> n. sp.	Побережье Атлантического океана, вода	Buck, 1975
<i>T. maris</i> n. sp.	В обрастаниях кораллов	Uden, Zo Bell, 1962
<i>T. jamata</i>	Багамские острова, ил	Fell, Uden, 1963

1	2	3
	Северная часть Тихого океана, вода	Sinano, 1962
	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1955
	Черное море, вода на глубине 300 м	Крисс и др., 1952; Рюкина, Новожилова, 1952
	Багамские острова, гниющие водоросли	Fell a. o., 1960
	Японское море, поверхность водорослей	Suehiro, Tomiyasu, 1962
	Бискайский залив, ил	Capriotti, 1962b
	Гвинейский залив, вода	Новожилова, Попова 1973
<i>T. glabrata</i>	Атлантический океан, вода с глубины 150 и 200 м	Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976
	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода	Bhat, Kachwalla, 1955
	Побережье Атлантического океана, вода	Bhat, 1955
	Мексиканский залив, поверхность креветок	Buck, 1975
	Тихий океан, кишечники чаек	Phaff a. o., 1952
<i>I. laurentii</i>	Кишечник чаек и уток	Uden, Castelo-Branco 1963
	Черное море, вода с поверхности, 300 и 1000 м	Kawakita, Uden, 1965
<i>I. spherica</i>	Берингово море, вода	Крисс и др., 1952; Рюкина, Новожилова, 1952
<i>T. pintolopesii</i>	Кишечник чаек и уток	Novoziolova, 1955
<i>I. norvegica</i>	Побережье Атлантического океана, вода	Sinano, 1962
<i>I. versatilis</i>		Kawakita, Uden, 1965
<i>I. inconspicua</i>		Buck, 1975
<i>T. castelli</i>		
<i>T. globosa</i>		
<i>T. nitritofhila</i>		
<i>T. sp.</i>		
	Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея	Bhat a. o., 1955;
	Бискайский залив, ил	Fell a. o., 1960.
	Побережье Атлантического океана, вода	Johnson, Sparrow, 1960
	Северное море, Северная и Южная Атлантика, вода	Buck, 1975
	Из устричного садка	Fischer, 1894
<i>T. sp.</i>	Северный Ледовитый океан, поверхность водорослей	Hunter, 1920
(белые формы)		Надсон, Бургвиц, 1937
<i>T. sp.</i>		
(красные формы)		

1	2	3
<i>Trichosporon cutaneum</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок Северное побережье Флориды, водоросли Гниющие водоросли	Phaff a. o., 1952 Capriotti, 1962b
<i>Trich. maritimum</i>	Бискайский залив, вода Бискайский залив, ил, внутренности рыб Яйца креветок, губки, чешуя и внутренности рыб Прибрежье Атлантического океана, вода Северная Атлантика, придонная вода с илом с глубины 3340 и 3725 м, яйца креветок	Suehiro, 1960; Suehiro, Tomiyasu, 1962 Fell a. o., 1960 Fell, Uden, 1963 Siepmann, Höhnk, 1962 Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967 Siepmann, Höhnk, 1962
<i>Trich. atlanticum</i>	Яйца креветок	
<i>Trich. piscium</i>	Кожа рыб	
<i>Trich. behrendii</i>	Гниющие водоросли	Suehiro, 1960
<i>Trich. infestans</i>	»	
<i>Trich. diddensii</i>	Мексиканский залив, поверхность креветок Индийский океан, в 2—6 милях от Бомбея, вода	Phaff a. o., 1952 Bhat, Kachwalla, 1955; Bhat a. o., 1955
<i>Trich. sp.</i>	Прибрежье Атлантического океана, вода	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Kloeckera arcuolata</i>	»	
<i>K. tafarii</i>	Внутренности морских моллюсков	Kobayasi a. o., 1953; Nakasima, 1957
<i>Pullularia pullulans</i>	Бискайский залив, вода Мексиканский залив, поверхность креветок Бискайский залив, вода	Fell a. o., 1960 Phaff a. o., 1952
<i>Aureobasidium pullulans</i>	Рыбья чешуя Середина Гольфстрима, вода с глубины 50—100, 100—200, 200—300 м, ил Побережье Атлантического океана, вода Северный Ледовитый океан, вода Бискайский залив, вода	Fell a. o., 1960 Siepmann, Höhnk, 1962 Capriotti, 1962b Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967 Исаченко, 1914 Fell a. o., 1960
Черные дрожжи		

Сведения о распространении дрожжевых организмов в морских водоемах более многочисленны, чем в озерах и водохранилищах. Впервые розовые и черные дрожжи в воде Екате-

риненской гавани, в Баренцевом море обнаружил Б. Л. Ищенко (1914). Автор выделил дрожжевой организм с своеобразным строением и описал его как новую форму *Nadsoniella nigra* (1929). В дальнейшем при исследовании в Баренцевом море этот организм не был обнаружен. находка *Nadsoniella nigra*, по мнению автора, была случайной. С этим утверждением нельзя, однако, согласиться, поскольку дрожжи распределены в море микроразнообразно и анализ большого количества проб, вероятно, дал бы возможность обнаружить эту форму дрожжей значительно чаще.

При исследовании морских и пресных водоемов довольно часто отмечалось наличие черных дрожжей, отнесенных к виду *Pullularia pullulans* (Родина, 1950, 1960; Phaff a. o., 1953; Kobayasi a. o., 1953; Nakasima, 1957; Fell et al., 1960; Capriotti, 1962; Siepmann, Höhnk, 1962; Cook, Bridge, 1962; Uden, Ahearne, 1963; Taysi, Uden, 1964; Якобашвили, 1963; Тютеньков, 1969а, б).

Массовый рост дрожжей часто наблюдается на поверхности вегетирующих и отмерших водорослей (Надсон, Бургвиц, 1931; Кудрявцев, 1932; Tomiyasu, Zenitani, 1951; Suehiro, 1962; Suehiro et al., 1962; Uden, Castelo-Branco, 1961; Seshadri, Sieburth, 1975). Так, Г. А. Надсон и Г. Бургвиц (1931) выделили около 30 штаммов дрожжей с поверхности морских водорослей, растущих вдоль побережья Северного Ледовитого океана и на о. Кильдин. Исследовалась микрофлора водорослей *Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata*, *Fucus vesiculosus* и *Alaria esculenta*.

Дрожжи были обнаружены на всех водорослях, кроме *Laminaria digitata*. В результате изучения культурально-морфологических и биохимических свойств выделенные дрожжи были отнесены к белым и розовым *Torula*.

Г. А. Надсон и Г. Бургвиц (1931) отмечают специфическое приспособление некоторых видов дрожжей к жизни на различных водорослях. Например, белые виды *Torula* встречались главным образом на *Laminaria saccharina* и *Alaria esculenta*, а красные — на *Laminaria saccharina*, *Rhodimela palmata*, *Fucus vesiculosus*. Авторы полагают, что представители родов *Endomices*, *Torula* — автохтонные морские виды.

Отмечались также различия по морфологии клеток дрожжей, использованию ими маннита и вытяжек из водорослей, в отношении к температуре.

В. И. Кудрявцев (1932) выделил с поверхности морских дальневосточных водорослей 43 штамма дрожжей, среди которых одна форма была описана как самостоятельный род *Nudsoniomyces sphenoides*. Этот род характеризовался тем, что в культуре наряду с типично дрожжевыми клетками имеются клетки клиновидной формы, которые не дают почек. Для выделения дрожжей использовали агаризированные отвары водорослей.

Детальные исследования экологии дрожжей, обитающих на морских водорослях, проведены японскими и американскими учеными (Suehiro, 1960, 1962; Suehiro a. o., 1962; Suehiro, Tomiyasu, 1964a, b; Uden, Castelo-Branco, 1961; Roth a. o., 1962; Seshadri, Sieburth, 1975).

Так, японские микробиологи S. Suehiro и V. Tomiyasu (1962) изучали распределение дрожжей на представителях таких водорослей, как *Rhodophyta*, *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, среди которых 2 вида саргоссовых. С гниющих водорослей выделено 39 культур, отнесенных к 13 видам, из которых преобладали *Rhodotorula mucilaginosa*, *Candida parapsilosis* var. *intermedia* и *Torulopsis famata*. Такие виды, как *Cryptococcus albidus*, *Cr. diffluens*, *Cr. laurentii*, *Cr. neoformans*, *Candida tropicalis*, *C. brumptii*, *C. tenuis* и *Trichosporon cutaneum*, были немногочисленны.

Отмечается преобладание тех или иных видов дрожжей на различных водорослях. Так, на *Chlorophyta* в первые 2 дня опыта преобладали дрожжи *Rhodotorula* (90%); *Cryptococcus* составляли 10%. Спустя 7 дней на водорослях доминирующим становились виды *Candida parapsilosis* var. *intermedia* и *Torulopsis famata* (Suehiro a. o., 1962, 1964). На таких водорослях, как *Rhodophyta*, виды рода *Rhodotorula* в первые дни опыта составляли лишь 5%, тогда как спустя 7 дней первые дрожжи были вытеснены видом *C. parapsilosis* var. *intermedia*. Исключением является характер роста дрожжей на водорослях *Colopomenia bull.*, когда при идентичных условиях опыта преобладали дрожжи рода *Cryptococcus* (50%); *Rhodotorula* составляли 20, *Candida* — 30%, но к концу опыта все они вытеснились видом *C. parapsilosis* var. *intermedia*.

В опытах R. Seshadri, J. Sieburth (1975) при выделении дрожжей из морских водорослей было использовано 9 видов, в том числе *Chlorophyceae* (1), *Rhodophyceae* (4) и *Phaeophyceae* (4). Авторы отмечают, что наибольшее число штаммов

дрожжей выделено с водорослей *Rhodophyceae* (165), затем *Phaeophyceae* (110); в то время как на зеленых водорослях и в морской воде было соответственно 41 и 46 штаммов; причем преобладали бесцветные дрожжи рода *Candida*, составлявшие 75%.

Интересно и своеобразно видовое многообразие дрожжей на различных водорослях. Например, на *Rhodophyceae* преобладали *Candida bogoriensis*, *C. cifferri*, *C. sake*, *C. solani*, *C. tenuis*; на зеленых водорослях они были немногочисленными, а на водорослях *Phaeophyceae* самым распространенным был *Candida* sp. В морской воде большую часть штаммов составлял *C. bogoriensis*. Редко встречались виды рода *Rhodotorula* особенно *Rh. piliminae*, *Rh. graminis* и *Rh. pallida*.

Изучение дрожжей на водорослях по сезонам показало, что наибольшее количество дрожжей и максимальное разнообразие видов наблюдается в июне, июле, сентябре и резко снижается в зимне-весенние месяцы (Seshadri, Sieburth 1975).

Наиболее многочисленные сведения о распределении дрожжей получены по Атлантическому и Тихому океанам. Там впервые дрожжи в Атлантическом океане изучал В. Фишер (1894), который указал на широкое распространение их на поверхностных водах. Большая часть дрожжей, выделенных В. Фишером, отнесена к белым и розовым *Torula*, два штамма из пролива Скагеррак причислены к *Saccharomyces ellipsoides* II, *Saccharomyces pasteurianum* II и один — к *Mycoderma*.

Подробную характеристику количественного и видового состава дрожжей, обнаруженных в различных частях Атлантического океана, можно найти в работах С. Е. Зо Белл (1954), J. W. Fell и др. (1960), J. W. Fell, N. Uden (1963), N. Uden, M. Kolipinski (1962), N. Uden, J. W. Fell (1968), R. Siepmann, W. Höhnk (1962), М. И. Новожиловой и Л. Е. Поповой (1973). Максимальным видовым разнообразием дрожжей характеризовались прибрежные воды Атлантического океана, тогда как в открытой его части число видов резко уменьшалось. Например, в Бискайском заливе и близ Багамских островов выделено 35 видов дрожжей (Fell а. о., 1960; Fell, Uden, 1963). В экваториально-тропической зоне Атлантического океана (Гвинейский залив) обнаружено всего 9 видов и 11 разновидностей (Novozhilova, Порова, 1969; Новожилова, Попова, 1973), причем в последнем случае преобладали *Torulopsis famata*.

Rhodotorula mucilaginosa. Дрожжи из северной части Атлантического океана изучали R. Siermann и U. W. Höhnk (1962). Исследования проводили на 12 станциях, 4 из которых располагались между Гренландией и Исландией, 6 — с восточной стороны Исландии и 2 станции — в районе 50° с. ш. Помимо водной толщи дрожжи выделялись из различных органов рыб и внутренностей водных животных. Всего из различных субстратов выделено 133 штамма, которые отнесены к 15 видам. Среди обнаруженных видов наиболее распространены 2 — *Debariomyces subglobosus* и *Trichosporon cutaneum*, составляющие половину коллекции. Второе место по частоте встречаемости занимают виды *Torulopsis candida* (7 шт.), *Hansenula californica* (6 шт.) и *Rhod. glutinis* (5 шт.). Остальные 10 видов встречались редко и были представлены 1—3 штаммами.

Видовой состав и распространение дрожжевых организмов (62 культуры), выделенных с различных глубин Гренландского и Норвежского морей, Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов, определила Н. Н. Кирикова (1964). Культуры выделили А. Е. Крисс и др. (1958) во время экспедиции в указанные выше морские водоемы методом проращивания фильтров на триптическом гидролизате. Н. Н. Кирикова (1964), А. Е. Крисс и др. (1964) дают подробное описание изученных штаммов, среди которых встречались аспорогенные виды — *Torulopsis aerea* (Saito) Lodder, разновидности А, В, С; *T. dattila* (Kluyver) Lodder, *T. jamata* (Harrison) nov. comb., *T. holmii* (Jörg) Lodder, *Rhodotorula mucilaginosa* (Jörg), *Rhod. glutinis* (Fres) Harrison, *Rhod. glutinis* (Fres) Harrison var. *rubescens* (Saito) Lodder, *Rhod. rubra* (Demme) Lodder, *Sporobolomyces roseus* Kluyver et van Niel, разновидности А и В. Кроме того, ряд штаммов был отнесен к спороносным дрожжам: *Debariomyces rosei* Kudriavzev, nov. comb., *D. globosus* Klöcker и *D. guilliermondii* Dekker. Наиболее широко представлен среди спорогенных дрожжей *D. rosei*, найденный в районе Северного полюса, в Норвежском и Гренландском морях, а также *D. globosus*, выделенный на разных глубинах Тихого океана. В отношении аспорогенных дрожжей были подтверждены ранее известные данные о широкой распространенности в морских водоемах таких видов, как *Rhod. mucilaginosa*, *Rhod. glutinis* и *T. aerea*. Большая часть

их выделена с больших глубин и на станциях вдали от материка.

Таким образом, А. Е. Крисс и др. (1964), Н. Н. Кирикова (1964) подтвердили ранее высказанное нами (Крисс, Новожилова, 1954) мнение, что дрожжи в морских водоемах — истинные обитатели морских глубин. Исключение могут составить те виды, которые выделены и описаны для эстуарных и шельфовых частей морей.

Обзор последних работ по распространению и видовому составу морских дрожжей приводит в своей монографии А. Е. Крисс (1976), где подчеркивается большое разнообразие дрожжей для Гренландского моря и обнаружение в северных морях вида *Sporobolomyces salmonicolor*, наличие которого отмечено в иле Гренландского моря на глубине 3500 м и в Северном Ледовитом океане (район Северного полюса) на глубине 3400 м. Нами этот вид, который составлял почти половину выделенных штаммов дрожжей, обнаружен в Черном море (Новожилова, 1955). Этот же вид найден на 8 станциях в открытой части Аральского моря (Новожилова, 1973б).

Таким образом, виды рода *Sporobolomyces* следует также относить к типично морским формам, так как ареалы их распространения в основном приурочены к морским водоемам. Они встречались как в северных морях, так и в южных, внутриконтинентальных.

Большое число штаммов дрожжей, выделенных из воды Бискайского залива (у берегов Лиссабона) и из внутреннего содержимого рыбы *Haemulon sciurus*, было подробно изучено, причем дано детальное описание их морфолого-культурных и биохимических признаков (Uden, Kolipinski, 1962). Эти дрожжам дано название *Torulopsis haemulonii* nov. sp. Они обладали способностью сбраживать глюкозу, сахарозу, трегалозу с максимумом роста при 38—39°.

В Калифорнийском заливе Тихого океана дрожжи найдены С. Е. Zo Bell (1946), который указывает, что наряду с другими микроорганизмами они активно участвуют в превращении веществ.

А. Е. Крисс и др. (1952), Е. А. Рукина, М. И. Новожилова (1952) описали дрожжевые организмы Черного моря. Затем А. Е. Крисс, М. И. Новожилова (1954), М. И. Новожилова (1955) предприняли специальные исследования количественного распределения дрожжей в Черном, Охотском морях

Тихом океане. Выделяли дрожжи с различных глубин — от поверхности до 4800 м, большей частью на значительном расстоянии от материка. Было выделено и изучено 525 культур дрожжей, отнесенных к 16 видам и 85 разновидностям. Установлены широкие ареалы отдельных видов дрожжей, встречающихся не только на различных глубинах и расстояниях в одном море, но и в разных, далеко отстоящих друг от друга морях, таких, как Черное и Охотское, и в Тихом океане.

Замечено, что одни виды (*Sporobolomyces salmonicolor*, *Rh. pallida*) встречались преимущественно в Черном море, другие (*Torulopsis pulcherrima*, *T. luteola*) — в Охотском море и Тихом океане, а некоторые разновидности *Rh. aurea* имели широкий ареал и встречались во всех 3 исследованных морях. Среди изученных нами видов в Черном, Охотском морях и Тихом океане чаще встречались *Torulopsis candida*, *Rhodotorula glutinis*, *Rh. mucilaginoso*, *T. pulcherrima*, *Spor. salmonicolor*, и реже — *Rh. colostri* (последний в опытах на морской воде оказался наиболее медленно размножающимся).

Результатом экспедиций Института морских исследований в Токио, выполненных на 15 станциях в Тихом океане вдоль 150° в. д., явилась коллекция дрожжей, которые обнаружены от поверхности до глубины 4000 м, за исключением горизонта 150 м. Было изучено систематическое положение выделенных 20 культур и широко распространенных в морской среде видов дрожжей: *Debariomyces hansenii*, *Cryp. albidus* var. *albidus*, *Rhod. glutinis* var. *glutinis*, *Rhod. rubra*, *Rhod. marina*, *Candida diddensii* и новый вид *Candida krissii* (Goto e. a., 1972, 1974; Yamasato e. a., 1974). Авторы изучили ряд эколого-физиологических свойств дрожжей, например солетолерантность, отношение к рН, температуре, гидростатическому давлению, т. е. попытались связать распределение дрожжей в океане с рядом экологических условий.

Из пролива Торрес (Тихий океан) описано 3 новых вида дрожжей — *Candida marina* n. sp., *Torulopsis torresii* n. sp. и *Torulopsis maris* n. sp. (Uden, Zo Bell, 1962).

Дрожжевую флору северной части Тихого океана (район Берингова, Восточно-Китайского морей и Алеутских островов) изучал Н. Sinano (1962). Был отобран 801 образец воды до глубины 3000 м; из них выделено 144 штамма дрожжей, отнесенных к 13 видам родов: *Rhodotorula* (5 видов), *Torulopsis* (4), *Cryptococcus* (2), *Saccharomyces* (1), *Sporobolomyces* (1),

Candida (1). Наиболее обильными и широко распространенными оказались виды *Rhodotorula*, причем наибольшее число штаммов было в слое 0, 100, 150, 750 м и очень мало — ниже 1000 м.

Сравнивая наземные и морские виды дрожжей, автор показал, что у них имеются существенные различия при росте на средах с различной соленостью. Морские штаммы лучше росли на средах, содержащих 7—9% NaCl, тогда как пресноводные предпочитали среды с меньшей минерализацией. Кроме того наблюдалась тенденция к задержке роста при высоких температурах (37°) и низком pH (Sinano, 1962).

По дрожжевой флоре Индийского океана значительно меньше работ. Среди них в первую очередь заслуживают внимания исследования I. V. Bhat, N. Kachwalla (1955), I. V. Bhat и др., (1955). Они проводились в прибрежных водах океана, где было выделено 80 штаммов дрожжей, из них 10 отнесено к роду *Saccharomyces* (3 вида), к роду *Debaryomyces* (4), 30 штаммов (3 вида) — к *Candida*, 16 штаммов — к *Torulopsis*, 6 — к *Rhodotorula* и по 2 штамма — к *Cryptococcus* и *Trichosporon*. J. W. Fell (1967), проводя исследования в Индийском океане в составе американо-индийской экспедиции на судне «Антон Бруно», выделил 25 видов дрожжей, среди которых 19 встречались редко. Все дрожжи автор произвольно разделил на 3 группы: 1) преобладающие виды *Rhodotorula rubra*, *Candida atmospherica*, которые встречались во всех водных массах; 2) виды *C. polymorpha*, *Rhod. glutinis*, также широко распространенные, но не встречавшиеся в Красном море; 3) виды, которые встречались севернее 22° ю. ш. или в наиболее южных водах; сюда автор отнес виды *Sporobolomyces hispanicum*, *Sp. odorus*, *Candida* sp. 1 и *Rhod. crocea*.

А. Е. Крисс (1955) обнаружил дрожжи в водах Северного Ледовитого океана. Подробные сведения по экологии морских грибов, в том числе дрожжевых, даны в монографиях (Johnson, Spargrow, 1961); 2 вида обнаружены в морской воде вблизи Южного полюса (Циклинская, 1908), а из Южно-Китайского моря Д. Gräff (1909) выделил *Torula denitrificans*. Отмечено наличие дрожжей в прибрежных районах Тихого и Северного Ледовитого океанов (Zo Bell, 1946, 1954).

В связи с изучением флоры грибов в морях большое внимание уделялось исследованию видового состава дрожжей, ассоциированных с морскими животными (Hunter, 1920; Phaff

а. о., 1952, 1966; Kobayasi a. o., 1953; Nakasima, 1957; Uden, Bell, 1962; Uden, Castelo-Branco, 1961; Siepman, Höhnk, 1962; Ross, Morris, 1965; Kawakita, Uden, 1965; Новожилова, 1973; Bruce, Morris, 1974; Miller a. o., 1974). Наличие дрожжей на поверхности тех или иных животных указывает на морское происхождение этих штаммов, а обнаружение их во внутренних частях тех же животных может стать предположением, что дрожжи служат для них источником пищи. S. Suchiro и V. Tomiyasi (1962) показали, что на разложившихся водорослях наряду с дрожжами в массе появляются *Protozoa*, которые, по-видимому, питаются дрожжами.

В плах морских водоемов дрожжи встречаются реже, чем в воде (Kobayasi a. o., 1953; Крисс, Новожилова, 1954; Крисс, 1955; Новожилова, 1955, 1973; Novozhilova, Popova, 1969, 1975, 1976; Velanar, 1957; Fell a. o., 1960; Capriotti, 1962a, b; Крисс и др., 1964). Например, в Охотском море дрожжи были найдены в 1 пробе из 10, в Гвинейском заливе — в 3 из 13 (Новожилова, 1955; Новожилова, Попова, 1973). Исключение составили исследования американских микробиологов (Fell a. o., 1960, 1963), которые обнаружили в иловых отложениях Бискайского залива 32 вида дрожжей: 18 — бесцветных форм, 6 — цветных, 7 — споровых и 1 — черных дрожжей.

В последнее время при изучении дрожжевой флоры большое внимание обращено на водоемы Казахстана — Аральское и Каспийское моря и оз. Балхаш (Новожилова, 1966, 1971, 1973; Новожилова, Лим, 1968; Novozhilova, Popova, 1969, 1972; Новожилова и др., 1970; Новожилова, Березина, 1976). В разные годы из воды и илов Аральского моря выделена коллекция дрожжей, составляющая около 400 штаммов. Изученные нами штаммы отнесены к 24 видам и 40 разновидностям (табл. 28). Дрожжи различались формой и размерами клеток, цветом и характером штриха, способностью разжижать желатину и усваивать различные источники углерода и азота.

Штаммы, выделенные в Аральском море, как и большинство дрожжей из морских водоемов, представлены аспорогенными формами. Мы считаем (Крисс, Новожилова, 1954), что дрожжи, обитающие на огромных глубинах, на большом расстоянии от берегов и в своеобразных условиях сероводородной области Черного моря, следует рассматривать как истинно морских обитателей.

Большое число видов дрожжей, выделенных нами из различных субстратов и районов Аральского моря, окруженного

Видовой состав дрожжей Аральского моря (1973 г.)

Вид дрожжей	Разно- вид- ность	Место отбора проб					Озера в устье С.М.П.
		станции (открытая часть моря)	Бухта Б. Сарыши- ганак				
			Весна	Осень	Зима		
1	2	3	4	5	6	7	
<i>Torulopsis candida</i>	A	26	+	+	+	+	
	B	28, 47, 52, 61, 93					
<i>T. neoformans</i>	C	17, 41					
	B	42, 44, 52, 54 51, 53, 61					
<i>T. farnata</i>							
<i>T. aerea</i>	G		+	+			
<i>T. lipofera</i>	A					+	
<i>T. laurentii</i>	A					+	
<i>T. minor</i>		51					
<i>T. globosa</i>	A	26					
<i>T. luteola</i>	C	114					
<i>T. pulcherrima</i>	A	26, 83					
<i>Cryptococcus luteola</i>		11, 20, 32, 39, 42, 54, 68, 85, 95					
		31, 32, 72, 93					
<i>Cryp. albidus</i>							
<i>Cryp. neoformans</i>		13, 35					
<i>Cryp. diffluens</i>		51					
<i>Trichosporon pullulans</i>		47					
<i>Rhodotorula glutinis</i> var. <i>infirmitata</i>	A	2, 26, 33, 41, 47, 52, 54				+	
		40					
<i>Rhodotorula glutinis</i> var. <i>infirmitata</i>	B	2, 29, 47, 54, 61	+	+	+		
	D						
	E	55, 59					
	H	12, 13, 32, 33, 40, 47, 50, 51, 52, 53, 55, 56, 58, 61, 63, 68, 70, 75, 77, 89, 93, 108					
	J	30, 35, 55					
	G		+	+			

1	2	3	4	5	6	7	
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>rubescens</i>	N					+	
	A				+		
	B	35, 44					
<i>Rh. mucilaginosa</i>	C	47					
	B	42					
	C	38, 41, 44, 47					
	D	12, 38, 49					
	F	4, 26, 29, 41, 44, 47, 60, 61, 65, 78, 87, 93, 96					
	H	2, 25, 27, 46, 49, 51, 53, 54, 59, 63, 78			+		
	J	30, 32, 35			+		
	K	2, 26, 32, 47, 91		+			
	<i>Rh. pallida</i>			+	+		+
	<i>Rh. aurea</i>	A	51	+	+		
<i>Rh. flava</i>	B	26, 39				+	
	C	28		+	+		
	G	26, 47				+	
	G	18, 94				+	
<i>Rh. colostri</i>		26, 32, 33, 56, 114					
	A					+	
	B	47				+	
<i>Sporobolomyces salmonicolor</i>	D	46, 47, 52, 16, 41, 44, 32, 42, 47		+	+	+	
	F						
	A	26, 61				+	
	D	47, 50					
<i>Spor. roseus</i>	A	54, 63					

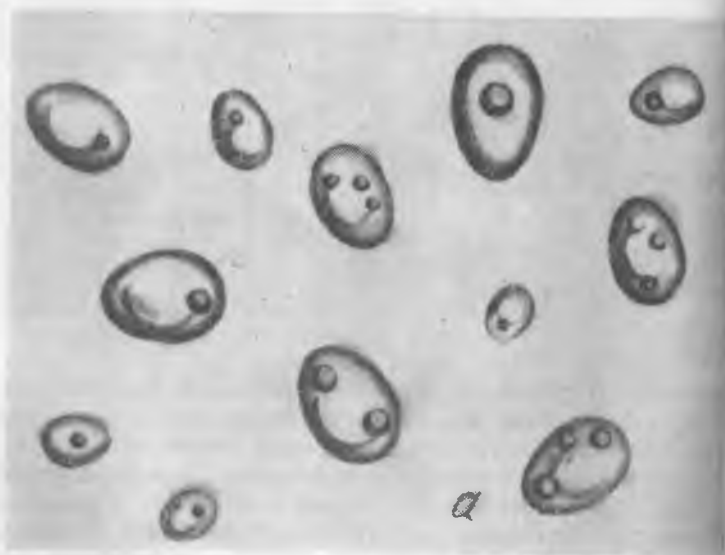
выжженной пустыней, практически лишенной растительности, убеждает нас в том, что дрожжи Аральского моря также являются аборигенами морской флоры этого водоема.

Изолированные культуры дрожжей, по определителю J. Lodder (1970), отнесены к родам *Torulopsis*, *Cryptococcus*, *Trichosporon*, *Rhodotorula* и *Sporobolomyces*. Из бесцветных форм дрожжей в Аральском море выделены следующие виды: *Torulopsis candida* (Saito) Lodder, разновидности A, B, C;

T. neoformans (Sanfelice), разновидность В; *T. famata* (Harrison); *T. aerea* (Saito), разновидность G; *T. liposera* (de Dooren de Jörg), разновидность А; *T. laurentii* (Kufferath), разновидность А; *T. minor* (Poll, Nann), разновидность А; *T. globosa* (Olson, Hommer) n. comb.; *T. luteola* (Saito), разновидность С; *T. pulcherrima* (Lindner) Saccardo, разновидность А; *Cryptococcus luteolus* (Saito) Skinner; *Cr. albidus* (Saito) Skinner. *Cr. neoformans* (Sanfelice); *Trichosporon pullulans* (Lindner) Diddens et Lodder.

Среди окрашенных форм выделены виды: *Rhodotorula glutinis* var. *infirmit-miniata* (Okunuci) Lodder, разновидности А, В, D, E, G, H, J, N; *Rh. glutinis* var. *rubescens* (Saito) Lodder, разновидности А, В, С; *Rh. mucilaginosa* (Jörg) Harrison, разновидности В, С, D, F, H, J, K; *Rh. pallida* Lodder, *Rh. aurea* (Saito), разновидности А, В, С, D, G; *Rh. flava* (Saito) Lodder, *Rh. colostri* (Castelli) Lodder, разновидности А, В, D, F; *Sporobolomyces salmonicolor* (Kluver, Niel), разновидности А, D; *Spor. roseus* (Kluver, Niel), разновидность А.

Форма клеток дрожжей в зависимости от вида была шаровидной, яйцевидной, в виде эллипса, а у штаммов рода *Sporo-*



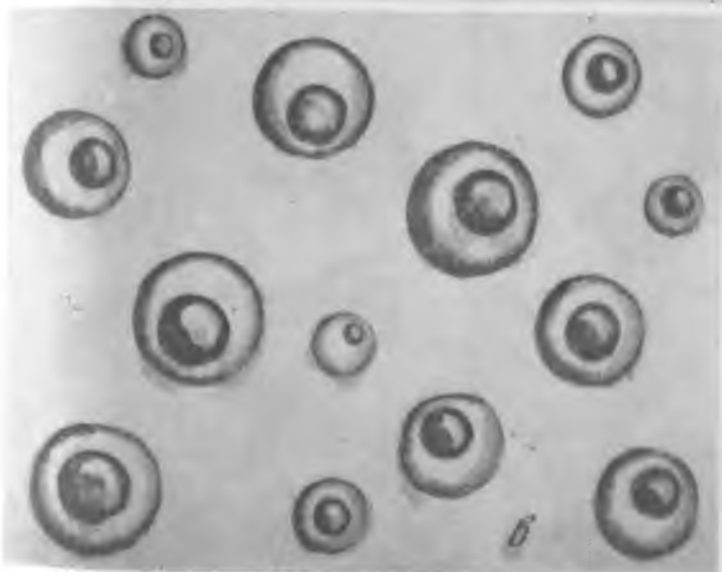


Рис. 8. Распространение видов *Torulopsis*: а — *Torulopsis pulcherrima*, разновидность F; б — *Torulopsis pulcherrima*, разновидность С; в — *Torulopsis candida*, разновидность А

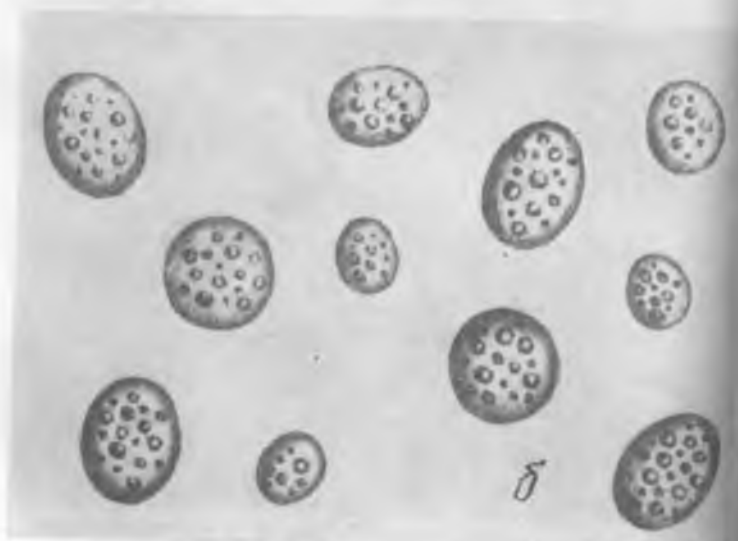




Рис. 9. Форма клеток дрожжей, обитающих в морях: а — *Rhodotorula pul-*
lida; б — *Rhodotorula aurea*, разновидность С; в — *Rhodotorula glutinis* var.
firmo-miniata, разновидность А; г — *Sporobolomyces salmonicolor*

bolomyces встречались клетки разной, зачастую неправильной формы (рис. 8, 9).

В Каспийском море из воды и илов выделена коллекция аспорогенных дрожжевых организмов (125 штаммов). Культуры дрожжей по определителю Lodder и Kreger van Rij (1952), Lodder (1970) отнесены к родам *Rhodotorula* Harrison, *Cryptococcus* Kutcing, *Torulopsis* Berlese и *Metschnikowia kamienski*. Бесцветные дрожжи в Каспийском море представлены следующими видами: *Torulopsis candida* (Saito) Lodder, разновидности A, B, D; *Metschnikowia pulcherrima* Pitt et Miller, разновидности S, D, H; *Cryptococcus albidus* Saito Skinner var. *aerius* (Saito) Phaff et Fell nov. var., разновидности C; *Cryptococcus infirmo-miniatus* (Okunuci) Phaff et Fell nov. comb., разновидности A, D; *Cryptococcus laurentii* (Kufferath) Skinner var. *flavescens* (Saito) Lodder et Kreger van Rij, разновидности A, C, D. Среди цветных дрожжей описаны виды *Rhodotorula rubra* (Demme) Lodder, разновидности A, B, C, D, E, F, J, H, K; *Rhodotorula glutinis* (Fres.) Harrison var. *glutinis*, разновидность A, и *Rhodotorula aurantiaca* (Saito) Lodder, разновидность C. В таблице 29 приводится список дрожжевых культур Каспийского моря, отнесенных к 8 видам и 23 разновидностям. Виды различаются между собой не только формой и размерами клеток, цветом и характером штриха, но и способностью окислять нефть и нефтепродукты. Из 125 выделенных штаммов дрожжей 80 оказались окрашенными формами, 40 штаммов — бесцветными, 5 — мицелиальными.

Значительное количество литературных источников посвящено изучению отдельных сторон таксономии различных родов и видов морских дрожжей (Schultz, Atkin, 1947; Wickerham, Burton, 1951; Wickerham, 1952; Uden, Farinha, 1958; Uden, Carino — Sousa, 1959; Becze, 1959; Windisch, 1959; Ahearne a. o., 1960; Hasegava a. o., 1960; Hasegava, Banno, 1961; Kerkell, 1960; Fernande, 1961; Kreger van Rij, 1961; Cook, Bridge, 1962; Tomsikova c. a., 1962; Kockova-Kratochivilova, 1965; Phaff a. o., 1965; Fell, 1967; Fell, Meyers, 1967; Campbell, 1968). Кроме того, имеются сведения по таксономическому изучению отдельных родов дрожжей — *Rhodotorula* (Hasegava a. o., 1960), *Cryptococcus* (Kreger van Rij, 1961), *Endomycopsis*, *Pichia Debariomyces* (Kreger van Rij, 1964), черных (Cook, Bridge, 1962), *Metschnikowia* (Fell, Pitt, 1969).

Видовой состав дрожжей, выделенных из Каспийского моря

Вид дрожжей	Разновидность	Число штаммов	Выделены на станциях (числитель) и глубинах (знаменатель), м			
			Северного Каспия	Среднего Каспия	Южного Каспия	
1	2	3	4	5	6	
<i>Rhodotorula rubra</i>	A	1	$\frac{346}{4,2(\text{ил})}$			
	B	1	$\frac{346}{4,2(\text{ил})}$			
	C	1		$\frac{631}{25}$		
	D	6	$\frac{424}{10}$	$\frac{631}{75}$	$\frac{851}{25(\text{ил})}$	$\frac{1029}{100}$
						$\frac{1043}{\text{пов.}}$ $\frac{1120}{25}$
	E	2		$\frac{631}{25}$	$\frac{852}{20}$	
	G	1			$\frac{631}{25}$	
	F	23	$\frac{323}{\text{пов.}}$ $\frac{403}{14}$	$\frac{460}{\text{пов.}}$ $\frac{463}{\text{пов.}}$	$\frac{980}{\text{пов.}}$ $\frac{988}{65}$	
		$\frac{424}{10,2}$ $\frac{440}{5}$	$\frac{468}{10}$ $\frac{568}{\text{пов.}}$	$\frac{1042}{\text{пов.}}$ $\frac{1042}{25}$		
			$\frac{695}{500}$ $\frac{834}{50}$	$\frac{1045}{\text{пов.}}$ $\frac{1046}{\text{пов.}}$		
			$\frac{852}{\text{пов.}}$			
			$\frac{904}{\text{пов.}}$ $\frac{905}{25}$		$\frac{1051}{\text{пов.}}$ $\frac{1051}{117}$	
H	8	$\frac{266}{5,2}$ $\frac{307}{5,2}$	$\frac{463}{\text{пов.}}$	$\frac{980}{28}$		

1	2	3	4	5	6
			$\frac{333}{\text{пов.}}, \frac{382}{5}$	$\frac{463}{\text{пов.}}$	$\frac{980}{28}$
			$\frac{423}{\text{пов.}}, \frac{441}{5}$		
			$\frac{220}{3,8}$		
	К	8	$\frac{402}{\text{пов.}}, \frac{423}{14}$	$\frac{460}{12,5}, \frac{568}{\text{пов.}}$	$\frac{1051}{75}, \frac{1141}{\text{пов.}}$
			$\frac{424}{\text{пов.}}$	$\frac{852}{20}$	
<i>Rhodotorula glutinis</i> var. <i>glutinis</i>	A	19	$\frac{403}{5}, \frac{423}{\text{пов. } 5}$	$\frac{463}{10}, \text{пов.}$	$\frac{988}{10,65}, \frac{1043}{\text{пов.}}$
				$\frac{483}{14(\text{ил})}$	$\frac{1051}{\text{пов.}}, \frac{1141}{13}$
				$\frac{481}{5}, \frac{586}{17}$	
				$\frac{631}{25,75}, \frac{693}{200}$	
				$\frac{691/695}{100}$	
<i>Rh. aurantiaca</i>	C	6	$\frac{23/24}{4,7}$	$\frac{852}{\text{пов. } 10}$	
			$\frac{423}{\text{пов.}}, \frac{440}{10}$		
<i>Torulopsis candida</i>	A	3		$\frac{481}{10,5}$	$\frac{980}{28}, \frac{1045/1046}{20}$
	B	8		$\frac{547}{55}, \frac{697}{200}$	$\frac{980}{20}, \frac{988}{65}$
				$\frac{698}{25}$	$\frac{1043}{25}$

1	2	3	4	5	6
					1045/1046
					10
					1051
					117
	D	4	$\frac{415}{5}$	$\frac{695}{500}$	1045/1046
					пов.
<i>Metschnikowia pulcherrima</i>	C	3	$\frac{386}{\text{пов.}}$	$\frac{834}{140}$	
	D	3		$\frac{7906}{500}$	$\frac{1043}{10}$
	H	2	$\frac{293}{\text{пов.}}$		
			$\frac{351/352}{11,3(\text{ил})}$		
<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>flavescens</i>	A	2		$\frac{568}{\text{пов.}}$ $\frac{852}{10}$	
	C	4	$\frac{423}{\text{пов.}}$	$\frac{468}{\text{пов.}}$	
				$\frac{605/606}{25}$ $\frac{631}{75}$	
	D	7	$\frac{297}{4,6}$	$\frac{851}{20}$ $\frac{852}{10}$	$\frac{1040}{75}$
			$\frac{328/355}{5}$		
			$\frac{386}{10,7}$ $\frac{440}{20(\text{ил})}$		
<i>Cryp. albidus</i> var. <i>aerius</i>	C	2		$\frac{854}{43}$	$\frac{980}{\text{пов.}}$
<i>Cryp. infirmo-miniatus</i>	A	1		$\frac{852}{10}$	
	D	3	$\frac{463}{\text{пов.}}$	$\frac{631}{50}$ $\frac{719}{50}$	

Виды дрожжей в пресных водоемах

Сведения о видовом составе дрожжей в пресных водоемах более ограничены, чем в морях. При этом основное внимание в связи с изучением роли дрожжей в продуктивности водоемов обращалось на количественное их распределение в воде, иле, на поверхности растений и животных (табл. 30). Наиболее подробные исследования по этому вопросу провела А. Г. Родина (1950, 1954, 1960, 1968) на ряде озер Залучья, Приладожья, оз. Байкал и в рыбоводных прудах. Исследовались дрожжи в воде, грунтах и на поверхности растений. В больших количествах они найдены в каменистой литории и обростах оз. Байкал (Родина, 1954), в ацидотрофном оз. Безымянном (район Приладожья, 1968 г.). Выделенные дрожжи отнесены к родам *Torula* и *Rhodotorula*. Значительное количество дрожжевых организмов А. Г. Родина (1950) выделила в обрастаниях и на поверхности водных цветковых растений. Из 235 исследованных проб растительности дрожжи найдены в 224. Из обрастаний было выделено 136 штаммов черных дрожжей, 147 — *Torulopsis* и 80 — *Rhodotorula*. А. Г. Родина (1950) полагает, что дрожжи не только прикрепляются к поверхности водных растений, но и используют выделения последних. В литоральной зоне Байкала был выделен 81 штамм дрожжей, отнесенных к *Torula* и *Rhodotorula*. Представители этих же родов были обнаружены в переднем отделе кишечника байкальских моллюсков. Из проб воды, отобранных с различных горизонтов Среднего и Южного Байкала, выделено 44 штамма дрожжей, отнесенных к видам *Torulopsis candida*, разновидности А и В; *Cryptococcus albidus* var. *albidus* и *Rhodotorula glutinis*. В оз. Байкал вид *Torulopsis candida* наиболее широко представлен. Делящиеся дрожжи из рода *Schizosaccharomyces* впервые в водоемах Латвии обнаружила Д. З. Гак (1960).

На 21 станции в поверхностных и глубинных водах озер Дуглас и Мичиган было изучено распространение дрожжей (Uden, Ahearn, 1963). Их видовой состав в этих озерах представлен следующими видами: *Candida parapsilosis*, *C. pulcherrima*, *Cryptococcus albidus*, *Cryp. diffluens*, *Cryp. gastricus*, *Cryp. laurentii*, *Rhodotorula glutinis*, *Rhod. piliminae*, *Rhod. rubra*, *Trichosporon cutaneum*, *Debaryomyces* sp. и черные дрожжи. Дрожжи из рода *Rhodotorula* преобладали, встречались в

Видовой состав дрожжей, выделенных из пресных водоемов

Вид дрожжей	Место выделения	Автор, год
1	2	3
<i>Candida intermedia</i>	Реки Садо и Тагус (Португалия)	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. silvicola</i>	Река Тагус	»
<i>C. krusei</i>	Озера Мичиган и Эри Реки Мейстик, Темза и Новая Гавань	Hedrick a. o., 1964 Buck a. o., 1977
<i>C. oregonensis</i>	Побережье Атлантического океана	Buck, 1975
<i>C. mycoderma</i>	Река Садо	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. parapsilosis</i>	Озера Мичиган, Эри Оз. Дуглас, глубинные воды Реки Мейстик, Темза, Хаузсетоник и Новая Гавань	Hedrick a. o., 1964 Uden, Ahearn., 1963 Buck a. o., 1977
<i>C. albicans</i>	Реки Темза, Хаузсетоник и Новая Гавань	»
<i>C. guilliermondii</i>	Река Садо	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
	Река Майами Реки Мейстик, Хаузсетоник и Новая Гавань	Capriotti, 1962a Buck a. o., 1977
<i>C. beehii</i>	Побережье Атлантического океана (река)	Buck, 1975
<i>C. tropicalis</i>	Озеро Мичиган Реки Мейстик, Темза, Хаузсетоник и Новая Гавань	Hedrick a. o., 1964 Buck a. o., 1977
<i>C. pelliculosa</i>	Озеро Мичиган	Hedrick a. o., 1964
<i>C. humicola</i>	Побережье Атлантического океана (река)	Buck, 1975
<i>C. pulcherrima</i>	Озеро Мичиган Бухтарминское, Усть-Каменогорское водохранилища Озеро Дуглас	Hedrick a. o., 1964 Тютенькова, 1963, 1969a, б Uden, Ahearn, 1963
<i>C. bofilinii</i>	Река Майами Река Садо	Capriotti, 1962a Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>C. bogoriensis</i>	Побережье Атлантического океана (река)	Buck, 1975
<i>C. brumptii</i>	Река Садо	Taysi, Uden, 1964
<i>C. lusitania</i>	Побережье Атлантического океана (река)	Buck, 1975

1	2	3
<i>C. lambica</i>	Река Тагус	Buck, 1975
<i>C. mesenterica</i>	Побережье Атлантического океана (река)	»
<i>C. lipolytica</i>	Река Садо	Buck, 1975
<i>C. melinii</i>	Река Майами	Capriotti, 1962a
Представители рода <i>Canâida</i>	Загрязненная река (Южный Саскатчеван)	Spenser a. o., 1970
<i>Cryptococcus albidus</i>	Река Майами Озеро Дуглас, поверхностная и придонная вода	Capriotti, 1962a Uden, Ahearn, 1963
<i>Cryp. luteolus</i>	Озера Мичиган и Эри Бухтарминское водохранилище	Hedrick a. o., 1964 Тютенькова, 1969a
<i>Cryp. diffluens</i>	»	»
<i>Cryp. laurentii</i>	Озеро Дуглас Озера Мичиган и Эри Река Садо, лагуна	Uden, Ahearn, 1963 Hedrick a. o., 1964 Taysi, Uden, 1964, Uden, 1967
<i>Cryp. gastricus</i>	Озеро Дуглас Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Uden, Ahearn, 1963 Тютенькова, 1963, 1969a
<i>Cryp. neoformans</i>	Озера Мичиган и Эри Озеро Дуглас	Hedrick a. o., 1964 Uden, Ahearn, 1963
<i>Cryp. parapsilosis</i>	Бухтарминское водохранилище	Тютенькова, 1969a
<i>Debariomyces hansenii</i>	Усть-Каменогорское водохранилище	»
<i>D. cloeckeri</i>	»	Capriotti, 1962a Тютенькова, 1969a
<i>D. mucosus</i>	Река Майами Бухтарминское водохранилище	»
<i>D. spp.</i>	»	»
Дрожжи	Реки Тагус, Садо, лагуна	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Hansenula suaveolans</i>	Озера Англии Озера Вышневолоцкого района	Stanley, Rose, 1967 Родина, 1950
<i>H. beijerinckii</i>	Пруды Астрахани Бухтарминское водохранилище	Сокольский, 1977 Тютенькова, 1969a
<i>H. anomala</i>	Озеро Мичиган	Hedrick a. o., 1964
<i>Hanseniaspora valbyensis</i>	Река Майами	Capriotti, 1962a
Представители <i>Hansenula</i>	Озеро Мичиган Саскатчеван)	Hedrick a. o., 1964
<i>Hansenula</i>	Загрязненная река (Южный	Spenser a. o., 1970

1	2	3
<i>Klockeria apiculata</i>	Река Майами Река Тагус	Capriotti, 1962a Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>K. lajari</i> <i>K. sp.</i>	Река Садо Реки на побережье Атлантического океана	Buck, 1975
<i>Pichia fermentans</i>	Река Майами	Capriotti, 1962a
<i>P. membranaejaciens</i>	Река Садо	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>P. terricola</i>	Река Тагус	»
Представители рода <i>Pichia</i>	Загрязненная река (Южный Саскатчеван)	Spenser a. o., 1970
<i>Lipomyces lipolyeris</i>	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963, 1969
<i>Rhodotorula aurea</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвийской ССР	Родина, 1960
<i>Rh. rubra</i>	Ткибульское водохранилище Озера Дуглас и Мичиган Бухтарминское водохранилище Река Тагус	Якобашвили, 1963 Uden, Ahearn, 1963 Тютенькова, 1969a, б
<i>Rh. glutinis</i>	Река Майами Ткибульское водохранилище Озера Дуглас и Мичиган	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967 Capriotti, 1962 Якобашвили, 1963 Uden, Ahearn, 1963 Taysi, Uden, 1964;
	Река Тагус Тбилисское водохранилище Рыбинское водохранилище	Uden, 1967 Якобашвили, 1969 Розанова, Новожилова, 1958
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>infirmino-miniata</i>	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
	Ткибульское водохранилище Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Якобашвили, 1963 Тютенькова, 1963, 1969a, б
	Река Майами Лагуна на побережье Атлантического океана	Capriotti, 1962a Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>rubescens</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
	Ткибульское водохранилище Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Якобашвили, 1963 Тютенькова, 1963, 1969a, б

1	2	3
	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
<i>Rh. mucilaginos</i>	Озеро Мичиган Рыбинское водохранилище Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Hedrick a. o., 1964 Розанова, Новожилова Родина, 1960
	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963, 1969а, б
<i>Rh. aurantiaca</i>	Тбилисское водохранилище Озеро Эри Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Якобашвили, 1969 Hedrick a. o., 1964 Тютенькова, 1963, 1969а, б
<i>Rh. pallida</i>	Озера Мичиган и Эри Тбилисское водохранилище Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Hedrick a. o., 1964 Якобашвили, 1969 Тютенькова, 1963, 1969а, б
<i>Rh. flava</i>	Тбилисское водохранилище Рыбоводные пруды Озеро Рица	Якобашвили, 1969 Родина, 1960 Якобашвили, 1965
<i>Rh. longissima</i>	Бухтарминское водохранилище	Тютенькова, 1969а, б
<i>Rh. bronchialis</i>	»	»
<i>Rh. pilimanae</i>	»	»
	Озера Дуглас, Мичиган, поверхностные и глубоководные пробы	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Rh. minuta</i>	Озеро Мичиган Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Hedrick e. a., 1964 Тютенькова, 1963, 1969а, б
<i>Rh. spp.</i>	Озеро Эри Реки Тагус и Садо	Hedrick a. o., 1964 Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
<i>Rh. colostri</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
Розовые дрожжи	Рапа и ил озер Терескен и Улькен-сор	Новожилова, Фролова, 1975
	Озера Вышневолоцкого района	Родина, 1950
<i>Rh. graminis</i>	Озеро Севан Озеро Байкал Озеро Эри	Гамбарян, 1968 Родина, 1954 Hedrick a. o., 1964

1	2	3
<i>Schizosaccharomyces</i>	Водоёмы Латвии	Гак, 1960
<i>Sporobolomyces roseus</i>	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
<i>Sp. holsaticus</i>	Бухтарминское водохранилище	Тютенькова, 1969а, б
<i>Sp. salmonicolor</i>	Река Тагус	Taysi, Uden, 1964;
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Река Майами	Uden, 1967
<i>Sacch. carlsbergensis</i>		Capriotti, 1962а
<i>Sacch. ellipsoideus</i>		
<i>Torulopsis aerea</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963, 1969а, б
	Озеро Мичиган	Hedrick a. o., 1964
	Ткибульское водохранилище	Якобашвили, 1963а
	Тбилисское водохранилище	Якобашвили, 1969
<i>Torulopsis minor</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958;
	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963, 1969а, б
<i>T. candida</i>	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
	Ткибульское водохранилище	Якобашвили, 1963
	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963, 1969а, б
	Рска Тагус	Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
	Озеро Рица	Якобашвили, 1965
	Тбилисское водохранилище	Якобашвили, 1969
	Реки Мейстик, Темза, Хаусетоник и Новая Гавань	Buck, a. o., 1977
<i>T. flavescens</i>	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
<i>T. collicolosa</i>		*
<i>T. sphaerica</i>		*
<i>T. pulcherrima</i>		*
	Рыбинское водохранилище	Розанова, Новожилова, 1958
<i>T. neoformans</i>	Тбилисское водохранилище	Якобашвили, 1969
	Ткибульское водохранилище	Якобашвили, 1963

1	2	3
<i>T. laurentii</i>	Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960
<i>T. lipofera</i>	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Тютенькова, 1963 1969а, б Родина, 1960
<i>T. rosei</i>	Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Тютенькова, 1963 1969а, б
<i>T. albida</i>	Река Майами Рыбоводные пруды на Северном Кавказе и в Латвии	Capriotti, 1962а Родина, 1960
<i>T. holmii</i>	Бухтарминское водохранилище	Тютенькова, 1969
<i>T. jamata</i>	Озеро Мичиган Усть-Каменогорское и Бухтарминское водохранилища	Hedrick a. o., 1964 Тютенькова, 1963 1969а, б
<i>T. datilla</i>	Ткибульское водохранилище	Якобашвили, 1963
<i>T. molischiana</i>	Озеро Рица	Якобашвили, 1965
<i>T. magnoliae</i>	Озеро Мичиган	Hedrick a. o., 1964
<i>T. sp.</i>	Тбилисское водохранилище	Якобашвили, 1969
<i>T. globrata</i>	Ткибульское водохранилище	Якобашвили, 1963
	Озеро Рица	Якобашвили, 1965
	Озеро Мичиган	Hedrick a. o., 1964
	Река Майами Реки Мейстик, Темза, Хаузсетоник и Новая Гавань	Capriotti, 1962а Buck a. o., 1977
<i>Trichosporon cutaneum</i>	Озера Англии Озера Мичиган, Эри	Spenser a. o., 1970 Hedrick a. o., 1964
	Река на побережье Атлантического океана	Buck, 1975
	Озера Дуглас и Мичиган	Uden, Ahearn, 1963
	Река Тагус	Taysi, Uden, 1964;
		Uden, 1967
<i>Trich. capitatum</i>	Реки Мейстик, Темза и Новая Гавань	Buck a. o., 1977
	Река Тагус	Taysi, Uden, 1964;
<i>Trich. sp.</i>	Озеро Эри	Uden, 1967
		Hedrick a. o., 1964
<i>Trich. penicillatum</i>	Река на побережье Атлантического океана	Buck, 1975
Черные дрожжи	Бухтарминское водохранилище	Тютенькова, 1969а.

1	2	3
	Озера Дуглас и Мичиган Реки Тагус и Садо	Uden, Ahearn, 1963 Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967
	Ткибульское водохранилище Озера Вышневолоцкого рай- она	Якобашвили, 1963 Родина, 1950
	Рыбоводные пруды на Север- ном Кавказе и в Латвии	Родина, 1960

образцах воды из 21. В результате исследования авторы полагают, что пресноводные озера — естественное местообитание определенных видов дрожжей, которые встречаются и в море. Более детальная характеристика видов дрожжей в озерах Мичиган и Эри дана в коллективной работе R. L. Hedrick и др. (1964). Дрожжи изучали в различные сезоны, в зависимости от попадающих в них промышленных и бытовых стоков. Авторы показали, что в оз. Мичиган их видовое разнообразие (20 видов) значительно выше, чем в оз. Эри (14 видов). В оз. Мичиган доминировали дрожжи родов *Cryptococcus* и *Rhodotorula*.

Характеризуя видовое разнообразие дрожжей в оз. Мичиган по месяцам, можно заметить, что наиболее распространенные виды — *Rh. mucilaginosa*, *Rh. glutinis*, *Cryptococcus diffluens* — встречались в озере во все сезоны. Однако некоторые были обнаружены только весной, например *Cryp. laurentii*, *Cryp. albidus*, *Torulopsis famata*, *T. aeria*, *Candida krusei*, *C. tropicalis*, другие найдены лишь в летних пробах — *Hansenula beijerinckii*, *Torulopsis magnoliae*, *Candida pelliculosa* и *Trichosporon cutaneum*.

Несколько видов дрожжей было обнаружено в илах Великих озер. К ним можно отнести *Rhod. piliminae*, *Cryp. laurentii*, *Rhod. mucilaginosa*, *Hansenula beijerinckii*, *Candida parapsilosis*, *C. krusei*. Сравнивая видовое разнообразие дрожжей в озерах с таковым в Атлантическом и Тихом океанах, L. R. Hedrick и др. (1964) пришли к выводу, что в океанах доминируют виды родов *Candida*, *Metschnikowiella* и черные дрожжи, тогда как процентное содержание видов родов *Cryptococcus*, *Trichosporon* и *Rhodotorula* ниже.

Обширный материал по видовому составу дрожжей в водоемах различного типа, проанализированный нами, показал, что такие виды, как *Rhodotorula mucilaginosa*, представители родов *Candida*, *Debaryomyces* более широко распространены в морях по сравнению с пресными озерами.

Богата дрожжевая флора, особенно грунты, оз. Рицы. Здесь были выделены и описаны виды: *Torulopsis candida*, *T. molischiana*, *T. fatata*, *Rhodotorula flava* (Якобашвили, 1965).

Дрожжи, изученные S. O. Stanley, A. H. Rose (1967), в ряде озер Англии, отнесены к *Rhodotorula* и *Candida*.

A. Carpiotti (1962b) выделял дрожжи с растительности морских животных в р. Майами и Бискайском заливе. Автор отмечает специфику в распределении различных видов дрожжей в зависимости от субстрата. Меньше всего этих организмов обнаружено в кишечном тракте морских животных и больше — на гниющих водорослях (в опытах использовали саргассовые водоросли). В р. Майами дрожжи найдены во всех исследованных образцах, причем много одинаковых с таковыми из Бискайского залива, что наводит на мысль о переносе их водой и ветром. Из 57 проб выделено 17 видов дрожжей, отнесенных к родам *Candida*, *Cryptococcus*, *Trichosporon*, *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Aureobasidium* (Carpiotti, 1962a). Установлено, что в р. Майами по числу клеток преобладают спорогенные дрожжи, тогда как аспорогенные представлены большим видовым разнообразием.

Изучено распространение дрожжей (Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967) в эстуариях рек Тагус и Садо (Португалия). Общее число клеток и разнообразие видов дрожжей, по сообщению авторов, убывает с удалением от эстуариев рек в море. Было выделено 28 видов дрожжей, среди которых чаще встречались виды родов *Rhodotorula* и *Debaryomyces*.

Характеристику видов дрожжей в реках Мейстик, Темза, Хаузсетоник приводят J. D. Buck и др. (1977).

Дрожжи также обнаружены в рассолах (Spenser a. o., 1964), в рапе и грязи Куяльницкого лимана (Зильберберг, Вейнберг, 1898), в высокогорном снегу (Филиппов, 1934; Родина, 1936), в воде ледников Аляски и Британской Колумбии (Hedrick, 1974). Причем последний описал состав дрожжей 27 видов, из них 6 видов — *Candida*, 8 — *Cryptococcus*, 7 — *Rhodotorula*, по 2 — *Torulopsis* и *Debaryomyces*, по 1 — *Trichosporo-*

ron, *Sporobolomyces*. В ледниках преобладают виды *Candida zeylanoides*, *Cryp. albidus*, var. *albidus*, *Debaryomyces hansenii*, *D. van rij*, *Rhod. rudra* и *Trichosporon pullulans*.

Виды *Rhodotorula* зачастую составляли половину популяции дрожжей в загрязненной реке Южный Саскатчеван (Канада). Из других дрожжей были представители родов *Hansenula*, *Pichia*, *Candida*, *Torulopsis*, обыкновенно встречающиеся в ассоциации с деревьями и почвами (Spenser a. o., 1970, 1974).

Большую ценность представляют результаты изучения дрожжей в искусственных водоемах, полученные в различное время на водохранилищах разных климатических зон (Родина, 1950; Розанова, Новожилова, 1958; Якобашвили, 1963а, б, 1969; Тютенькова, 1963, 1969а, б). Из Рыбинского водохранилища было выделено 67 штаммов дрожжей, из которых 24 — белых, 33 — розовых и 10 — дрожжеподобных. Изученные штаммы отнесены к 11 видам, среди которых преобладали

Таблица 31

Виды дрожжей из озера Балхаш

Вид дрожжей	Штаммы	Станции
<i>Torulopsis pulcherrima</i>	A	51(25), 135
	C	115(33)
	D	136
	F	42(33), 64(17), 96(1), 106(29),
	H	64(17)
<i>T. candida</i>	B	47(27), 64(17), 132(23), 115(33)
	C	137(14)
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	A	67(12), 101, 135
	B	147
	E	65(16)
	D	101, 147, 148(21)
	L	86, 108, 112, 124
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>infirminiata</i>	D	120
	J	72
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>rubescens</i>	B	135
<i>Rh. aurea</i>	C	7, 89
<i>Sporobolomyces salmonicolor</i>	B	53(24)

Torulopsis aerea, *Rhodotorula colostri*, *Rhod. glutinis*, несколько реже (1—2 штамма) — *Torulopsis pulcherrima*, *T. holmii*, *T. minor*, *Rhodotorula flava*, *Rhod. mucilaginoso* и *Rhod. longissima*, тогда как в водохранилищах Грузии, в частности Ткибульском, было выделено всего 8 видов, в основном бесцветные формы дрожжей (Якобашвили, 1963а). Столько же видов найдено в Тбилисском водохранилище, но там больше красных и черных дрожжей. В течение ряда лет Н. Л. Тютенькова (1963, 1969а, б) изучала дрожжевую микофлору в воде и грунтах Усть-Каменогорского и Бухтарминского водохранилищ. Средняя частота встречаемости дрожжей от количества проб, взятых для анализа, по данным автора, в разных частях Бухтарминского водохранилища, колеблется от 43 до 52%. Наблюдаются различия в распределении дрожжей по отдельным биотопам, сезонам, характеру грунта. Кроме того, отмечается большое разнообразие видов дрожжей. Так, из Усть-Каменогорского водохранилища выделено 15 видов из Бухтарминского — 24. Изучены распространение и видовой состав дрожжей (см. табл. 30) рыбоводных прудов Северного Кавказа и Латвийской ССР (Родина, 1960).

Определен видовой состав 150 штаммов дрожжей (табл. 31) из Балхаша (Новожилова, 1966, 1971). Надо отметить, что количество и частота встречаемости дрожжей в воде и иле Балхаша очень высоки, но разнообразие их видов скудно.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРОЖЖЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМАХ

Дрожжи морей и океанов

Анализ обширного материала о видовом составе дрожжей в различных районах Мирового океана показывает, что многие виды и разновидности имеют широкие ареалы (Крисс и др., 1952; Крисс, Новожилова, 1953; Новожилова, 1955, 1973а, б; Novozhilova, Popova, 1969, 1973, 1977; Bhat, Kachwalla, 1955; Fell, 1960; Fell, Uden, 1963; Fell, 1967; Suehiro, 1960, 1962; Suehiro a. o., 1962, 1964a, b; Sinano, 1962; Siepmann, Höhnk, 1962; Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Ross, Morris, 1965; Morris, 1968; Norkrans, 1966; Meyers a. o., 1967a, b; 1971a, b; Uden, Fell, 1968; Combs a. o., 1971; Hoppe, 1972a, b; Goto a. o., 1972, 1974; Seshadri, Sieburth, 1975; Buck a. o., 1977). При этом один и тот же вид встречался не только на различных глубинах в одном море, но и в разных, далеко отстоящих друг от друга морях.

Наибольшим разнообразием отличаются шельфовые и внутриконтинентальные моря (табл. 32). Так, максимальное число видов (35) дрожжей обнаружено в Бискайском заливе (Fell a. o., 1960), несколько меньше — в Аральском море (24), в шельфовой и открытой частях Индийского океана и в Красном море (Bhat, Kachwalla, 1955; Fell, 1967; Новожилова, 1973а, б).

Значительным разнообразием дрожжей отличается Черное море, где обнаружено 14 видов и 45 разновидностей, причем большая часть дрожжей выделена из планктоносферы. В Охотском море отмечено 11 видов и 51 разновидность (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955). В открытом океане коли-

Число видов дрожжей, выделенных в морских водоемах

Водоем	Число видов / раз-новидностей	$\lambda \pm m_{\lambda}$	Автор, год
Черное море	8		Крисс и др., 1952; Дукина, Новожилова, 1952
	14/45	$3,5 \pm 0,4$	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
Охотское море	12/51	$2,2 \pm 0,35$	Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
Тихий океан	8/16		Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955
	7		Goto a. o., 1972, 1974
Берингово море	12		Sinano, 1962
Индийский океан	19		Bhat, Kachwalla, 1955
	25		Fell, 1967
Атлантический океан			
Бискайский залив	34		Fell a. o., 1960; Fell, 1967
район течения Гольфстрима	17		Capriotti, 19626
северные районы Атлантического океана	11		Siepmann, Hohnk, 1962
Гвинейский залив	8/9	$3,0 \pm 0,6$	Новожилова, Попова, 1973
Различные районы Мирового океана	12	$5,0 \pm 0,83$	Крисс и др., 1964; Крикова, 1964
Аральское море	24/40	$7,0 \pm 0,6$	Новожилова, 19736
Каспийское море	8/23		Новожилова, Попова, 1976

чество видов сокращается до 8—11 (Крисс и др., 1952, 1954, 1964; Новожилова, 1955; Новожилова, Попова, 1973; Кирикова, 1964; Goto e. a., 1972, 1974).

Установлено, что наиболее распространены в морях виды: *Candida guilliermondii*, *C. parapsilosis*, *C. tropicalis*, *Cryptococcus albidus*, *Debaryomyces kloeckeri*, *D. subglobosus*, *Hansenula anomala*, *Rhodotorula rubra*, *Rh. glutinis*, *Rh. mucilaginosus*, *Rh. minuta*, *Rh. aurantiaca* (*Sporobolomyces salmonicolor*), *Rh.*

texensis, *Torulopsis aerea*, *T. candida*, *T. famata*, *Trichosporon cutaneum* и черные дрожжи.

Отмечается определенная специфика в распространении видов в морях. Например, половина исследованных нами штаммов, отнесенных к виду *Sporobolomyces salmonicolor*, была обнаружена в Черном море, тогда как в других морях этот вид встречается редко.

В северных морях, по данным R. Siepmann и W. Höhnk (1962), А. Е. Крисса и др. (1964), Н. Н. Кириковой (1964), А. Е. Крисса (1976), преобладающее большинство составляли виды *Debaryomyces*; в частности, *D. globosus* был встречен на 14 станциях из 16 исследованных, причем не только в воде, но и в различных органах рыб и беспозвоночных (табл. 33, 34). Из спорообразующих дрожжей наиболее часто встречался вид *Debaryomyces rosei*, который был выделен из воды Гренландского и Норвежского морей и в Тихом океане (Крисс и др., 1964; Крисс, 1976). В частности, в Гренландском море эти виды были обнаружены на глубинах 2160 м (ст. 3), 3040 м (ст. 4), 3026 м (ст. 5), 2845 м (ст. 6), 2056 м (ст. 43), 2754 м (ст. 45), 1000 и 2679 м (ст. 46), 2800 м (ст. 48) и на глубине 1907 м (ст. 55). В отличие от указанных выше 2 видов *D. guilliermondii* встречался редко и обнаружен лишь на одной станции в Норвежском море на глубине 600 и 800 м.

Такие виды, как *Candida guilliermondii*, *C. parapsilosis*, *C. tropicalis*, *Debaryomyces kloeckeri*, *Metschnikowiella zobellii*, *Metschnikowiella krissii*, *Rhodotorula marina*, *Rhodotorula minuta*, *Rh. texensis*, *Torulopsis glabrata*, *Trichosporon cutaneum* и другие, встречались преимущественно в прибрежных водах или в ассоциации с животными и водорослями. Виды *Rhodotorula mucilaginosa*, *Rh. glutinis*, *Torulopsis candida*, *T. famata*, *T. pulcherrima*, *T. aerea*, *Rh. pallida*, *Rh. rubra*, *Debaryomyces subglobosus*, *Cryptococcus albidus* предпочитают открытые воды морей. Более подробно характер распределения различных видов дрожжей в ряде внутриконтинентальных морей нашей страны и в океанах приводим ниже.

Черное, Охотское моря и с.-з. часть Тихого океана. Из неокрашенных видов дрожжевых организмов чаще встречались штаммы *Torulopsis candida* и *T. pulcherrima* (рис. 10, 11). Так, штаммы первого вида были распространены на различных горизонтах, начиная от поверхностных слоев водной толщи и кончая илами (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955).

Характеристика дрожжей, обитающих на рыбах Северной Атлантики
(Siermann, Höhnk, 1962)

Номер станции	Откуда выделены дрожжи	Вид дрожжей	Число штаммов
2274	Внутренности красного окуня	<i>D. cloeckeri</i>	1
	Рыбья чешуя	<i>Trich. cutaneum</i>	3
		<i>D. subglobosus</i>	1
2277	Черный пятнистый окунь	<i>T. candida</i>	1
	Рыбья чешуя	<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
2283	Кожа рыб	<i>D. subglobosus</i>	1
	Черные пятна на красном окуне	»	1
		Внутренности красного окуня	<i>Trich. cutaneum</i>
2293	Рыбья чешуя	<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>D. cloeckeri</i>	1
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
755	Кожа рыб	»	1
759	Внутренности рыбы	»	1
761	Рыбья чешуя	<i>Pullularia pullulans</i>	1
		<i>D. subglobosus</i>	5
		<i>Hansenula californica</i>	5
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
		<i>Rhod. glutinis</i>	3
		<i>D. subglobosus</i>	5
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
		<i>Rhod. glutinis</i>	1
		<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>H. californica</i>	1
776	Внутренности рыбы	<i>Trich. cutaneum</i>	1
		<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>H. californica</i>	1
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
		<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>Cryp. albidus</i>	1
		<i>Trich. piscium</i> n. sp.	1
		<i>Rhod. mucilaginoso</i>	1
		<i>D. subglobosus</i>	2
		<i>Rhod. mucilaginoso</i>	1
	Глаза рыбы		
	Чешуя рыбы		

В Черном море отдельные штаммы вида обнаружены на станциях № 3 и 7, причем на первой они найдены главным образом в планктоносфере в слоях воды 0—10, 10—25, 25—50, 75—100, 125—150 м и лишь штамм В обнаружен на глубине 1500 м. В слое воды 25—50 м на той же станции встречены представители 3 штаммов *T. candida* — В, С, D, а на станции

Характеристика дрожжей Северной Атлантики
(Siermann, Hohnk, 1962)

Номер станции	Откуда выделены дрожжи	Вид дрожжей	Число штаммов
Водная толща			
2237	Мутная вода*	<i>D. subglobosus</i>	3
		<i>T. candida</i>	1
		<i>Trich. maritimum</i> n. sp.	1
2238	»	<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>Trich. maritimum</i> n. sp.	1
2311	»	<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>T. candida</i>	1
		<i>Rhod. texensis</i>	1
759	»	<i>D. subglobosus</i>	4
Органы морских животных			
2274	Яйца креветки	<i>D. subglobosus</i>	1
		<i>T. candida</i>	1
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
		<i>Trich. atlanticum</i>	1
		<i>Trich. maritimum</i>	1
		<i>Rhod. rubra</i>	1
	Внутренности морского огурца	<i>D. subglobosus</i>	2
	Внутренности морской звезды	»	1
2277	Внутренности губки	»	8
		<i>T. candida</i>	2
		<i>Trich. cutaneum</i>	1
	Сетной планктон	<i>D. subglobosus</i>	1
751	Вода под губкой	<i>D. subglobosus</i>	11
		<i>D. kloeckeri</i>	1
		<i>Cryp. laurentii</i>	1
759	Морской паук	<i>D. subglobosus</i>	1
775	Внутренности морского огурца	»	1
	Внутренности морского ежа	<i>Rhod. texensis</i>	2
		<i>Pullularia pullulans</i>	2

* Придонные пробы.

№ 7 штаммы А, В, D этого вида в основном были сосредоточены в поверхностном слое воды, а также на глубине 25 м. Ниже этой глубины штаммы *T. candida* не встречались. Значительно более широкий ареал имеют штаммы этого вида в Охот-

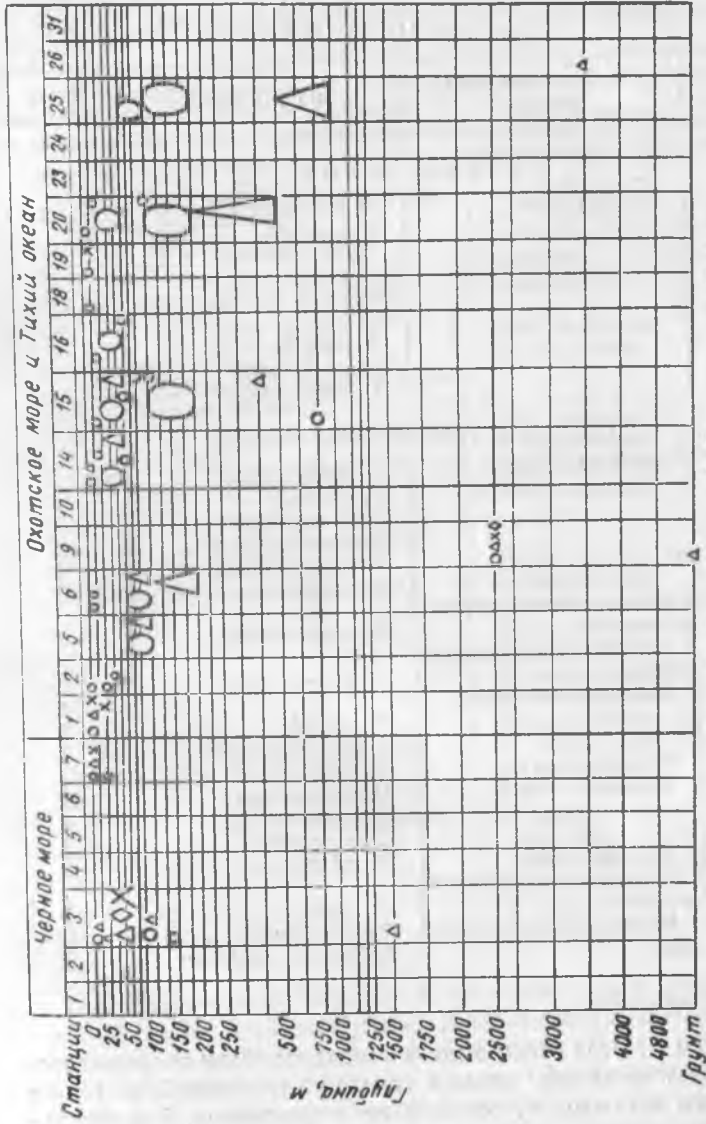
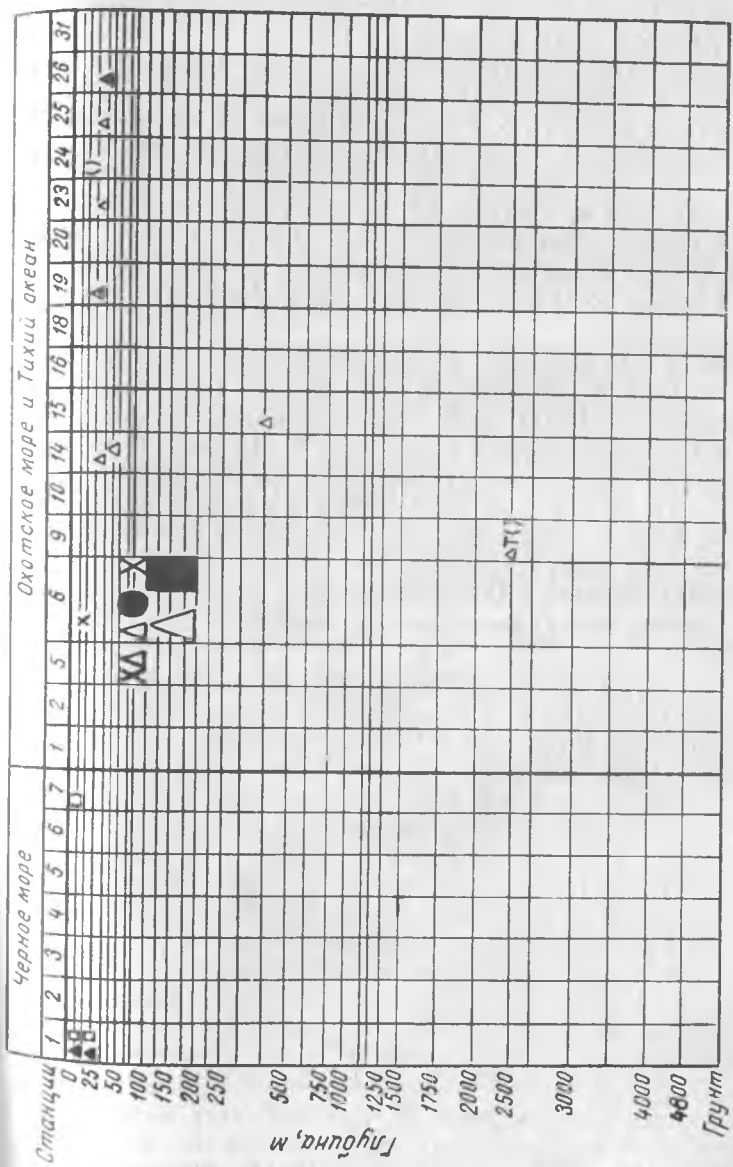


Рис. 10. Распространение различных штаммов *Torulopsis candida*: 1 — А; 2 — В; 3 — С; 4 — D



▲ 1 Δ 2 □ 3 ■ 4 ● 5 ○ 6 ● 7 × 8 () 9

Рис. 11. Распространение различных штаммов *Tortilopsis pulcherrima*: 1 — А, 2 — В, 3 — С, 4 — D, 5 — Е, 6 — F, 7 — G, 8 — H, 9 — J

ском море и Тихом океане. Из 18 исследованных станций дрожжи данного вида найдены на 13.

Наибольшую распространенность имели штаммы А и В. Так, штамм А обнаружен на следующих станциях: № 1 — в поверхностном слое; № 2 — на глубинах 0, 25, 35 м; № 5 и 6 — в планктоносфере в слоях 0—10, 50—100 м; № 14 — в слоях воды 0—10, 10—25, 25—50 м; № 15 — в слоях 10—25, 25—50, 100—200 м, а также на глубинах 50, 75, 100, 750 м; № 16 — в слоях воды 10—25, 25—50 м и на глубине 10 м; № 18, 19, 20 — в слоях воды 0—10, 10—25, 25—50, 100—200 м; № 25 — в слоях воды 50—100, 100—200 м; № 9 — на глубине 2500 м.

Штамм В был выделен из поверхностного слоя воды на станции № 1; № 6 — в слоях воды 0—10, 50—100, 100—200 м; № 5 — в слое 50—100 м; № 9 — на глубине 2500 м и в иле; № 14 — в планктоносфере в слоях воды 0—10, 25—50; № 15 — в слое воды 25—50 м и на глубине 400 м; № 20 — в слое воды 200—500 м; № 25 — в слое 500—1000 м и на станции № 26 — на глубине 3300 м. Таким образом, штаммы А и В *Torulopsis candida* широко распространены. Они встречались на различных глубинах Черного и Охотского морей, начиная от поверхностных слоев и кончая большими глубинами, — 500, 750, 1000, 2500, 3300 м.

Штаммы С, D этого вида встречались значительно реже. Так, штамм D найден на 3 станциях в Охотском море и в поверхностном слое 2 станций в Черном. Штамм С выделен на 2 станциях в Охотском море. Следует особо отметить глубину 2500 м на станции № 9, где были выделены все 4 разновидности *Torulopsis candida*. Другие широко представленные в Черном и особенно в Охотском морях — различные штаммы *Torulopsis pulcherrima* (см. рис. 11). Внутри этого вида определено 9 разновидностей, из которых штаммы А, С были выделены на станции № 1 в Черном море, а штамм Е — на № 7.

В Охотском море некоторые штаммы этого вида были обнаружены на 10 станциях из 18 исследованных. Например, 4 разновидности (В, D, F, H) отмечены нами на станции № 6. Особенно часты находки дрожжей на этой станции в планктоносфере. Одной из наиболее часто встречающихся в Охотском море оказалась разновидность В, которая была выделена из планктоносферы из следующих слоев: 10—25 м — на станциях № 14, 23; 25—50 м — на станции № 14; 50—100 м — на

станциях № 5, 6; 100—200 м — на станции № 4, с глубин 400 м — на станции № 15 и 2500 м — на станции № 9, причем на последней глубине обитали также разновидности В, G, I. Разновидность А найдена только на станции № 19 (глубина 25 м). Наибольшее разнообразие различных разновидностей *T. pulcherrima* наблюдалось в планктоносфере в слое воды 50—100 м на станции № 6 и на глубине 2500 м на станции № 9.

Среди разновидностей *Torulopsis minor* (рис. 12) относительно часто встречалась разновидность А, обнаруженная в Черном и Охотском морях. В первом она встречалась на глубине 25 м и на станции № 4 (глубина 300 м), во втором — в планктоносфере, в слоях 10—25 и 0—10 м.

Значительно реже встречались штаммы *Torulopsis aeria* (рис. 13). Так, в Черном море разновидности В и С найдены лишь в поверхностных слоях воды на станции № 7, разновидности же D, E, F, наоборот, обнаруживались исключительно в Охотском море до глубины 25 м. Разновидность А встречалась в Черном и Охотском морях: в первом случае — на глубине 300 м и в Охотском — в поверхностном и в слое 10—25 м. Таким образом, одни разновидности *T. aeria* встречались только в Черном море (В, С, G), другие — в Охотском (D, E), третьи — в обоих (А).

Из других видов бесцветных дрожжей следует упомянуть *T. lipofera* (рис. 13), выделенном в Черном море с глубины 300 м (ст. № 4) и в Охотском море в планктоносфере на 2 станциях. *T. neoformans* встречается исключительно в Черном море не ниже глубины 70 м. Большинство разновидностей *T. luteola* найдено в Охотском море, причем разновидность А встречалась чаще других. Последняя была найдена в планктоносфере в слоях: 50—100 м (ст. № 6), 500—1000 м (ст. № 1), в поверхностном (ст. № 25), на глубине 50 м (ст. № 14) и 2500 м (ст. № 9). Разновидности В и С обнаружены на 4 станциях в Охотском море, на глубине 0, 150, 500 и 2500 м, а распространение разновидностей F и E отмечено в планктоносфере в слоях 0—10 и 500—1000 м (ст. № 14).

Среди окрашенных видов наиболее богато представлен (14 разновидностей) *Rhodotorula glutinis* var. *infirminiata* (рис. 14), встречающийся в Черном, Охотском морях и Тихом океане. Например, штамм G обнаружен на глубине 35 и 37 м в Охотском и Черном морях, а также на глубинах 1250 и 2500 м и в планктоносфере Охотского моря. Примерно тот

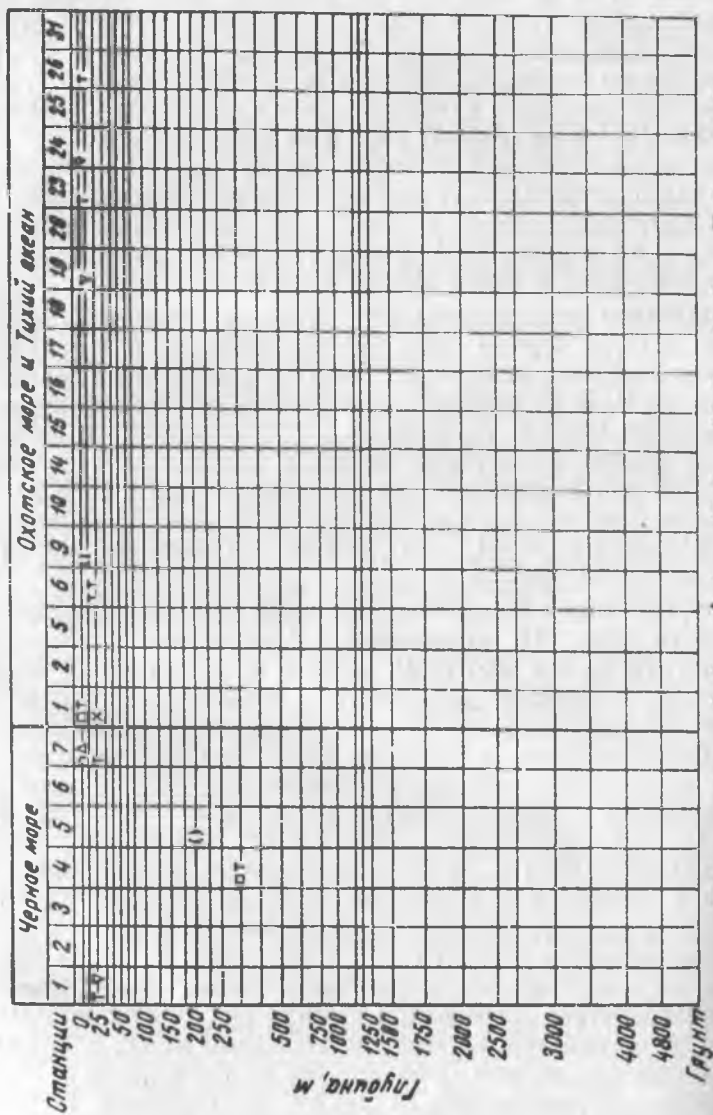


Рис. 12. Распространение различных штаммов *Tortulopsis aeria* и *Tortulopsis minor*: 1 — *Tortulopsis aeria*, штамм А; 2 — *T. aeria*, штамм В; 3 — *T. aeria*, штамм С; 4 — *T. aeria*, штамм D; 5 — *T. aeria*, штамм E; 6 — *T. aeria*, штамм F; 7 — *T. aeria*, штамм G; 8 — *T. minor*, штамм А; 9 — *T. minor*, штамм В.

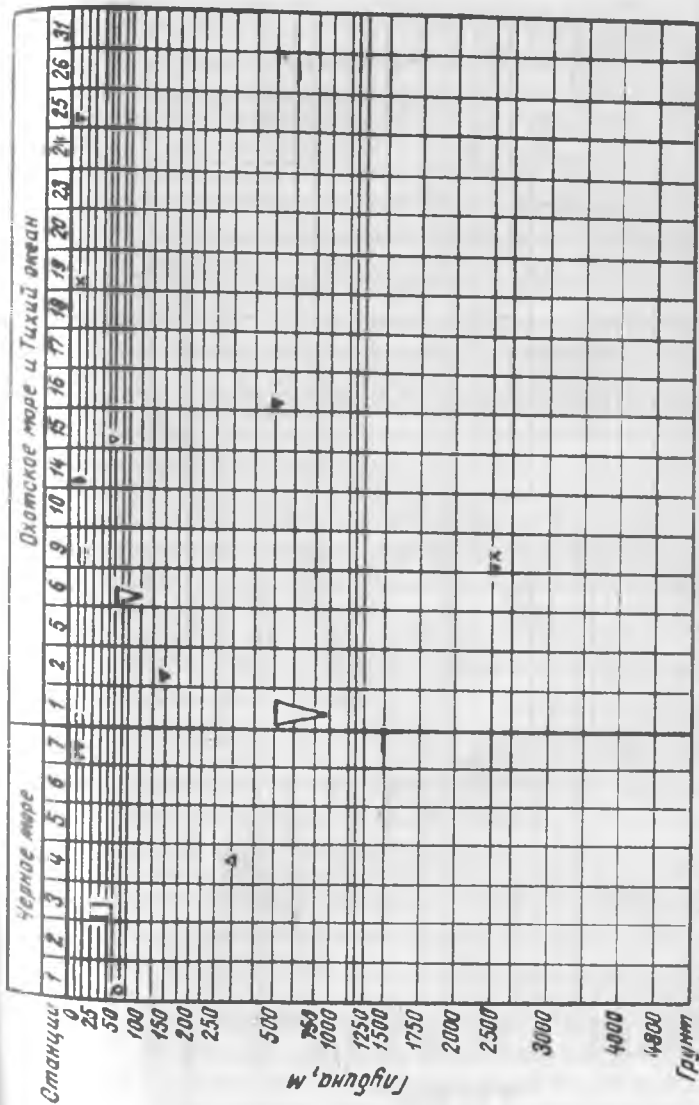


Рис. 13. Распространение различных штаммов *Torulopsis laurentii*, *T. lipofera*, *T. neoformans* и *T. luteola*: 1 — *T. laurentii*; 2 — *T. lipofera*, штамм А; 3 — *T. lipofera*, штамм В; 4 — *T. neoformans*, штамм А; 5 — *T. neoformans*, штамм В; 6 — *T. luteola*, штамм А; 7 — *T. luteola*, штамм В; 8 — *T. luteola*, штамм С; 9 — *T. luteola*, штамм D; 10 — *T. luteola*, штамм F; 11 — *T. luteola*, штамм H

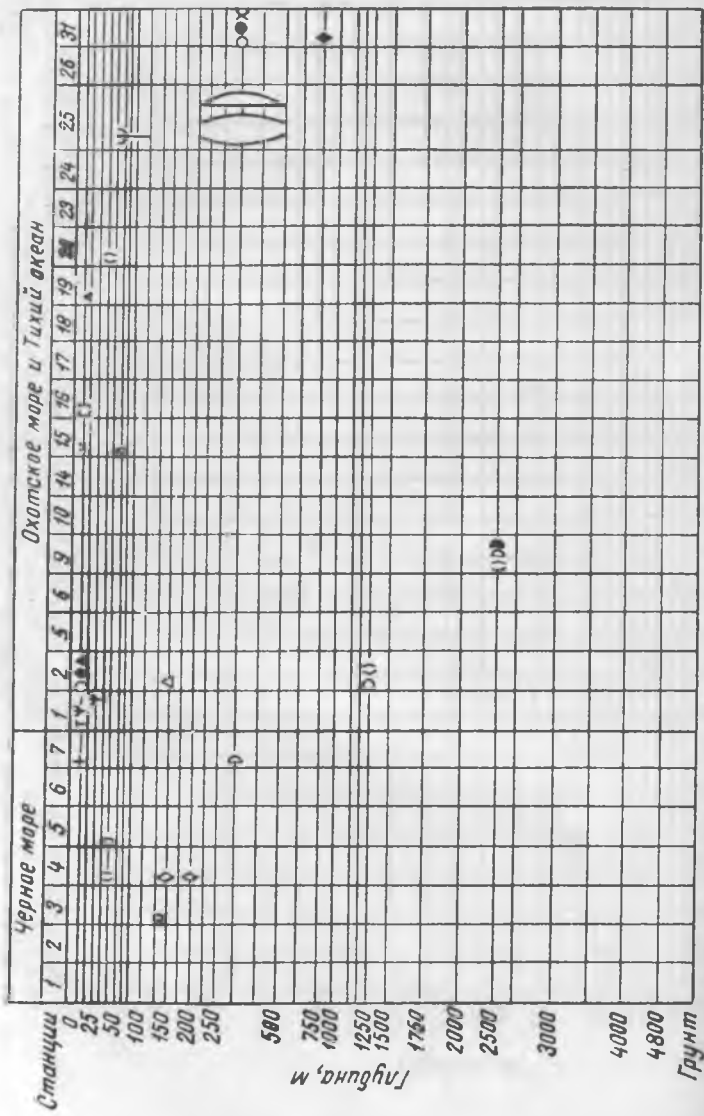


Рис. 14. Распространение различных штаммов *Rhodolorula glutinis* var. *infirmo-minuta*: 1—A; 2—B; 3—C; 4—D; 5—E; 6—F; 7—G; 8—H; 9—I; 10—K; 11—L; 12—M; 13—N; 14—O

же ареал имела разновидность К. Отмечено, что одни разновидности встречались в Черном море, другие — в Охотском море и Тихом океане. Так, штамм Е был выделен в Черном море на глубине 150 и 200 м (ст. № 4), штамм J — в поверхностном слое воды (ст. № 7), а разновидности А, В, С, D, F, H, I, L, M, N, O распределены лишь в Охотском море и Тихом океане. Широкий ареал имеет разновидность О в Охотском море, найденная на глубине 0 и 25 м (ст. № 1), в планктоносфере, в слое воды 50—100 м (ст. № 25).

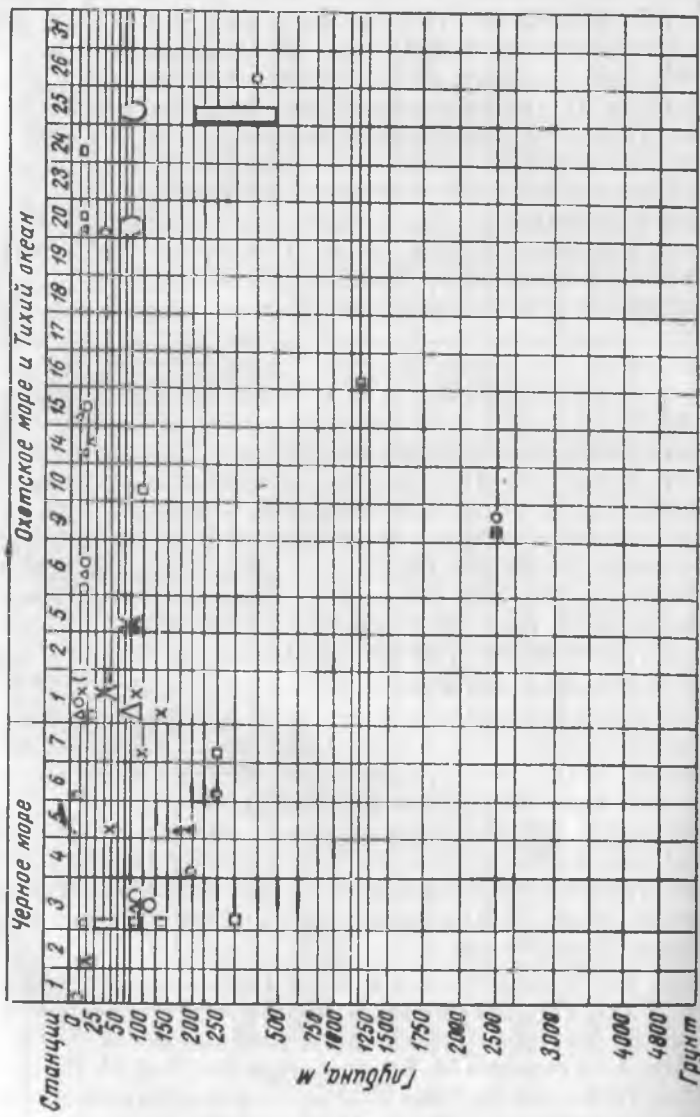
Находки разновидности А отмечены на станциях № 2 (поверхностный горизонт и 1250 м) и № 31 (глубина 300 м). На тех же станциях и горизонтах (кроме глубины 1250 м) обнаружена разновидность В. В единичных случаях встречались С, D, H, L, M. Разновидности А, В, С найдены в Охотском море (ст. № 2) в поверхностном горизонте, G, K, L (ст. № 9) — на глубине 2500 м и на глубине 300 м (ст. № 31) — А, В, I.

Не менее распространенными оказались отдельные разновидности *Rh. aurea* (рис. 15). По признакам этот вид разделен на 7 разновидностей, которые встречались в Черном море на всех исследованных станциях, чаще всего в планктоносфере, особенно в слоях 0—10, 25—50, 75—100, 125—150, 100—125 м и на глубинах 37, 100, 200, 250 м. В Охотском море и Тихом океане также часты находки этого вида, в основном в слоях 0—10, 25—50, 75—100, 50—100, 125—150 м и на глубинах 0, 35, 400 и 2500 м (ст. № 9, 25, 26).

На различных глубинах и далеко друг от друга обнаружена разновидность А, найденная в слое воды 0—10 м (ст. № 6), на глубине 100 м (ст. № 10), 1200 м (ст. № 16) и в планктоносфере, в слое воды 200—500 м (ст. № 25).

Разновидности *Rh. mucilaginoso* (рис. 16) в основном приурочены к водам Черного моря. Так, разновидность Е найдена только в Черном море на станциях: № 1 (глубина 300 м), № 2 (глубина 150 м), № 3 (слои 25—50, 75—100, 125—150 м), № 5 (глубина 37 и 250 м).

Довольно часто встречались в море разновидности этого же вида — F, G. Первый найден в Черном море, второй — в обоих морях. В Охотском преобладали разновидности А и К, первая найдена на станции № 6 в слое воды 0—10 м, № 15—на глубине 10 м, № 9 — на глубине 2500 м; вторая обнаружена на 3 станциях (до глубины 500 м). Наибольшее разнообразие



□ 1 ■ 2 ▲ 3 ▲ 4 ○ 5 × 6 () 7

Рис. 15. Распространение различных штаммов *Rhodospirillum rubrum*. 1 — А; 2 — В; 3 — С; 4 — D; 5 — E; 6 — F; 7 — G.

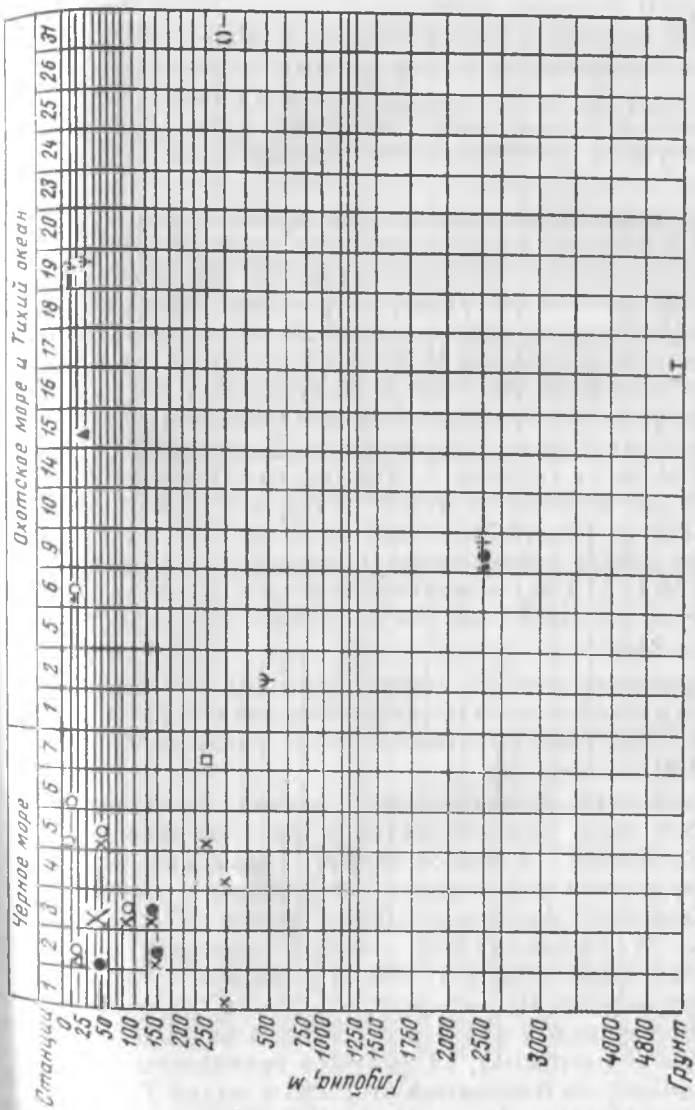


Рис. 16. Распространение различных штаммов *Rhodotrypa micilaginosa*: 1 — А; 2 — В; 3 — С; 4 — D; 5 — E; 6 — F; 7 — G; 8 — H; 9 — I; 10 — штамм К

разновидностей *Rh. mucilaginosa* в Охотском море было на станции № 9 (глубина 2500 м).

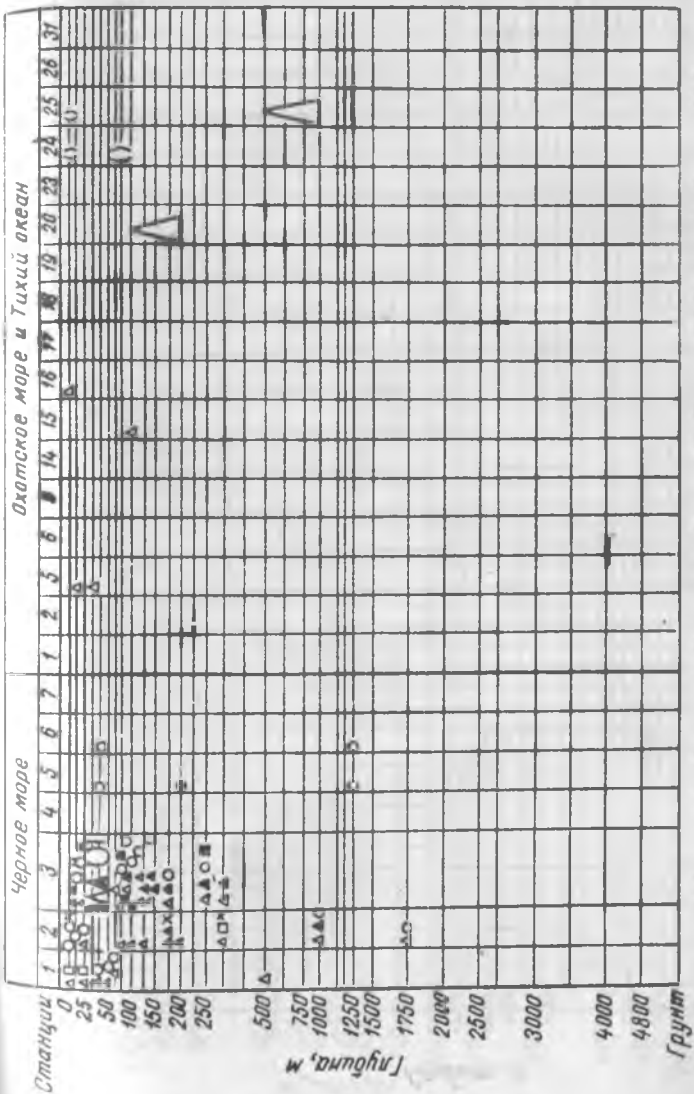
Вид *Rh. aurantiaca* (*Sporobolomyces salmonicolor*) состоит из 8 разновидностей, является самым распространенным из окрашенных форм дрожжевых организмов и встречается главным образом в Черном море на станциях № 1, 2, 3, реже — № 4 и 6 почти на всех горизонтах от поверхности до дна (рис. 17).

Менее распространенными среди окрашенных форм дрожжей в изученных морях оказались виды *Rh. glutinis* var. *rubescens*, *Rh. pallida* и *Rh. colostri* (рис. 18, 19). Четыре разновидности *Rh. glutinis* var. *rubescens* распределяются по морям следующим образом: разновидность А обнаружена лишь в Охотском море на станции № 20 (глубина 35 м) и в планктоносфере в слое воды 200—500 м на станции № 25, разновидность В встречена на глубине 2500 м в Охотском море. Более широко распространена разновидность D, отмеченная нами в Охотском море на глубине 10 м (ст. № 19), в слое 0—10 м (ст. № 25), на глубине 35 м (ст. № 15), а в Черном море на глубине 150 м (ст. № 7).

Вид *Rh. pallida* найден преимущественно в Черном море на станциях № 1, 3, 5, 6 в поверхностном слое воды, на станции № 3 — в слоях 0—10, 25—50 м и на глубине 37 м — на станции № 5 (рис. 18).

Разновидности вида *Rh. colostri* (рис. 20) по частоте встречаемости в равной степени представлены как в Черном, так и в Охотском море. Максимальная глубина распределения этого вида 200 м.

Северная часть Атлантического океана, Гренландское и Норвежское моря. Видовой состав и распространение дрожжевых организмов в водной толще, илах, на поверхности и во внутреннем содержимом различных морских животных Северной Атлантики были детально изучены R. Siermann, W. Höhnk (1962). На 13 станциях выделено 102 штамма, отнесенных к 15 видам дрожжей, в том числе обнаружено в воде, 10 — на рыбах и 8 — на беспозвоночных. Более 50% изученных культур составлял вид *Debaryomyces subglobosus* (54 штамма), 13 штаммов причислены к *Trichosporon cutaneum*, по 6 штаммов отнесено к видам *T. candida* и *Hansenula californica*, 4 — к *Rh. glutinis*; остальные 10 представлены 1—3 штаммами, которые отнесены к родам *Deba-*



Δ 1 Δ 2 ○ 3 ● 4 □ 5 ■ 6 × 7 () 8

Рис. 17. Распространение различных штаммов *Sporobolus salmonicolor*: 1 — А; 2 — В; 3 — С; 4 — D; 5 — Е; 6 — F; 7 — G; 8 — H

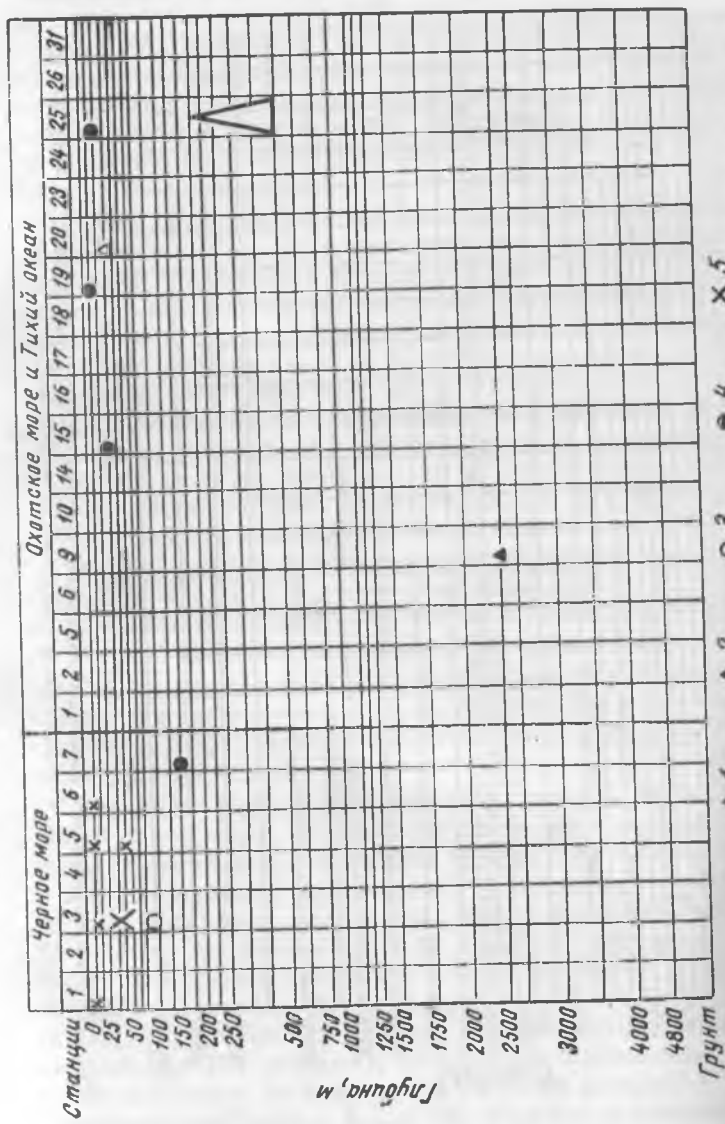


Рис. 18. Распространение штаммов *Rhodotorula glutinis* var. *rubescens* и *Rhodotorula pallida*: 1 — *Rhod. glutinis* var. *rubescens*, штамм А; 2 — то же, штамм В; 3 — то же, штамм С; 4 — то же, штамм Д; 5 — *Rhod. pallida*.

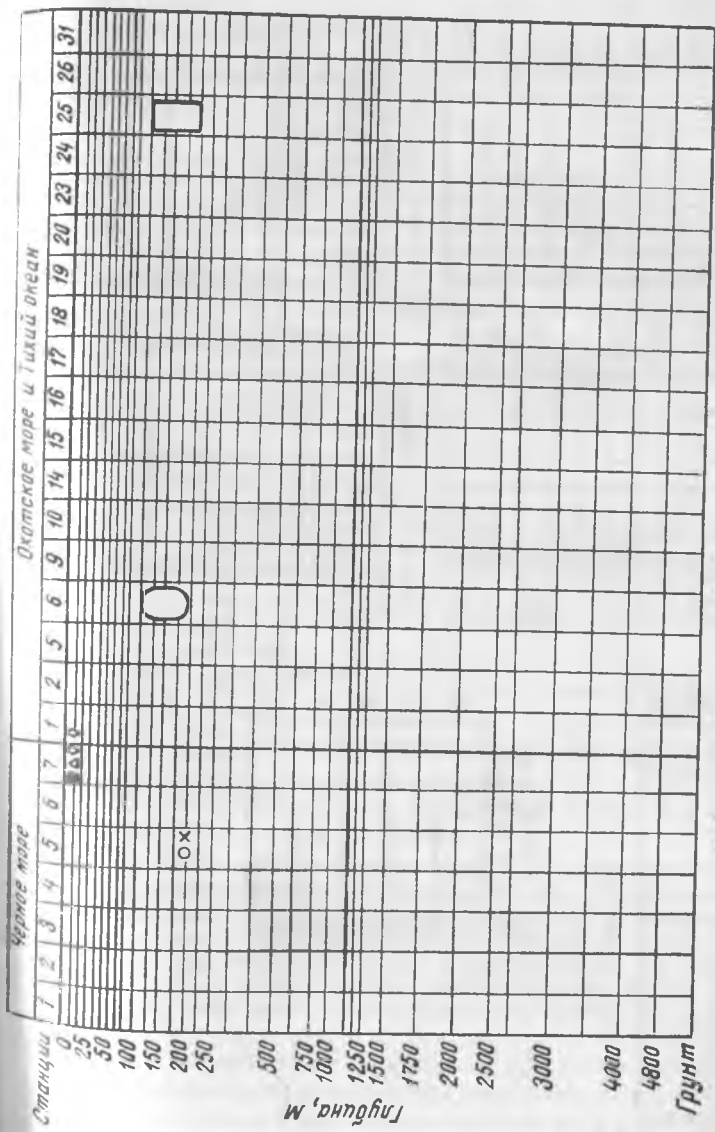
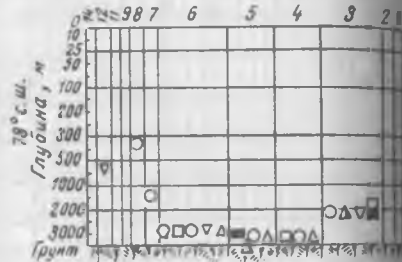
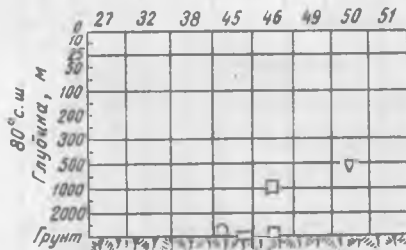
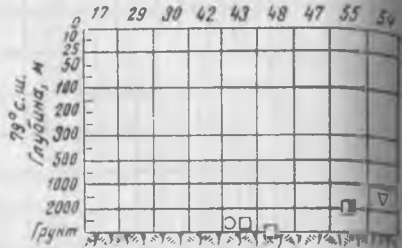
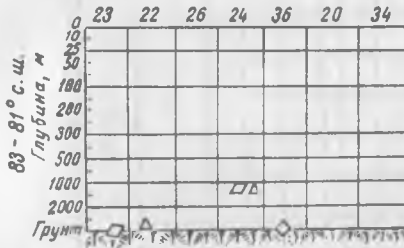
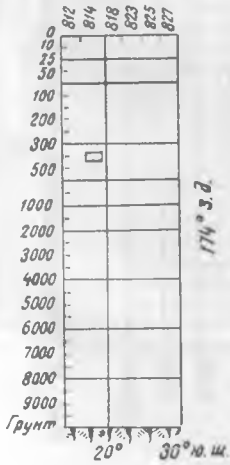


Рис. 19. Распространение различных штаммов *Rhodotorula colosiformis*: 1 — А; 2 — В; 3 — С; 4 — D; 5 — Е; 6 — F

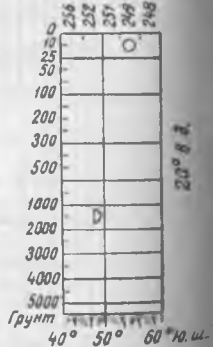
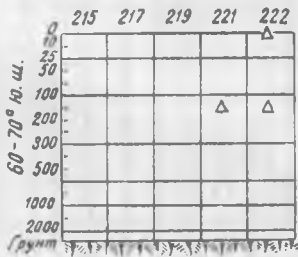
Гренландское море



Тихий океан



Индийский океан



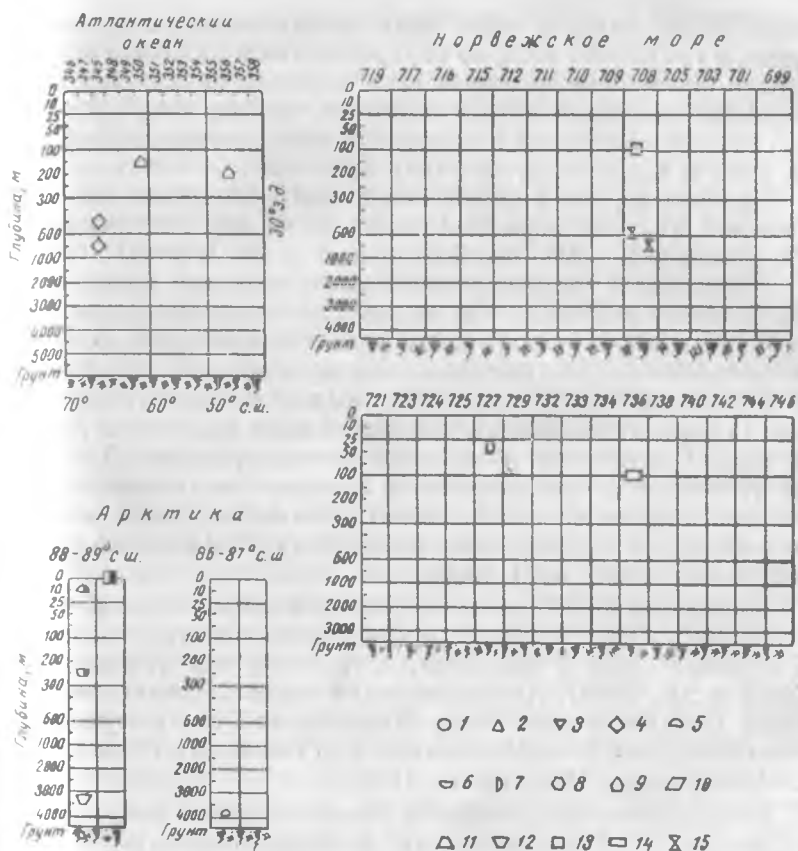


Рис. 20. Распространение дрожжевых организмов в Мировом океане: 1 — *Rhodotorula mucilaginosa*; 2 — *Rh. glutinis*; 3 — *Rh. glutinis* var. *rubescens*; 4 — *Rh. rubra*; 5 — *Torulopsis aerea*, разновидность А; 6 — *T. aerea*, разновидность В; 7 — *T. aerea*, разновидность С; 8 — *T. holmii*; 9 — *T. farnata*; 10 — *T. datilla*; 11 — *Sporobolomyces roseus*, разновидность А; 12 — *Sp. roseus*, разновидность В; 13 — *Debaryomyces rosei*; 14 — *Debar. globosus*; 15 — *Debar. guilliermondii* (Крисс и др., 1964)

Glycomyces, *Trichosporon*, *Pullularia*, *Cryptococcus*, *Rhodotorula*. Вид *Debaryomyces subglobosus* наиболее широко представлен как в воде, так и в различных органах рыб и внутренностях различных морских беспозвоночных (см. табл. 33, 34). Осо-

бенно часты находки этого вида во внутреннем содержимом губки, в придонной воде, во внутренностях и на чешуе рыб. Не найден он лишь во внутренностях морского паука. Вид *Trich. cutaneum* занимает второе место по частоте встречаемости. Его находки отмечены в придонной воде, во внутренностях рыб, на коже и чешуе рыб, на яйцах креветки.

Любопытно, что в общей коллекции выделенных штаммов дрожжей цветных форм было всего 10, из них 4 штамма вида *Rh. glutinis*, 2 — *Rh. mucilaginosa*, 3 — *Rh. texensis*.

Наибольшее видовое разнообразие отмечено среди родов *Trichosporon* и *Rhodotorula*, каждый из них представлен 4 видами, но преобладали таковые рода *Debaryomyces*, особенно *D. subglobosus*. Больше всего видов дрожжей, по данным R. Siepmann, W. Höhnk (1962), выделено из внутренностей рыб (4 вида, 14 штаммов), придонной воды на станции № 2237 (3 вида, 5 штаммов) и особенно из яиц креветок (6 видов). По 13 штаммов, объединенных в 3 вида, обнаружено во внутренностях губок и в воде, выжатой из губок; такие морские животные, как морской паук, морской огурец и морская звезда, содержали всего по 1 виду.

Коллекция из 62 штаммов дрожжей собрана во время экспедиции на Гренландское и Норвежское моря, в Северный Ледовитый океан и северную часть Атлантики (Крисс, 1955; Крисс и др., 1958). Авторы изучили видовой состав, включающий 12 видов, в том числе 3 вида рода *Debaryomyces*, 1 — *Sporobolomyces*, 4 — *Rhodotorula*, 4 — *Torulopsis* (Крисс и др., 1964; Кирикова, 1964; Крисс, 1976).

Распространение дрожжей в Мировом океане представлено на рисунке 20. Установлено, что наиболее широко в северных морях представлены виды *Debaryomyces roseus*, *T. aeria*, *Rh. mucilaginosa*. Самая большая частота встречаемости и максимальное разнообразие видов отмечено для Гренландского моря, где выделено 9 видов, преобладал из них *D. rosei*. Вид выделен на глубинах 2160, 3040, 2845, 2656, 1000, 2679, 2800 и 1907 м на 7 станциях, расположенных в различных частях моря. Вид *Rh. mucilaginosa* найден на 6 станциях Гренландского моря на больших глубинах ниже 2000 м и на средних от 100 до 500 м. Почти на каждой станции встречены штаммы *Rh. glutinis*, в основном на больших глубинах открытой части моря.

Вид *Torulopsis aeria* наиболее распространен среди аспоро-

генных дрожжей; выделен с разных глубин в Норвежском море, Индийском океане и в Центральной Арктике.

Дважды встречен вид рода *Sporobolomyces*, причем разновидность А обнаружена в иле Гренландского моря на глубине 3500 м, а В — в Северном Ледовитом океане на глубине 3400 м. Значительно беднее дрожжевой флорой Норвежское море, в котором обнаружено 4 вида, в том числе 3 вида рода *Debaryomyces*. Они были найдены на 3 станциях на глубинах 30, 100, 600 и 800 м.

Дрожжи северной части Атлантического океана, по А. Е. Криссу и др. (1964), Н. Н. Кириковой (1964), представлены 2 видами — *Rh. rubra* (выделен с глубины 150 м на ст. № 350) и *Torulopsis famata* (обнаружен на глубине 200 м на ст. № 356). В районе Северного полюса преобладал вид бесцветных дрожжей *T. aerea*, выделенный с глубины 250 и 3950 м.

В Гвинейском заливе (экваториальная часть Атлантического океана) выделено 75 штаммов дрожжей (Novozhilova, Ророва, 1969; Новожилова, Попова, 1973). Разнообразие дрожжевой флоры в этой части океана представлено 9 видами, причем половину коллекции составлял вид *Torulopsis famata* (рис. 21), особенно разновидность А. Распространение этого вида простиралось от поверхностных слоев воды до глубины 5000 м, особенно часто на глубинах 250—1500 м. Другие 3 вида бесцветных дрожжей — *T. aerea*, *T. candida* и *T. lipofera* — встречались редко (рис. 22). Цветные дрожжи в тропической Атлантике представлены 5 видами, один отнесен к роду *Sporobolomyces* (рис. 23).

Дрожжевое население Индийского океана (179 штаммов) изучено по 60 меридиану от 43° ю. ш. до 12° с. ш. (Fell, 1967). Оно представлено 25 видами, из них 19 встречались редко (рис. 24—28). Экологически автор разделил выделенные дрожжи на 3 группы: 1) виды, встречающиеся во всех изученных водах, к которым отнесены *Rh. rubra* и *C. atmosphaerica*; 2) виды, встречающиеся преимущественно в Красном море (*C. polymorpha* и *Rh. glutinis*); 3) *Spor. hispanicum*, *Spor. odorus* и *Candida tenuis*, найденные в северных водах; в южных широтах преобладали виды *Rh. crocea* и *Candida* sp. I. Самое широкое распространение в Индийском океане имели 2 вида — *C. atmosphaerica* и *Rh. rubra*, составляющие 46—47%. Второе место занимают виды *Candida* sp. I и *Spor. odorus* (33%), третье — *C. tenuis*, *Rh. glutinis*; остальные встреча-

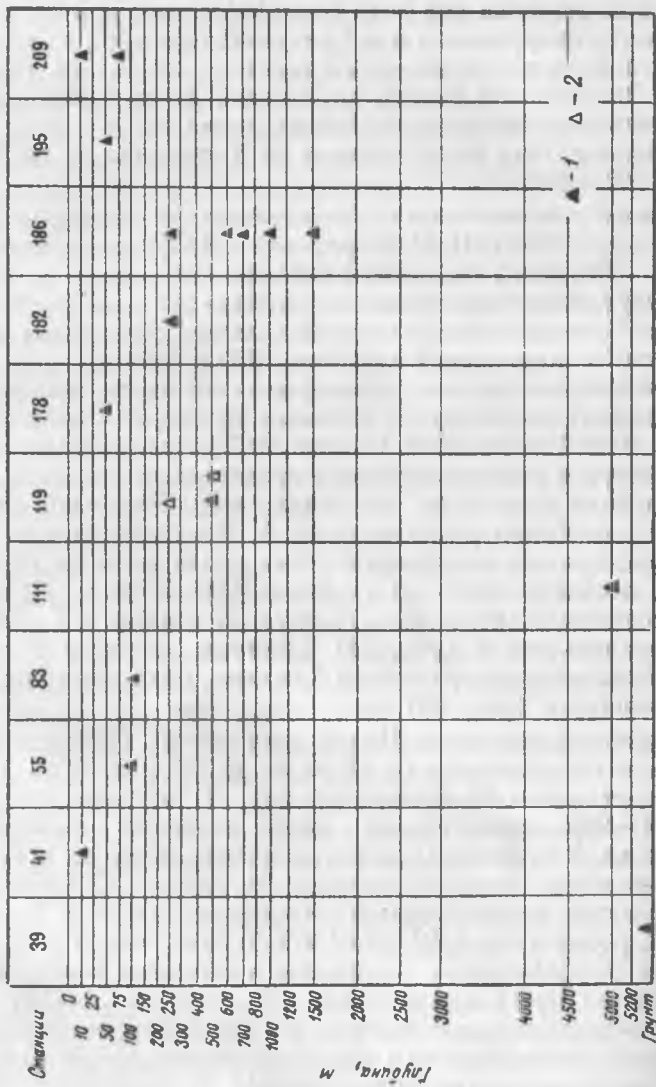


Рис. 21. Распространение штаммов А (1) и В (2) *Torgilopsis fatata* в Гвинейском заливе

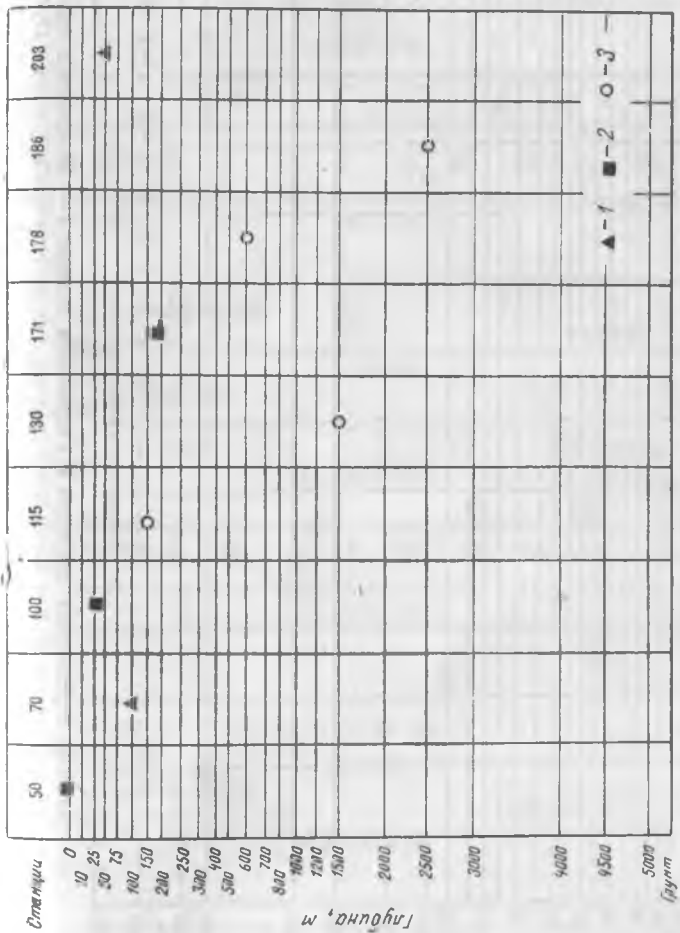


Рис. 22. Распространение штаммов *Torulopsis aerea*, D (1), *Torulopsis liprofera*, A (2), *Torulopsis candida* A (3) в Гвинейском заливе

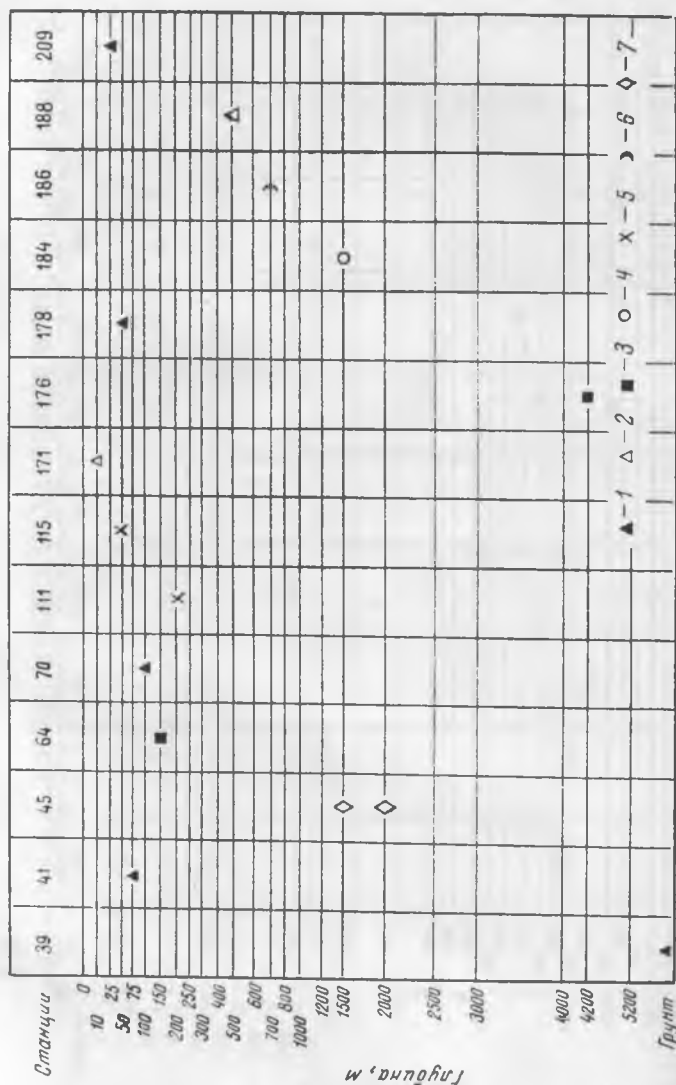


Рис. 23. Распространение окрашенных дрожжей в Гвинейском заливе: 1 — *Rhodotorula mucilaginosa*, штамм E; 2 — то же, штамм F; 3 — *Rhodotorula glutinis* var. *infirmitiata*, штамм D; 4 — *Rhodotorula colostri*, штамм D; 5 — *Sporobolomyces salmonicolor*, штамм A; 6 — *Rhodotorula rubra*; 7 — мутационные дрожжи

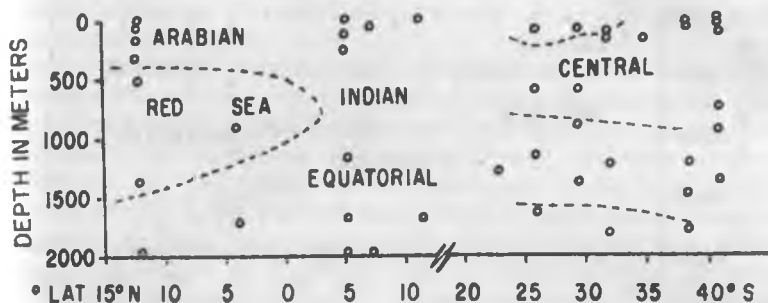


Рис. 24. Распределение *Candida atmospherica* в Индийском океане (по Fell, 1967)

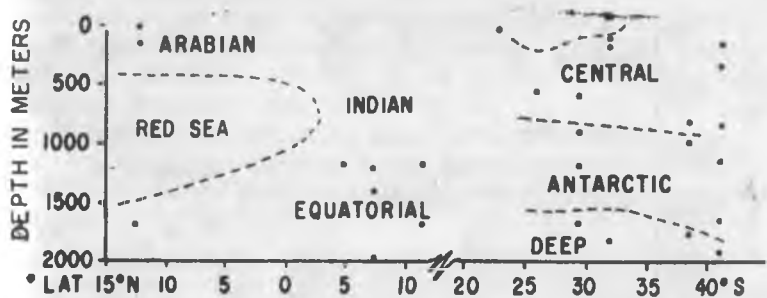


Рис. 25. Распределение *Candida polymorpha* в Индийском океане (по Fell, 1967)

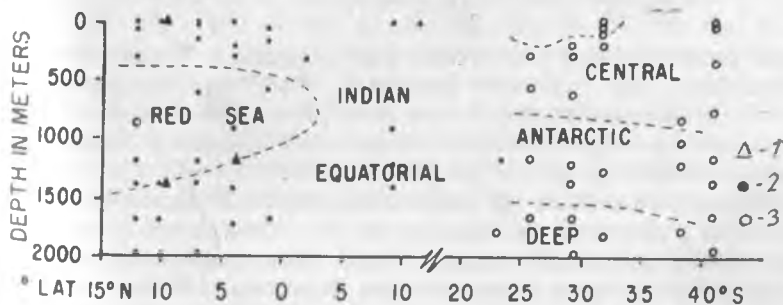


Рис. 26. Распределение дрожжей в Индийском океане: 1 — *Sporobolomyces hispanicus*; 2 — *Sp. odorus*; 3 — *Candida* sp. I (по Fell, 1967)

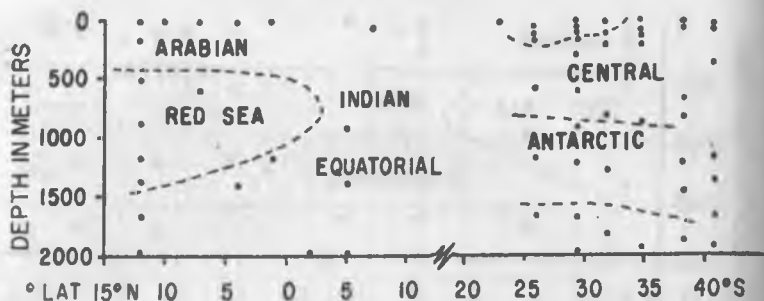


Рис. 27. Распределение *Rhodotorula rubra* в Индийском океане (по Fell, 1967)

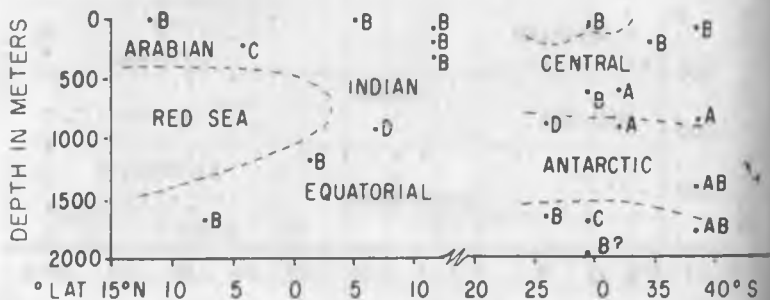


Рис. 28. Распределение дрожжей: A — *Rhodotorula crocea*; B — *Rh. glutinis*; C — *Rh. graminis*; D — *Rh. pallida* в Индийском океане (по Fell, 1967)

лись редко. С тела различных рыб выделены исключительно виды (12) рода *Candida* (около о. Маврикия), причем 3 из них — в пресных водах, 8 — в эстуарии и 6 — в море. Более наглядно распространение отдельных видов в Индийском океане представлено на рисунках 23—28.

Примерно в этом же районе Индийского океана изучали дрожжи участники экспедиции на э/с «Академик Курчатов». Дрожжи встречались редко, были обнаружены в основном в Аравийском море (Новожилова, Березина, 1976) и отнесены к виду *Rh. rubra*.

Аральское море. Изучение различных видов дрожжей в замкнутом, расположенном в аридной зоне, Аральском море

показало довольно большое их разнообразие — 24 вида и 40 разновидностей.

Видовой состав окрашенных дрожжей в Аральском море представлен 9 видами, включающими 36 разновидностей (см. табл. 27), среди которых наибольшее распространение имеют *Rhodotorula mucilaginoso*, *Rh. glutinis* var. *infirmitata*, *Rh. colostri*. Другие виды как окрашенных, так и бесцветных дрожжей встречались значительно реже и были представлены небольшим числом разновидностей. Среди бесцветных форм выделено 15 видов, но большая часть представлена небольшим числом разновидностей, встречающихся в единичных случаях на 3—4 станциях, за исключением *Cryptococcus luteolus* и *Torulopsis candida*, которые были найдены соответственно на 9 и 7 станциях.

Наибольшая частота встречаемости среди бесцветных дрожжей отмечена для вида *Cryptococcus luteolus*, обнаруженного на 9 станциях (№ 11, 20, 32, 39, 42, 52, 68, 86 и 95), и *Torulopsis candida* (№ 17, 28, 41, 52, 61, 93). На 3—4 станциях найдены такие виды, как *Torulopsis neoformans*, *T. fumata*, *Cryptococcus albidus*, тогда как *Cryptococcus neoformans* и *Trichosporon pullulans* были обнаружены лишь на 1 станции.

Окрашенные формы дрожжевых организмов в Аральском море представлены значительно шире. Например, различные штаммы вида *Rhodotorula glutinis* var. *infirmitata* встречались на многих станциях Малого и Большого морей (табл. 35). Широко представлены в море штаммы *Rhodotorula mucilaginoso*, которые были обнаружены на станциях № 2, 4, 12, 25, 29, 32, 38, 41, 42, 44, 47, 49, 51, 53, 54, 59, 60, 61, 63, 65, 78, 86, 93, 96. Особенно часто встречались разновидности F и H этого вида, тогда как штаммы B, F, K находились редко. На 6 станциях обнаружены штаммы видов *Rhodotorula colostri* и *Rh. aurea*. Другие виды цветных дрожжей, такие, как *Rhodotorula pallida*, *Rh. glutinis* var. *rubescens*, *Sporobolomyces salmonicolor* и *Spor. roseus*, встречались в небольшом количестве.

Если проанализировать видовое разнообразие дрожжей на отдельных участках моря, то вырисовывается интересная картина (см. табл. 35). На многих станциях глубоководной западной части и в открытом море наблюдается наибольшее разнообразие видов. Так, на станциях № 41, 54, 61, располо-

Частота встречаемости различных видов дрожжей в отдельных частях Аральского моря

Малое море																
2	4	11	12	13	16	17	18	20	25	28	29					
3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2					
Западный берег								Восточный берег								
31	32	33	42	44	47	56	78	49	58	59	68					
1	5	2	5	5	14	1	1	2	1	1	1					
Открытая часть																
38	39	40	41	50	51	52	53	54	55	60	61	63	65	75	77	86
2	1	1	5	2	4	4	2	5	1	1	5	2	1	1	1	2
Южный берег																
93	94	95	96	114												
3	1	1	1	1												

Примечание: Цифры обозначают число видов дрожжей, обнаруженных на станциях различных частей моря.

женных в самом центре моря, обнаружено по 5 видов дрожжей: *Torulopsis candida*, *T. famata*, *Rhodotorula glutinis* var. *infirmit-miniata*, *Rh. mucilaginosa* и *Sporobolomyces salmonicolor*. По 4 вида найдено на станциях № 51 и 52 (в открытой части моря). Станции № 32, 41, 42, 44, 47, 54, находящиеся в глубоководной части западного побережья моря, характеризуются большим разнообразием видов. Особенно выделяются станции № 26 и 47 (глубина 35 м), где видовое разнообразие дрожжей представлено 14 видами. Среди них были найдены виды *Torulopsis candida*, *T. minor*, *T. luteola*, *Trichosporon pullulans*, *Rhodotorula glutinis* var. *infirmit-miniata* (разновидности А, D, H), *Rh. glutinis* var. *rubescens*, *Rh. mucilaginosa* (разновидности С, Е, F, K), *Rh. colostri* (разновидности В, D, F), *Rh. aurea* и *Sporobolomyces salmonicolor*, т. е. преобладали окрашенные формы дрожжевых организмов.

Видовой состав дрожжей, выделенных из воды бухты
Большой Сарышиганак

Вид дрожжей	Разно- видность	Сезон выделения		
		весна	осень	зима
<i>Torulopsis candida</i> (Saito) Lod- der	A	+	+	+
<i>T. famata</i>		+	+	
<i>Rhodotorula glutinis</i> (Okunuci) Lodder	D G	+	+	+
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>rubescens</i> (Sai- to) Lodder	A		+	
<i>Rh. mucilaginosa</i> (Jörg.) Harri- son	F H J		+	
<i>Rh. pallida</i>		+	+	
<i>Rh. aurea</i> (Saito) Lodder	A C	+	+	
<i>Rh. colostri</i> (Castelli) Lodder	D		+	+

Малое море, восточная и южная части, отличается бедным видовым составом дрожжей. На большинстве станций в этих районах моря выделено по 1 виду и лишь на некоторых станциях — по 2—3.

Изучена смена видов дрожжей в бухте Большой Сарышиганак. В разные сроки в течение года в бухте выделено 8 видов и 11 разновидностей дрожжей, из них 2 отнесены к роду *Torulopsis* и 6 — к *Rhodotorula*. Как уже указывалось, в бухте Большой Сарышиганак дрожжи совсем не были обнаружены в августе, появились в сентябре, а наибольшее количество их отмечалось в весенние месяцы. Что касается распределения видов по сезонам, то наибольшее их разнообразие отмечено в пробах осеннего отбора, когда были обнаружены все 8 видов. Весной найдено 6 видов, а зимой — 4 (табл. 36).

Таким образом, осенью, когда происходит интенсивный сброс органического вещества в бухту, отмечалось наибольшее видовое разнообразие дрожжей. Количество же их значительно выше весной, чем осенью. Это, вероятно, связано с тем, что весной дрожжи меньше выедаются еще недостаточно развившимся в это время зоопланктоном.

Таблица 37

Количество определенных до вида культур (N), видов (S), соответствующие им индексы разнообразия (α) и ошибки (m_α) дрожжей некоторых морских водоемов

Водоем	N	S	$\alpha \pm m_\alpha$
Мировой океан	62	12	$5,0 \pm 0,83$
Атлантический океан	50	8	$3,0 \pm 0,62$
Черное море	325	14	$3,5 \pm 0,40$
Охотское море и Тихий океан	200	11	$2,2 \pm 0,35$
Аральское море	400	24	$7,0 \pm 0,65$
Озеро Балхаш	200	10	$2,0 \pm 0,33$
Рыбнское водохранилище	67	7	$2,0 \pm 0,24$

Дрожжевые организмы выделялись нами также в мелководной северо-восточной части моря, в устье р. Сырдарьи. Сюда относятся озера Кара-Терень и Джида, заливы Куйлюс, Карачелан и Баян. Некоторые из них сообщаются с морем. В этих водоемах выделено 8 видов и 12 разновидностей дрожжей.

Обобщая полученные данные по видовому составу дрожжей Аральского моря, следует отметить, что в этом замкнутом, окруженном пустыней водоеме наблюдается значительное разнообразие видового состава дрожжей. По количеству видов и разновидностей Аральское море превышает Черное, но значительно уступает шельфовым частям морей, например Бискайскому заливу, где было обнаружено 34 вида дрожжей (Fell а. о., 1960, 1963). Судя по индексам разнообразия и их ошибкам, рассчитанным нами для некоторых морей, Аральское море по многообразию видов занимает первое место после Бискайского залива (табл. 37).

В Каспийском море разнообразие дрожжей невелико: 8 видов и 23 разновидности (см. табл. 29), среди которых $\frac{2}{3}$ коллекции составляли цветные формы и $\frac{1}{3}$ — чисто-белые (Попова, Новожилова, 1976).

Форма клеток дрожжей в зависимости от вида была шаровидной, яйцевидной и эллипсоидной. Размеры клеток также различны: от 3 до 5 мк — у шаровидных, 1,5 — 3 мк в ширину и 10—15 мк в длину — у овальных форм.

В Каспийском море среди цветных дрожжей самый многочисленный и распространенный вид — *Rhodotorula rubra*. Он насчитывает 55 штаммов и 9 разновидностей. Ареал его распространения охватывает водную толщу 30 станций Северного, Среднего и Южного Каспия, причем разновидность F, состоящая из 23 штаммов, встречалась чаще других и была выделена на 17 станциях, находящихся в районе впадения рек Волги и Терека (№ 323, 440), вблизи островов Чечень, Жемчужный, Нефтяные Камни (№ 323, 460, 980), в восточном прибрежье, районе Бек-Таша (ст. № 852), Красноводска (№ 1045, 1046), а также на станциях открытого моря (№ 904/905, 988).

Вид *Rhodotorula rubra* и его разновидности обнаруживались на различных глубинах и в далеко отстоящих друг от друга частях моря. Например, разновидность F была встречена в поверхностных пробах воды Северного Каспия, в водной толще Среднего Каспия от поверхности до глубины 500 м и в Южном Каспии на глубине 117 м (ст. № 1051). Разновидности А и В найдены только в грунтах Северного Каспия.

Немногочисленными были разновидности С, Е, G, обнаруженные в воде восточной части Среднего Каспия (ст. № 631, 851) на глубине 20—25 м. Во всех трех частях моря от поверхности до 100 м найдены разновидности D, H, K.

На втором месте по распространенности оказались представители вида *Rhodotorula glutinis* var. *glutinis*. Его ареал ограничен в основном водными станциями Среднего и Южного Каспия до глубины 200 м и лишь 2 станциями в Северном Каспии. 6 штаммов вида *Sporobolomyces salmonicolor* распределены на 3 станциях водной толщи Северного Каспия (№ 23/24, 423, 440) на глубине 10 м и на той же глубине в прибрежье Среднего Каспия. (№ 852).

Бесцветные формы дрожжей в Каспийском море представлены меньшим количеством штаммов, однако видовое разнообразие их было выше, чем цветных. Наибольшая частота встречаемости среди бесцветных дрожжей отмечена для вида *Torulopsis candida*, обнаруженного на 14 станциях Среднего, Южного и Северного Каспия. Разновидность А этого вида была обнаружена в водной толще на глубине 28 м в районе Нефтяных Камней, тогда как разновидность В найдена в Среднем и Южном Каспии максимум до глубины 200 м.

Любопытно, что в районе Красноводской бухты (ст. № 1045/1046) на горизонтах от поверхности до 20 м были об-

наружены все 3 разновидности *T. candida*. Известно, что этот вид широко распространен в морских водоемах — Черном, Охотском и Аральском морях (Новожилова, 1955, 1973б).

Вид *Cryptococcus laurentii* var. *flavescens* представлен в Каспийском море 13 штаммами и включает 3 разновидности. Последние встречались преимущественно в водной толще Северного и Среднего Каспия, за исключением разновидности D, выделенной из воды и грунта Северного и Среднего Каспия (район Бек-Таша) и в открытой части Южного Каспия.

Разновидности C, D, H *Metschnikowia pulcherrima* были найдены в водной толще и грунте Северного Каспия на глубине 500 м (Средний Каспий) и на станции № 1043 в южной части моря. Кроме того, этот вид был широко представлен в районе о. Кулалы, где много водной растительности.

Известны многочисленные данные о богатстве дрожжевой флорой на поверхности водорослей. Так, I. Fell, N. Uden (1963) обнаружили в большом количестве дрожжи рода *Metschnikowia* на водорослях в Бискайском заливе. Многие формы дрожжей, приносимые реками в северную и западную части моря, оседают на богато представленную в дельтах рек растительность; восточная же часть моря, граничащая с пустыней, гораздо беднее дрожжами.

Штаммы вида *Cryptococcus albidus* var. *aerius* найдены в западном побережье Среднего и Южного Каспия, куда сбрасываются в больших количествах промышленные воды. Надо сказать, что этот вид редко встречается в морях. *Cryptococcus infirmo-miniatus* с его 3 разновидностями был встречен в водной толще Северного Каспия и на 2 станциях западного и восточного побережья Среднего Каспия.

Таким образом, в Каспийском море основные находки дрожжевых организмов приурочены к мелководным прибрежным станциям. Однако довольно часто встречаются дрожжи и в открытом море на больших глубинах (75, 100, 200 и 500 м). Например, *Rhodotorula rubra* и *Rh. glutinis* встречались одинаково часто как на прибрежных станциях (№ 460, 695, 834), так и в открытом море (№ 468, 904/905, 1042).

По разнообразию видов и разновидностей дрожжей Каспийское море в значительной мере отличается от мелководного Аральского и близко к океану. Частая повторяемость находок аспорогенных дрожжей в разных частях Каспийского моря,

ограниченность видового разнообразия и способность их размножаться в морской воде позволяют отнести дрожжи к истинным обитателям морской среды.

Пресные водоемы. Видовой состав и распространение дрожжей в пресных водоемах исследовались в ряде озер, водохранилищ, рек и рыбоводных прудов. Сведения по данному вопросу для пресных водоемов значительно беднее, чем по морским, однако по имеющимся материалам об этом можно составить некоторое представление.

В пресных водоемах описано около 80 видов, среди которых самыми распространенными были представители родов *Candida*, *Rhodotorula* и *Torulopsis*. В морских водоемах состав видов богаче. Достаточно сказать, что к настоящему времени в них описано около 150 видов (только *Candida* 51); значительно разнообразнее виды среди родов *Rhodotorula*, *Torulopsis*, *Debaryomyces*, *Trichosporon*, *Saccharomyces* и др.

В пресных водоемах совсем не выделено таких видов, как *Metschnikowiella zobellii*, *M. krissii*, *Trichosporon maritimum*, *Tr. atlanticum*, *Tr. infestans*, *C. atmosphaerica*, *C. polymorpha*, *C. marina* и *C. krusei*; значительно реже встречались представители рода *Debaryomyces*, особенно *D. rosei*, *D. subglobosus*, *Rh. marina*, *Rh. graminis*, *Rh. crocea*, *Sp. salmonicolor*, *T. torresii* и *T. maris*.

Замечено, что одни виды, такие, как *Candida guilliermondii*, *C. boidinii*, *C. mycoderma*, *C. intermedia*, *C. silvicola*, *Kloderia apiculata*, все виды *Pichia*, *Saccharomyces*, *T. rosei* и *Trichosporon capitatum* отмечены только в реках Садо, Тагус, Майами и некоторых реках Англии.

Другие виды, среди которых *C. pelliculosa*, *C. humicola*, *Cr. diffluens*, *Cr. gastricus*, *Cr. parapsilosis*, *Rh. pilimanae*, *Rh. graminis*, *T. molischiana*, *T. magnoliae*, обнаружены исключительно в озерах; и наконец, третьи, к числу которых относится большинство видов *Torulopsis* и *Rhodotorula*, с одинаковой частотой встречались в озерах, водохранилищах, реках и рыбоводных прудах.

Если сравнить разнообразие дрожжей в отдельно взятых водоемах, то среди водохранилищ первое место занимает Бухтарминское, где обнаружено 24 вида. Среди них преобладали *Rhodotorula* и *Torulopsis*, а также споровые *Debaryomyces* и *Hansenula*. В Усть-Каменогорском, Рыбинском, Ткибульском и Тбилисском водохранилищах (Розанова, Ново-

жиплова, 1958; Тютенькова, 1963; Якобашвили, 1963а, б, 1969) число видов не превышало 10. В основном в этих водохранилищах обитали аспорогенные дрожжи, а в водохранилищах Грузии в значительных количествах найдены черные. Большим разнообразием, по данным А. Г. Родиной (1960), отличались рыбноводные пруды на Северном Кавказе и в Латвийской ССР — 19 видов, в том числе 7 — *Rhodotorula* и 10 — *Torulopsis*. В этих прудах богато представлена водная растительность, на которой поселяются дрожжи. Кроме того, вероятно, часть дрожжевых клеток вносится в пруды с зеленым кормом, в результате создаются благоприятные условия (питание, рН, температура) для развития этих микроорганизмов.

Крайне бедны дрожжами высокогорные озера: в Рице (Грузия) обнаружено всего 4 вида (Якобашвили, 1965), в Севане (Гамбарян, 1968) — и того меньше.

В оз. Балхаш разнообразие дрожжей представлено небольшим (8) числом видов, но количество их велико. Та же картина в Байкале, где описано 3 вида и 7 разновидностей дрожжей, хотя они встречались довольно часто как в прибрежной, так и в открытой части озера. Известно, что в водоемах с высоким числом микроорганизмов, как правило, резко сокращается количество видов (Кузнецов, 1970).

Исключительно разнообразно дрожжевое население рек Португалии — Тагус и Садо (Taysi, Uden, 1964; Uden, 1967), представленное видами *Rhodotorula* (4) и *Candida* (3), а также оз. Мичиган (Hedrick a. o., 1964); в этом озере преобладали цветные формы, особенно *Rhodotorula mucilaginosa*, *Rh. glutinis*, *Cr. diffluens* и *Cr. albidus*, найденные на всех глубинах озера и во все сезоны. Большим разнообразием дрожжевого состава отличаются также р. Майами и оз. Эри.

Известно, что реки и озера Америки сильно загрязняются промышленными и бытовыми стоками. Об этом можно судить не только по количеству видов дрожжей, но и по их составу. Например, в этих водоемах обитают такие виды, как *Candida tropicalis*, *C. parapsilosis*, *C. albicans*, *Trichosporon cutaneum*, обычно обитающие на коже человека.

Таким образом, в пресных водоемах, как и в морских, преобладают приблизительно одни и те же виды; однако их количество и разнообразие выше в морях.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ДРОЖЖЕЙ И ИХ РОЛЬ В ВОДОЕМАХ

Материалы по экологии дрожжей, обитателей морей, океанов и пресных водоемов, еще далеко не полные (Lund, 1954, 1958; Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955; Uden, Fell, 1968; Meyers, Ahearn, 1974). По существу, имеются единичные сообщения о росте и размножении дрожжей в зависимости от гидрологических и биологических факторов. В частности, мало сведений о влиянии гидростатического давления на дрожжи, хотя последние встречаются на больших глубинах.

Многочисленная коллекция дрожжей была выделена нами (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955) из сероводородной области Черного моря, однако мы не знаем, какие концентрации сероводорода могут выдерживать дрожжи. Мало в литературе сведений о влиянии на водные дрожжи, особенно на морские, солености и температуры.

Большинство дрожжей — сапрофиты, т. е. растущие за счет готовых органических веществ, особенно углеводов. Однако известны и паразитические формы. В природе между дрожжами и другими микроорганизмами могут складываться антагонистические отношения, когда продукты метаболизма, особенно псевдомонасов и актиномицетов, угнетают развитие дрожжей. Любопытны взаимоотношения между дрожжами, беспозвоночными, водорослями и высшими растениями.

Значение микроорганизмов в жизни водоема, в том числе дрожжей, огромно. Они осуществляют минерализацию органических веществ, вследствие чего обогащают водоем биогенными элементами; способны к синтезу витаминов, органических веществ, а также являются источником пищи для планктонных и бентосных животных. Подтверждают все ска-

занное данные о биохимической активности дрожжей, обитающих в различных водоемах. Многие из них способны к протеолизу белков (разлагают белок желатины) и обладают амилолитическими свойствами.

Роль дрожжей в преобразовании органических и минеральных соединений

Часто дрожжи находятся в совместной культуре с целлюлозоразрушающими бактериями, причем дрожжи используют продукты разложения целлюлозы. Однако имеются сведения, что они могут использовать целлюлозу и ксилозу в качестве единственного источника углерода. В связи с этим представляют интерес так называемые нектарные дрожжи, обитающие на различных цветах и использующие в качестве источника питания сахара нектара. На цветах в изобилии встречаются виды аспорогенных дрожжей — *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Candida* и *Torulopsis* (Phaff a. o., 1966).

Изучение питания морских дрожжей, выделенных Г. А. Надсоном и Г. Бургвицем с поверхности водорослей (1931), показало, что они способны использовать многие сахара. Так, авторы выделили 5 штаммов белых *Torula* на среде с вытяжкой *Laminaria* sp. и 2% лактозы и 1 штамм — на среде с 2% мальтозы. 5 штаммов хорошо росли с 2% декстрозы, левулезы, сахарозы и значительно хуже — на среде с галактозой.

На способность к усвоению морскими дрожжами углеводов указывают Е. Lundström и В. Norrans (1968).

В 1955 г. I. V. Bhat и др. опубликовали детальные данные по избирательному питанию некоторых видов дрожжей, выделенных из морской воды Индийского океана, отнесенных к родам *Saccharomyces*, *Debaryomyces*, *Candida*, *Torulopsis*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus* и *Trichosporon*.

В эксперимент были взяты 80 источников углерода и 30 азота, а также 9 видов морских дрожжей, которые хорошо росли на средах, содержащих сахара, особенно *Rhodotorula mucilaginosa*. Этиловый спирт утилизировали 7 видов из 9. Все испытанные дрожжи росли на среде, содержащей пептон, солодовый экстракт, а также источники азота; только 3 вида (*Candida tropicalis*, *Rhodotorula mucilaginosa* и *Trichosporon* sp.) росли на всех 30 источниках азота. Азотнокислый натрий,

фосфорнокислый аммоний, хотя и находятся в морской воде, были утилизированы только 3 видами дрожжей.

Изучение коллекции дрожжей, выделенных из Черного, Охотского морей и Тихого океана, показало, что половина их оказалась способной к протеолизу белков желатины, активно использовала углеводы — глюкозу, сахарозу, мальтозу, левулезу, тогда как галактозу ассимилировали лишь 40% изученных культур, а лактозу — 29,3% (Новожилова, 1955). Из азотистых веществ наиболее активно дрожжи используют пептон, аспарагин, мочевины, сернокислый аммоний и хуже — азотно-кислый калий.

Широко распространен в водоемах процесс восстановления нитратов микроорганизмами, в том числе дрожжевыми. Основная масса дрожжей из Черного и Охотского морей и Тихого океана обладала способностью восстанавливать нитраты, причем многие из этих штаммов были обнаружены на больших глубинах, где содержание свободного кислорода незначительно (Новожилова, 1955).

50% культур аральских дрожжей восстанавливали нитраты до нитритов и 43% — до аммиака (Новожилова, 1973). На денитрифицирующую активность дрожжей указывают и другие авторы (Родина, 1950; Bhat, Kachwalla, 1955; Novo-zhilova, Porova, 1969).

Изученные штаммы дрожжей оз. Балхаш различаются между собой по биохимическим свойствам (Новожилова, 1973б). Из выделенных штаммов 13% были способны к гидролизу желатины, 19% сбраживали глюкозу и 9% — сахарозу. Большая часть культур усваивала глюкозу, сахарозу, маннозу, левулезу; лишь третья часть штаммов не усваивала лактозу и галактозу. Из источников азота азотнокислый калий использовал 33% штаммов и почти вся коллекция дрожжей усваивала сернокислый аммоний, аспарагин, мочевины и пептон. Многие штаммы дрожжей разлагали крахмал.

Изучение ассимиляции углерода штаммами дрожжей в опытах с 30 гексозами, пентозами, дисахаридами, трисахаридами, полиозами показало, что дрожжи в среднем ассимилировали 12,8% этих соединений, а морские виды — 19,2% (Uden, Fell, 1968).

Из коллекции культур, выделенных нами из Аральского моря, расщепление белков желатины наблюдалось у 17,5% исследованных штаммов. Эти же дрожжи хорошо усваивали

Таблица 38

Биохимическая активность дрожжей, выделенных в Аральском море, %

Разложение желатин	Усвоение источников азота					Усвоение источников углерода		
	пептона	аспарагина	мочевинны	(NH ₄) ₂ SO ₄	KNO ₃	глюкозы	сахарозы	мальтозы
17	100	100	100	100	47,5	100	100	95

					Мобилизация фосфатов		Денитрификация		Синтез витамина В ₁₂
маннита	левулезы	галактозы	лактозы	гидролиз крахмала	лецитина	Ca ₃ (PO ₄) ₂	до нитритов	до нитратов	
100	100	45	22,5	45	22,5	90	50	43	23,5

большинство гексоз и источников азота, значительно слабее — галактозу (45% культур), лактозу (22,5%) и азотнокислый калий — 47,5% (табл. 38). Амилолитическая способность отмечена у 45% исследованных культур.

Дрожжи, выделенные в различных районах Каспийского моря, также наделены рядом биохимических свойств. Из данных таблицы 39 видно, что протеолитическая активность наблюдалась у 27,2% штаммов дрожжей, исследованных в 1972 г. Все штаммы, выделенные в различные годы, усваивали органические (пептон, аспарагин) и неорганические соединения азота (мочевина, сернокислый аммоний). Азотнокислый калий изученные культуры использовали менее активно. Из коллекции дрожжевых культур, обнаруженных в 1972—1974 гг., лактозу как источник углерода усваивали 16,4—23,3% штаммов; глюкозу же, мальтозу, галактозу, маннозу и крахмал использовали все штаммы коллекции.

Исследования по биохимической активности дрожжей Каспийского моря подтверждают полученные нами ранее данные по внутриконтинентальным морям (Новожилова, 1955, 1973б).

Большого внимания заслуживает вопрос о способности микроорганизмов водоемов к мобилизации фосфатов. Эти

Количество дрожжевых микроорганизмов, обладающих биохимической активностью (Каспийское море), %

Год исследования	Разложение желатины	Усвоение источников азота				
		аспарагина	гептона	мочевины	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	KNO_3
1972	27,2	100	100	100	100	9,2
1973	2,7	100	100	100	100	38,2
1974	3,3	100	100	100	100	27,0

Усвоение источников углерода						Гидролиз крахмала
глюкозы	сахарозы	мальтозы	лактозы	галактозы	маннозы	
100	100	100	18,4	100	100	27,2
100	100	100	23,3	76,7	100	99,9
100	100	100	23,3	60,0	100	90,0

исследования были проведены А. Г. Салимовской-Родиной (1940), М. В. Мосевич, В. М. Данилевич (1955), Д. З. Гак (1959, 1967), А. Н. Илялетдиновым и Н. К. Гулой (1961), А. Н. Илялетдиновым (1966), Н. И. Якобашвили (1963а, б, 1969), Н. Л. Тютеньковой (1970б).

Как известно, запасы такого важного биогенного элемента, как фосфор, довольно велики, однако большая его часть находится в виде малодоступных труднорастворимых соединений. Мобилизацию фосфатов осуществляют разнообразные микроорганизмы, причем Д. З. Гак (1959) и А. Г. Родина (1965) даже выделяют специфическую группу так называемых фосфатмобилизующих бактерий. По мнению А. Н. Илялетдинова (1966), эта способность характерна для представителей различных систематических групп.

Исследований, связанных с изучением роли дрожжей в расщеплении трехкальцевого фосфата, немного. Так, Д. З. Гак (1959) определила ферментативную активность 6 штаммов дрожжевых грибов родов *Torulopsis*, *Rhodotorula* и *Schizosaccharomyces* и показала, что их активность варьировала от 0,16 до 1,3 мг P/л.

Эксперименты, поставленные на Ткибульском и Тбилиском водохранилищах Н. И. Якобашвили (1963а, 1969), пока-

зали, что расщепление фосфатов варьировало в пределах 0,18—0,43 мл Р/л. Максимальным этот показатель был для штаммов рода *Rhodotorula*. Однако цифры в опытах с дрожжами оказались гораздо ниже полученных Д. З. Гак (1959) в экспериментах с бактериями.

Активность растворения трехкальциевого фосфата у большинства штаммов дрожжей Бухтарминского водохранилища оказалась небольшой (Тютенькова, 1970б); высокой же активностью обладали представители *S. pulcherrima*, *Cr. neoformans*, *Z. californicus*. Они были и лучшими кислотообразователями.

Фосфатмобилизующая способность дрожжей, найденных в Аральском море, колебалась от 22,5% в случае разложения лецитина до 90% в опытах по расщеплению минерального фосфата; половина коллекции дрожжей расщепляла крахмал (Новожилова, 1973а, б)

Синтез витаминов дрожжами

С каждым годом расширяются исследования в поисках активных продуцентов различных веществ, в том числе витаминов. Однако работ экологического плана, связанных с изучением зависимости способности микроорганизмов к синтезу витамина В₁₂ от условий их обитания, в литературе мало. Между тем, экологические условия оказывают существенное влияние на жизнедеятельность и физиологическую активность микроорганизмов. Так, в работах В. В. Ковальского и С. В. Летуновой (1959) показано, что образование витамина В₁₂ иловой микрофлорой зависит от содержания кобальта в среде обитания, а также от типа почв (Бабак, 1964). Кроме того, известно, что дикие дрожжи более активно синтезируют витамины, чем культурные (Родина, 1950).

В литературе появились сведения о наличии витаминов в морской воде и подчеркивается роль микроорганизмов в их образовании (Тульчинская и др., 1966; Лебедева, Маркианович, 1972). При исследованиях в Тихом океане витамин В₁₂ был обнаружен в верхнем (100 м) горизонте, содержание его колебалось от 0,001 до 0,0025 мкг/л.

Способность к синтезу витамина В₁₂ 168 штаммами дрожжей из Бухтарминского и 29 — из Капчагайского водохрани-

лищ изучали Н. Л. Тютенькова (1968), Н. К. Гулая, Н. Л. Тютенькова (1972). Проведенные исследования показали, что 55,3% дрожжей обладали способностью синтезировать витамин В₁₂ в количестве 0,0001—0,762 мкг/мл среды, причем преобладали штаммы, синтезирующие сотые доли процента витамина. Наиболее продуктивными продуцентами витамина оказались виды *Debaryomyces hansenii*, *Torulopsis farata*, *Rhodotorula glutinis*, *Rh. mucilaginosa*. Вид *Cryptococcus luteolus* не образовывал витамин. Установлено, что в прибрежной зоне и в грунтах, особенно в серых, выше число высокопродуктивных штаммов по сравнению с открытым водохранилищем. Одновременно изучалась способность дрожжей к синтезу всего комплекса витаминов группы В. Показано, что дрожжи чаще всего синтезируют биотин (79,8%) и реже — инозит (30,7%).

В Аральском море 23,5% обнаруженных культур дрожжей обладали способностью к синтезу витамина В₁₂, причем 3% из них образовывали его в значительных количествах — 0,01—0,8 г/л (Новожилова, 1973б).

Таким образом, водные дрожжи обладают высокой биохимической активностью, участвуя в преобразовании и синтезе органических и минеральных соединений.

Галофильные свойства дрожжей

Одной из характерных особенностей микроорганизмов, в том числе дрожжей, является способность размножаться и проявлять жизнедеятельность в широких пределах солевой концентрации. По этому признаку микроорганизмы морских и соленых водоемов представлены солелюбивыми и солеустойчивыми группами. Их принято называть галофилами — термин впервые предложен В. Elasari-Volcani (1940).

Наиболее обстоятельный обзор по галофилии приводит N. Larsen (1962). Автор делит солелюбивые бактерии на слабых галофилов, растущих при 2—5% соли в среде, умеренных галофилов, требующих 5—20% поваренной соли, и экстремальных галофилов, развивающихся только при 20—30% содержании соли.

Жизнеспособную гетеротрофную микрофлору в Мертвом море обнаружил В. Elasari-Volcani (1940). Он описал ряд видов, растущих в среде с 15% соли. По подсчетам J. Brisou и

F. Denis (1969), в настоящее время имеется 76 видов крайне галофильных бактерий.

Солетолерантность 2500 штаммов гетеротрофных бактерий, выделенных из открытых районов океана, определили А. Е. Крисс и др. (1964). Все штаммы высевали на среду без соли и на среду с 3% морской соли. Опыты четко показали, что практически все штаммы росли с 3% соли в среде; около 63% штаммов оказались галофилами, которые не росли или давали слабый рост на среде, не содержащей морской соли. Авторы приводят также данные о количестве галофилов в отдельных районах Мирового океана. Так, в морях Антарктики и в Индийском океане процентное содержание галофилов колебалось от 53 до 92; чуть меньше их в экваториально-тропической зоне Атлантического океана и в Норвежском море. Однако на севере Атлантики и в Гренландском море процент галофилов был довольно низким — 21—23. По мнению исследователей, такое явление объясняется влиянием восточно-гренландского течения, которое несет несколько опресненные воды Северного Ледовитого океана.

D. Pratt и G. Waddell (1959) также указывали на возможность адаптации морских бактерий к поваренной соли. Рост многих морских штаммов угнетался при концентрации соли в среде меньше 1,5 и выше 5%.

Подробные исследования видового состава бактерий и дрожжей залива Кара-Богаз-Гол проведены О. Е. Тимук и И. Н. Мицкевич (1970), О. Е. Тимук и И. Е. Мишустинной (1971), О. Е. Тимук (1972, 1974). К облигатным галофилам отнесены *Vac. salinus*, *Pseudomonas salinaria*.

Среди 110 штаммов микроорганизмов, выделенных в соленых озерах Казахстана, подавляющее большинство получено на мясо-пептонном агаре, содержащем 5—15% соли (Новожилова, Фролова, 1975). Авторы описали 22 вида микроорганизмов, среди которых обнаружены типичные галофилы, например *Bacterium halophilum*, обнаруженный на среде с 8, 12, 15% соли. Среди дрожжей, так же как и среди бактерий, различают облигатных и слабых галофилов. (Norikrans, 1966a, 1968; Ito, Takada, 1976). N. Uden и J. W. Fell (1968) делят дрожжи на 3 экологические группы: 1) облигатные морские формы, существование которых зависит от специфических морских факторов; 2) факультативные морские фор-

мы; 3) неморские формы, не способные к жизни в морских условиях.

В отношении влияния поваренной соли многие исследователи сходятся на том, что для большинства видов она не является лимитирующим фактором, и многие дрожжи могут расти при высоких ее концентрациях в среде. Мало сведений относительно влияния на дрожжи отдельных ионов. Впервые солетолерантные варианты дрожжей, отнесенные к *Endomyces vernalis*, обнаружил в воде Атлантического океана В. Fischer (1894).

В рапе и грязи одесских лиманов в числе солелюбивых микроорганизмов сообщается о розовых дрожжах (Зильберберг, Вейнберг, 1898). Одними из первых исследователей дрожжей в морских водах были Г. А. Надсон и Г. Бургвиц (1931), которые изучали помимо количества физиологию дрожжей, в частности питание. По данным авторов, все культуры росли на средах с 3% поваренной соли, причем окрашенные виды интенсивно образовывали пигмент на средах, приготовленных на морской воде.

Н. J. Phaff и др. (1952) изучали отношение дрожжей, выделенных с креветок, к различным концентрациям поваренной соли. В опытах были использованы следующие концентрации: 8,3; 9,8; 12; 13,4; 14,7 и 16%. Штаммы таких видов как *Rh. glutinis*, *Rh. mucilaginoso*, *Rh. peneaus*, *Trichosporon lodderii*, *Trich. diddensii*, *Candida guilliermondii* и *C. parapsilosis*, одинаково хорошо росли на средах, содержащих как 8,3, так и 14,7 и даже 16% поваренной соли. Совсем не росли на среде, содержащей 8,3% соли, виды *Torulopsis aeria*, *T. glabrata*, *Hansenula californica*, *Rhodotorula marina*, *Trichosporon cutaneum*. I. V. Bhat и др. (1955) изучали также толерантность к поваренной соли и фосфатам для 37 морских и 10 почвенных дрожжей. Основная среда состояла из различных минеральных элементов, источника углерода и дрожжевой воды.

Показано, что морские дрожжи хорошо росли при концентрации соли 9—21%, приблизительно та же концентрация была в среде для почвенных форм. Что касается фосфатов, то рост морских форм дрожжей лимитировался 16—18%, а наземных — 13—14%. *Debaryomyces nicotiana*, *D. subglobosus*, *Candida guilliermondii* и *Torulopsis famata* из морских областей наиболее толерантны к поваренной соли и выдерживали 21% соли.

Большое число физиологических исследований с морскими дрожжами было проведено D. G. Ahearn и др. (1960). Действие различных концентраций поваренной соли на дыхание и ферментационную способность клетки были определены для видов *Debaryomyces hansenii*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Cryptococcus albidus* и *Candida zeylonoides*, выделенных из морской воды (Norkrans, 1966a). Все указанные штаммы обладали одинаковой ферментационной активностью при содержании поваренной соли в питательной среде от 0 до 4%. Дальнейшее увеличение ее концентрации уменьшало образование CO_2 при брожении. Однако такой вид, как *D. hansenii*, более вынослив к содержанию поваренной соли в среде и проявляет бродильную активность при ее концентрации 10—24%. Дыхательная активность для видов *S. cerevisiae* и *Cr. albidus* (Norkrans, 1966a) в значительной мере снижается при 16% соли.

Замечено, что содержание калия выше у галотолерантного вида дрожжей *D. hansenii*, но уменьшается с увеличением концентрации ионов натрия в растворе.

Высокой толерантностью обладают также представители родов дрожжей *Pichia* и *Candida*, выделенных из морской воды и внутренностей морских рыб (Ross, Morris, 1965; Norkrans, 1966).

Дрожжи из северной части Тихого океана и Берингова моря изучались на приспособляемость к солености, pH и температуре среды, причем морские формы сравнивались с наземными (Sinano, 1962). Установлены различия в росте между морскими и сухопутными штаммами на среде с соленостью 0—5%, морские виды росли, естественно, лучше, чем сухопутные, на среде с 7—9% соли. Не наблюдалось существенных различий в росте дрожжей при низких значениях кислотности (pH 2) и высоких (от 4 до 12).

К морским отнесено 46 штаммов, в том числе перечисленные виды родов *Rhodotorula*, *Torulopsis*, *Cryptococcus*, а также *Saccharomyces fructum*, *Sporobolomyces salmonicolor*, *Candida reukaufii* и к сухопутным (наземным) — 7 штаммов: *Sacch. cerevisiae*, *S. marxianus*, *Torula utilis*, *Hansenula anomala*, *Schizosacch. japonicus*, *Torulasporea delbruckii* и *Pichia membranaefaciensis*.

У 138 культур дрожжей, выделенных японскими исследователями из ила, морского планктона и водорослей, изучали ха-

ракти роста при разных концентрациях в морской воде пептона, поваренной соли, при неодинаковых температурах (Suchigo, Tomiyasi, 1964a). Эксперименты проводились при концентрации поваренной соли 5, 10, 15, 20%. Культуры инкубировали 10 дней с 5, 10% и 20 дней — 15, 20% соли при $t=20^{\circ}$.

Опыты показали, что 3 культуры были способны расти на среде, содержащей 20% и 8 культур — при 15% соли. Высокой солетолерантностью обладали виды *Torulopsis famata* и *Candida parapsilosis* var. *intermedia*, причем культуры сохраняли эту способность в течение 10 лет. Они были выделены из морских водорослей. Характерно, что такой высокой солетолерантностью не обладали культуры дрожжей, выделенные из планктона. Авторы в опытах с добавлением 3% соли и без него отмечали, что большинство культур лучше росли в среде без соли; причем виды родов *Torulopsis* и *Candida* оказались более галофильными, чем *Cryptococcus* и *Rhodotorula*. Однако в бессолевой среде культуры дрожжей не были способны к образованию псевдомицелия. Представители родов *Saccharomyces*, *Rhodotorula* и *Cryptococcus* не росли на средах, содержащих NaCl выше 5%. Большая часть видов *Candida*, *Torulopsis* и *Trichosporon* выдерживала до 10—12% соли в среде.

Среди галофильной микрофлоры залива Кара-Богаз-Гол, имеющего высокую минерализацию рапы, 5% составляли дрожжи из родов *Rhodotorula* и *Cryptococcus* (Тимук, 1972, 1974). Они выдерживали до 10—15% поваренной или озерной соли.

Дрожжи рода *Rhodotorula* нами обнаружены в озерах Казахстана с высокой минерализацией рапы (Новожилова, Фролова, 1975). Большинство исследователей считают, что морские микроорганизмы относятся к слабым галофилам. Однако японские исследователи (Goto с. а., 1972) установили, что различные виды дрожжей, выделенные на 15 станциях в Тихом океане, выдерживают соли до 21% в среде. По этому признаку дрожжи были разбиты на 3 группы: первую группу, выдерживающую до 21%, составляют виды *D. hansenii*, *C. diddensii*, ко второй группе отнесены виды *T. candida*, выделенные в Тихом океане и заливе; они росли максимум при 15% соли. Третья группа объединила большинство видов дрожжей, растущих при 9% содержании соли в среде (*Rhodotorula*, кроме *Rh. marina*, который рос при 12% соли). Почти все штаммы

хорошо росли в средах, приготовленных на морской воде, или с 2—5% соли.

Способность роста различных видов дрожжей, выделенных из рек Садо и Тагус, при различных концентрациях поваренной соли изучал N. Uden (1967). Автор показал, что дрожжи выдерживали соленость среды до 25% (табл. 40).

Таблица 40

Солеотолерантность видов дрожжей, выделенных из эстуария и моря (Uden, 1967)

Вид дрожжей	Кол-во испытанных штаммов	Максимум соли в сре- де, где ро- сли дрож- жи, %
Эстуарии		
<i>Candida intermedia</i>	7	9—11
<i>C. krusei</i>	19	7—10
<i>C. astenulata</i>	5	10—11
<i>C. mycoderma</i>	8	5—9
<i>C. zeylanoides</i>	7	11—12
Эстуарии и море		
<i>C. guilliermondii</i>	18	10—15
<i>C. pulcherrima</i>	16	9—13
<i>Torulopsis jamata</i>	11	17—24
<i>T. candida</i>	7	13—19
Море		
<i>Metschnikowia zobelia</i>	12	12—18
<i>M. krisii</i>	4	11—14
<i>T. haemulonii</i>	2	24—25
<i>T. torresii</i>	1	16—17
<i>T. maris</i>	1	10—11
<i>C. marina</i>	1	12—13

Максимальное количество поваренной соли (17—25%) в среде выдерживали такие виды, как *T. jamata*, *T. candida*, выделенные в эстуарии, а также *T. haemulonii*, *T. forresii* — из морской воды с меньшим содержанием соли (3—10%). Установлено, что все виды, за исключением *Cryptococcus infirmo-miniatu*s, выдерживают высокие концентрации (до 15%) соли.

Виды дрожжей из Каспийского моря, хорошо растущие на среде с различными концентрациями поваренной соли

Вид дрожжей	Количество штаммов	Содержание соли в среде, %						
		1	3	5	10	15	25	35
<i>Rhodotorula rubra</i>	55	55	47	46	38	36	29	21
<i>Rh. glutinis</i> var. <i>glutinis</i>	19	19	17	18	18	17	15	10
<i>Rh. aurantiacus</i>	6	6	6	5	5	5	4	2
<i>Torulopsis candida</i>	15	15	15	15	15	15	13	5
<i>Metschnikowia pulcherrima</i>	8	8	8	8	8	8	6	2
<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>flavescens</i>	13	13	11	11	11	10	8	4
<i>Cr. albidus</i> var. <i>aerius</i>	2	2	2	2	2	2	1	0
<i>Cr. infirmo-miniatus</i>	4	4	4	4	1	1	1	0

Выделенные нами из Каспийского моря штаммы дрожжей испытаны на солетолерантность, для чего были посеяны на сусло-агар с различным содержанием хлористого натрия (табл. 41).

Установлено, что дрожжевые культуры солелюбивы, почти все растут на сусло-агаре, содержащем от 1 до 35% поваренной соли, но рост культур на средах с высоким содержанием соли (20—35%) был более замедленным. Широко распространенные в морях и океанах *Rhodotorula rubra*, *Rh. glutinis*, *Rh. aurantiacus*, *Torulopsis candida* и другие растут в среде при 25% содержании NaCl. Приблизительно 50% штаммов этих видов хорошо росли на среде с 35% поваренной соли.

Таким образом, морские дрожжи легко адаптируются к высоким концентрациям поваренной соли и многие из них являются строгими галофилами, что согласуется с данными ряда исследователей (Goto e. a., 1972; Тимук, 1974).

Отношение дрожжей к температуре

Температура является следующим экологическим фактором, влияние которого испытывают водные дрожжи.

Большая часть сведений этого раздела будет касаться дрожжей, растущих при повышенных температурах. Основная

масса дрожжей выделена при $t=27-30^{\circ}$. Однако В. Fischer (1894), изучая дрожжи поверхностного слоя воды Атлантического океана, нашел, что они могли расти при 2° , но лучший рост отмечен при 12° .

Изучено отношение морских дрожжей к температуре 0, 2,5, 5, 10, 14, 19, 32, 38, 41,5 и 46° (Phaff а. о., 1952). Были использованы штаммы, выделенные из креветок. *Rhod. marina*— типичный представитель морских дрожжей, рос при t от 5 до 32° ; *Rh. texensis* — при t 38° . Оба вида *Trichosporon*, как и большинство *Rhodotorula*, были температуротолерантными и росли при 38 и $41,5^{\circ}$. Самая низкая температура, при которой наблюдался рост этих видов — 10° . *Candida parapsilosis* жили в условиях широкого колебания температуры от 5 до 41° ; *Hansenula californica*, подобно *Rhod. marina*, — от 5 до 30° ; *T. albidus* и *T. aeria* — от 2,5 до 32° .

При изучении дрожжевой флоры, выделенной в прибрежной зоне Атлантического океана близ Флориды, описан вид *Torulopsis haemulonii* n. sp., встречающийся в большом количестве во внутренностях рыбы *Haemulon sciurus* Shaw. (Uden, Kolipinski, 1962). Дается описание вида, который выдерживает температуру до $38-39^{\circ}$.

Интересные данные, касающиеся способности дрожжей жить при высоких температурах, получены исследователями из Португалии (Taysi, Uden, 1964). При $37-38^{\circ}$ могли расти такие виды, как *C. lambica* и *C. silvicola*. Виды *Candida albicans*, *C. krusei*, *C. tropicalis* и *T. glabrata*, выделенные из воды в Бискайском заливе и Индийском океане, росли при $41-46^{\circ}$. Авторы полагают, что последние виды, вероятно, попадают в море от человека и теплокровных животных. Во всяком случае, эти виды почти не встречались в Северной Атлантике и Тихом океане.

Изучение влияния различных температур на морские штаммы дрожжей японскими исследователями показало, что среди 11 культур *C. tropicalis*, выделенных из морских субстратов летом, 5 могли расти при 41° . Все культуры, изолированные зимой, не росли при 38° , а при 5° росли слабо или совсем не росли летние штаммы (Suehigo, Tomiyasi, 1964). Большинство культур хорошо развивались при $5-30^{\circ}$, а *C. parapsilosis* (3 штамма), *C. albicans* (1 штамм), *C. guilliermondii* (1 штамм), *T. inconspicua* (4 штамма) — при 38° , и около 35% испытанных культур, в основном рода *Candida*, — при 35° .

Наблюдается тенденция к задержке роста при высокой температуре (37°) у морских штаммов дрожжей по сравнению с сухопутными (Sinapo, 1962).

Максимум температуры, при которой наблюдался рост большинства дрожжей, выделенных японскими исследователями (Goto a. o., 1972, 1974; Yamasato a. o., 1974) из Тихого океана, был равен 34°, за исключением *Rh. rubra*, который развивался при 37°. Все штаммы росли и при низких температурах — 4—6°, а 3 штамма — даже при 0°. Авторы отмечают различия в отношении действия температур не только для отдельных видов, но и штаммов.

Изучено также влияние гидростатического давления на эти же дрожжи. К первой группе отнесены *Torulopsis candida*, *C. krissii* и 3 штамма из *Rhodotorula*, которые росли при давлении 400—500 атм. Ко второй группе причислены дрожжи, выделенные из воды на глубине от 0 до 400 м и дававшие рост при 300—400 атм. Сюда отнесен вид *D. hansenii*. Остальные выдерживали давление 200—300 атм. Однако авторы отмечают, что не могли обнаружить четкой связи между характером роста при той или иной величине давления и глубиной, с которой был выделен испытуемый штамм. Изучение тихоокеанских штаммов дрожжей по отношению к рН показало, что все штаммы росли при рН, равной 3,2—2,6. Так же хорошо они росли при высоких значениях рН морской воды, равном 8,0 (Goto a. o., 1972, 1974). Слабо, но росли 10 штаммов дрожжей при рН 8,6, за исключением *D. hansenii*, который хорошо рос на среде, имеющей сильно щелочные условия (рН 8,6). Из 118 культур дрожжей родов *Candida*, *Cryptococcus*, *Pichia*, выделенных с гниющих кактусов, из почвы из-под кактусов, из дрозофил, обитающих на большинстве видов кактусов Южной Аризоны и Северной Мексики (Miller a. o., 1974), были небродящие, они не ассимилировали нитраты и слабо усваивали углеводы, но росли при 37°, а некоторые — при 42—45°.

Из пресных, речных, эстуарных и морских вод прибрежной полосы Коннектикута выделено 209 штаммов дрожжей (Buck, 1975) на средах с добавками хлорамфеникола при 27 и 37°. Доминирующими были роды *Torulopsis* (особенно вид *T. candida*) и *Candida*. *Cryptococcus*, *Trichosporon* и *Kloeckera* встречались значительно реже. Частота встречаемости рода *Torulopsis* в пресных водах при 20° составляла 17, при 37° — 43% (табл. 42). В эстуарных водах находки этого рода при обеих

Таблица 42

Бесцветные дрожжи, изолированные при 20 и 37° из разных вод (Buck, 1975), % от общего числа штаммов

Вид дрожжей	Пресные воды		Эстуарные воды		Морские воды	
	20°	37°	20°	37°	20°	37°
<i>Torulopsis</i>	17	43	54	55	41	74
<i>Candida</i>	43	55	31	34	29	26
<i>Cryptococcus</i>	11	0	15	0	26	0
<i>Trichosporon</i>	17	0	0	3	0	0
Споровые дрожжи	6	0	0	8	3	0
<i>Kloeckera</i>	6	3	0	0	0	0

температурах немного отличались друг от друга, а в морских водах частота встречаемости этого рода при 37° была выше почти в 2 раза. Представители рода *Candida* в одинаковой степени относились к исследованным температурам, и частота находок была приблизительно одинаковой, особенно в эстуарных и морских водах. Представители остальных родов чаще выделялись из вод при температуре 20°.

Способность дрожжей окислять нефть и нефтепродукты

Нефтепродукты относятся к наиболее широко распространенным загрязнениям морских водоемов. В процессах распада нефти, попавшей в водоем, наряду с физико-химическими факторами большую роль играют микроорганизмы (Розанова, 1967; Нестерова и др., 1977). Они повсеместны в озерах, реках, водохранилищах, в сточных водах нефтеперерабатывающих предприятий, в морях и океанах.

Изучение распространения нефтеокисляющих микроорганизмов непосредственно в водоеме может указывать на потенциальную способность их к окислению нефти и нефтепродуктов, а следовательно, скорости самоочищения вод в морских и пресных водоемах (Мионов, Кучеренко, 1972). Распространение бактерий, окисляющих углеводороды в озерах, изучали С. И. Кузнецов (1947), в реках и водохранилищах — А. А. Ворошилова, Е. В. Дианова (1952), М. В. Мосевич (1957), И. Н. Дзюбан (1958, 1959, 1963), Г. Л. Марголина (1967, 1974), Н. А. Гавришева (1969), Г. Н. Соловых (1970), Т. В. Коронел-

ли, В. Е. Голиббет (1975), а в сточных водах нефтеперерабатывающих заводов — Н. Д. Иерусалимский и др. (1965). Первой работой, широко и многосторонне освещающей распространение и роль в морской воде бактерий, способных разлагать углеводороды самого различного состава и строения, была работа С. Е. Zo Bell и D. O. Anderson (1936). Авторы показали широкое распространение этих бактерий до глубины 11 000 м, а процессы окисления углеводородов могут идти в аэробных и анаэробных условиях. Выделенные из морской воды и илов микроорганизмы, отнесенные к родам *Actinomyces*, *Micromonospora*, *Mycobacterium* и *Pseudomonas*, окисляли сырую нефть и продукты ее переработки (Zo Bell а. о., 1943).

Роль морских микроорганизмов в окислении нефти и нефтепродуктов подчеркивают многие авторы (Zo Bell, 1950; Zo Bell, Prokop, 1966; Le Petit, Barthelemy, 1968; Miget а. о., 1969; Ильинский и др., 1977). Микрофлора бактерионейстона значительно богаче и активнее по отношению к нефти (Цыбань, 1976; Цыбань и др., 1977). Грамотрицательные бактерии, разлагающие парафин, были выделены из воды Средиземного моря (Konovalchikoff-Mazoyer, Senez, 1956).

Бактерии, использующие углеводороды нефти, составляли до 50% популяции гетеротрофов в районах, сильно загрязненных нефтью в Северной Атлантике (Mulkins-Phillips, Stewart, 1974). Среди углеводородоокисляющих бактерий были виды родов *Nocardia*, *Pseudomonas*, *Flavobacter*, *Vibrio* и *Achromobacter*. Еще шире представлены бактерии, окисляющие нефтепродукты, в водах залива Аляски (Цыбань, 1976), среди которых находились микобактерии, микрококки, хромобактерии, споровые и бесспоровые палочки и псевдомонасы.

Обширные исследования по распространению и видовому составу нефтеокисляющих бактерий в Черном море в связи с его загрязнением нефтяными отходами проведены О. Г. Мироновым (1971). Из огромной коллекции выделенных в море микроорганизмов в среде с нефтью выросло в среднем 40—60% культур. Самыми многочисленными по числу видов были роды *Bacterium* и *Pseudobacterium*, а по числу штаммов — *Pseudomonas sinuosa* и *Ps. furcosum*.

В донных осадках юго-западной оконечности Черного моря также была обнаружена богатая микрофлора, окисляющая нефть и нефтепродукты (Миронов, Кучеренко, 1969; Миронов и др., 1974) и представленная в основном видами *Ps. desmo-*

lyticum и *Bact. album*. Замечена прямая зависимость между содержанием в грунтах углеводов и видовым разнообразием микроорганизмов, способных расти на нефти и ее производных.

Сведения о микрофлоре, окисляющей нефть в Средиземном, Красном морях, Индийском и Атлантическом океанах, приводят О. Г. Миронов (1971), О. Г. Миронов и др. (1975). Авторы отмечают неравномерность в распределении этих бактерий в изученных акваториях, высокую плотность бактерий в портах и приустьевых зонах рек.

В поверхностной пленке Одесского залива в Черном море были обнаружены окисляющие нефть бактерии (Красильников и др., 1973), численность которых колебалась от 100 до 10 000 кл/мл. Доминирующие формы были идентифицированы как *Pseudomonas* sp. и *Mycobacterium* sp. С. Ю. Сенцова и др. (1975), исследуя нефтеокисляющую микрофлору на 18 станциях арктических морей СССР, установили, что воды Енисейского залива (Карское море) и море Лаптевых на протяжении Северного морского пути загрязнены нефтепродуктами. Авторы исследовали бактерии, окисляющие дизельное топливо и отработанное машинное масло. В экспедиции на э/с «Академик Курчатов» (Новожилова, Березина, 1976) исследовали нефтеокисляющую микрофлору в северо-западной части Индийского океана. Отметим неравномерность распределения этих микроорганизмов по акватории Индийского океана, частые находки нефтеокисляющих бактерий на больших глубинах. Установили нарастание нефтяного загрязнения от южных широт к северным; наиболее загрязненными, по нашим данным, являются Аравийское море, Персидский и Оманский заливы, что обусловлено близостью нефтедобывающих районов и оживленными нефтеперевозками в этих частях океана.

В Каспийском море нефтеокисляющую микрофлору изучали М. А. Салманов и др. (1975), А. В. Цыбань (1976), но в основном в прибрежной зоне. Нами (Новожилова, 1975; Новожилова, Попова, 1976) исследовано видовое разнообразие микрофлоры Каспийского моря и ее роль в окислении нефти, керосина, парафина, солярового и вазелинового масел как в прибрежных, так и в открытых частях моря. Помимо бактерий изучали содержание дрожжевых и других грибов, способных утилизировать нефть, тем более, что грибы обладают широким спектром ферментов.

На способность окислять нефть и нефтепродукты грибами, в том числе и дрожжевыми, указывают М. Е. R. Henderson (1961), Н. Я. Артемчук и др. (1968), Н. Я. Артемчук (1976), Э. Коваль (1968, 1974), Н. А. Мехтиева и Л. И. Кандинская (1975), Г. Е. Шмотина (1975), D. G. Ahearn, S. P. Meyers (1972), С. Е. Gerniglia, I. I. Perry (1973), S. D. Walker и др. (1975), Л. Е. Нижегородцева и др. (1976).

Среди группы микроорганизмов в морях значительную долю составляют грибы, в том числе дрожжевые. Поэтому наряду с изучением видовой принадлежности дрожжей и их распространением мы изучали вопрос о роли дрожжей в окислении нефти и нефтепродуктов. С этой целью каждый штамм высеивали на минеральную среду, содержащую один из источников углерода: нефть, соляровое, вазелиновое, парафиновое масла и керосин.

Исследования, проведенные непосредственно в море, показали, что максимум дрожжей найден в прибрежье близ городов Махачкала, Дербент, Баку, Красноводск, Шевченко, т. е. в местах сильного загрязнения нефтью, а также в центральной части Северного Каспия и близ впадения рек Волги, Куры, Самура. Результаты модельных опытов в лаборатории показали, что некоторые виды и разновидности дрожжей активно растут на среде с нефтью и нефтепродуктами. Например, процент активно растущих на нефти культур, выделенных в 1974 г., колебался от 12,9 до 22,6. Приблизительно те же соотношения наблюдались для дрожжей, выделенных в 1972—1973 гг. Чуть меньше (18,4%) культур росло на парафиновом масле, керосине (17,8%), соляре (15,2%). Известно, что нефть, использованная нами в опытах, богата парафинами, которые быстрее разлагаются микроорганизмами, по сравнению с нефтями, содержащими асфальты (Gerniglia, Perry, 1973), в результате чего и процент окисления парафинового масла в наших опытах был высоким (Novozhilova, Popova, 1974; Новожилова, 1975; Попова, Новожилова, 1976). Отмечены различия в отношении отдельных видов дрожжей к нефти и ее производным. Большинство видов, выделенных из воды поверхностных горизонтов и небольших глубин, хорошо росли на углеводородах, однако неплохо развивались некоторые виды, выделенные с больших глубин. Например, *Rhodotorula rubra*, выделенный на станции № 695 с глубины 500 м, очень хорошо рос на всех нефтепродуктах, давая обильное помутнение и

пленку. Некоторые штаммы такого вида, как *Torulopsis candida*, также обнаруженного на больших глубинах, проявляли специфику в отношении различных нефтепродуктов. Например, штамм, выделенный с глубины 500 м на станции № 695, хорошо рос на средах со всеми 5 углеводородами, другой — лишь на средах с соляровым и вазелиновым маслами. Культура со станции № 697 (глубина 200 м) использовала 4 нефтепродукта (нефть, соляровое, вазелиновое и парафиновое масла) и не росла на среде с керосином, а штамм того же вида, выделенный с глубины 25 м на станции № 698, рос только на среде с соляровым маслом. В среде с вазелином и парафином хорошо развивался вид *Metschnikowia pulcherrima*, обнаруженный на глубине 500 м на станции № 7906.

Таким образом, нефть, соляровое масло, керосин, наиболее часто встречающиеся среди нефтяных загрязнений Каспийского моря, активно утилизировались морскими дрожжами.

Характерно, что дрожжи, окисляющие нефть и нефтепродукты, обнаружены не только в поверхностных водах, но и на больших глубинах, куда нефтяные загрязнения проникают вместе с различными частицами. Кроме того, станции № 695, 697, 698, где обнаружены активно окисляющие нефтяные загрязнения дрожжи, находятся в открытом море, куда нефть, по-видимому, попадает вместе с течениями. Известно, что перенос загрязняющих веществ происходит по всей толще вод, а поверхностный слой воды быстро реагирует на малейшее изменение ветра. В Бакинской бухте, наиболее загрязненном участке Каспийского моря, постоянно существует обмен водами с открытым морем (Фомина и др., 1975). В отличие от только что описанных дрожжей вид *Cryptococcus laurentii* var. *flavescens*, разновидности С и D, активно окислял только сырую нефть, а разновидность А — керосин; *Rh. aurantiaca*, разновидность С, хорошо рос в среде с парафиновым маслом, не окисляя все другие углеводороды (табл. 43). Следует подчеркнуть, что бесцветные формы дрожжей, имеющие большое видовое разнообразие, активно участвовали в утилизации нефти и нефтепродуктов. К ним относятся виды: *Cr. laurentii* var. *flavescens*, *Metschnikowia pulcherrima*, *T. candida*. У *T. candida*, выделенного из водной толщи Среднего Каспия (глубина 500 м), в лабораторных опытах определяли скорость окисления сырой эмбенской нефти, которая составила на четвертые сутки эксперимента 179,3 мг, или 84,1%, а *Penicillium*

Виды дрожжевых организмов, активно окисляющих нефть и нефтепродукты
(Каспийское море)

Нефть	Керосин	Соляровое масло	Парафиновое масло	Вазелиновое масло
<i>Rhodotorula rubra</i> (разн. F)	<i>Rh. rubra</i> (разн. F)	<i>Rh. rubra</i> (разн. D)	<i>Rh. rubra</i> (разн. F)	<i>Rh. rubra</i> (разн. F)
<i>Cryptococcus laurentii</i> var. <i>flavescens</i> (разн. D, C)	<i>Cr. laurentii</i> var. <i>flavescens</i> (разн. A)	<i>T. candida</i> (разн. A, B, D)	<i>T. candida</i> (разн. A, B, D)	<i>T. candida</i> (разн. A, B, D)
<i>Metschnikowia pulcherrima</i> (разн. C, D, H)	<i>M. pulcherrima</i> (разн. C, D, H)	<i>M. pulcherrima</i> (разн. C, D, H)	<i>Rh. aurantiaca</i> (разн. C)	<i>M. pulcherrima</i> (разн. C, D, H)
<i>Torulopsis candida</i> (разн. A, B, D)	<i>T. candida</i> (разн. A, B, D)		<i>M. pulcherrima</i> (разн. C, D, H)	

brevicom pactum за 10 суток окислил 84,7% нефти. Следовательно, морские дрожжи наряду с другими микроорганизмами могут окислять нефть и нефтепродукты, способствуя, таким образом, самоочищению воды Каспийского моря от нефтяных загрязнений (Попова, Новожилова, 1976).

Роль дрожжей в питании водных животных

Роль микроорганизмов как пищевого фактора можно рассматривать в двух направлениях: с одной стороны, определять количество микроорганизмов, их биомассу и скорость размножения в том или ином водоеме или в отдельных биотопах как показатели продуктивности этого водоема; с другой стороны, использовать значительный материал литературы по этому вопросу (Родина, 1946, 1948, 1954; Жукова, 1954; Марголина, 1961; Сорокин, Мешков, 1959; Монаков, Сорокин, 1959, 1961; Поддубная, Сорокин, 1961; Маловицкая, Сорокин, 1961; Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962).

Подробнее этот вопрос освещен в работах Н. С. Гаевской (1938, 1949) и А. Г. Родиной (1946, 1948, 1949). Н. С. Гаевская в лабораторных экспериментах разработала способ точного взвешивания животных и их стерилизации. А. Г. Родина поставила большое число опытов по кормлению бактериальной пищей многих беспозвоночных животных — представителей *Cladocera*, *Copepoda*, личинок тендипедид, моллюсков. Результаты опытов показали, что лучший корм для них — дрожжи и азотобактер. Непригодными в пищу оказались пигментные формы бактерий (*B. fluorescens*, *B. puosyanum* и др.). Автор связывает это с выделением микробами веществ, отрицательно действующих на животных.

В опытах с пресноводными моллюсками А. Г. Родина (1948) установила, что микробная пища для них служит также полноценным кормом. Моллюски хорошо развивались на этой пище, прибавляли в весе и давали молодь. Увеличение веса животных, кормившихся различной пищей, следующее: на взвеси *Az. chroococcum* — 13—48%, на взвеси дрожжей *Torulopsis* sp. — 29—57%.

А. Г. Родина (1954) изучала питание массовых форм байкальских моллюсков бактериальной пищей. В опытах использовали 3 вида моллюсков, которые соскабливают пищу с камней. В содержимом их кишечника помимо бактерий, водорослей и детрита в большом количестве обнаружены дрожжи *Torula* и *Rhodotorula* и простейшие. Автор полагает, что питание беспозвоночных микробами осуществляется через простейших, которые поедают микробов в огромных количествах.

Из переднего отдела кишечника высевались преимущественно дрожжи, встречающиеся на камнях литорали, тогда как в экскрементах их не было, что указывает на перевариваемость микробов. Таким образом, опыты показали, что моллюски широко используют в пищу микробов, покрывающих камни, чему способствуют скопления бактерий и дрожжей на камнях.

Об использовании целлюлозных бактерий группы *Mycococcus heutchinsonii* в качестве пищи некоторыми водными животными (*Rotatoria*, *Oligochaeta*, *Tendipedidae*) сообщает К. В. Горбунов (1946).

Е. Ф. Мануйлова (1953) считает, что основным фактором в распределении зоопланктона в водоемах является бактери-

альная пища. А. С. Константинов (1951) показал, что сухие дрожжи служат лучшим кормом для личинок *Tendipedidae*. Вес личинок на дрожжевой пище был наибольшим и составлял 3,5 г, отход — 30%. На рыбной муке он равнялся 2,2 г (отход — 48%), на растительной — всего 1,3 г. Автор рассчитал, что на 1 личинку за время ее развития требуется максимум 5—6 г дрожжей.

Н. С. Константинова (1952) выращивала олигохет, используя сухие кормовые дрожжи. По ее наблюдениям, черви с начальным весом 1,3 мг при кормлении дрожжами за 10 дней увеличивались в весе до 7 мг, а на картофельной пище — всего до 2,5 мг.

Г. Л. Марголина (1961) отмечает довольно частое нахождение дрожжевых грибков в кишечниках водных беспозвоночных. Но важно не только нахождение в кишечниках тех или иных кормовых объектов, но и знать, как они усваиваются. Например, в опытах по питанию дафний, циклопов протококковыми водорослями А. В. Монаков и Ю. И. Сорокин (1959) показали, что у дафний вес усвоенных за сутки водорослей составлял 7,5% веса тела, у циклопов — лишь 0,03—0,07%; однако при вскрытии кишечников этих животных было обнаружено, что процент водорослей достигал 80—90.

Е. А. Яблонская (1952) в опытах с *Nereis succinea* установила, что червь использует в качестве пищевого материала поверхностные слои грунтов со всеми их компонентами — растительными и животными остатками, микроорганизмами, в том числе дрожжевыми. За сутки червь потребляет пищи в 2,5—3,5 раза больше веса своего тела.

А. И. Жукова (1954) показала, что переваривание заглоченной *Nereis succinea* бактериальной пищи происходит в переднем и среднем отделах кишечника. В опытах с многощетинковым червем, наиболее массовым в зообентосе Северного Каспия, использовали 2 широко распространенных в Черном и Охотском морях вида дрожжей — *Rhodotorula aurantiaca* (*Sporobolomyces salmonicolor*) и *T. candida*. Установлено, что морские дрожжи служат прекрасной пищей для этого червя (Новожилова, 1953, 1958). Замечено, что минимально вес червей при кормлении их различными дрожжами увеличивался по сравнению с исходным в 2 раза и максимум в 5 раз, причем для кормления в равной степени пригодны как окрашенные, так и бесцветные штаммы дрожжей. Уста-

Питание *Nereis succinea* (n=7) дрожжевыми организмами, выделенными из Черного, Охотского морей и Тихого океана (начало опыта — 15/VI, окончание — 28/IV)

Повторность	Общий вес червей в начале опыта, мг	Корм	Общий вес корма, съеденного червем в течение опыта, мг	Общий вес червей в конце опыта, мг
1	266	<i>Rhodotorula aurantiaca</i>	1422	490
1а	73	»	1077	268
1б	320	»	1476	612
1в	53	»	956	193
2	23	<i>Torulopsis candida</i>	900	115
2а	312	»	1280	537
2б	113	»	1064	272
2в	64	»	855	170
Контроль	70	Мясная пища		190
»	334	Растительная пища		422

новлено, что дрожжевая пища не уступает мясной и превосходит растительную. В последнем случае вес червей увеличился в 1,2 раза (табл. 44). Рекомендуется использование морских дрожжей в качестве пищевого материала для разведения в искусственных условиях кормовых беспозвоночных, тем более, что эти дрожжи довольно активно размножаются на дешевых субстратах, быстро наращивают свою биомассу. Отмечено, что, чем большая доля дрожжевого корма приходилась на одну весовую единицу червя, тем больше увеличивался вес по сравнению с исходным.

Н. Л. Тютенькова (1970а) при кормлении ряда наиболее массовых представителей зоопланктона и зообентоса, в частности мизид, Бухтарминского водохранилища дрожжами выявила, что они служат прекрасной пищей для подопытных животных и дают значительную прибавку в весе. Дрожжи используются как полноценная пища не только водными беспозвоночными, но и молодью рыб (Ассман, 1957).

Для решения вопроса о степени усвоения различных пищевых объектов применялись радиоизотопы C^{14} и P^{32} . Первые сведения в этом направлении получили А. Г. Родина и А. С. Трошин (1957), которые, используя меченый фосфор, показа-

Количество дрожжей в составе заглоченной пищи у различных водных животных (Родина, 1957)

Рыбоводное хозяйство «Рита Айсма»			Рыбцево-шемайный питомник		
Рачок	Кол-во исследованных экз.	Кол-во дрожжей в пищевом комке, тыс.	Рачок	Кол-во исследованных экз.	Кол-во дрожжей в пищевом комке, тыс.
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	8	6	<i>Daphnia pulex</i>	20	16
<i>Simocephalus vetulus</i>	15	12	<i>Moina rectirostris</i>	8	5
<i>Polyphemus pediculus</i>	12	10	<i>Moina macrocopa</i>	4	2
<i>Chydorus sphaericus</i>	16	12		6	4
<i>Sida crystallina</i>	8	6	<i>Stapholebris mucronata</i>		

ли, что многие водные животные предпочитают дрожжи другой микробной пище (табл. 45). Используя изотопную методику, разработанную в Институте биологии внутренних вод Ю. И. Сорокиным с применением изотопа C^{14} , была проведена серия экспериментов по питанию и усвоению бактериальной пищи тендипедидами, олигохетами, *Cladocera*, *Copepoda*, колловратками (Сорокин, Мешков, 1959; Монаков, Сорокин, 1959, 1961; Марголина, 1961; Поддубная, Сорокин, 1961; Маловицкая, Сорокин, 1961; Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962).

Пищевое значение дрожжей для беспозвоночных животных водохранилищ Грузии детально изучала Н. И. Якобашвили (1966). Для проведения опытов были использованы массовые формы беспозвоночных животных: *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Bosmina longirostris*, *Diaptomus gracilis*, *Chironomus plumosus* и др. Опыты ставили по методике Ю. И. Сорокина с применением меченого углерода, которым метили дрожжевой корм. Определяли индекс усвоения разными видами дрожжевых грибков. В опытах использовали ряд штаммов

родов *Torulopsis*, *Rhodotorula* и черных дрожжей. Для сравнения животных кормили водорослями *Chlorella* — оптимальным кормом для многих водных животных.

Результаты опытов с дафниями показали, что пищевая ценность разных дрожжей неодинакова, однако в значительной степени превосходит таковую водорослей. Так, по данным Н. И. Якобашвили (1966), индекс усвоения дрожжей был равен 32—36%; для водоросли *Chlorella* — 25%; при кормлении диаптомусов он был еще выше. Однако наиболее поразительные данные получены в опытах по кормлению коловраток и босмин: индекс усвоения был высоким: 36—56% — для коловраток, 37—72% — для босмин (для водорослей он составил всего 15—28%); при кормлении коловраток бактериями (Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962) он также не превышал 36%. Значительно интенсивнее (в 2—4 раза) по сравнению с водорослями усваивалась дрожжевая пища, особенно черные пленчатые дрожжи. Самый низкий индекс усвоения, как отмечает Н. И. Якобашвили (1966), был у моллюсков *Anisus vortex* — от 4,2 до 15%.

В последнее время делаются попытки определить пищевую значимость микроорганизмов для зоопланктона и зообентоса в условиях водоема. Основной показатель продуктивности водоема (помимо общей численности и биомассы) — величина времени генерации микроорганизмов, в том числе дрожжевых. Первые опыты в этом направлении выполнены нами на Рыбинском водохранилище (Розанова, Новожилова, 1958). Скорость размножения дрожжей для 3 культур — *T. minor*, *Rh. bronchialis* и *Rh. colostri*, выделенных в Рыбинском водохранилище, колебалась от 17 до 27 ч. Медленнее всех размножался *T. minor*, более активно — *Rh. colostri* (Розанова, Новожилова, 1958) в противоположность морским штаммам *Rh. colostri*, которые развивались очень медленно (Новожилова, 1955).

Важно не только установить наличие дрожжей в морях, но и показать, что они могут там жить и размножаться. С этой целью мы ставили опыты по размножению ряда видов дрожжей на естественной морской воде, взятой для этого в Черном море и Тихом океане. Вода с целью исключения влияния каких-либо организмов была профильтрована через бактериальные ультрафильтры. В опытах использовали следующие виды дрожжей: *Torulopsis candida*, *T. aeria*, *T. lipofera*, *T. lu-*

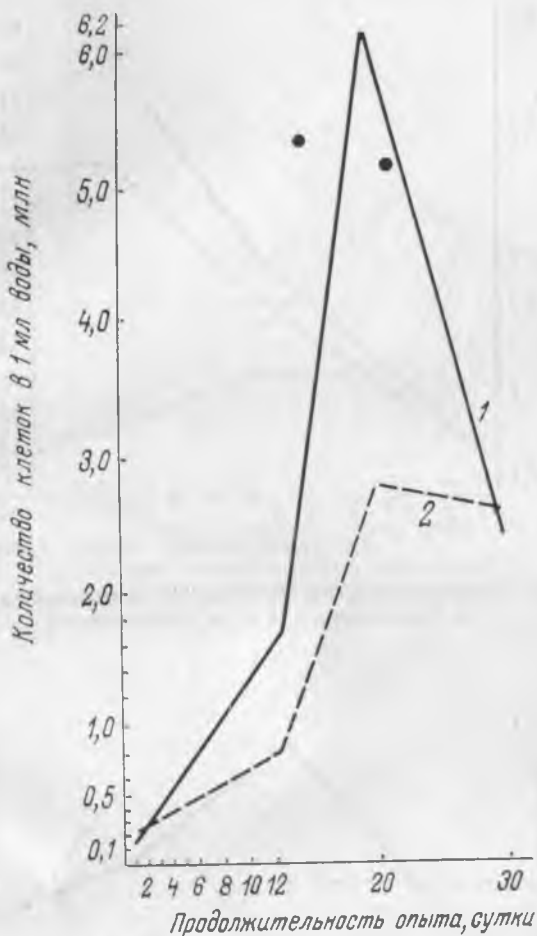


Рис. 29. Размножение *Torulopsis pulcherrima* на морской воде: 1 — на черноморской, 2 — на тихоокеанской

teola, *T. pulcherrima*, *T. minor*, *Rh. colostri*, *Rh. mucilaginoso*, *Rh. aurantiaca*, *Rh. glutinis* и *Rh. aurea*, выделенные в Черном, Охотском морях и прилегающей части Тихого океана (рис. 29—36).

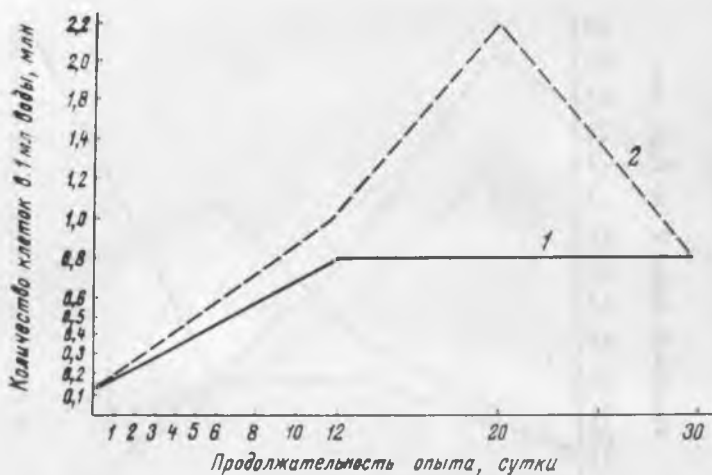


Рис. 34. Размножение *Rhodotorula aurantiaca*, разновидность E, на морской воде: 1 — на черноморской, 2 — на тихоокеанской

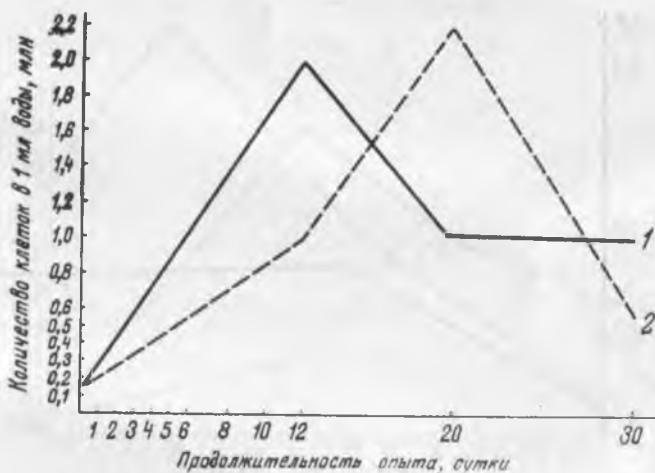


Рис. 35. Размножение *Rhodotorula glutinis* var. *rubescens*, разновидность G, на морской воде: 1 — на черноморской, 2 — на тихоокеанской

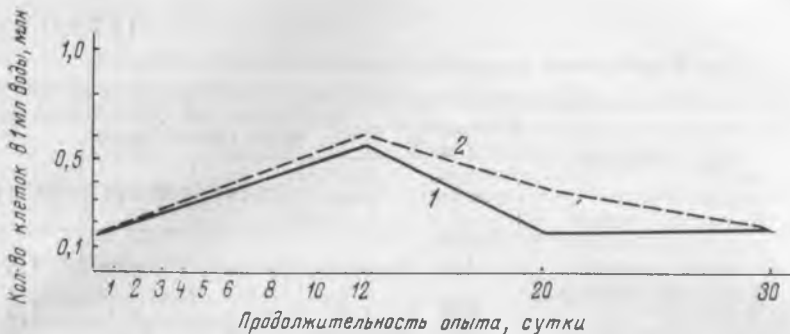


Рис. 36. Размножение *Rhodotorula colostris* на морской воде: 1 — на черноморской, 2 — на тихоокеанской

Результаты исследований показали, что дрожжи способны размножаться на морской воде различной солености, при этом биомасса неокрашенных дрожжей увеличивалась в 10—41 раз (рис. 30—33), цветных — в 5—15 раз (рис. 34—36).

Замечено, что разные виды дрожжей размножались с неодинаковой интенсивностью. Так, вид *T. pulcherrima* на 20 сутки увеличил свою биомассу по сравнению с исходной в 41 раз (рис. 30). Примерно с одинаковой интенсивностью размножались штаммы *T. candida* и *T. lipofera*; количество их клеток увеличилось в 13—17 раз, причем не наблюдалось разницы в опытах с черноморской и тихоокеанской водой (рис. 31, 32). Несколько замедленно размножался на черноморской воде вид *T. minor* (рис. 33). На 12 сутки после постановки опыта количество клеток дрожжей увеличилось всего в 2,5 раза, к 20 суткам оно практически не изменилось и только на 30 сутки штамм достиг своей максимальной численности, увеличив число клеток в 15 раз.

Окрашенные формы дрожжевых организмов размножались менее интенсивно, причем вид *Rh. colostris* — особенно медленно. На 12 сутки первоначальная величина клеток увеличилась всего в 5 раз (рис. 36). Повышение численности клеток в 8—10 раз наблюдалось в опытах с видами *Rh. glutinis* var. *rubescens* и *Rh. mucilaginosa* (рис. 35, 36).

Замечено, что виды, обладающие наибольшей интенсивностью размножения на морской воде разной солености, оказались наиболее распространенными в Черном и Охотском морях (*T. pulcherrima*, *T. candida*, *Rh. glutinis* var. *infir-*

Размножение дрожжей в естественной аральской воде

Вид дрожжей	Исходное кол-во клеток, тыс/мл	Во сколько раз увеличилось число клеток через:			
		24 ч	10 сут	20 сут	30 сут
<i>Torulopsis candida</i>	3,0	Уменьш.	Уменьш.	Уменьш.	1,6
<i>Rhodotorula glutinis</i>					
var. <i>rubescens</i>	6,8	1,2	*	*	1,3
<i>Torulopsis jamata</i>	18,7	Уменьш.	1,6	1,2	1,2
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	24,4	1,8	1,8	1,1	Уменьш.
<i>Rhodotorula glutinis</i>					
var. <i>infirmit-miniata</i>	0,8	3,8	4,0	7,7	5,1
<i>Rhodotorula aurea</i>	13,2	2,3	1,7	2,6	2,3
<i>Cryptococcus albidus</i>	1,5	Уменьш.	Уменьш.	Уменьш.	Уменьш.
<i>Rhodotorula pallida</i>	0,9	2,5	3,1	3,3	7,6
<i>Cryptococcus neoformans</i>	0,6	2,4	4,4	3,3	5,0

miniata). Чаще всего в наших опытах виды, обнаруженные в Черном море и Тихом океане, одинаково хорошо размножались в воде Черного моря и Тихого океана. Однако случалось, что черноморские виды *T. pulcherrima* и *Rh. mucilaginosa* (*Spor. salmonicolor*) более активно размножались на черноморской воде, а *T. aerea*, изолированные из Охотского моря, — на тихоокеанской. Наоборот, виды *Rh. aurantiaca*, *Rh. glutinis* var. *infirmit-miniata*, *T. minor* из Черного моря давали больший прирост клеток на тихоокеанской воде. Эксперименты с рядом видов дрожжей, выделенных из Аральского моря (табл. 46), показали, что через 20—30 суток опыта некоторые виды увеличивали свою биомассу в 5—7,6 раза (*Rh. pallida*, *Cryptococcus neoformans*, *Rh. glutinis*), другие размножались медленно, у третьих даже уменьшилось число клеток дрожжей по сравнению с исходным (*C. albidus*). Вид *Rh. mucilaginosa* довольно быстро размножался в первые сутки, увеличив свою биомассу в 1,8 раза, а к концу опыта (30 суток) началось отмирание клеток. Исследования способности дрожжевых организмов размножаться в воде Аральского моря показали, что эти организмы — истинные обитатели данного водоема (Новожилова, 1973б). Опыты по изучению скорости

Скорость размножения дрожжевых организмов в аральской воде

Вид дрожжей	Продол- жит. опыта, ч	Кол-во клеток дрожжей, тыс/мл		Время генера- ции, ч
		до опыта	после опыта	
<i>Torulopsis candida</i>	8	26	61	6,5
<i>Torulopsis neoformans</i>	8	41	84	7,7
<i>Rhodotorula glutinis</i>	8	56	72	22,1

размножения дрожжей были поставлены повторно с 3 видами дрожжей, выделенных из Аральского моря: *Torulopsis candida*, *T. neoformans* и *Rhodotorula glutinis* (табл. 47).

Из данных таблицы 47 видно, что наиболее активно размножались белые дрожжи рода *Torulopsis*, которые кстати, довольно широко распространены в Аральском море, особенно *T. candida*. Все эти факты указывают на то, что соленость не является фактором, ограничивающим размножение дрожжей в море.

В последующие годы было доказано, что не только морские, но и наземные формы дрожжей могут легко приспособляться к повышенным концентрациям поваренной соли в среде (Phaff a. o., 1952; Bhat a. o., 1955; Uden, 1967; Goto a. o., 1972, 1974; Новожилова, 1973б, 1976).

По-видимому, основным фактором, лимитирующим размножение дрожжей в водоемах различного типа, является содержание легкоусвояемого органического вещества. Это подтверждают и данные об интенсивном размножении дрожжей в слабосоленых (Новожилова, 1973б) и пресных (Розанова, Новожилова, 1958; Тютенькова, 1969а, б) водоемах.

Для суждения о продукции дрожжей помимо определения численности представляют большой интерес данные о скорости размножения, полученные также Н. Л. Тютеньковой по Бухтарминскому водохранилищу (1969а, б). Автор показала, что в различных по характеру илах интенсивность размножения неодинакова и максимальной была в серых илах, минимальной — в лугово-болотных почвах, заиленных черным илом. Время генерации дрожжей колебалось от 4,0 до 62 ч.

Численность дрожжей в воде Капчагайского водохранилища составляла несколько тысяч клеток на 1 мл, время генерации колебалось в пределах 2,7—9,4 ч. На фильтрах дрожжи находили в каждой исследованной пробе (Гулая, Тютенькова, 1972).

Частота находок дрожжей в грунтах Капчагайского водохранилища составила 50%, больше их найдено в илистых грунтах, особенно в озерах Сор-Коль и Кара-Коль, где грунты покрыты ковром харовых водорослей. Время генерации дрожжей в грунтах 1—26 ч. Наиболее медленно размножаются дрожжи в песках.

Таким образом, учитывая, что дрожжи являются постоянными обитателями водной толщи и грунтов, образуют значительную биомассу и обладают большой скоростью размножения, они могут служить хорошим источником пищи для многих представителей водной фауны. В этой связи интересно отметить, что дрожжи способны к синтезу многих витаминов, а окрашенные формы содержат каротиноиды. В водоемах, особенно на больших глубинах, куда не проникает свет и не развиваются водоросли, дрожжи служат единственной и незаменимой пищей для водных организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние три десятилетия накоплен значительный материал по количественному распределению и видовому составу дрожжевых грибов, обитающих в водоемах различного типа. Наиболее детальные исследования проведены во внутриконтинентальных и шельфовых морях — Черном, Охотском, Каспийском, Аральском (Крисс и др., 1952, 1954; Новожилова, 1955, 1973а, б), Бискайском заливе (Fell а. о., 1960), в Атлантическом и Тихом океанах (Крисс, Новожилова, 1954; Новожилова, 1955; Новожилова, Попова, 1973; Siepmann, Höhnk, 1962; Uden, Fell, 1968; Goto а. о., 1972, 1974).

Дрожжевая флора некоторых частей Индийского океана изучалась индийскими и американскими исследователями (Bhat, Kachwalla, 1954; Fell, 1967) и нами в 1976 г. в экспедиции на э/с «Академик Курчатов». Интерес к этой группе микроорганизмов обусловлен тем, что они не только принимают активное участие в круговороте веществ в водоемах, но и способны к образованию физиологически активных веществ, в частности витаминов. Аспорогенные дрожжи, обладая высокой скоростью размножения, могут служить дешевым источником кормового белка.

Многие исследователи в модельных опытах доказали преимущество дрожжевой пищи для многих представителей водных животных, включая молодь рыб (Родина, 1946, 1948, 1949, 1954, 1957; Константинов, 1952; Новожилова, 1953, 1958; Ассман, 1957; Марголина, 1961; Якобашвили, 1969; Тютенькова, 1970а).

Сравнивая численность дрожжей с общим количеством бактерий в водоемах, авторы установили, что дрожжи составляют примерно тысячную долю от общего числа бактерий. А если учесть, что дрожжевая клетка по объему в 60 раз больше бактериальной, то биомасса дрожжей меньше бактериальной всего в 10—20 раз, в отдельных же случаях, при наличии больших площадей водоема, занятых растительностью, на которой дрожжи развиваются особенно активно, разница в биомассе дрожжей и микроорганизмов становится еще меньше. Следовательно, дрожжи составляют существенную долю в пищевом рационе водных животных как в пресных, так и в морских водоемах, особенно на больших глубинах, где отсутствует фитопланктон.

Обстоятельные исследования на пресных водоемах были начаты в 50-х годах А. Г. Родиной. Автор обследовала дрожжевую флору различных озер, водохранилищ и рыбоводных прудов (1950, 1954, 1960, 1968). Показано количественное содержание дрожжей и их видовое разнообразие в зависимости от ряда экологических факторов — рН, растительности, типа грунтов и т. д. Впоследствии данные по дрожжам в пресных водоемах были дополнены рядом зарубежных исследователей (Carpriotti, 1962a, b; Uden, Ahearn, 1963; Taysi, Uden, 1964; Hedrick a. o., 1964).

Большой интерес в связи с формированием гидробиологического режима представляют данные о распределении дрожжей в водохранилищах. В этом отношении детальные сведения получены по дрожжам водохранилищ различных климатических зон европейской части СССР (Розанова, Новожилова, 1958), Грузии (Якобашвили, 1963а, б, 1969), Казахстана (Тютенькова, 1969а, б).

Был установлен ряд закономерностей в распределении дрожжей в водоемах. Как в морских, так и в пресных водоемах максимум их численности приходится на прибрежные и шельфовые участки морей, районы эстуариев рек, а в открытом океане — на поверхностные слои воды. Однако нередко случаи, когда почкующиеся формы дрожжей находили в море на огромных расстояниях от материка, на больших глубинах морей и океанов, в сероводородной зоне Черного моря.

В связи с этим возникает вопрос, не губительны ли для дрожжевой клетки большое давление в 600—700 атм и сероводород? Как известно, дрожжи способны окислять сероводо-

род до свободной серы, откладывающейся внутри клетки (Надсон, Красильников, 1932).

Под руководством А. Е. Крисса проведены фундаментальные исследования влияния высоких давлений на морфологию и физиологию бактериальной клетки. Однако в качестве объекта были использованы недрожжевые организмы, поэтому в дальнейшем представляется необходимым постановка подобных опытов с группой дрожжевых грибов. Интересно было изучить изменение под влиянием давления ряда внутренних структур, процесса споруляции у споровых форм и т. д. Один из основных вопросов, поставленных нами (Крисс, Новожилова, 1954), — являются ли дрожжи истинными обитателями морских глубин? Накопленный громадный материал о широком распространении дрожжей в морях и океанах, наличии почкующихся форм дрожжей на больших глубинах и в сероводородной области Черного моря, большое разнообразие дрожжевых организмов в Аральском море, окруженном пустыней, убедительно доказывают, что дрожжи — аборигены морских водоемов.

Подтверждает эти данные и тот факт, что виды *Rhodotorula mucilaginosa*, *Rh. glutinis*, *Sporobolomyces salmonicolor*, *Torulopsis candida*, *T. famata*, *Trichosporon cutaneum*, *Metschnikowia zobellii* и *M. krissii* встречаются в основном в морских местах обитания.

В пресных водоемах встречаются те же виды дрожжей, что и в морях, но значительно шире представлены спорогзные формы. Следует отметить, что дрожжи распределены в водоемах неравномерно, микроразнонально, что выражается в их неравномерном распространении по акватории того или иного водоема и по глубинам.

В распределении дрожжей проявляется и фактор макрозоности. Например, максимальной их численностью отличаются озера с богатой растительностью, вновь заливаемые водоемы — водохранилища; реже встречаются они в открытом океане. Внутриконтинентальные и шельфовые моря занимают промежуточное положение. Среди них наиболее богаты дрожжами Бискайский залив, Аральское море с обильной подводной растительностью и Черное море; беднее всех Каспийское море.

Следует подчеркнуть, что на группу дрожжевых организмов нужно обратить особое внимание при изучении водохранилищ,

озер, рыбоводных прудов в связи с изучением проблемы биологической продуктивности и использованием дрожжевых организмов как кормового объекта для многих представителей водных животных, причем с обязательным включением сезонных наблюдений.

В настоящее время в литературе описано около 150 видов дрожжей, выделенных из морей и океанов, и примерно 80 видов для пресных водоемов; однако в последних значительно выше количество дрожжей, особенно в илах, обрастаниях, на камнях и растительности.

Необходимо было провести исследования, связанные с изучением количества и видового состава дрожжей в олиготрофных озерах. Эти работы в небольшом объеме были проведены на Байкале (Родина, 1954) и Севане (Гамбарян, 1968); тем не менее такие интереснейшие озера, как Онежское, Ладожское, Иссык-Куль и другие, в этом отношении совсем не исследовались. Исключительно важно было узнать, за счет каких источников существуют дрожжи в такого рода водоемах, бедных органическим веществом. Вполне возможно, что они находятся в виде микроколоний на детритных частицах, о чем в свое время указывала А. Г. Родина (1968), используя для этих целей люминесцентную микроскопию. Поэтому при исследовании дрожжей следует шире использовать новые методы.

Для выделения из дрожжей физиологически активных веществ (аминокислот, витаминов) необходимо дальнейшее накопление в лабораторных коллекциях дрожжей из различных природных субстратов, для сравнительного анализа их видового состава из разных экологических условий.

Пока не совсем ясны взаимоотношения дрожжей с другими микроорганизмами, а также с растениями и животными. Известны работы о находках дрожжей на некоторых видах водорослей, причем на одних они встречаются чаще, на других — реже (Надсон, Бургвиц, 1931; Suchiro, Tomiyasi, 1964a, b), и в кишечниках различных морских животных и рыб. В литературе имеются сведения об антидрожжевой активности ряда микроорганизмов, особенно из группы *Pseudomonas*. Однако пока трудно сказать, какую роль выполняют дрожжи во всех этих ситуациях.

В последние годы при проведении исследований на Каспийском море установлено, что дрожжи обладают способностью

окислять нефть и нефтепродукты, следовательно, принимают активное участие в самоочищении морских вод от соответствующих загрязнений. А если учесть остроту современной проблемы — охрану окружающей природы, включая водоемы, от различного рода загрязнений, то становится очевидной актуальность изучения дрожжей и с этой точки зрения, тем более, что известно о нарастании загрязнений нефтяного характера водоемов, особенно морских.

В этой связи необходимо расширить работы по получению активных штаммов и усилению их активности путем селекции.

И, наконец, одной из актуальных задач является изучение галофильных дрожжей, обитающих в высокоминерализованных озерах. Такие исследования были проведены в заливе Кара-Богаз-Гол (Тимук, 1972, 1974) и в ряде озер Казахстана (Новожилова, Фролова, 1975). Выделение дрожжей *Rhodotorula*, обладающих галофильными свойствами и содержащими каротиноидные пигменты, также представляет теоретический и практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

Адиятова Ж. Ф., Новожилова М. И., Ильинич И. М. Распределение микроорганизмов в грунтах Аральского моря. Тезисы доклада научной конференции «Биол. основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана». Балхаш, 1970.

Артемчук Н. Я. Видовой состав микрофлоры прибрежных биотопов Черного моря. — «Биология моря», 1976, № 3, с. 22—29.

Артемчук Н. Я., Миронов О. Г., Кучеренко М. И. О способности некоторых микромшцетов, выделенных из моря, усваивать углеводороды нефти и нефтепродуктов как единственного источника углерода. — В кн.: Научно-координационное совещание по морской микробиологии. Тезисы докладов. Севастополь, 1968, с. 44.

Ассман А. В. К вопросу о роли микроорганизмов как пищи молодых рыб. — «Зоол. ж.», 1957, т. 36, с. 900.

Бабаев Г. Б. Состав и распределение фитопланктона в Среднем и Южном Каспии. — В кн.: Биология Среднего и Южного Каспия. М., 1968, с. 50—63.

Бабак Н. М. Синтез витамина В₁₂ различными культурами азотобактера. — «Труды Молд. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства», 1964, т. 5, вып. 2, с. 40—44.

Берендеева Л. П. Морские и лиманные бактерии — продуценты витамина В₁₂. Морские та лиманные бактерии — продуценты витамину В₁₂. — «Микробиол. ж.», 1967, т. 29, № 3, с. 257—259.

Ворошилова А. А., Дианова Е. В. Окисляющие нефть бактерии — показатели интенсивности биологического окисления нефти в природных условиях. — «Микробиология», 1952, т. 21, вып. 4.

Гавришева Н. А. Микробиальное окисление некоторых нефтепродуктов в воде Дуная. — «Гидробиол. ж.», 1969, т. 5, № 3, с. 40—46.

Гаевская Н. С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. II. Методы получения бактериологически чистых *Cladocera*, *Ostracoda*, *Sopropoda* и *Rotatoria*. — «Зоол. ж.», 1938, т. 17, с. 1003.

Гаевская Н. С. О пищевой элективности у животных-фильтраторов. — «Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва», 1949, т. 1, с. 159.

Гак Д. З. Физиологическая активность, систематическое положение мо-

билизирующих фосфор микроорганизмов, выделенных из водоемов Прибалтики. — «Микробиология», т. 28, вып. 4, 1959.

Гак Д. З. Микробиальные процессы мобилизации фосфора в удобряемых прадах. Автореф. канд. дис. Киев, 1960.

Гак Д. З. Микробиологические процессы превращения фосфора и численность бактеропланктона Верхнего и Среднего Днепра. — В кн.: Гидробиол. режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев, 1967, с. 20—34.

Гамбарян М. Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, 1968.

Горбунов К. В. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи водоемов. — «Микробиология», 1946, т. 15, вып. 2, с. 149—152.

Горшкова Т. И. Органическое вещество осадков Каспийского моря. — В кн.: Биологические ресурсы Каспийского моря. Тезисы конф. Астрахань, 1972, с. 65—66.

Гулая Н. К., Тютенькова Н. Л. Микрофлора водной толщи Капчагайского водохранилища в первый год его наполнения. — «Микробиология», 1972, т. 11, вып. 2, с. 3—9.

Демидовская Л. Ф., Исабаев А. И., Елисеева Е. К. Распространение и запасы тростника в Казахстане. — «Труды Ин-та ботаники АН КазССР», 1964, т. 19, с. 3—21.

Дзюбан И. Н. К вопросу о способности к самоочищению воды волжских водохранилищ от нефтяных загрязнений. — «Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1958, № 1, с. 45.

Дзюбан И. Н. Некоторые данные о микобактериях волжских водохранилищ. — «Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1959, № 5, с. 102.

Дзюбан-Полякова И. Н. Определение интенсивности процессов бактериального окисления углеводов в водоеме. — В кн.: Материалы 1-го научно-техн. совещания по изучению Куйбышев. водохр. Вып. 3. Куйбышев, 1963.

Дианова Е. В., Ворошилова А. А. Закономерности развития сапрофитных бактерий в процессе самоочищения загрязненных рек. — «Микробиология», 1952, т. 21, вып. 3, с. 30—35.

Жукова А. И. Значение микроорганизмов в питании *Nereis succinea* Каспийского моря. — «Микробиология», 1954, т. 23, вып. 1, с. 46.

Зильберберг Л. А., Вейнберг М. С. К вопросу о бактериологии рапы и грязи Куяльницкого лимана. — «Зап. Новороссийского об-ва естествоиспытателей», 1898, т. 2.

Иванов М. В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. — «Микробиология», 1955, т. 24, вып. 1, с. 79.

Иерусалимский Н. Д., Андреева Е. А., Гришанкова В. В. и др. Исследование микрофлоры сточных вод нефтеперерабатывающих предприятий. — «Прикладная биохимия и микробиология», 1965, т. 1, вып. 2, с. 163—167.

Ильинский В. В., Гусев М. В., Коронелли Т. В. Микрофлора вод Тихого океана, омывающих остров Медный (Командорские острова). — В кн.: 1-й съезд советских океанологов. Тезисы докл. Вып. 2. М., 1977.

Илялетдинов А. Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений. Алма-Ата, 1966.

Илялетдинов А. Н., Гулая Н. К. Фосфатмобилизующие бактерии реки Иртыш. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1961, т. 4, с. 82—89.

Исаченко Б. Л. Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана. — В кн.: Труды Мурманской научно-промышленной экспедиции 1906 года. Пг, 1914.

Исаченко Б. Л. *Nadsoniella nigra* Iss. — «Микробиологический ж.», 1929, т. 9.

Исаченко Б. Л. Микробиологические исследования морей СССР. — «Микробиология», 1937, т. 6, с. 964.

Кирикова Н. Н. Распространение дрожжевых организмов в мировом океане. — «Микробиология», 1964, т. 33, вып. 3, с. 950.

Коваль Э. З. Об усвоении грибами углеводов нефти. — В кн.: Эксерим. микология. Киев, 1968, с. 170—176.

Коваль Э. З. Основные особенности и закономерности роста мицелиальных грибов на разных углеводородах нефти. — В кн.: Тезисы докладов 4-го Закавказского совещания по спорным растениям. Ереван, 1974, с. 185—188.

Ковальский В. В., Летунова С. В. Значение иловой микрофлоры в миграции кобальта и приспособление микроорганизмов к среде в биогехимических провинциях с различным содержанием кобальта. — «ДАН СССР», 1959, т. 126, № 1, с. 167—170.

Компаниец Ю. И. Схема течений Северного Каспия. — «Океанология», 1973, т. 13, № 4, с. 756.

Константинов А. С. О разведении нового корма для рыб. — «ДАН СССР», 1951, т. 79, № 4, с. 697.

Константинова Н. С. Разведение олигохет на кормовых дрожжах. — «Рыбное хозяйство», 1952, № 4, с. 60.

Коронелли Т. В., Голимбет В. Е. Нефтеокисляющие бактерии рвки Енисея. — В кн.: Микробиологические методы борьбы с загрязнением окружающей среды. Тезисы докл. конф. Пушино, 1975, с. 106—107.

Косарев А. Н. Гидрология Каспийского и Аральского морей. М., 1975.

Красильников Н. А., Цыбань А. В., Коронелли Т. В. Усвоение нормальных алканов и сырой нефти морскими бактериями. — «Океанология», 1973, т. 13, № 5, с. 877—882.

Крисс А. Е. Микробиологические исследования в районе Северного полюса. — «Вестник АН СССР», 1955, № 1, с. 30.

Крисс А. Е. Морская микробиология (глубоководная). М., 1959.

Крисс А. Е. Микробиологическая океанология. М., 1976.

Крисс А. Е., Лебедева М. Н., Абызов С. С., Мицкевич И. Н. Микроорганизмы как индикаторы гидрологических явлений в морях и океанах. — «Общая биология», 1958, т. 19, № 5, с. 397.

Крисс А. Е., Мишустина И. Е., Мицкевич И. Н., Земцова Э. В. Микробное население мирового океана (видовой состав, географическое распространение). М., 1964.

Крисс А. Е., Новожилова М. И. Являются ли дрожжевые организмы обитателями морей и океанов? — «Микробиология», 1954, т. 23, вып. 6, с. 669.

Крисс А. Е., Рукина Е. А., Тихоненко А. С. Распространение дрожжевых организмов в море. — «Общая биология», 1952, т. 13, № 3, с. 232—242.

Кудрявцев В. И. *Nadsoniomyces sphenoides* nov. gen. nov. sp. — новый дрожжеподобный грибок, обнаруженный на поверхности дальневосточных морских водорослей. — «ДАН СССР», 1932, с. 292.

Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. М., 1954.

Кузнецов С. И. Распространение в озерах бактерий, окисляющих газообразные и жидкие углеводороды. — «Микробиология», 1947, т. 16, с. 429.

Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970.

Лебедева М. Н., Маркианович Е. М. Бактериальное население Средиземного и Красного морей. Киев, 1972.

Левшакова В. Д. Фитопланктон Северного Каспия в условиях зарегулирования стока Волги. Автореф. канд. дис. Л., 1972.

Левшакова В. Д. Современное состояние фитопланктона Северного Каспия. — В кн.: Отчетная сессия КаспНИРХА по работам 1973 года. Тезисы докл. Астрахань, 1975, с. 17—19.

Лим Р. М., Новожилова М. И., Адиятова Ж. Ф. Динамика общей численности и видового разнообразия гнилостных и дрожжевых микроорганизмов в Аральской бухте. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1969, т. 13, с. 104—108.

Литвинов М. А. Распространение микроскопических мицелиальных грибов и дрожжевых организмов в водах Атлантического океана. — В кн.: Проблемы циркуляции в атмосфере и гидросфере Атлантического океана. Л., 1970, с. 11—117.

Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. К вопросу питания некоторых видов диаптомид (*Copepoda, Calanoida*) — «ДАН СССР», 1961, т. 136, № 4, с. 948—950.

Мануйлова Е. Ф. К вопросу о связи развития *Cladocera* с пищевым фактором. — «ДАН СССР», т. 1953, т. 90, № 6, с. 1155—1158.

Марголина Г. Л. К вопросу о питании *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. — «Труды Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР», 1961, вып. 4(7), с. 246—250.

Марголина Г. Л. Распространение бактерий, окисляющих углеводороды нефтяных загрязнений в водохранилищах Волги и Дона. Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутр. вод. — «Труды Ин-та биологии внутренних вод АН СССР», 1967, вып. 15(18), с. 39—44.

Марголина Г. Л. Исследование процессов бактериального разрушения нефтяных остатков в водохранилищах. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. М., 1974, с. 28—34.

Мейсель М. Н. Функциональная морфология дрожжевых организмов. М.—Л., 1950.

Мельберга А. Г. Микробиология больших рек Латвийской ССР. — «Труды Всесоюз. гидрол. об-ва», 1971, т. 16, с. 84—90.

Мехтиева Н. А., Кандинская Л. И. Закономерности распространения микрофлоры почв в нефтяных месторождениях Апшерона. — В кн.: Тезисы докладов ВМО. Ереван, 1975, с. 22—23.

Мионов О. Г. Санитарно-биологические исследования на Черном море. Проблемы биологии моря. Киев, 1971.

Мионов О. Г., Кирюхина Л. Н., Кучеренко М. И. и др. Самоочищение в прибрежной акватории Черного моря. Киев, 1975.

Мионов О. Г., Кучеренко М. И. К вопросу о распределении в грунтах прибрежной зоны Черного моря микроорганизмов, растущих на углеводородах. — В кн.: Вопросы морской биологии. Тезисы 2-го Всесоюз. симпозиума молодых ученых. Киев, 1969, с. 73.

Мионов О. Г., Кучеренко М. И. О самоочищении морских донных осад-

ков от углеводородов. Теория и практика биол. очищения загрязненных вод. М., 1972.

Миронов О. Г., Кучеренко М. И., Тархова Э. П. Нефтеокисляющие микроорганизмы в воде и донных осадках северо-западного района Черного моря. — В кн.: Биол. продуктивность южных морей. Киев, 1974, с. 267—274.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. К вопросу об усвоении циклопами протококковых водорослей. — «Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1959, № 3, с. 33—35.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Количественные данные о питании дафний. — «Труды Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1961, вып. 4(7), с. 251—261.

Мосевич М. В. Микроорганизмы, характеризующие загрязнение р. Волги в районе Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. — В кн.: Труды проблем. и тематич. совещания Зоологического ин-та АН СССР. Вып. 7. Л., 1957.

Мосевич М. В., Данилевич В. М. Роль биологических процессов в круговороте фосфора в водоемах. — «Иzv. ВНИОРХ», 1955, т. 36, с. 149—164.

Мосиашвили Г. И., Осипова С. А. Витамины В₁₂ в дрожжевых организмах. — «Микробиология», 1964, т. 33, вып. 6.

Надсон Г. А., Бургвиц Г. Дрожжи Северного Ледовитого океана. — «ДАН СССР», 1931, № 4, с. 103.

Надсон Г. А., Красильников Н. А. О каплях серы в клетках дрожжей. — «ДАН СССР», 1932, с. 248.

Нестерова М. П., Мочалова О. С., Антонова Н. М. Химические средства борьбы с нефтяными загрязнениями мирового океана. — В кн.: 1-й съезд советских океанологов. Тезисы докл. Вып. 2. М., 1977.

Нижегородцева Л. Е., Зелезинская Л. И., Теплинская Н. Г. и др. Микробиологические исследования некоторых гидробионтов северо-западной части Черного моря. — В кн.: Тезисы докладов 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. об-ва. Т. I. Рига, 1976, с. 161—163.

Новожилова М. И. Распространение дрожжевых организмов в морских водоемах. Автореф. канд. дис. М., 1953.

Новожилова М. И. Количественная характеристика, видовой состав и распространение дрожжевых организмов в Черном, Охотском морях и Тихом океане — «Труды Ин-та микробиол. АН СССР», 1955, т. 4, с. 155.

Новожилова М. И. Распространение дрожжелодобных организмов в водоемах и их роль в питании водных беспозвоночных животных. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1958, т. 2, с. 247—257.

Новожилова М. И. Видовой состав сапрофитных бактерий, дрожжей и актиномицетов, выделенных из илов озера Балхаш. — В кн.: Тезисы докл. на IX Междунар. конгрессе по микробиол. М., 1966.

Новожилова М. И. Дрожжи озера Балхаш. — «Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва», 1971, т. 16.

Новожилова М. И. Микробиология солоноватых водоемов Казахстана (Аральское море и озеро Балхаш). Автореф. докт. дис. Алма-Ата, 1973а.

Новожилова М. И. Микробиология Аральского моря. Алма-Ата, 1973б.

Новожилова М. И. Нефтеокисляющие бактерии и их роль в самоочищении водоемов. — «Вестник АН КазССР», 1975, № 8, с. 27—32.

Новожилова М. И., Абдрашитова С. А., Адиятова Ж. Ф. Распределение

микроорганизмов различных физиологических групп в Аральском море. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1969, т. 13, с. 89—104.

Новожилова М. И., Адиятова Ж. Ф., Лопаницына В. В. и др. Результаты микробиологического изучения Аральского моря. Биол. процессы в морских и континент. водоемах. Тезисы докл. 2-го съезда Всесоюз. гидробиол. об-ва. Кишинев, 1970.

Новожилова М. И., Березина Ф. С. Микрофлора с.-з. части Индийского океана. Отчет экспедиции в Индийский океан. Москва — Алма-Ата, 1976.

Новожилова М. И., Лим Р. М. Динамика общей численности и видовое разнообразие сапрофитных бактерий и дрожжевых микроорганизмов в Аральской бухте. Тезисы доклада научно-координац. совещания по морской микробиологии. М., 1968.

Новожилова М. И., Попова Л. Е. Биохимическая активность дрожжей и сапрофитных бактерий, выделенных из Аральского моря и оз. Балхаш. Тезисы доклада на конференции «Биол. основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана». Ташкент — Фергана, 1972.

Новожилова М. И., Попова Л. Е. Дрожжи Гвинейского залива. — «Труды Ин-та океанологии АН СССР», 1973, т. 95, с. 168.

Новожилова М. И., Попова Л. Е. Некоторые данные о микрофлоре водной толщи Каспийского моря. Тезисы докл. на 14-й науч. конф. по биол. основам рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974.

Новожилова М. И., Фролова Л. Ф. Микрофлора лечебных грязей Казахстана. Алма-Ата, 1975.

Пичкилы Л. О. Динамика численности и биомассы фитопланктона Аральского моря. — «Гидробиол. ж.», 1970, т. 6, № 1, с. 31—36.

Поддубная Т. Л., Сорокин Ю. И. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещением в грунте. — «Бюл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР», 1961, № 10.

Попова Л. Е., Новожилова М. И. Дрожжи Каспийского моря. Материалы 15-й науч. конф. по биол. основам рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976, с. 141—142.

Разумов А. С. Методы микробиологических исследований воды. М., 1947.

Родина А. Г. К микрофлоре цветного высокогорного снега. — «Архив биол. наук», 1936, т. 13.

Родина А. Г. Опыты по питанию *Daphnia magna*. — «Зоол. ж.», 1946, т. 25, вып. 3, с. 237.

Родина А. Г. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Gladocera* (*Daphnia magna*). — «Труды ЗИН АН СССР», 1948, № 7, с. 1121.

Родина А. Г. Роль бактерий в питании личинок тендипедид. — «ДАН СССР», 1949, т. XVII, № 6, с. 1121.

Родина А. Г. Распределение дрожжевых и дрожжеподобных грибов в озерах. — «Микробиология», 1950, т. 19, с. 44.

Родина А. Г. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. — «Труды пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР», 1951, вып. 1.

Родина А. Г. Бактерии в продуктивности каменистой литорали оз. Байкал. — «Труды пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР», 1954, т. 2.

Родина А. Г. Микроорганизмы при органическом и минеральном удоб-

рении рыбоводных прудов. — «Труды пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР», 1957, вып. VII, с. 3.

Родина А. Г. Дрожжевые грибки в рыбоводных прудах и их пищевое значение. — «Известия АН СССР. Серия биол.», 1960, № 5, с. 8.

Родина А. Г. Методы водной микробиологии (практическое руководство). М.—Л., 1965.

Родина А. Г. Микробное население ацидотрофного озера. — «Микробиология», 1968, т. 27, вып. 1, с. 154.

Родина А. Г., Трошин А. С. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных — «ДАН СССР», 1954, т. 98, № 2, с. 297.

Розанова Е. П. Использование углеводов микроорганизмами. — «Успехи микробиологии», 1967, № 4, с. 61.

Розанова Е. П., Новожилова М. И. Количественное распределение и видовой состав дрожжей Рыбинского водохранилища. — «Микробиология», 1958, т. 27, вып. 3, с. 371—376.

Рукина Е. А., Новожилова М. И. Видовой состав дрожжевых организмов, выделенных с различных глубин Черного моря. — «Труды Ин-та микробиологии АН СССР», 1952, т. 2, с. 150.

Салимовская-Родина А. Г. К мобилизации фосфатов в водоеме. — «Микробиология», 1940, т. 9, вып. 5, с. 472—479.

Салманов М. А., Алиев С. Н., Шахматова З. Н. Окисление нефти и нефтепродуктов микроорганизмами, выделенными из Каспийского моря. — В кн.: Микробиол. методы борьбы с загрязнениями окружающей среды. Тезисы докл. конф. Пушино, 1975, с. 105—106.

Сенцова С. Ю., Коронелли Т. В., Гусев М. В. Микрофлора арктических морей СССР. — В кн.: Тезисы докладов 2-го съезда ВМО. Ереван, 1975, с. 50—51.

Сокольский А. Ф. Влияние различных удобрений на уровень микробиологических процессов в воде и грунтах прудов дельты реки Волги. Автореф. канд. дис. Астрахань, 1977.

Соловых Г. Н. Влияние сточных вод г. Оренбурга на некоторые группы бактерий в р. Урал. Материалы 2-й Всесоюз. науч. конф. по вопросам водной токсикологии. Баку, 1970, с. 25.

Сорокин Ю. И., Мешков А. Н. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. — «Труды Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1959, т. 2(5).

Сорокин Ю. И., Мордухай-Болтовская Э. Д. Изучение питания колонок *Asplanchna* с помощью C^{14} . — «Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР», 1962, № 12, с. 17—20.

Тимук О. Е. Дрожжи залива Кара-Богаз-Гол. — «Известия АН ТуркмССР. Серия биол.», 1972, № 5, с. 41—46.

Тимук О. Е. Микрофлора залива Кара-Богаз-Гол и ее солетолерантность. Автореф. канд. дис. Ашхабад, 1974.

Тимук О. Е., Мишустина И. Е. Видовой состав гетеротрофных микроорганизмов залива Кара-Богаз-Гол. — «Известия ТуркмССР. Серия биол.», 1971, № 4, с. 53—60.

Тимук О. Е., Мицкевич И. Н. Количественное распределение гетеротрофных бактерий в заливе Кара-Богаз-Гол. — «Известия АН ТуркмССР. Серия биол.», 1970, № 6, с. 23—30.

Тютенькова Н. Л. Количественное распределение дрожжевых организ-

мов в воде и грунтах Усть-Каменогорского водохранилища. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1963, т. 7, с. 25.

Тютенькова Н. Л. Способность дрожжей Бухтарминского водохранилища к витаминобразованию. Тезисы докл. на конф. по вопросам рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1968.

Тютенькова Н. Л. Динамика численности и видовой состав дрожжей в воде Бухтарминского водохранилища в период его наполнения. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1969а, т. 13, с. 58—76.

Тютенькова Н. Л. Распределение дрожжей в грунтах Бухтарминского водохранилища. — «Труды Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР», 1969б, т. 13, с. 76—89.

Тютенькова Н. Л. Скорость размножения и продукция дрожжей в Бухтарминском водохранилище. Тезисы докл. конф. по вопросам рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Балхаш, 1970а.

Тютенькова Н. Л. Способность водных дрожжей к мобилизации фосфатов. Тезисы докл. на пленуме Западно-Сибирского НИОРХ. Тюмень, 1970б.

Тютенькова Н. Л., Гулая Н. К. Биохимические свойства микроорганизмов, выделенных из воды и грунтов Бухтарминского водохранилища. — В кн.: Биол. процессы в морских и континент. водоемах. Кишинев, 1970, с. 375—376.

Тульчинская В. П., Кононенко Н. И., Житецкая Л. Л. Микрофлора морских водорослей и губок как источник биологически активных веществ (антибиотиков, витаминов, ферментов и аминокислот). Тезисы докл. на IX Междунар. конгрессе по микробиол. М., 1966.

Филиппов Г. С. Дрожжевые и дрожжеподобные организмы, выделенные из Кавказского окрашенного снега. — «Известия АН СССР. Серия биол.», 1934, № 7, с. 1037.

Фомина Н. Д., Степанов Ю. А., Мамедова Х. Ю. Условия переноса загрязняющих веществ в Бакинской бухте. — В кн.: Материалы 3-й межобластной научно-практич. конф. по охране природных ресурсов Северного Кавказа. Махачкала, 1975, с. 117—118.

Цыбань А. В. Морской бактерионейстон. Автореф. докт. дис. М., 1976.

Цыбань А. В., Панов Г. В., Добрынина Н. В. Влияние нефти на темпы размножения и продукцию морских бактерий. 1-й съезд советских океанологов. Тезисы докл. Вып. 2. М., 1977.

Шигаева М. Х. Селекция дрожжей. Алма-Ата, 1975.

Шмотина Г. Е. Ассимиляция углеводов грибами. — «Микология и фитопатология», 1975, т. 9, вып. 1, с. 590.

Штурм Л. Д., Розанова Е. П. Изучение дрожжей из рода *Candida*, развивающихся на углеводородах, выделенных из озокеритового месторождения. — «Микробиология», 1963, т. 32, с. 1013—1019.

Яблонская Е. А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море. — В кн.: Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Новая серия, отд. зоол. Т. XVIII, вып. 33. М., 1952.

Якобашвили Н. И. К микробиологии озера Паравани. — «Труды Ин-та зоологии АН ГрузССР», 1961, т. XVIII.

Якобашвили Н. И. Дрожжи Ткибульского водохранилища. Труды 1-го науч. совещ., посвящ. изучению и рыбохоз. использованию внутренних водоемов Грузии. Батуми, 1963а.

Якобашвили Н. И. Динамика численности и биомассы микроорганизмов

Ткибульского водохранилища. Труды 1-го науч. совещ., посвящ. изучению и рыбохоз. использованию внутренних водоемов Грузии. Батуми, 1963б.

Якобашвили Н. И. Микрофлора озера Рица. — «Сообщения АН ГрузССР», 1965, т. 42.

Якобашвили Н. И. К вопросу о питании водных беспозвоночных дрожжевыми грибами. — «Сообщения АН ГрузССР», 1966, т. 43, № 2.

Якобашвили Н. И. Очерк микробиологии Тбилисского водохранилища. — В кн.: Вопросы биол. продукт. внутр. водоемов Грузии. Тбилиси, 1969.

Ahearn D. G., Meyers S. P. The role of fungi in the decomposition of hydrocarbons in the marine environment. V. 2, Applied Science, London, 1972.

Ahearn D. G., Meyers S. P., Cooc W. L., Hansen G. Ecology of yeasts from lake Champlain (Abstract). — «J. Microb. and Serol.», 1969, v. 35, p. 19—20.

Ahearn D. G., Roth F. I., Jr., Fell J. W., Meyers S. R. Use of shaken cultures in the assimilation test for yeast identification. — «J. Bact.», 1960, v. 79, p. 369—371.

Becze G. I. Classification of yeasts. I. Introduction and morphology wallerstein Labs. Communs, 1959, v. 22, № 77, p. 103—123.

Bhat I. V., Kachwalla N. Marine yeast of the Indian Coast. — «Proc. Indian Acad. Sci.», 1955, B. 41, № 1, p. 9.

Bhat I. V., Kachwalla N., Mody B. Some aspects of the nutrition of marine yeasts and their growth. — «J. scient. and Industr. Res.», 1955, № 1, p. 24.

Brisou J., Denis F. Deux ecotypes halophiles triets de bacteries a'gram positif. — «C. R. Soc. biol.», 1969, № 12.

Buck J. D. Distribution of aquatic yeasts effect of incubation temperature and chloramfenicol concentration on isolation. — «Mycopathologia», 1975, v. 56, № 2, p. 73—79.

Buck J. D., Ahearn D. G., Roth F. I. a. o. Inhibition of yeasts by a marine bacterium. — «J. Bacteriol.», 1963, v. 85, № 5.

Buck J. D., Bubucis P. M., Combs T. J. Occurrence of Human-Associated yeasts in Bivalve schellfish from Long Island Sound. — «Appl. and Environmental», 1977, v. 33, N 2.

Buck J. D., Meyers S. P. Antiyeast activity in the marine environment. I. — Ecological considerations. — «Limnol. Oceanogr.», 1965, v. 10, p. 385—391.

Bruce J., Moris E. O. Psychrophilic yeasts isolated from marine fish. — «J. Microbiol. Serol.», 1974, v. 39, p. 331—339.

Campbell I. Identification of yeasts. — «Process Biochem.», 1968, v. 3, № 5, p. 32—36.

Capriotti A. Yeasts of the Miami, Florida area. II. From the Miami River. — «Archiv. Microbiol.», 1962a, v. 41, p. 147.

Capriotti A. Yeasts of the Miami, Florida area. III. From sea water, marine animals and decaying materials. — «Archiv. Microbiol.», 1962b, v. 42, p. 407—414.

Combs T. S., Murchelano R. A., Jurgen F. Yeasts isolated from Long Island Sound. — «Mycologia», 1971, v. 63, p. 178—181.

Cook W. L. Effect of Pollution the seasonal population of Yeasts in lake Champlain, 1970, p. 107—112.

Cook W. L., Bridge A. A taxonomic study in the «Black Yeasts». — «Mycopathol. et Mycol. Appl.», 1962, v. 17, № 1.

Cook W. L., Phaff H. J., Miller M. W., Shifrine M., Knapp E. P. Yeasts in polluted water and sewage. — «Mycologia», 1960, v. 52, p. 210—230.

Elasari-Volcani B. Studies on the microflora of the Dead Sea. Ph. D., thesis Hebrew Univer. Ierusalim (Israel), 1940.

Fell J. W. Distribution of yeasts in the Indian Ocean. — «Bull. mar. Sci. Gulf Carrib.», 1967, v. 17, p. 454—470.

Fell J. W., Ahearn D. G., Meyers S. P. a. o. Isolation of yeasts from Biscayne Bay, Florida and adjacent benthic areas. — «Limnol. and Oceanogr.», 1960, v. 5, № 4, p. 366—371.

Fell J. W., Pitt S. J. Taxonomy of the yeasts genus *Metschnikowia*: a correction and a new variety. — «J. Bacteriol.», 1969, № 2, p. 853.

Fell J. W., Meyers S. P. Systematic of yeasts species in the *Candida parapsilosis* group. — «Mycopathol. Mycol. Appl.», 1967, v. 32, p. 177—193.

Fell J. W., Uden N. Yeasts in marine environments. — «Sympos. on marine microbiology». Springfield, 1960.

Fell J. W., Uden N. Yeasts in marine environments. — «Proc. Symposium on marine Microbiology». Springfield, 1962.

Fell J. W., Uden N. Yeasts in marine environments. — «Sympos. Marine Microbiol.». Springfield. III. Chartes C. Thomas, 1963, p. 329—340.

Fernande A. Intèrèt systématigue de la recherche de l'uréase chez les levures et organismes levuriformes. — «C. R. Acad. Sci.», 1961, № 14, p. 2122—2124.

Fischer B. Die Bacterien des Meers. Der Untersuchungen der Plancton-Expedition unter gleichzeitiger Berücksichtigung einiger älterer und neuerer Untersuchung über. Kiel—Leipzig, 1894, Bd. 4.

Fischer R. A., Corbet A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. — «J. of animal Ecology», 1943, v. 12, № 1, p. 42.

Gerniglia C. E., Perry I. I. Crude oil degradation by microorganism isolated from the marine environment. — «Zeitschrift für allgemeine Microbiologie», 1973, Bd. 13, № 4, S. 299—306.

Goto S., Vamasato K., Jizuka H. Identification of yeasts isolated from the Pacific ocean. — «J. Gen. a Applied Microbiol.», 1974, v. 20, № 5, p. 309—316.

Goto S., Vamasato K., Okuno D., Jizuka H. On the yeasts isolated from Pacific Ocean. — «Abst. IV, Inter. Symp. of Ferment.», Kyoto, 1972.

Gräf Dr. Forschungsreise S. M. S. — «Planet», 1906—1907, Bd. IV. Biologie, 1909.

Hasegawa T., Banno I. Studies on the genus *Rhodotorula*. The distribution of the carotenogenetic species among the asporogenous yeasts. — «J. Fermentation Technol.», 1961, v. 39 (4), p. 173—179.

Hasegawa T., Banno J., Yamauchi S. A taxonomic study on the genus *Rhodotorula*. — «J. Gen. Appl. Microbiol.», 1960, v. 6(3), p. 196—215.

Hedrick L. R. Yeasts from glacial areas in Alaska and British Columbia. Proc. of the Fourth Inter. Symp. on Yeasts. p. I. Vienna (Austria), 1974.

Hedrick L. R., Cook W., Woollet L. L. Yeasts and Molds in Lake Superior (water and some of its tributaries). Proc. IIth Conference Great Lakes Research, Inter. Assoc. of Great Lakes. (Canada), 1968.

Hedrick L. R., Soyugens M., Larsen L. Yeasts in sediment core samples from Lake Michigan. Pub. № 15. Great Lakes Research Division, The University of Michigan, 27—37 Ann. Arbor. Michigan, 1966.

Hedrick L. R., Soyugens M., Du Pont P. a. o. Yeasts in Lake Michigan and Lake Erie. — «Publ. Gt. Lakes Res. Div. Inst. Sci. and Technol. Univ. Mich.», 1964, № 11.

Henderson M. E. R. Isolation, identification and growth of some soil Phycomycetes and yeastlike fungi which utilise aromatic compounds related to lignin. — «J. Gen. Microb.», 1961, v. 26, № 1, p. 149—154.

Hilz H., Kittler M., Knappe G. Reduction von Sulfat in der Hefe. — «Biochem. Z.», 1959, 332, p. 151—166.

Hoppe H. G. Untersuchungen zur Ökologie der Hefen im Bereich der westlichen Ostsee. — «Kieler Meeresforschung», 1972a, v. 28, p. 54—77.

Hoppe H. G. Taxonomische Untersuchungen an Hefen aus der westlichen Ostsee. — «Kieler Meeresforschung», 1972b, v. 28, p. 219—226.

Hunter A. C. A pink yeast causing spoilage in oysters. — «Bul. U. S. — Dept. Agriculture», 1920, № 819, p. 1—24.

Johnson T. W., Sparrow F. Fungi in oceans and estuaries. Weinheim, 1961.

Ito N., Takada H. Latent period for obligate halophilic growth of marine yeasts *Rhodotorula*. — «Mycol. Soc. Jap.», 1976, v. 17, № 2, p. 144—148.

Kawakita S., Uden N. Occurens and population densities of yeasts species in the digestive tracts of gulls and terns. — «J. Gen. Microbiol.», 1965, v. 39, p. 125—129.

Kerken A. E. *Torulopsis domereggii* nov. sp. «Antonie van Leeuwenhoek». — «J. Microbiol. and Serol.», 1960, v. 26, № 3, p. 314—316.

Kobayasi Y., Tsubaki K., Soneda M. Marine yeasts isolated from little-neck clam. — «Bull. Nat. Sci. Museum». (Tokyo), 1953, p. 33—47.

Kockova-Kratochvilova A. Probleme auf dem Gebist der Hefessystematik. — «Mitt. Versuchstat. Gärungsgew.», 1965, v. 19, № 5—6, p. 63—74.

Konovalchikoff-Mazoyer M., Senez I. C. Degradation bacterienne des hydrocarbures paraffiniques. Isolement et caracterisation de sonches marines et terrestres appartenant au genre *Pseudomonas*. — «Extract des annales de L'Institut Pasteur», 1956, t. 91.

Kreger van Rij N. J. W. Taxonomy of *Cryptococcus neoformans* and its variety *unigattulatus*. — «J. Microbiol. and Serol.», 1961, v. 27, № 1, p. 59—64.

Kreger van Rij N. J. W. A taxonomic studi of the genera *Endomycopsis*, *Pichia* and *Debaryomyces*. Dis. University of Delft, 1964.

Larsen H. Halophilism. The bacteria a treatise on structure and function, v. 4. Copenhagen, 1962, p. 297—342.

Lazarus C. R., Koburger J. A. Identification of yeasts from the Suwannee River, Florida estuary. — «Appl. Microbiol.», 1974, v. 27, p. 1108—1111.

Le Petit, Barthelemy M. H. Le hydrocarbures en mer: le probleme de J'epuration des Zones littorales par les microorganismes. — «Ann. Inst. Pasteur», 1968, № 2, p. 114.

Lodder J. The Yeasts. A Taxonomic stude. North Holland Publ. Amsterdam, 1970.

Lodder J., Kreger van Rij N. The Yeasts, a taxonomic study. Amsterdam, 1952.

Lund A. Studies of the ecology of yeasts. Copenhagen, 1954.

Lund A. The ecology of yeasts. — In: The Chem. a. Biol. of Yeasts. New York, 1958.

Lundström E., Norkrans B. Studies on marine occuring yeasts: relations

inorganic nitrogen compounds especially hydroxylamine. — «Archiv. Microbiol.», 1968, v. 62, № 4, p. 373—383.

Meyers S. P., Ahearn D. G. Implication of yeasts and yeast-like fungi in marine processes. — «Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.», 1974, v. 5, p. 321—338.

Meyers S. P., Ahearn D. G., Cook W. L. Mycological studies of Lake Champlain. — «Mycologia», 1970, v. 62, № 3, p. 62.

Meyers S. P., Ahearn D. G., Guncell W. a. o. Yeasts from the North Sea. — «Mar. biol.», 1967, № 1, p. 118—123.

Meyers S. P., Ahearn D. G., Miles P. Characterization of yeasts in Bataria Bay. La St. Univ., Coastal Stud. Bull., 1971, v. 6, p. 7—15.

Meyers S. P., Miles P., Ahearn D. G. Occurrence of pulcherriminproducing yeasts in Louisiana sediments. — «Bact. Proc.», 1971, v. 71, p. 75.

Meyers S. P., Roth F. S. Mycological investigations of the Black Sea. — «Bull. Mar. Sci.», 1967, v. 17, p. 576—596.

Meyers S. P., Standard D. G. The role of yeasts in the decomposition of oils in marine environments. — «Develop. Ind. Microbiol.», 1971, v. 12, p. 126—134.

Miget R. I., Oppenheimer C. H., Kator H. G. a. o. Microbial degradation of normal paraffin hydrocarbons in crude oil. — «Proc. Joint. Conf. on Prevention and Control of oil Spills». Amer. Petrol. Inst., 1969.

Miller M. W., Phaff H. J., Heed W. B. a. o. Yeasts associated with *Drosophila* breeding sites in various species of Cactus in desert regions of Arizona and Northern Mexico. Proc. of the Fourth Inter. Symp. of Yeasts. Part I. Vienna (Austria), 1974.

Morris E. O. Yeasts of marine origin. Ann. Rev. Oceanogr. — «Mar. Biol.», 1968, № 6, p. 201—230.

Mulkins—Phillips C. J., Stewart J. E. Distribution of hydrocarbons—utilising bacteris in North-western Atlantic waters and coastal sediment. — «Can. J. Microbiol.», 1974, v. 20, № 7, p. 955—962.

Nakasima M. Yeast-like cells found in the mid-gut gland, in toxic clams. *Kadaku (Science)*, 1954, v. 24, p. 61—62.

Nakasima M. Diseases in mice induced by yeasts. — «Japan. J. Bot.», 1957, v. 32, p. 261.

Noel J. G., Simard R. E. Yeasts as indicator of fecal and organic pollution. Abstr. Ann. Mtd. Amer. Soc. for Microb., Miami Beach., 1973, p. 33.

Norkrans B. Studies on marine occurring yeasts: growth, related to pH, NaCl concentration and temperature. — «Arch. Mikrobiol.», 1966a, v. 54, № 4, p. 374—392.

Norkrans B. On the occurrence of yeasts in a estuary off the Swedish westcoast. — «Swensk. Bot. Tidskr.», 1966b, H. 4.

Norkrans B. Studies on marine occurring yeast: respiration fermentation and salt tolerance. — «Archiv Microbiol.», 1968, v. 62, p. 358.

Novozhilova M. I., Popova L. E. Yeasts in marine environments. — «J. microb. and serol.», 1969, v. 35, p. 23—24.

Novozhilova M. I., Popova L. E. Yeasts Aral Sea and Balhash. Congress of Yugoslav microbiologists. Opatiya (Jugoslavia), 1972.

Novozhilova M. I., Popova L. E. Marine yeasts assimilating hydrocarbons and oil. — «Proc. of the Fourth Inter. Sympos. on Yeasts». Part I. Vienna (Austria), 1974.

- Novozhilova M. I., Popova L. E.** Distribution of yeasts in the Caspian Sea. V Inter. Symp. on the Yeasts (Hungary), 1977.
- Phaff H. J., Miller M. W., Mrak E. M.** The life of Yeasts. 1966.
- Phaff H. J., Mrak E. M., Williams O. B.** Yeasts isolated from shrimp.—«Mycologia», 1952, v. 44, p. 431—451.
- Pratt D., Waddell G.** Adaption of marine bacteria to media lacking sodium chloride. — «Nature», 1959, p. 183.
- Roberts E. R., Wilson T. G. G.** Nitrogen fixation by soil yeasts. — «Nature», 1954, v. 174, p. 84.
- Ross S. S., Morris E. O.** An investigation of the yeast flora of marine fish from Scottish coastal waters and a fishing ground off Iceland.—«J. Appl. Bact.», 1965, v. 28, p. 224—234.
- Roth F. J., Ahearn D. G., Fell L. W., Meyers S. R., Meyers S. A.** Ecology and Taxonomy of yeasts isolated from various marine substrates. — «Limn. Oceanogr.», 1962, № 7, p. 178—185.
- Schultz A. S., Atkin L.** The utility of bios response in yeasts classification and nomenclature. — «Archiv. Biochem.», 1947, v. 14, p. 369.
- Seshadri R., Sieburth J.** Seeweeds as a Reservoir of Candida Yeasts in Inshore Waters. — «Marine Biology», 1975, v. 30, p. 105—117.
- Siebert G., Schwartz W.** Untersuchungen über das Vorkommen von Mikroorganismen in entstehenden Sedimenten. — «Archiv Hydrobiol.», 1956, v. 52, p. 321—366.
- Siepmann R.** Hefen in Meer. Drittes meeres biolog. Symposium 23—25 Oktober 1962 in Bremerhafen. Veröff. des Inst. für Meeresfor. in Bremerhafen, 1963.
- Siepmann R., Höhnk W.** Über Hefen und einige Pilze (Fungy imp., Hypohales) aus dem Nordatlantik. — «Veröffentlichungen Inst. Meeresforsch. in Bremerhafen», 1962, Bd. 8, H. 1, S. 79.
- Shifrine M., Phaff H. I., Demein A. L.** Determination of carbon assimilation patterns of yeasts by replica plating. — «J. Bacteriol.», 1954, v. 68, p. 28—35.
- Simard R. E.** Yeasts as indications of Pollution. — «Mar. Poll. Bull.», 1971, v. 2, p. 123—125.
- Simard R. E., Blackwood A. G.** Yeasts from the St. Lawrence River. — «Canad. J. Microb.», 1971, v. 17, p. 197—203.
- Shinano H.** Studies on Yeasts isolated from various Areas of the North Pacific. — «Bull. Japan Soc. Scient. Fish.», 1962, v. 28, p. 1113.
- Spencer J. F. T., Gorin A. S., Gardner N. R.** Yeasts isolated from the south Saskatchewan, a polluted river. — «Canad. J. Microb.», 1970, v. 16, p. 1051—1057.
- Spencer J. F. T., Gorin A. S., Gardner N. R.** Yeasts from lakes, rivers and waste disposal. — «Proc. of the Fourth Inter. Symp. on Yeasts. Part I. Vienna (Austria), 1974, p. 1051—1057.
- Spencer J. F. T., Phaff H. J., Gardner N. R.** Metschnikowia kamienskii sp. n., a yeast associated with brine shrimp. — «J. Bact.», 1964, v. 88, p. 758—762.
- Stanley S. O., Rose A. H.** Bacteria and yeasts from lakes on Deception Island. — «Philos. Trans. Roy. Soc. London», 1967, B. 252, № 777, p. 199—207.
- Suehiro S.** Studies on yeasts developing in putrefied marine algae. — «Sci. Bull. Fac. agric. Kyushu Univ.», 1960, v. 17, p. 443—449.

Suehiro S. Studies on the marine yeasts. II. Yeasts isolated from the *Thalassiosira subtilis* (marine diatom) decayed in flasks. — «Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.», 1962, v. 20, p. 101—105.

Suehiro S., Tomiyasu V. Studies on the marine yeasts. V. Yeasts isolated from seaweeds. — «Journal of the Fac. of Agric. Kyushu Univ.», 1962, v. 12, № 3.

Suehiro S., Tomiyasu V. Studies marine Yeasts. VI. On some physiological properties of the isolates. — «J. of Fac. of Agric. Kyushu Univ.», 1964a, v. 13, № 1.

Suehiro S., Tomiyasu V. Studies on the marine yeasts. VII. On the utilization of plancton and seaweeds by yeasts. — «J. Fac. Agric. Kyushu Univ.», 1964b, v. 13, p. 227—235.

Suehiro S., Tomiyasu V., Tanaka O. Studies on the marine yeast. IV. Yeasts isolated from marine plancton. — «J. Fac. Agric. Kyushu Univ.», 1962, v. 12, p. 155—161.

Taga N., Seki F. Preliminary report on the microbiological survey made during the fourth cruise of the Japanese Deep Sea expedition. — «Oceanogr. Mag.», 1962, v. 13, № 2, p. 143.

Taysi I., Uden N. Occurrence and population densities of yeast species in an estuarine-marine area. — «Limnol. and Oceanogr.», 1964, v. 9, № 1, p. 42—45.

Tomiyasu V., Zenitani B. The production of yeasts from seaweed. II. The method of producing yeast from seaweed. — «J. agric. Chem. Japan», 1951, v. 25, p. 479—483.

Tomsikova A., Maly V., Prispěvek K. Auxanografické identifikační metody Kvasinek. — «Českose. epidemiol., mikrobiol., imunol.», 1962, v. 11, № 2, p. 131—134.

Uden N. Occurrence and origin of yeasts in estuaries. — In: Estuaries American Association for the Advan of Sci. Washington, 1967.

Uden N., Ahearn D. C. Occurrence and population densities of yeasts species in a fresh-water lake. — «J. Microbiol. and Serol.», 1963, v. 29, № 3.

Uden N., Carmo-Sousa L. Do. Further studies on the significance of temperature relationships and vitamin deficiency patterns in yeast taxonomy. — «Portugalia Acta Biol. Ser. A», 1959, 6, p. 239—256.

Uden B., Castelo-Branco R. *Metschnikowiella zobellii* sp. nov. and *M. kris-sii* sp. nov., two yeasts from the Pas. Ocean pathogenic for *Daphnia magna*. — «J. Gen. Microbiol.», 1961, v. 26, № 1, p. 141—148.

Uden N., Castelo-Branco R. Distribution and population densities of yeast species in Pacific water, air, animals and kelp of southern California. — «Limnol. and Oceanog.», 1963, v. 8, № 3.

Uden N., Farinha M. On the significance of temperature relations and vitamin deficiency patterns in the delimitation of yeast species. — «Portugalia Acta Biol. Ser. A», 1958, v. 6, p. 161—178.

Uden N., Fell J. W. Marine Yeasts. — «Advances in Microbiology of the Sea». Academic Press., 1968, p. 167—202.

Uden N., Kolipinski M. *Torulopsis haemulonii* nov. sp., a yeasts from the Atlantic ocean. — «J. Microbiol. a. Serol.», 1962, v. 28, p. 78.

Uden N., Zo Bell C. *Candida marina* n. sp. *Torulopsis torresii* n. sp., three yeasts from the Torres strait. — «J. Microbiol. a. Serol.», 1962, v. 28, p. 275.

Vamasato K., Goto S., Ohwada K. a. o. Yeasts from the Pacific Ocean. — «J. Gen. a. Appl. Microbiol.», 1974, v. 20, № 5, p. 289.

Velancar N. K. Bacteria isolated from sea-water and marine mud off Mandapam (Gulf of Mannar and Palk Bay). — «Indian Journ. Fisheries», 1957, № 4, p. 208—227.

Walker S. D., Austin H. F., Colwell R. R. Utilisation of mixed hydrocarbon substrate by petroleum-degrading microorganisms. — «J. Gen. and Appl. Microbiol.», 1975, v. 21, № 1, p. 27—39.

Wickerham L. J. Recent advances in the taxonomy of yeasts. — «Ann. Rev. Microb.», 1952, № 6, p. 317—332.

Wickerham L. J., Burton K. A. Carbon assimilation tests for the classification of yeasts. — «J. Bacteriol.», 1948, v. 56, p. 363—371.

Wickerham L. J., Burton K. A. Occurrence of yeast mating types in nature. — «J. Bact.», 1951, v. 63, p. 449—451.

Windisch S. Zur Ökologie der Hefen. — «Zbl. Bacteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg.», 1959, Abt. 2, № 1—5, p. 107—110.

Wolf K. Denitrifikation und Gärung. — «Hyg. Rundschau», Jahrg. IX, № 23, 1899.

Woollett L. L., Hedrick L. R. Ecology of yeasts in polluted water. — «J. Microbiol. and Serol.», 1970, v. 36, № 3, p. 427.

Woollett L. L., Hedrick L. R., Tarver M. G. A statistical evaluation of the Ecology of yeasts in polluted water. — «J. Microbiol. and Serol.», 1970, v. 36, № 3, p. 437—444.

Ziklinskaja. La flore microbienne dans les régions du pôle sud. Expedition antarctique française (1903—1905). Paris, 1908.

Zo Bell C. E. Marine Microbiology. Massachusetts, 1946.

Zo Bell C. E. Assimilation of hydrocarbons by microorganisms. — «Advances in Enzymology and Related subjects of biochemistry», 1950, v. 10, p. 444—485.

Zo Bell C. E. Marine bacteria and Fungi in the Gulf of Mexico. — «Fishery Bull.», 1954, v. 89, p. 55.

Zo Bell C. E., Anderson D. O. Observation on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water the influence of oxygen tension and solid surfaces. — «Biol. Bull.», 1936, v. 71.

Zo Bell C. E., Grant G. W., Haas H. F. Marine microorganisms which oxidize petroleum hydrocarbons. — «Bull. Am. Assoc. Petr. Geol.», 1943, v. 27, p. 1175—1193.

Zo Bell C. E., Prokop J. F. Microbial oxidation of mineral oils in Barataria Bay bottom deposits. — «J. Allg. Microbiologia», 1966, v. 6, p. 143—162.

68-00

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ ДРОЖЖЕЙ	6
Глава II. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДРОЖЖЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ В ВОДОЕМАХ	20
Глава III. ВИДОВОЙ СОСТАВ ДРОЖЖЕЙ	67
Глава IV. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРОЖЖЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМАХ	111
Глава V. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ДРОЖЖЕЙ И ИХ РОЛЬ В ВОДОЕМАХ	147
Заключение	181
Литература	186

НОВОЖИЛОВА МАРИЯ ИВАНОВНА

Аспорогенные дрожжи и их роль в водоемах

Утверждено к печати Ученым советом Института микробиологии и вирусологии Академии наук Казахской ССР

Рецензенты: доктор биологических наук Е. Т. Шикитина, кандидат биологических наук Е. М. Карабаев

Редактор *А. Н. Ведерникова*
Худож. редактор *А. Б. Мальцев*
Оформление художника *И. З. Уразаева*

Техн. редактор *З. П. Ророкина*
Корректор *Н. К. Шульгина*

ИБ № 444

Сдано в набор 23.12.78. Подписано в печать 5.03.79. УГ18026. Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Типографская № 1. Литературная гарнитура. Высокая печать. Печ. л. 12,5. Уч.-изд. л. 13,3. Тираж 900. Заказ 198. Цена 1 р. 90 к.

Издательство «Наука» Казахской ССР.

Типография издательства «Наука» Казахской ССР.

Адрес издательства и типографии: 480021, г. Алма-Ата, Шевченко, 28.