

06
ИБВВ

ISSN 0320—9652

РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ
НАУК

БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

100

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ
ГИДРОБИОЛОГИИ, ИХТИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

№ 100



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1996

ББК 28.082

Б 59

Russian Academy of Sciences

I. D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters
Scientific council for problems of hydrobiology,
ichthyology and utilization of biological
resources of waterbodies

Biology of Inland Waters
Information Bulletin
N 100

УДК 574.5 (28)

Информационный бюллетень содержит сообщения о видовом составе фитопланктона, водной растительности и зоопланктоне волжских водохранилищ, о некоторых вопросах систематики, экологии, эволюции trematод, скребней, нематод и влиянии термического режима водоема на донных беспозвоночных, о методах определения токсикантов в воде и грунтах.

Для широкого круга гидробиологов, токсикологов, паразитологов, преподавателей и студентов биологов.

Ответственный редактор Б. И. Куперман

Рецензенты: В. Е. Матей, В. А. Ройтман

37231п..

Б 1903040100-520
042(02)-96 Заказное

© Коллектив авторов, 1996
© Российская академия наук и издательство
„Наука”, серия „Биология внутренних вод:
Информационный бюллетень” (разработка,
составление, оформление), 1967 (год основания), 1996

С. И. Генкал

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ
И РАСПРОСТРАНЕНИИ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРОСЛИ
THALASSIOSIRA GUILLARDII

New data on morphology, ecology and distribution of diatom algae *Thalassiosira guillardii* are presented.

В настоящее время в пресных водоемах России идентифицированы 7 таксонов рода *Thalassiosira*: *T. bramaputrae* (Ehr.) Hakansson et Locker, *T. conferta* Hasle, *T. guillardii* Hasle, *T. incerta* Makar., *T. proschkiniae* Makar., *T. pseudonana* Hasle et Heimdal и *T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle [2]. Перечисленные представители рода достаточно хорошо изучены в морфологическом плане. Относительно же их экологии в литературе имеются лишь фрагментарные сведения [2, 3].

Из 7 видов лишь 3 относятся к пресноводно-солоноватоводным [2]. Большинство из перечисленных водорослей в пресных водоемах России, за исключением *T. incerta*, встречаются единично [3]. Однако наши наблюдения показали, что солоновато-водная *T. guillardii* довольно значительно развивается в пресных водоемах, проявляя при этом широкую морфологическую изменчивость.

Материалом для наших исследований послужили собственные сборы фитопланктона по Рыбинскому водохранилищу, волжские материалы из архива лаборатории альгологии ИБВВ РАН, а также пробы из других водоемов страны.¹ Подсчет численности в ТЭМ проводился по разработанной нами методике [1].

Как показали наши исследования, в популяциях *T. guillardii* могут встречаться два морфотипа.

1. На створках хорошо заметны дихотомически ветвящиеся ребра с хорошо выраженным гиалиновым кольцом в центре створки (рис. 1, а–е).

2. Ребра и гиалиновое кольцо отсутствуют (рис. 1, г, д).

В чебоксарской популяции численность обоих морфотипов была почти одинаковой с небольшим преобладанием второго, а в куйбышевской и рыбинской доминировал первый. Минимальный диаметр створок в нашем материале отличался от диагноза [2] в меньшую сторону (см. таблицу).

В изученном нами ранее материале центральный вырост с опорами на створке встречался только у особей из Пертозера (Карелия).

¹ Приношу свою благодарность за предоставленные материалы Е. Ю. Митрофановой, Ю. В. Науменко, А. Г. Охапкину, Г. И. Поповской, Л. А. Семеновой.

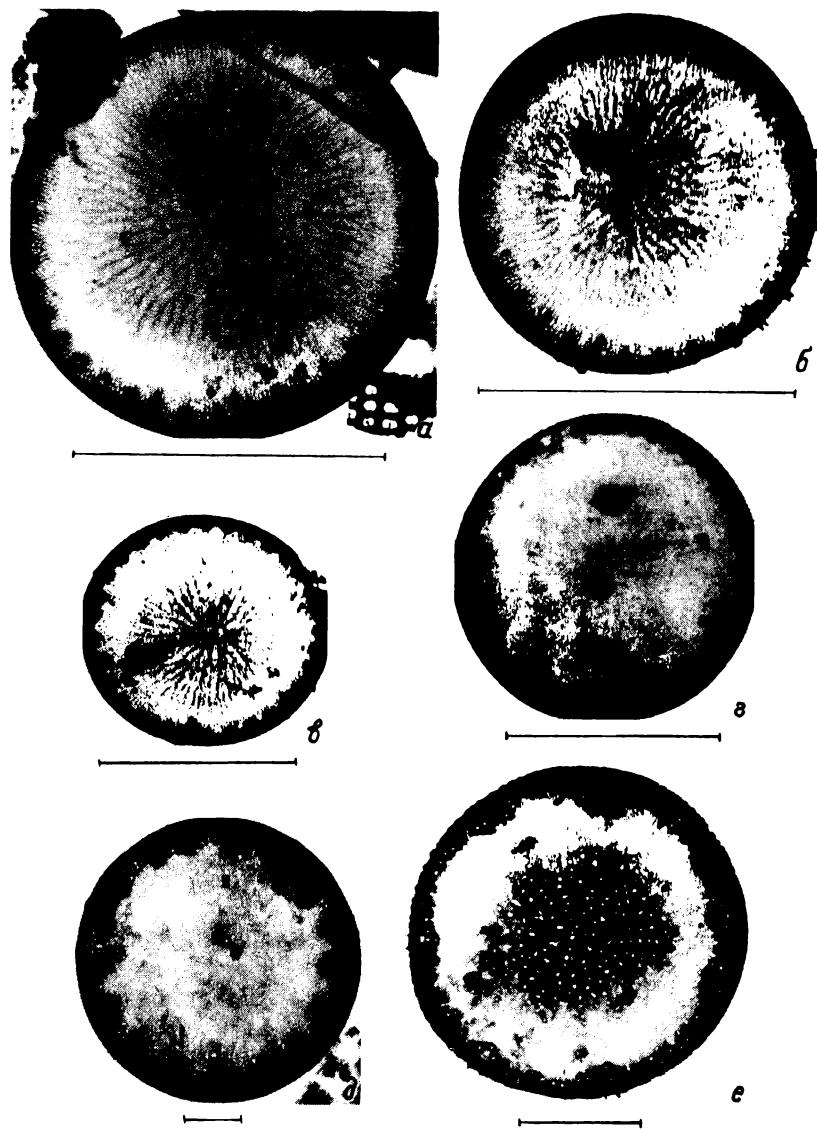


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (ТЭМ).

a—d — Thalassiosira guillardii, e — T. pseudonana; a, б — Рыбинское, в — Куйбышевское, г, д — Чебоксарское, е — Угличское водохранилища. Масштаб соответствует 1 мкм (в—е) и 10 мкм (а, б).

В популяции из Рыбинского водохранилища частота встречаемости этого элемента составила 22 %, на створках же популяций из Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ он отсутствовал. Сравнение изученных популяций по двум признакам (диаметр створки и число краевых выростов с опорами) с использованием критерия Стьюдента

**Статистические характеристики элементов створки популяций
Thalassiosira guillardii Hasle**

Водохранилище	Время отбора проб	Лимиты	$M \pm m$	σ	CV	n
Рыбинское	Июнь 1982	6.6–14.0 18–44	11.9 ± 0.3 34.4 ± 1.2	1.6 5.7	13 16	23 23
	Май 1978	5.8–14.4 16–47	10.9 ± 0.4 30.2 ± 1.7	2.7 9.5	25 31	31 31
Чебоксарское	Май 1978	9.5–11.0 24–30	10.2 ± 0.0 27.3 ± 0.3	0.4 1.8	4 7	22 22

Примечание. Над чертой — диаметр створки, мкм; под чертой — число краевых выростов с опорами.

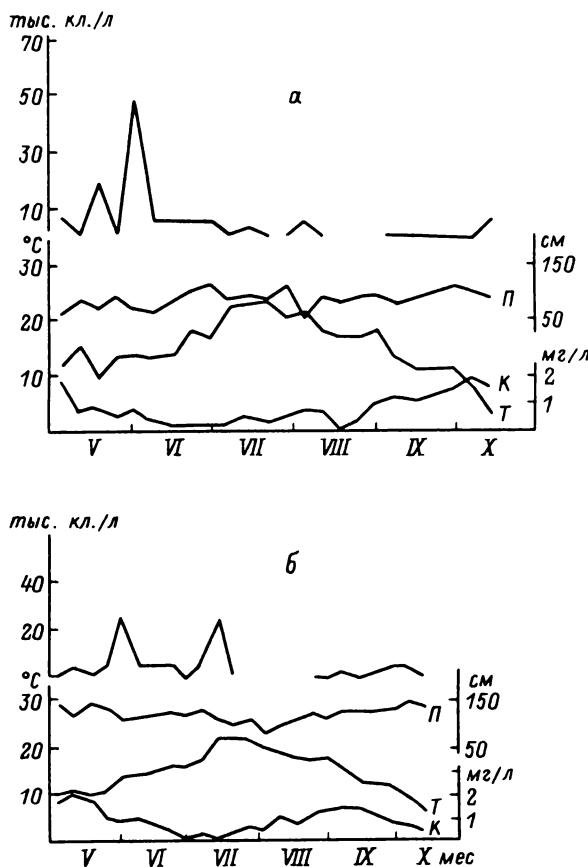


Рис. 2. Сезонная динамика численности *T. guillardii* (тыс. кл./л), прозрачности (П, см), температуры воды (Т, °С), содержания кремния в воде (К, мг/л) в Рыбинском водохранилище

а — канал у пос. Борок, б — глубоководная ст. Коприно.

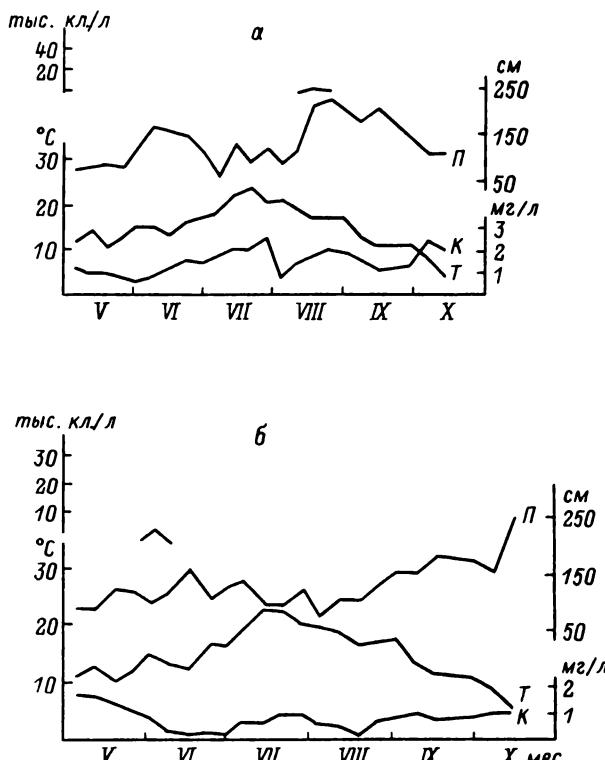


Рис. 3. Сезонная динамика численности *T. guillardii* (тыс. кл./л), прозрачности (П, см), температуры воды (Т, °С), содержания кремния в воде (К, мг/л) в р. Сутке (приток Рыбинского водохранилища).

a – река, *б* – устье.

показало, что они достоверно различаются для 95 %-ной степени вероятности, за исключением пары Чебоксарское–Куйбышевское водохранилища. Обращает на себя внимание незначительная вариабельность признаков в куйбышевской популяции (см. таблицу), причины которой пока неясны.

T. guillardii по морфологии очень близка к *T. pseudonana* (сравни рис. 1, *д* и 1, *е*). Однако между этими таксонами имеется гиантус по основным диагностическим признакам (диаметр створки и число краевых выростов с опорами), а также форме двугубого выроста. Мы вполне согласны с Хасле [4] в том, что *T. guillardii* – самостоятельный таксон, а не форма [2]. Вместе с тем мы разделяем мнение И. В. Марковой о необходимости изучения экологии как *T. guillardii*, так и *T. pseudonana* [2].

Наши наблюдения на Рыбинском водохранилище показали, что *T. guillardii* вегетировала в течение всего сезона при температуре воды 6.5–22.5 °C (рис. 2). Максимальное развитие водоросли (50 тыс. кл./л) мы зафиксировали 3 июня в канале у пос. Борок при температуре воды 13 °C и прозрачности 70 см (рис. 2, а). В р. Сутке (приток Рыбинского водохранилища) в течение этого же периода прослеживался лишь один короткий и небольшой пик развития в конце лета или весной при температуре воды 15–16 °C (рис. 3). Содержание кремния в воде не лимитировало развитие *T. guillardii* (рис. 2, 3).

T. guillardii имеет широкое распространение в водоемах России. Кроме водоемов, указанных в литературе [2], мы ее обнаружили в Угличском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском, Волгоградском, а также Киевском водохранилищах, реках Иртыш, Обь, озерах Байкал и Телецкое.

Литература

- Генкаль С. И. Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1985. Т. 22, вып. 1.
- Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР: Род *Thalassiosira* Cl. L., 1988.
- Макарова И. В., Генкаль С. И., Кузьмин Г. В. Виды рода *Thalassiosira* Cl. (Bacillariophyta), найденные в континентальных водоемах СССР // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 7.
- Hasle G. R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve // Phycol. 1978. Vol. 17, N 3.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 556.555.6 (285.2) + 574.583 : 581

В. А. Елизарова

О СОДЕРЖАНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

In the period of investigations (April–November 1977) in dry silt of the deep part of the Volga reach in Rybinsk reservoir a content of „pure” chlorophyll „a” was observed to be 0.004 %, of pheopigments 0.02 % and of vegetative carotenoids 0.02 %. The relationships pheopigments / carotenoids and carotenoids / chlorophyll „a” („pure”) were equal to 0.9 and 5.30 correspondingly.

Сведения о содержании растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища отсутствуют. Между тем они интересны не только с научной, но и с практической точки зрения. Концентрация хлорофилла и продуктов его распада, соотношение между содержанием феопигментов и каротиноидов дают представление об уровне трофии водоема [1, 2, 4, 8], определенные абсорбционные отношения – о состоянии пигментов [7, 10]. Количество пигментов в осадках – один из показателей состояния водоема при его мониторинге. Для эвтрофирующегося Рыбинского водохранилища первые данные получены в 1977 г. и относятся к наиболее продуктивному Волжскому плесу.

Полевые работы выполняли в Волжском плесе (руслло Волги в районе затопленного г. Мологи) с 27 апреля по 18 ноября с 1–2-недельным интервалом. Пигменты определяли в наилке, где их содержание максимально, поскольку с глубиной осадка концентрация, особенно хлорофилла, резко уменьшается [12]. Наилок, толщина которого составляла около 1 мм, снимали скальпелем с грунта, отобранного микробентометром „С-1”. Для микроскопирования его фиксировали 4 %-ным формалином в полиэтиленовом флаконе. Для анализа пигментов его переносили на фильтровальную бумагу, чтобы удалить излишек воды, посыпали углекислым кальцием, заворачивали в алюминиевую фольгу. В лаборатории пробы помещали в контейнер с силикагелем и немедленно замораживали в морозильной камере холодильника. В таких условиях пигменты сохраняются в течение многих месяцев [11].

Пробы воды отбирали батометром Руттнера из фотического слоя (0–2 м, интегрально) и с придонного горизонта (в 0.5 м от дна). Для камеральной обработки фитопланктон концентрировали из 0.5 л воды на мембранным фильтре „Suprog-2”, для анализа пигментов – из 1 л воды (2 повторности) на отечественном мембранным фильтре № 6 со смесью углекислого кальция и двуокиси кремния, который хранили в затемненном эксикаторе над силикагелем в холодильнике.

Пигменты анализировали стандартным спектрофотометрическим методом [5, 6, 9]. Оптические плотности снимали со спектров поглощения, записанных в диапазоне длин волн 400–750 нм на регистрирующих спектрофотометрах СФ-10 и „Specord” (несколько планктонных спектров). Содержание пигментов рассчитывали на 1 г сухого осадка. Сухую массу определяли ежемесячно, для чего наилок высушивали при температуре 90 °C в течение 1 ч до постоянного значения. В среднем отношение сырой массы к сухой получилось равным 1.8.

Развитие фитопланктона в фотическом слое пункта наблюдения (рис. 1) характеризовалось 3 вспышками биомассы: резко преобладающей весенней и двумя сходными по интенсивности летними. Весеннюю вспышку почти целиком (в среднем 88 % от общей биомассы) формировали диатомовые с доминантами *Aulacosira subarctica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. incognitus*, *S. binderanus*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria crotonensis*, а летние – преимущественно

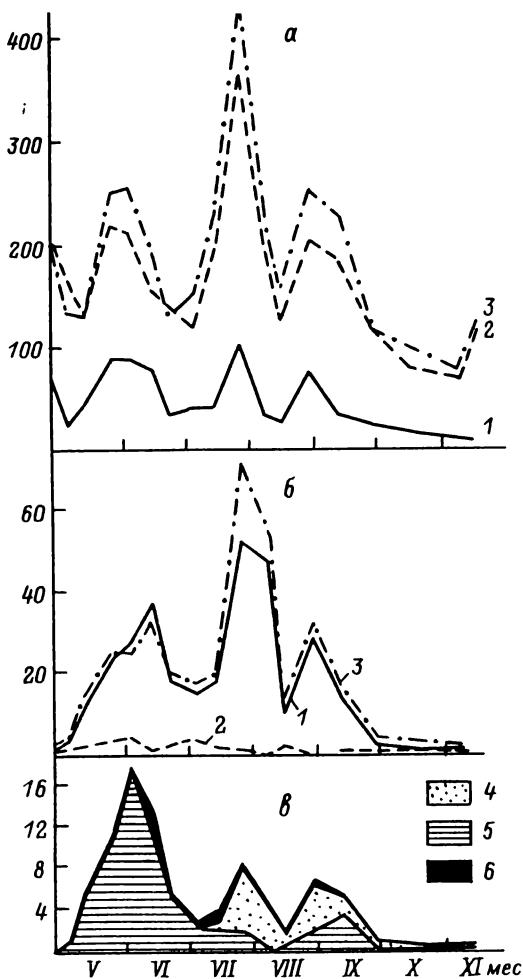


Рис. 1. Сезонная динамика содержания пигментов в наилке (а) и фотическом слое (б) и биомассы фитопланктона (в) в фотическом слое станции наблюдения.

По оси ординат: а — концентрация хлорофилла „а” (1) и феопигментов (2), мкг/г с. о.; каротинOIDов (3), мк SPU/г с. о.; б — концентрация хлорофилла „а” (1) и феопигментов (2), мкг/л; каротинOIDов (3), мк SPU/л; в — биомасса синезеленых (4), диатомовых (5), прочих (6), мг/л.

(в среднем 67 % от общей биомассы) синезеленые, в основном *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, а также диатомеи *Stephanodiscus incognitus* и *Aulacosira italica*.

С весны до поздней осени в планктоне присутствовали разнообразные, но малочисленные зеленые водоросли, биомасса которых измерялась несколькими сотыми или десятыми долями миллиграммов на 1 л. Наиболее часто встречались *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus*,

виды из рода *Chlamydomonas*, *Monoraphidium irregularare*, *Tetrastrum staurogeniaeforme*, *Dictyosphaerium pulchellum*, представители рода *Mougeotia*.

В наилке, как и следовало ожидать при глубине 15.5–16.5 м и прозрачности воды 1.0–1.1 м, не обнаружено фотосинтезирующих бентосных водорослей. Водорослевая масса состояла преимущественно из разрушающихся вегетативных клеток планктонных форм, в подавляющем большинстве диатомей. Особенно выделялась *Aulacosira subarctica*.

Несмотря на „цветение” воды и заметную концентрацию его возбудителей даже у дна, в наилке синезеленые встречались редко и единично. Находили лишь споры *Aphanizomenon* и *Anabaena*, поскольку их вегетативные клетки разрушаются преимущественно в толще воды [3]. Обычное состояние *Microcystis aeruginosa* в наилке – клеточное, изредка в небольших колониях по 100–200 шт. Как известно, на больших глубинах заметные скопления *Microcystis* обнаруживаются в ямах, где он зимует. В наилке с июля до самого ледостава присутствовало множество длинных, часто превышающих 2 тыс. мкм, нитей *Oscillatoria agardhii*. Судя по микроскопической картине, они имели хорошее физиологическое состояние, что свидетельствует о высокой гетеротрофной способности вида.

Зеленые водоросли были найдены в наилке только в конце июля, когда наблюдалось их максимальное содержание в планктоне. Правда, отдельные ценобии *Scenedesmus quadricauda* встречены весной. Ничтожное количество зеленых в наилке согласуется с малой их концентрацией в планктоне, где они растут с той же интенсивностью, что и диатомовые, но в отличие от последних испытывают сильный пресс зоопланктона.

Среднее за вегетационный сезон содержание „чистого” хлорофилла „а” в наилке равнялось 45.4 мкг/г сухого осадка (с. о.) при колебании от 8 до 99.9 мкг/г с. о. (рис. 1). Отмечались 3 близких по величине максимума со средним значением 87.0 мкг/г с. о. Минимальная средняя концентрация пигмента летом и в сентябре составляла 32 мкг/г с. о., а в октябре–ноябре постепенно снижалась до 8.0 мкг/г с. о. В целом сезонная динамика содержания хлорофилла „а” в наилке повторяла таковую биомассы фитопланктона в фотическом слое. При этом максимумы хлорофилла совпадали с максимумами биомассы, весенний же появился на 1 нед раньше. Вероятно, максимум биомассы фитопланктона был в этот же период, а отмеченный позднее возраст за счет массового появления отмирающих клеток, выявленных специальной обработкой.

Одна из особенностей сезонной динамики содержания хлорофилла в наилке – преобладание, хотя и незначительное (в 1.1 раза), летнего пика над весенним, что характерно и для динамики содержания пигмента в планктоне фотического слоя, где разница между летним и весенним максимумами еще отчетливее. На наш взгляд, сказывается увеличение доли богатых хлорофиллом зеленых водорослей. Летом

в планктоне она составляла в среднем 12 % от общей биомассы против 5 % весной и 2 % осенью. В наилке зеленые обнаружены при максимальном содержании хлорофилла.

Динамика содержания хлорофилла „а” в наилке выделяется также более высокой концентрацией в апреле–начале мая по сравнению с поздней осенью при одинаковой биомассе и доминировании одной и той же группы фитопланктона в фотическом слое. Это объясняется тем, что в апреле–начале мая фон в наилке и планктоне создавали разные виды: в наилке – *Sceletonema subsalsum* (40 % от общего количества), в планктоне – *Aulacosira subarctica* (34 % от общей численности). Неповрежденные окрашенные хроматофоры *Sceletonema* указывают на имевшую место, по всей видимости, подледную вспышку развития в планктоне. К началу наблюдений доля *Sceletonema* была уже ничтожной (3 % от общей численности), клетки же *Aulacosira* в наилке (16 % от общего количества), судя по состоянию хроматофоров, имели явно прошлогоднее происхождение.

Среднее за время исследования содержание феопигментов в наилке составляло 165.8 мкг/г с. о. при варьировании от 68.2 до 361 мкг/г с. о. (рис. 1). В целом сезонная динамика содержания феопигментов в наилке повторяла динамику хлорофилла. Отличало ее, во-первых, резкое (в 1.7 раза) превышение летнего максимума над весенним и, во-вторых, возрастание концентрации поздней осенью. Не исключено, что последнее – артефакт. Он может быть обусловлен увеличением поглощения на волне 665 нм, когда сильное помутнение экстракта после подкисления не исчезло при энергичном встряхивании кюветы. Такое иногда встречалось в нашей практике обработки позднеосенних и зимних проб, бедных фитопланктоном.

Из вышеизложенного следует, что в наилке содержались преимущественно дериваты хлорофилла „а” – в среднем 80 % от суммы с „чистым” хлорофиллом. В фотическом слое их доля составляла 15 %. Содержание феопигментов в наилке исследованного глубоководного участка Рыбинского водохранилища оказалось одного порядка с таковым в поверхностных слоях ила из глубоких участков мезотрофных озер [2].

Данные по содержанию хлорофиллов „в” и „с” в наилке следует рассматривать как ориентировочные, учитывая слабую точность их измерения трихроматическим методом в присутствии даже небольших количеств феопигментов [13]. Отметим лишь, что среднее за время наблюдения содержание хлорофилла „в” – специфического пигмента зеленых и эвгленовых водорослей, составляло 1.94 мкг/г с. о. при колебании от 0 до 7 мкг/г с. о. Нулевые значения, зафиксированные почти в третьей части проб, не всегда подтверждались микроскопически, например 26 июля, когда присутствовали разнообразные зеленые водоросли. Содержание хлорофилла „с” колебалось от 1 до 17 мкг/г с. о. при среднем за вегетационный сезон 9.53 мкг/г с. о. Повышенное содержание хлорофилла „с” объясняется не только подавляющим преобладанием диатомовых, но и большей, как известно, его устойчивостью.

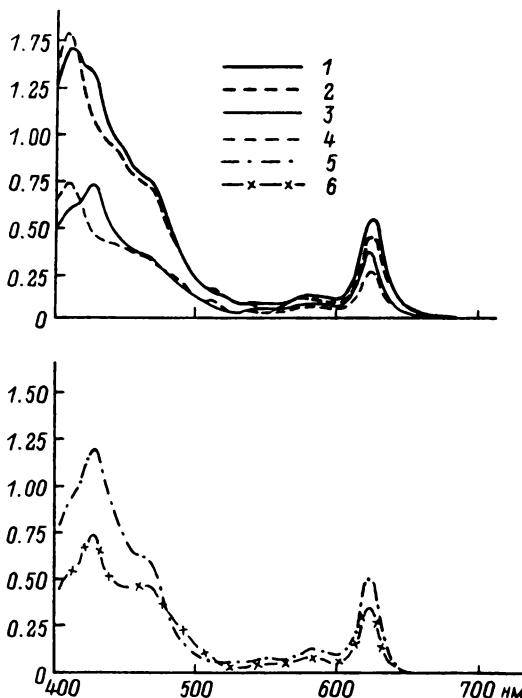


Рис. 2. Спектры поглощения ацетоновых экстрактов из наилка, сестона фотического слоя и растущих культур планктонных водорослей.

По оси ординат — экстинкция (оптическая плотность), по оси абсцисс — длина волны, нм. 1 — экстракт из наилка, 2 — подкисленный экстракт из наилка, 3 — экстракт из сестона, 4 — подкисленный экстракт из сестона, 5 — *Asterionella formosa*, 6 — *Microcystis aeruginosa*.

Особенно устойчивы (как в аэробных, так и анаэробных условиях) каротиноиды [8]. Этим обусловлено их лидерство среди исследованных пигментов наилка — в среднем за вегетационный сезон 186.8 мк SPU/г с. о. при колебании от 74.1 до 434.5 мк SPU/г с. о. (рис. 1).

Преимущественное содержание в наилке продуктов распада хлорофилла подтверждилось характером спектров поглощения наилковых экстрактов. Эти спектры оказались идентичными спектрам поглощения подкисленных планктонных экстрактов (рис. 2), экстрактов из мертвых популяций *Melosira* и феофитина „а” [4].

Все наилковые спектры соответствовали приведенному репрезентативному спектру (рис. 2). От планктонного спектра и спектров поглощения экстрактов из растущих культур водорослей, выделенных из планктона водохранилища, его отличало смещение максимума поглощения в синей области с 432 нм на 414 нм (412 нм в половине проб), смещение небольшого горбика в красной области с 620 нм на 610 нм, исчезновение слабого горбика на 580 нм и появление на 534 нм. Подкисление не влияло на характер спектров наилковых экстрактов.

Отношения абсорбции на определенных длинах (нм) волн – показатели состояния пигментов для наилка (над чертой) и планктона (под чертой) были следующими:

414/480	432/414	432/480	432/665
2.17 ± 0.08	0.81 ± 0.01	1.75 ± 0.03	2.64 ± 0.06
2.07 ± 0.13	1.06 ± 0.07	2.09 ± 0.09	2.11 ± 0.07
502/580	534/580	610/580	
5.52 ± 0.37	2.17 ± 0.10	1.56 ± 0.05	
2.57 ± 0.31	1.14 ± 0.06	1.24 ± 0.05	

Все отношения, кроме 414 нм/480 нм, различались при 99 %-ном доверительном уровне. Разница между наилком и планктоном выявила особенно отчетливо по отношениям 502/580 и 534/580 – в наилке они двое выше. С другой стороны, как в наилке (над чертой), так и в планктоне (под чертой) именно эти отношения наиболее вариабельны, судя по коэффициентам вариации (%):

432/414	432/480	432/665	502/580	543/580	610/580
$\frac{7}{26}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{9}{13}$	$\frac{29}{46}$	$\frac{19}{19}$	$\frac{14}{15}$

Эти коэффициенты свидетельствуют также о большей стабильности всех отношений в наилке, особенно трех первых, из которых выделяется отношение 432/414 нм. Его величина (0.81) близка к значениям, соответствующим 100 %-ному разрушению хлорофилла (0.65–0.75) [7]. В подкисленных наилковых экстрактах она снижалась незначительно – до 0.70. Высокую степень спада хлорофилла в наилке обеспечивали отсутствие света, аэробные условия, высокая температура воды, зообентос (хирономиды, олигохеты, моллюски-сферииды). Величина отношения 432 нм/414 нм в фотическом слое, в среднем равная 1.06 при колебании от 1.00 до 1.37, указывает на превалирование активной формы хлорофилла, если учесть, что ее наивысшие для фитопланктона значения находятся в пределах 1.39–1.47 [7].

Отношение феопигменты/каротиноиды в наилке составляло в среднем 0.9 при колебании от 0.79 до 1.20, в фотическом слое – 0.17 при колебании от 0 до 0.49. В той же степени наилок отличался от фотического слоя и по отношению каротиноиды/хлорофилл „а” („чистый”) – в среднем 5.30 против 1.33. Последнее можно снизить до 1.19, если, согласно рекомендации Парсонса и Стрикленда [9], в период „цветения” синезелеными (26/VII–12/IX) концентрацию каротиноидов уменьшить в 2.5 раза.

Таким образом, в изучаемый период в наилке глубоководной зоны Волжского плеса превалировали продукты спада хлорофилла –

80 % от суммы с „чистым” хлорофиллом. Характер спектров поглощения наилковых экстрактов типичен для экстрактов с высокой долей феофитина. Абсорбционное отношение 432 нм/414 нм, равное 0.81, также свидетельствовало о высокой степени распада хлорофилла. В среднем за вегетационный период в сухом наилке содержалось 0.004 % „чистого” хлорофилла „а”, 0.02 % феопигментов и 0.02 % растительных каротиноидов.

Литература

1. Номоконова В. И. Закономерности первичной продукции фитопланктона Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1991.
2. Трифонова И. С. Определение содержания дериватов хлорофилла в донных отложениях как метод изучения эвтрофирования // История озер в СССР: Тез. докл. 6 Всесоюз. совещ. Таллин, 1983. Том 1.
3. Fallon R. D., Brock L. D. Planktonic blue-green algae: production, sedimentation and decomposition in lake Mendota, Wisconsin // Limnol. and Oceanogr. 1980. Vol. 25, N 1.
4. Gorham E. Chlorophyll derivatives in surface muds from the english lakes // Limnol. and Oceanogr. 1960. Vol. 5, N 1.
5. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. und Pflanz. 1975. Vol. 167.
6. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // Limnol. and Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2.
7. Moss B. A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to pheo-pigments in extracts of algae // Limnol. and Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2.
8. Moss B. Studies on the degradation of chlorophyll „a” and carotenoids in fresh waters // New Phytol. 1968. Vol. 67.
9. Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3.
10. Tietjen J. H. Studies on the absorption spectra of plant pigments in estuaries // Hydrobiologia. 1970. Vol. 35, N 3/4.
11. Tett P., Kelly M. G., Hornberger G. M. A method for the spectrophotometric measurement of chlorophyll „a” and pheophytin „a” in benthic microalgal // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 5.
12. Yacobi Y. Z., Mantoura R. F. C., Llewellyn C. A. The distribution of chlorophylls, carotenoids and their breakdown products in lake Kinneret (Israel) sediments // Freshwater Biol. 1991. Vol. 26, N 1.
13. Yentsch C. S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean // Deep-Sea Res. 1965. Vol. 12, N 5.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

В. Г. Папченков

ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ КОСТРОМСКОЙ ГРЭС

Aquatic vegetation is not observed in a site of discharge of the Kostroma hydroelectrical power station heated waters. At 300 m distance *Potamogeton pectinatus* is found and well-developed. A share of species with a southern area of distribution such as *Bolboschoenus maritimus*, *Typha angustifolia*, *Lemna gibba* is significant within 1–2 km distance from the site of discharge.

Обследование высшей водной растительности Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС, проведенное в июле 1992 г., позволило выявить отчетливую картину воздействия теплых вод на формирование высшей водной растительности в заливах по рекам Кешке и Шаче и русловому участку водохранилища на протяжении 11 км между д. Лунево (629-й км Волги) и с. Красные Пожни (640-й км).

Всего в этой части водохранилища было отмечено 54 вида сосудистых растений, относящихся к 35 родам и 23 семействам. Наиболее разнообразна флора водоема-охладителя по р. Кешке (42 вида из 28 родов и 18 семейств), наиболее бедна флора нижней части залива по р. Шаче (15 видов из 9 родов и 7 семейств). В качестве интересных флористических находок следует отметить встреченные в водоеме-охладителе (до недавнего времени очень редкие в Верхнем Поволжье) кубышку малую *Nuphar pumila* (Timm) DC. и ряску горбатую *Lemna gibba* L.

Наиболее богатый и разнообразный растительный покров также имеет водоем-охладитель по р. Кешке. Зарастанию здесь подвержено 13.5 % акватории водоема (см. таблицу). Преобладает воздушно-водная растительность, на долю которой приходится 54.3 % всей площади зарастания. Сообществами воздушно-водных растений занято 0.38 км². Господствует тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (0.17 км²), манник большой *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. (0.08 км²) и рогоз узколистный *Typha angustifolia* L. (0.05 км²). На остальной площади наблюдаются фитоценозы с доминированием рогоза широколистного *Typha latifolia* L., камыша озерного *Scirpus lacustris* L., клубнекамыши приморского *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, риса широколистного *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L., ежеголовника всплыvшего *Sparganium emersum* Rehm., ежеголовника прямого *S. erectum* L., сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L., хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L.

Характеристика зарастания заливов по рекам Кешке и Шаче

Показатель	Водоем-охладитель по р. Кешке	Нижняя часть залива по р. Шаче
Площадь акватории, км ²	5.2	1.1
Степень зарастания, %	13.5	3.9
Доля растительности, %:		
погруженной	15.7	69.6
с плавающими листьями	24.3	1.4
воздушно-водной	54.3	17.4
осочников	5.7	11.6

Заметную роль в растительном покрове этого водоема играют и сообщества с доминированием растений, имеющих плавающие на поверхности воды листья (0.17 км², или 24.3 % площади зарослей). Среди них преобладают кубышка желтая *Nuphar lutea* (L.) Smith и кубышка малая. Заметно уступают им по обилию кувшинка чисто-белая *Nymphaea candida* J. et C. Presl и горец земноводный *Polygonum amphibium* L.

Роль погруженных макрофитов здесь явно понижена (0.11 км², или 15.7 %). Доминантами их фитоценозов являются рдест пронзенолистный *Potamogeton perfoliatus* L., рдест гребенчатый *P. pectinatus* L. и лютик жестколистный *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. Обилен также роголистник темно-зеленый *Ceratophyllum demersum* L., но он встречается преимущественно как содоминант других сообществ макрофитов.

При сопоставлении данных 1992 и 1972 гг. видно, что степень зарастания водоема больших изменений не претерпела. Распределение зарослей также сходно (наиболее зарастающим являлись и являются верховья залива по р. Кешке). Но состав растительного покрова за 20 лет существенно изменился. Раньше доминировали высокопродуктивные заросли роголистника темно-зеленого, заполнявшие верховья залива. В настоящее время их заменили сообщества растений с плавающими листьями, которые ранее были представлены лишь небольшими пятнами кувшинки чисто-белой. Появились и стали массовыми видами кубышка желтая и кубышка малая. Воздушно-водная растительность была представлена слабо и преимущественно в устьевой части залива. Сейчас же она играет основную роль, причем наиболее развита в верхней части залива по р. Кешке. Среди воздушно-водных растений выделялись лишь тростник, манник и камыш озерный. Сейчас наряду с этими видами заметную роль играют отсутствовавшие здесь ранее рогоз узколистный и клубнекамыш морской. Эти виды не редки на Верхней Волге, но они, как и ряска горбатая, более характерны для южных районов страны. Это может быть расценено как результат длительного влияния теплых вод ГРЭС.

Другим проявлением теплового воздействия является очень слабое зарастание водоема в месте непосредственного поступления

стоков со станции. Режим глубин и прочие факторы здесь вполне могли бы способствовать развитию обильной водной растительности, но она почти отсутствует. Это, очевидно, свидетельствует о неблагоприятном воздействии тепловых сбросов.

Высшая водная растительность залива по р. Шаче крайне бедна как в количественном, так и в качественном отношениях. Нижняя часть залива, подверженная влиянию теплых вод, зарастает всего на 3,9 % (см. таблицу). Столь же слабо зарастающим был этот залив и в 1972 г. [1]. Однако размещение и характер зарослей тогда был иным. В настоящее время почти вся растительность распределена по правобережным мелководьям залива, тогда как 20 лет назад зарастали левобережье и мелководья вокруг острова в устье залива. Если раньше в зарастании принимали участие осока острая *Carex acuta* L., тростник, стрелолист, рдест пронзеннолистный, гребенчатый и блестящий *Potamogeton lucens* L., то сейчас тростник отсутствует и к сохранившимся прочим видам добавились манник большой, рогоз узколистный, кубышка желтая, рдест плавающий *P. natans* L. и рдест курчавый *P. crispus* L. Все они представлены лишь в небольших количествах возле с. Сидоровское, т. е. несколько выше места поступления в залив теплых вод. Таким образом, в заливе по р. Шаче прослеживается та же картина, что и в водоеме-охладителе по р. Кешке: в непосредственном месте сброса теплых вод растительность отсутствует, там же, где действие их смягчено, появляются виды с преимущественно южным распространением (рогоз узколистный).

Характер растительности русловой части водохранилища на участке влияния теплых вод и вне его в целом одинаков. Так же вдоль берегов тянутся заросли рдестов пронзеннолистного и гребенчатого, в заливах присутствует тот же набор видов макрофитов, что и в других местах. Действие теплых вод проявляется лишь в большей мощности зарослей рдестов на участке д. Лунево-с. Красные Пожни и в явном преобладании рдеста гребенчатого над рдестом пронзеннолистным на участке устье Шачи-с. Красные Пожни. Вдоль же правого берега водохранилища, ниже сброса теплых вод по р. Шаче, наблюдается своеобразная картина: сразу после выхода вод из залива заросли рдеста гребенчатого разрежены, затем через 100–150 м они становятся очень густыми и обширными, спустя 300–500 м к ним начинают примешиваться пятна рдеста пронзеннолистного, и лишь у с. Красные Пожни последний начинает доминировать над первым, т. е. устанавливается соотношение этих видов, характерное для русловой части Горьковского водохранилища.

Таким образом, влияние теплых вод Костромской ГРЭС на высшую водную растительность отчетливо заметно в заливах по рекам Кешке и Шаче и в русловой части Горьковского водохранилища на участке д. Лунево-с. Красные Пожни. Это влияние в местах непосредственных сбросов подогретых вод выражается в подъеме или почти полном отсутствии растительности из водных и воздушно-водных макрофитов; в местах, удаленных от места сброса на 1–2 км, – в появлении

видов растений с преимущественно южным распространением (клубнекамыш приморский, рогоз узколистный, ряска горбатая) и в доминировании видов, менее фитоценотически активных, но более устойчивых к колебаниям условий среды (рдест гребенчатый); в местах, более удаленных от мест сброса теплых вод, – в усиливении общей мощности зарослей макрофитов.

Литература

1. Экзерцев В. А., Биочино А. А. Зарастание Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 20.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 574.5 (28) : 581

И. В. Довбня

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА ПОСЛЕДНИЕ ТРИ ДЕСЯТИЛЕТИЯ

The succession processes in a reservoir result in an increase of production indexes of hydrofillous vegetation.

Продукция растительного покрова Угличского водохранилища определялась дважды: в 1958 и 1971 гг. Для того чтобы выявить тенденцию последующего изменения продуктивности, в 1989 г. обследованы несколько крупных заливов, а в трех из них, напротив с. Прилуки, проведено картирование растительности и определена фитомасса. Выбранные заливы представляют собой места, где наиболее вероятны перемены в зарастании. В русловых участках водоема растительный покров более или менее стабилен.

За период между первым и вторым обследованиями водохранилища общая площадь гидрофильной растительности уменьшилась на 8 %. Сокращение произошло главным образом в результате наступления на пояс осочников древесно-кустарниковой растительности. Однако несмотря на снижение степени зарастания, фитопродукция макрофитов к 1971 г. по сравнению с 1958 г. возросла на 76 % [1].

Площади зарослей, фитомасса (абсолютно сухая масса) и фитопродукция
(органическое вещество) трех заливов¹ Угличского водограинища

Сообщества	1971 г.			1989 г.		
	Площадь, м ²	Фитомасса, г/м ²	Продукция, т	Площадь, м ²	Фитомасса, г/м ²	Продукция, т
<i>Carex acuta</i>	15275	652	9.54	15275	525	7.69
<i>Glyceria maxima</i>	30330	644	18.34	32205	662	20.04
<i>Equisetum fluviatile</i>	89580	698	52.40	93705	801	63.72
<i>Phragmites australis</i>	108820	878	87.61	138830	855	108.84
<i>Typha angustifolia</i>	1250	808	0.95	2850	582	1.51
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	750	193	0.11	750	314	0.20
<i>Potamogeton natans</i>	225	145	0.02	225	165	0.03
<i>Nymphaea candida</i>	17500	113	1.72	18100	161	2.38
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	28950	92	2.26	32075	106	2.92
<i>Potamogeton pectinatus</i>	10000	80	0.06	10000	56	0.05
<i>Stratiotes aloides</i>	63275	1021	57.30	63275	676	34.21
<i>Myriophyllum spicatum</i>	-	-	-	1500	212	0.27
Сплавины	-	-	-	4000	683	2.56
Всего	365955		230.31	412719		244.42

Примечание. ¹ Заливы расположены напротив с. Прилуки, их общая площадь 4,937 км²

Увеличение стало возможным вследствие замены низкопродуктивных фитоценозов конкурентнонестойкой растительности *Alisma plantago-aquatica* L., *Typha latifolia* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. высокопродуктивными сообществами *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, *Scirpus lacustris* L., *Typha angustifolia* L. Интенсивное заболачивание отдельных изолированных заливов привело к широкому распространению также высокопродуктивных ценозов *Stratiotes aloides* L., *Equisetum fluviatile* L. и сплавин.

В 1989 г. при господстве тех же доминирующих видов, что и в 1971 г., продолжилось небольшое расширение зарослей таких мощных ценозообразователей, как *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, а в верховьях мелководных заливов, подверженных заболачиванию, увеличивались площади *Stratiotes aloides* и сплавинных группировок.

При сопоставлении результатов 1971 и 1989 гг. по трем обильно застраивающим заливам выявлено, что площади растительности увеличились на 3 %, продукция возросла на 6 % (см. таблицу). При пересчете на единицу площади обследованных заливов продукция гидрофильной растительности в 1971 г. составила 46 г/м² в органическом веществе, а в 1989 г. – 49 г/м². Примерно такое же незначительное увеличение площади зарослей и годовой продукции можно предположить и в отношении заливов в районе с. Красное, у д. Плещково, у Пухлемского створа.

Таким образом, постоянно протекающие в водоеме процессы эндогенных сукцессий влекут за собой изменения в растительном покрове, проявляется тенденция увеличения продукции показателей. Однако возрастание фитопродукции невелико и происходит значительно медленнее, чем на первых этапах существования искусственных водоемов.

Литература

1. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 574.5 (28) 581

И. В. Довбня, Г. Ф. Ляшенко

ПРОДУКЦИЯ ГИДРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКОГО И МОЛОЖСКОГО ПЛЕСОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Area of overgrowings and annual production of hydrophilous vegetation in the Volga part of the Rybinsk reservoir is twice as much than in the Mologa part.

Растительность Волжского и Моложского плесов изучали в 1986–1989 гг. в двух направлениях: фитоценотическом и продукциином. В результате выявлены особенности зарастания отдельных участков каждого плеса. По данным аэрофотосъемки, проведенной в августе 1987 г., выполнено картирование растительного покрова и определена его годовая продукция.

Волжский плес имеет значительно больший объем и площадь акватории, чем Моложский. По мелководности, одному из главных факторов зарастания, оба плеса одинаковы – площади мелководий того и другого составляют 29 %. Это обстоятельство обусловливает почти одинаковое развитие растительности в обоих районах; степень зарастания Волжского плеса составляет 4.4 %, Моложского – 5.1 %.

Фитоценозы высших водных и прибрежно-водных растений

Таблица 1

Площади гидрофильной растительности Волжского и Моложского плесов
Рыбинского водохранилища

Состав растительности	Волжский		Моложский	
	км ²	%	км ²	%
<i>Carex acuta</i>	3.42	14.1	4.90	43.2
<i>Phalaroides arundinacea</i>	2.61	10.7	0.23	2.0
<i>Glyceria maxima</i>	3.72	15.3	0.70	6.2
<i>Equisetum fluviatile</i>	2.03	8.3	0.78	6.9
<i>Phragmites australis</i>	5.13	21.1	0.86	7.6
<i>Scirpus lacustris</i>	1.22	5.0	0.39	3.4
<i>Butomus umbellatus</i>	0.73	3.0	0.67	6.0
<i>Sparganium erectum</i>	0.20	0.8	0.14	1.2
<i>Polygonum amphibium</i>	1.41	5.8	0.34	3.0
<i>Potamogeton gramineus</i> , <i>P. pectinatus</i> , <i>P. perfoliatus</i>	1.54	6.3	0.47	4.2
Прочие	2.33	9.6	1.85	16.3
Всего	24.34	100.0	11.33	100.0

распространены преимущественно в глухих и открытых заливах, образованных в местах впадения рек и ручьев, на заостровных мелководьях, реже – на открытых пространствах лitorали. В Волжском плесе они представлены 65 ассоциациями, объединенными в 32 формации, в Моложском – 60 ассоциациями 33 формаций. Подробная фитоценотическая характеристика опубликована ранее [1, 2].

Для Волжского и Моложского плесов характерно преобладание фитоценозов *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. и *Carex acuta* L. В Волжском доминируют тростниковые заросли (21 %), в Моложском – осоковые (43 %) (табл. 1). В том и другом значительна роль сообществ *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. и *Equisetum fluviatile* L., в Волжском плесе их процентное соотношение выше. Общая площадь гидрофильной растительности Волжского плеса в два раза больше Моложского.

В прямой зависимости от занимаемой тем или иным видом площади находится и продукция. Годовая продукция надземной части растительности в Волжском плесе вдвое выше, чем в Моложском (табл. 2).

Половину всего органического вещества, создаваемого макрофитами в Волжском плесе, продуцируют тростниковые (32 %) и осоковые (17 %) фитоценозы, в Моложском – осоковые (54 %), а также весомо участие в том и другом манниковых и хвощевых зарослей. Для обоих плесов свойственно доминирующее положение воздушно-водных фитоценозов, вклад погруженных и растений с плавающими листьями в общем объеме органического вещества макрофитов небольшой.

Продукционные показатели, рассчитанные на единицу площади акватории каждого плеса, мелководий и зарослей, примерно

Таблица 2

Продукция растительности Волжского и Моложского плесов
Рыбинского водохранилища (органическое вещество)

Состав растительности	Волжский		Моложский	
	м	%	м	%
<i>Carex acuta</i>	2042.4	17.4	2940.0	54.1
<i>Phalaroides arundinacea</i>	1307.6	11.2	110.2	2.0
<i>Glyceria maxima</i>	1645.5	14.0	350.3	6.4
<i>Equisetum fluviatile</i>	1266.7	10.8	491.4	9.0
<i>Phragmites australis</i>	3751.6	32.0	624.4	11.5
<i>Scirpus lacustris</i>	670.1	5.7	215.8	4.0
<i>Butomus umbellatus</i>	188.9	1.6	183.2	3.4
<i>Sparganium erectum</i>	44.2	0.4	31.0	0.6
<i>Polygonum amphibium</i>	203.6	1.7	48.1	0.9
<i>Potamogeton gramineus,</i> <i>P. pectinatus, P. perfoliatus</i>	65.0	0.6	16.9	0.3
Прочие	542.8	4.6	426.4	7.8
Всего	11728.4	100.0	5437.7	100.0

Таблица 3

Годовая растительная продукция в органическом веществе
в водохранилищах Верхней Волги

Показатели продукции	Рыбинское		Угличское (по: [3])	Иваньков- ское (по: [4])
	Волжский плес	Моложский плес		
Общее количество, т	11728	5437	6716	67740
На единицу объема, г/м ³	4.5	7.4	5.3	60.5
На единицу площади, г/м ² :				
акватории	21.3	24.7	26.9	207.2
мелководий	71.9	83.7	75.5	431.6
зарослей	481.9	479.8	546.0	816.2

одинаковы, что отражает сходную картину процесса формирования растительности в этих двух районах Рыбинского водохранилища (табл. 3).

Таким образом, по уровню продуцируемого макрофитами органического вещества на единицу площади и объема Моложский и Волжский плесы Рыбинского водохранилища близки к Угличскому и значительно уступают Иваньковскому водохранилищу.

Литература

1. Кузьмичев А. И., Краснова А. Н., Довбня И. В., Ляшенко Г. Ф., Трусов Б. А., Артеменко В. И. Высшая водная растительность Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83.
2. Кузьмичев А. И., Ляшенко Г. Ф. Высшая растительность Моложского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 90.
3. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
4. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Сукцессии гидрофильной растительности литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 574.583 (285.2) : 591

В. Н. Столбунова

**ЗООПЛАНКТОН ЗАРОСЛЕЙ
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЭВТРОФИРОВАНИЯ**

Among zooplanktogenesis of macrophytes in the Ivankovo reservoir the pondweed is dominant and amounts to 28.40 g/m^3 ; in polluted parts downstream the Tver' city this value is $0.22\text{--}0.35 \text{ g/m}^3$ and in the zone influenced by heated and waste waters of the Konakovo city – $1.50\text{--}2.65 \text{ g/m}^3$. In the Korchevsky bay at mass introduction of young zebra mussel into overgrowths the zooplankton abundance was 1 g/m^3 .

Некоторые сведения о составе и количестве зоопланктона зарослей Иваньковского водохранилища относятся к 50-м годам. По материалам Э. Д. Мордухай-Болтовской [3], видовой состав зоопланктеров Иваньковского и Рыбинского водохранилищ сходен, а биомасса Иваньковского богаче: в июне–августе 1956 г. общая средняя биомасса в прибрежье была $3.76\text{--}0.98 \text{ g/m}^3$.

Наиболее детальные исследования были выполнены в результате комплексных гидробиологических работ в 70-е годы [4], когда наблюдалась признаки эвтрофирования, выражавшиеся в появлении *Moina*

и возросшего обилия зоопланктона; в период максимумов биомасса достигала 10–30 г/м³.

Данная работа представляет собой попытку выявить влияние на зоопланктонные сообщества зарослей бытовых и промышленных стоков городов Твери и Конаково.

Пробы отбирали летом 1991–1992 гг. фильтрованием 50 л воды через планктонную сеть (газ № 64). Камеральную обработку производили традиционным методом. Зоопланктон изучали в наиболее распространенных растительных ассоциациях рдеста, в кубышке и горце. Станции были установлены с учетом разнообразия местных условий: ст. 1 располагалась в р. Тверце, в зоне влияния теплых вод; ст. 2 – вблизи речной станции г. Твери; ст. 3 – у д. Горохово, в наиболее загрязненном участке, подверженном влиянию сточных вод текстильных и целлюлозно-бумажных предприятий г. Твери; ст. 4 – у д. Городня, на участке после впадения р. Орши; ст. 5 характеризует заросшее мелководье затопленного оз. Видогощь с обычным для водохранилища планктоном; ст. 6 – заросший лitorальный участок у д. Безбородово; ст. 7 – вблизи р. Донховки, протекающей через г. Конаково, находится под влиянием ее стока; ст. 8 – в Мошковичском заливе под сильным влиянием теплых вод, а также бытовых стоков г. Конаково; ст. 9 – в Корчевском заливе, защищенном зарослями от волнения и взмучивания.

В июле 1991–1992 гг. температура воды изменялась от 21 до 23.8 °С, а в Мошковичском заливе достигала 28.8 °С. Зоопланктон был представлен 83 видами: *Rotatoria* – 32, *Copepoda* – 20, *Cladocera* – 29, а также личинками *Dreissena* и *Chironomus*. Список видов получен на основе количественных проб. Для каждого вида рассчитывали частоту его встречаемости в объеме всего материала. По числу видов преобладали „мирные“ зоопланктеры, составляющие более 80 %. Встречаемость коловраток по численности изменялась от 28 до 33 % в зависимости от растительной ассоциации и была наибольшей в горце, копепод – от 32 до 43 % с максимумом в кубышке и кладоцер – до 25 % в рдесте.

Доминирующий комплекс представлен коловратками, ракообразными и личинками дрейссены. Из *Rotatoria* преобладали *Lecane bulla*, *Euchlanis lucksiana*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris*, *Asplanchna priodonta*; наибольшей численности достигал *Euchlanis* (до 300 тыс. экз./м³). Среди веслоногих доминировали *Eucyclops* и *Acanthocyclops* и их науплиальные и копеподитные стадии, из ветвистоусых раков – *Chydorus sphaericus*, *Sida crystallina* и *Ceriodaphnia pulchella*. Наибольшая плотность отмечалась у цериодрафии (270 тыс. экз./м³) и сиды (190 тыс. экз./м³). В устье р. Донховки преобладала *Diaphanosoma brachyurum*, а в Мошковичском заливе – планктонная *Daphnia cucullata*, попадающая сюда, видимо, с охлажденной водой из русла р. Волги. Доминирующие виды относятся в основном к β-мезосапробам.

По биомассе преобладали главным образом крупные прибрежно-

Таблица 1
Индекс Серенсена видового сходства (%) организмов зоопланктона
в растах (Иванковское водохранилище, VII 1992 г.)

Район исследования	Номер станции	Р. Тверица	Г. Тверь	Д. Городни	Оз. Видогощь	Д. Безбородово	Г. Конаково	Мошковичский залив	Б. Корчевской залив
		1	2	3	4	5	6	7	8
Г. Тверь	2	34							
Д. Городни	3	38	65						
Д. Городни	4	33	57	47					
Оз. Видогощь	5	31	53	59	53				
Д. Безбородово	6	20	32	35	37	54			
Г. Конаково	7	21	38	50	36	51	55		
Мошковичский залив	8	34	35	54	34	50	43	51	
Б. Корчевской залив	9	24	45	51	38	60	65	57	57

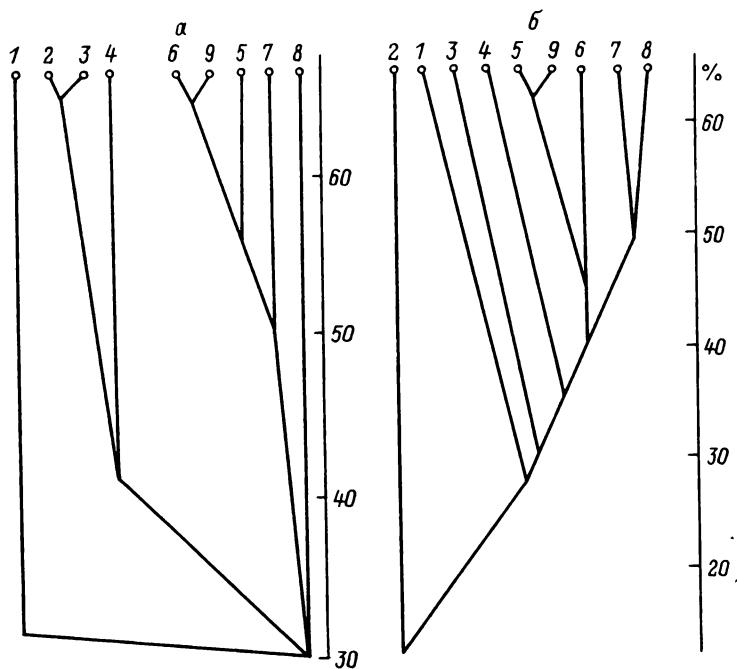


Рис. 1. Дендрограмма сходства (%) станций по индексам видового (а) и биоценотического (б) сходства.

1–9 – номера станций.

фитофильные ракообразные: *Sida*, *Eurycericus*, *Polyphetus*, а также *Pleuroxus truncatus* и *Chydorus sphaericus*. Однако в Мошковичском заливе как по биомассе, так и по численности доминировала *Daphnia cicullata*.

Общие средние количественные показатели зоопланктона достигали 606 тыс. экз./м³ (в горце) и 5.03 г/м³ (в рдесте).

Для сравнения степени видового сходства различных участков использован индекс Серенсена. Оказалось, что среди всех станций наиболее специфична р. Тверца, индексы здесь были низки и колебались от 20 до 38 (табл. 1; рис. 1, а). Это связано с присутствием в ней в большом количестве речных форм. Напротив, наиболее высокие индексы видового сходства прослеживаются на станциях у г. Твери и д. Горохово, населенных единым зоопланктонным комплексом, а также у д. Безбородово и в Корчевском заливе.

Более выразителен индекс биоценотического сходства, учитывающий количественную представленность видов [1]. Особенно выделяются ст. 2 (у г. Твери) – самые низкие показатели индексов, а также ст. 1 (р. Тверца). Больше сходных черт зоопланктон приобретает в оз. Видогощь, в Корчевском (у г. Конаково) и в Мошковичском заливах (табл. 2; рис. 1, б).

Таблица 2
Индекс биоценотического состояния (%) организмов зоопланктона в росте различных участков Иваньковского водохранилища (VII 1992 г.)

Район исследования	Номер станции	Р. Тверца	Г. Тверь	Д. Городня	Оз. Видго- шь	Д. Безбо- рово	Г. Конако- во	Монко- вичский залив	Б. Корчев- ской залив
Г. Тверь	2	12							
Д. Городня	3	26	14						
Д. Городня	4	28	32	34					
Оз. Видгошь	5	27	13	27	34				
Д. Безбородово	6	28	9	26	37	46			
Г. Конаково	7	28	3	27	19	39	31		
Монковичский залив	8	39	26	27	41	43	40	48	
Б. Корчевской залив	9	35	10	30	50	61	42	46	47
						7	8	9	

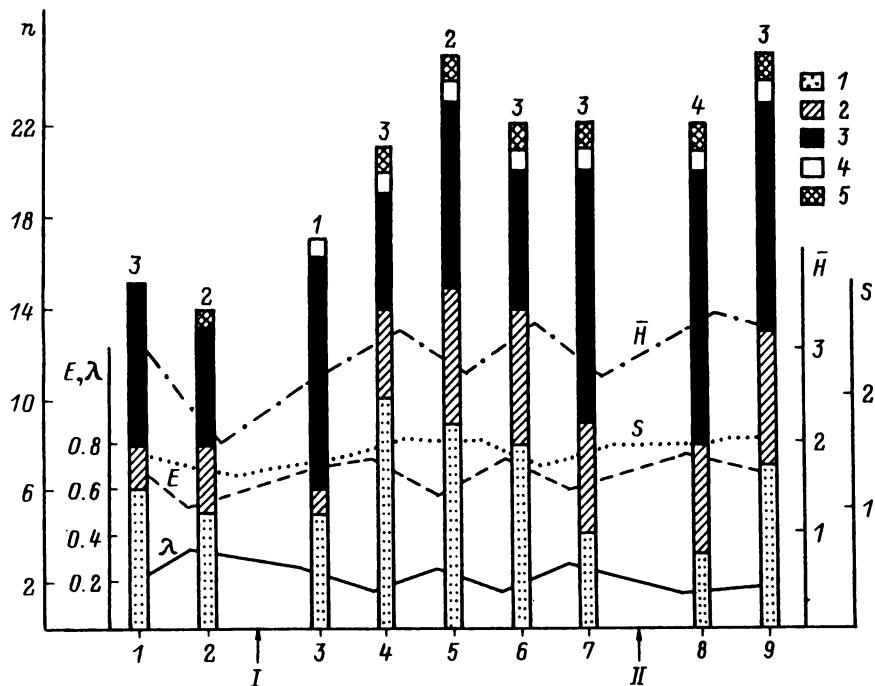


Рис. 2. Некоторые показатели зоопланктона зарослей.

Цифры над столбиками – количество доминирующих видов; 1 – *Rotatoria*, 2 – *Copepoda*, 3 – *Cladocera*, 4 – *Veliger Dreissena*, 5 – личинки *Chironomus*. По оси ординат – количество видов (n), эквивалентность (E) и показатель доминирования (λ), индекс Шеннона (H), индекс сапробности (S); по оси абсцисс – станции; I, II – стоки.

Структура сообщества гидробионтов на станциях 1–3 в районе влияния г. Твери позволяет рассматривать эти участки как биоценозы с меньшим числом видов, более низкими индексами видового разнообразия и эквивалентности, наибольшей долей доминирования у г. Твери и д. Горохово из-за высокого процента плотности *Euchlanis* и *Conochilus*. Индекс сапробности колебался от 1.45 (д. Безбородово) до 1.67 (Корчевской залив), что характерно для β -мезосапробной зоны (рис. 2).

Особенности отдельных участков водохранилища в значительной степени определили развитие зоопланктона. В оз. Видогощь и у д. Безбородово зоопланктонное сообщество оказалось несравненно более богатым и развитым как по качественному составу, так и по количественным показателям (рис. 3). Высокие численность и биомасса наблюдались в рдесте (до 1123 тыс. экз./ m^3 и 28.39 г/ m^3). В течение 1991–1992 гг. здесь отмечались плотные скопления *Sida* (до 18.0–23.28 г/ m^3). Минимальные величины зоопланктона за этот период были зарегистрированы на загрязненном участке у д. Горохово – 43–73 тыс. экз./ m^3 и 0.22–0.35 г/ m^3 ; наблюдалось снижение плотности зоопланктеров

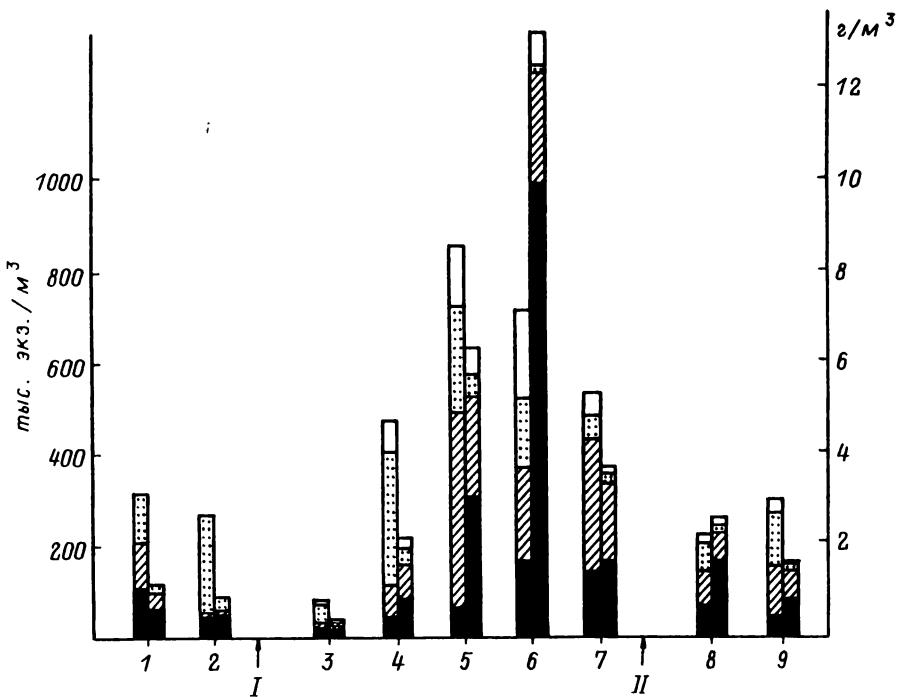


Рис. 3. Количественная характеристика зоопланктона на различных станциях Иваньковского водохранилища в июле 1992 г.

Столбцы: слева — численность, тыс. экз./м³; справа — биомасса, г/м³.
Обозначения видов и оси абсцисс те же, что и на рис. 2.

в Мошковичском заливе: 84–174 тыс. экз./м³ и 1.48–2.65 г/м³. В Корчевском заливе, как правило, отмечались высокие летние количественные показатели зоопланктона (до 1158 тыс. экз./м³ и 23.48 г/м³). Однако в июле 1992 г. наблюдалось значительное снижение численности и биомассы (213 тыс. экз./м³ и 0.98 г/м³) в результате массового заселения молодой дрейссеной стеблей и листьев макрофитов, что существенно подорвало кормовую базу планктонных фильтраторов и тем самым снизило их плотность. Это подтверждалось и для озер северо-запада Белоруссии [2].

Имеющиеся материалы показывают заметные изменения показателей зоопланктона на участках, подверженных влиянию стоков, особенно ниже г. Твери у д. Горохово.

Литература

1. Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1967.
2. Митрахович П. А. Динамика и факторы формирования зоопланктона водоема-охладителя тепловой электростанции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1984.

3. Мордухай-Болтовская Э. Д. Зоопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1955–1956 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1 (4).
4. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 574.56

Е. П. Романова

КАЛОРИЙНОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Data on calorie content of 5 mass zooplankton species in the Kuibyshev reservoir are obtained. The range of calorie content variations for crustaceans during vegetation period and in the ontogeny is found.

Оценка роли ракообразных в потоке вещества и энергии в водоеме невозможна без определения калорийности массовых видов зоопланктона. Рядом исследований установлено, что калорийность водных организмов находится в пределах 16.7–25.1 Дж/мг сухой массы [7, 8], хотя некоторые авторы приводят более высокие величины для ракообразных – от 20.9 до 27.6 Дж/мг [9]. Этот показатель зависит от ряда факторов среды, таких как температура, сезон года, трофические условия, а также от стадии развития и физиологического состояния раков.

Энергетическую оценку зоопланктона Куйбышевского водохранилища ранее не проводили. С этой целью в течение вегетационных сезонов 1981–1982 гг. определяли сухую массу и калорийность зоопланктеров, собранных в нижнем бьефе Куйбышевского гидроузла и в Приплотинном плесе.

В течение вегетационного сезона в водохранилище происходит смена доминирующих видов. В весенний период (апрель–май) в массе развиваются *Cyclops vicinus* Uljanine и *C. kolensis* Lilljeborg, летом на смену им приходят *Acanthocyclops vernalis* (Fischer) и *Mesocyclops leuckarti* (Claus). Из кладоцер в июне в массе развиваются босмины, с мая по август в планктоне присутствует *Daphnia longispina* (O. F. Müller), численность которой значительно колеблется [3].

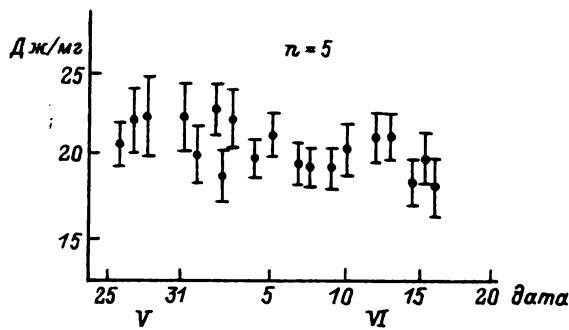


Рис. 1. Калорийность *Cyclops vicinus*, *C. kolensis*.

Сухую массу доминирующих видов *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina* Leydig., *Bythotrephes longimanus* Leydig., *Cyclops vicinus*, *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eurytemora velox* Lilljeborg, *Heterocope caspia* Sars., *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *E. graciloides* (Lilljeborg) определяли высушиванием в течение суток в сушильном шкафу при температуре 65 °C, калорийность – методом бихроматного окисления в концентрированной серно-хромовой смеси, используя навеску в 1.5–2.0 мг сухой массы, оксикалорийный коэффициент брали равным 14.2 Дж/мг O₂ [2]. Сырую массу рассчитывали по формулам, полученным Е. В. Балушкиной и Г. Г. Винбергом [1] для планктонных ракообразных. Всего проделано 87 определений сухой массы, 240 – калорийности.

Методом наименьших квадратов рассчитана зависимость сухой массы от длины тела рачка:

$$W_s = 11.1 \cdot l^{1.78},$$

где l – длина, мм; W_s – сухая масса, мкг.

В дальнейшем эти данные использовали при вычислении калорийности.

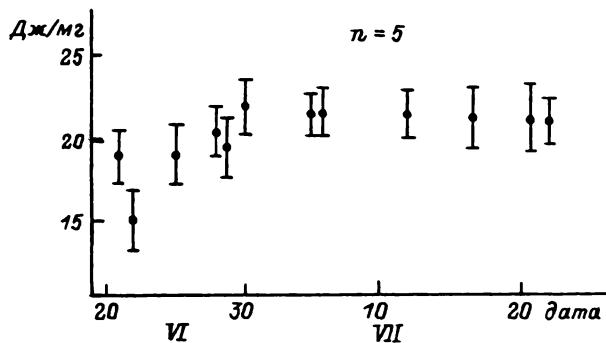


Рис. 2. Калорийность *Acanthocyclops vernalis*, *Mesocyclops leuckarti*.

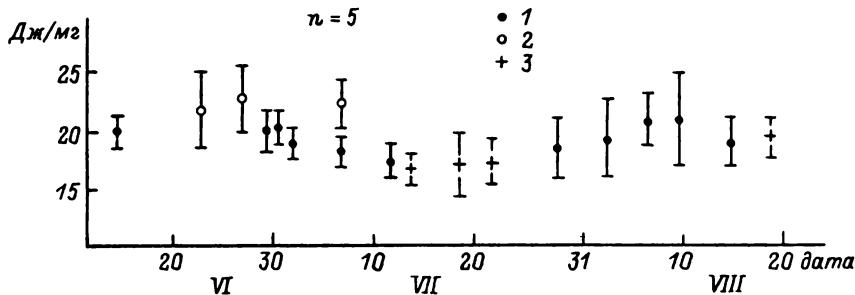


Рис. 3. Калорийность *Daphnia longispina*.

1 — самки без яиц, 2 — яйценосные самки, 3 — молодь.

Наиболее высока калорийность у хищников. У циклопов весеннего комплекса *Cyclops vicinus* и *C. kolensis* она понижается с 23.0 Дж/мг сухой массы в мае до 18.8 Дж/мг к концу июня (рис. 1), что связано с наличием в водоеме разных стадий развития этих раков. Яйценосные особи, как правило, имеют более высокие энергетические характеристики, чем неяйценосные организмы аналогичных размеров — до 25.1 Дж/мг.

Калорийность циклопов летнего комплекса *Acanthocyclops vernalis* и *Mesocyclops leuckarti* в среднем ниже, чем весеннего — от 14.7 до 20.9 Дж/мг, хотя для большей массы раков она составляет 16.7–20.9 Дж/мг (рис. 2).

Кладоцеры характеризуются меньшей энергетической ценностью (в среднем 16.7–20.9 Дж/мг), которая по мере отрождения молоди снижается (рис. 3). Наиболее высока энергоемкость яйценосных особей — до 23.0 Дж/мг.

Калорийность раков зависит от размерно-структурного состава популяции, что можно проследить в процессе онтогенеза копепод. У диаптомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, присутствующих в планктоне практически в течение всего периода наблюдений, и циклопов летнего комплекса *Acanthocyclops vernalis* и *Mesocyclops leuckarti*, развивающихся при достаточно стабильных температурах 18–22 °C, по мере роста раков калорийность увеличивается (см. таблицу). У видов весеннего комплекса *Cyclops vicinus* и *C. kolensis* отмечается другая картина: науплии и копеподиты I-II стадий имеют такие же энергетические характеристики и даже выше, чем взрослые особи. Возможно, это связано с тем, что рост циклопов происходит в период интенсивного прогревания воды от 6 до 18 °C. Показано, что при низких температурах гидробионты имеют более высокую калорийность, что связано с накоплением в их телах липидов и фосфолипидов [4]. В начале мая у взрослых циклопов, оставшихся от зимней популяции, отмечалось наличие жировых скоплений в теле. Поэтому энергоемкость науплиев и копеподитов первых стадий, развивающихся при низких температурах, могла быть выше, чем у раков старших стадий,

Стадия развития	Вид			
	<i>Cyclops vicinus</i> , <i>C. kolensis</i>	<i>Eudiaptomus gracilis</i> , <i>E. graciloides</i>	<i>Acanthocyclops vernalis</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>
Науплии, I копеподитная	21.4 ± 0.8	—	—	—
Копеподитные:				
I-II	20.1 ± 1.3	—	—	—
II	17.6 ± 2.3	—	18.3 ± 1.4	—
III	17.6 ± 1.4	—	19.9 ± 2.1	—
IV-V	19.3 ± 1.2	21.8 ± 1.2	21.1 ± 1.3	20.2 ± 1.3
Самки:				
без яиц	19.9 ± 0.9	22.6 ± 1.7	—	—
с яйцами	20.2 ± 1.4	—	—	28.1 ± 2.0
Средняя для вида	20.4 ± 1.2	22.1 ± 1.3	20.2 ± 1.6	22.9 ± 1.6

появляющихся по мере прогревания водоема. В летней популяции тех же циклопов жировых скоплений не наблюдалось.

Полученные энергетические характеристики раккового планктона Куйбышевского водохранилища сходны с данными для ракообразных Кубанских лиманов [5] и Кременчугского водохранилища [6] и близки нижним значениям калорийности, полученным для пресноводных планктонов из разных мест обитания [7-9]. Возможно, это является отражением экологических условий существования планктона в данном регионе.

Литература

- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планкtonных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979.
- Гигиняк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Даюбан Н. А. Зоопланктон (Куйбышевского водохранилища) // Куйбышевское водохранилище. Л., 1983.
- Останея А. П., Гигиняк Ю. Г. Содержание липидов в зоопланктоне Нарочанских озер // Докл. АН БССР. 1970. Т. 14.
- Проскурина Е. С. Калорийность зоопланктона Кубанских лиманов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. Вып. 10 (118).
- Шерстюк В. В. Калорийность кормовых организмов Кременчугского водохранилища // Гидробiol. журн. 1971. № 6.
- Cummins K. V., Wuychak J. C. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics // Int. Assoc. theor. applied limnol. Mitteilungen communications. 1971. N 18.
- Prus T. Calorific value of animals as an element of bioenergetical investigations // Pol. arch. hydrobiol. 1970. Vol. 17 (30), N 1-2.

УДК 576.895.122 : 597

А. В. Тютин

**РОЛЬ СЕГОЛЕТОК ОКУНЯ
В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ТРЕМАТОДЫ
BUNODERA LUCIOPERCAE
В УСЛОВИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

The seasonal dynamic of infection of perch underyearlings by trematode *Bunodera luciopercae* has been found in the five small rivers of the Volga part in the Rybinsk reservoir. Insignificant mortality of trematodes in autumn-winter period was registered.

Сеголетки окуня по численности составляют основную группу среди окуневых рыб – окончательных хозяев trematode *Bunodera luciopercae*. Как облигатные планктофаги, они имеют большое значение для формирования структуры гемипопуляции марит данного гельминта в Рыбинском водохранилище. Но их роль в сохранении численности червей в течение года до конца не выяснена. Цель настоящей работы – проследить сезонную динамику зараженности сеголеток окуня мари-тами *B. luciopercae* и определить их место в жизненном цикле этой trematody.

С марта 1992 г. по июнь 1994 г. методом неполного гельминтологического вскрытия исследовано 902 экз. сеголеток окуня из приступьевых участков пяти малых рек, впадающих в Волжский плес Рыбинского водохранилища. Основные исследования проводили на р. Шумаровке в 1992–1994 гг. (вскрыто 643 экз. рыб) и р. Сутке в 1993 г. (вскрыто 138 экз.). Кроме того, в марте 1992 г. вскрыто 38 экз. из р. Ильди (приток р. Сутки), в июле 1992 г. – 40 экз. из р. Суножки (приток р. Шумаровки) и в сентябре 1993 г. – 40 экз. из р. Латки, впадающей в водохранилище.

В исследованных малых реках расположены крупные популяции моллюсков *Pisidium amnicum* – первых промежуточных хозяев *B. luciopercae* – с высокой степенью зараженности их партенитами этого вида trematod [1]. Здесь насчитывается до 10 видов планктонных *Cladocera*

Таблица 1

Сезонная динамика зараженности сеголеток окуня трематодой *Bunodera luciopercaes* в притоках Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Годы	Месяц								
	VI	VII	VIII	IX	X	III	IV	V	VI
Р. Шумаровка									
1992—1993	37 4.05	40 11.68	40 10.28	52 8.86	40 10.55	-	-	50 0.56	34 0.03
1993—1994	40 0.20	23 1.61	80 7.24	40 11.15	40 8.95	40 11.25	70 9.36	-	20 0.05
Р. Сутка									
1993—1994	40 0.42	24 4.46	34 11.24	40 11.70	-	-	-	-	-

Примечание. Над чертой — количество исследованных рыб, под чертой — индекс обилия паразитов, экз.

[6], которые могут служить вторыми промежуточными хозяевами. Эти особенности превращают приусьтевые участки притоков водохранилища в стабильные очаги инвазии окуневых рыб. Сеголетки окуня, выносимые течением, формируют скопления по всей акватории водохранилища [8] и становятся доступным объектом питания для хищных окуневых рыб, составляя значительную часть их годового рациона [2].

Сезонная динамика зараженности рыб зависит от климатических условий года и в меньшей степени от температуры воды в конкретной точке. По нашим данным, молодые trematodes появляются в кишечнике окуней во второй декаде июня (табл. 1). В 1992 г. значения индекса обилия достигли максимального уровня уже в июле. В более холодном 1993 г. это произошло только в сентябре. В обоих случаях уже к августу экстенсивность инвазии составляла 100 %.

По данным Е. П. Иешко [3, 4], в сентябре у сеголеток окуня в озерах Карелии происходило резкое снижение показателей зараженности за счет элиминации неполовозрелых червей; причем эта тенденция сохранялась весь зимний период, тогда как зараженность окуней старших возрастов осенью и зимой более стабильна. В Рыбинском водохранилище уменьшения индекса обилия у сеголеток окуня в сентябре–октябре нами не наблюдалось. Более того, в марте–апреле 1994 г. при сохранении 100 %-ной зараженности индекс обилия остался на осеннем уровне. Рост и развитие гельминтов в сеголетках проходили так же, как в окунях старших возрастов. Доля зрелых червей, содержащих яйца в матке, составила в марте 37.11 %, а в апреле достигла 70.84 %.

Таблица 2

Зараженность сеголеток окуня некоторыми видами гельминтов в августе–октябре 1992 и 1993 гг. (экстенсивность, $E \pm M_E$, %)

Река	Год	Вид паразита			
		<i>Bunodera luciopercae</i>	<i>Triaenophorus nodulosus</i>	<i>Proteocephalus</i> sp.	<i>Camallanus</i> sp.
Шумаровка	1992	100.00	45.45 ± 4.33	12.12 ± 2.84	9.85 ± 2.59
Шумаровка	1993	100.00	26.25 ± 3.48	19.38 ± 3.12	6.88 ± 2.00
Сутка	1993	100.00	28.38 ± 5.24	4.05 ± 2.29	21.62 ± 4.78
Латка	1993	100.00	7.50 ± 4.16	65.00 ± 7.54	37.50 ± 7.65

Таким образом, элиминации трематод в период их роста и созревания у сеголеток окуня не происходит. Незначительные колебания индекса обилия с августа по апрель зависят от количества встреченных в выборке гиперинвазированных рыб. Такие отклонения являются обычными при проведении популяционных исследований [7]. Только в середине мая, по нашим данным, начинается процесс элиминации зрелых червей, который полностью завершается у годовиков окуня в первой декаде июня.

Стабильность показателей зараженности сеголеток окуня трематодой *B. luciopercae* в течение длительного периода (с августа по апрель) нельзя объяснить существованием в водохранилищах особой осенней генерации гельминтов, отсутствующей в озерах, как предполагает Г. Ф. Костарев [5]. Мы не наблюдали разновозрастных групп червей в кишечниках рыб. Кроме того, сезонная динамика продукции церкарий *B. luciopercae* моллюсками и зараженность метацеркариями планктонных ракообразных также не имеет значительных спадов в течение лета.

Проведенные исследования не выявили четких различий в зараженности сеголеток окуня маритами *B. luciopercae* в пяти исследованных точках. Можно было предположить, что она будет выше в меньших по размеру реках. Действительно, значение индекса обилия в сентябре 1993 г. в р. Латке составило 12.35, что несколько больше, чем в реках Шумаровке и Сутке в тот же период (табл. 1), а в р. Суножке в июле 1992 г. он был равен 12.47, что выше, чем в р. Шумаровке. Однако для рыб из р. Ильди в марте 1992 г. индекс обилия составил всего 4.92, а его значения в 1993 г. в р. Сутке были выше, чем в р. Шумаровке.

Необходимо отметить, что отсутствие различий в зараженности локальных группировок сеголеток окуня трематодой *B. luciopercae* наблюдается на фоне значительных расхождений в экстенсивности инвазии другими видами гельминтов (цеостодами и нематодами), заражение которыми также происходит через планктонных ракообразных (табл. 2). Это, по нашему мнению, свидетельствует о большей устой-

чивости популяций трематод, которые связаны в своем жизненном цикле с моллюсками.

Полученные данные позволяют сделать вывод о значительной роли сеголеток окуня в жизненном цикле *B. luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища. Отмеченные у них показатели индекса обилия, по-видимому, близки к максимальным для средней полосы России. Накапливая и сохраняя в течение года значительное количество гельминтов, молодь окуня поддерживает очаги инвазии в реках. Часть сеголеток, вынесенных в водохранилище, служит источником инвазии для хищных окуневых рыб – взрослых окуней и судаков. Благодаря этому в отдельные месяцы индекс обилия *B. luciopercae* у батиального окуня достигал 76, а у судака 274 экз. червей на одну рыбу при 100 % экстенсивности инвазии.

Работа выполнена в рамках научно-технической программы России „Биологическое разнообразие”, проект 2.3.27.

Литература

1. Жоков А. Е. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5.
2. Иванова М. Н. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 1 (34).
3. Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л., 1988.
4. Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Byxodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis* // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 5.
5. Костарев Г. Ф. Цикличность развития паразитов рыб в водохранилищах Средне-Камского каскада // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 1.
6. Крылов А. В. Зоопланктон и качество вод малой реки в условиях воздействия промышленных стоков // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993.
7. Федоров К. П. Математические методы изучения популяций паразитов // Итоги науки и техники. Зоопаразитология. 1987. Т. 7.
8. Чиркова З. Н. О распределении и росте сеголетков окуня в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. „Борок”. 1956. Вып. 2.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папчанина РАН

В. Г. Гагарин

ПОЛОЖЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ И ПОЧВЕННЫХ ФОРМ НЕМАТОД В СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНИИ ОТР. MONHYSTERIDA

A taxonomical composition of order *Monhysterida*: marine forms to rank of family, freshwater forms to genus rank is given. Phylogenetic relations between families are shown on the bases of morphological features. The historical course of this worm group development is considered.

Отр. *Monhysterida* Filipjev, 1929 – один из основных высших таксонов свободноживущих нематод. Большинство видов, входящих в него, обитает в море и лишь очень немногие живут в пресных водоемах, мху и почве.

Отряд обоснован И. Н. Филиппьевым в 1929 г. [6] и признается до сих пор большинством специалистов [2, 5, 9, 13–15, 17, 18]. Некоторые разногласия возникают по поводу помещения в состав отряда семейств *Cotomosomatidae* и *Axonolaimidae* [6, 17], а также выделения надсем. *Desmoscolecoidae* в самостоятельный отряд [17].

Целью данной работы было показать, каков объем таксонов пресноводных форм нематод и как они расположены в настоящей системе отр. *Monhysterida*, а также, рассмотрев общий ход исторической эволюции круглых червей, проследить (конечно, гипотетически) процесс формирования фауны пресноводных монхистерид.

Диагноз *Monhysterida* (по: [9]). Сравнительно мелкие черви. Кутикула гладкая или кольчатая, изредка ареолирована гребнями, шипами, точками. Три круга головных тангорецепторов, причем 2-й и 3-й, как правило, в виде щетинок. Отверстия амфидов круглые, изредка спиральные. Пищевод в большинстве случаев равнотолчен по всей своей длине, реже имеется базальное утолщение, как исключение – бульбус. Кардий в ряде случаев длинный, железистый. Яичник, как правило, один, реже парный, но всегда прямой. Семенник один, реже два. Супплémentарные органы самцов, за редким исключением, отсутствуют.

Отряд включает 2 надсемейства, 5 семейств и 78 родов.

Отр. *Monhysterida* Filipjev, 1929.

Надсем. *Monhysteroidea* de Man, 1876.

Сем. *Monhysteridae* de Man, 1876. 16 родов, из них лишь в четырех (*Monhystera* Bastian, 1865; *Eumonhystera* Andrassy, 1981; *Geomonhystera* Andrassy, 1981; *Monhystrella* Cobb, 1918) присутствуют пресноводные и почвенные виды.

Сем. *Xyalidae* Chitwood, 1951. 34 рода и только в состав трех (*Theristus* Bastian, 1865; *Daptonema* Cobb, 1920; *Hofmaenneria* Meyl, 1957) входят пресноводные и почвенные формы.

Надсем. *Siphonolaimoidea* Filipjev, 1918.

Сем. *Siphonolaimidae* Filipjev, 1918. 2 морских рода.

Сем. *Linhomoeidae* Filipjev, 1922. 23 рода, из которых только в двух (*Terschellingia* de Man, 1888 и *Andrassyia* Brzeski, 1960) имеются пресноводные виды.

Пресноводные и почвенные виды входят в состав 9 родов 3 семейств. Семейства *Sphaerolaimidae* и *Siphonolaimidae* содержат исключительно морские формы.

Положение родов *Monhystera*, *Eumonhystera*, *Geomonhystera*, *Monhystrella* в сем. *Monhysteridae*, родов *Theristus* и *Daptonema* в сем. *Xyalidae* и рода *Terschellingia* в сем. *Linhomoeidae* ни у кого не вызывает сомнения. В отношении родов *Hofmaenneria* и *Andrassyia* и их места в системе отряда имеются разногласия.

Одни исследователи [1, 3, 15] включают род *Hofmaenneria* в состав сем. *Monhysteridae*, другие [9, 10] – в состав сем. *Sphaerolaimidae*, а третьи [16, 17] – сем. *Xyalidae*. Это вызвано разной оценкой таксономической значимости некоторых признаков.

Морфологический диагноз рода *Hofmaenneria*: кольчатая кутикула, 2 круга (6 + 4) головных щетинок, отсутствие шейных и субцефалических щетинок, обширная кутикулизированная стома, резко разделенная на 2 части, один передний яичник и один семенник, расположенный справа от кишечника. На наш взгляд (см. таблицу), морфологическая организация видов данного рода более всего вписывается в диагноз сем. *Xyalidae*, причем в данном семействе имеется род *Sphaerotheristus*, виды которого морфологически очень близки к роду *Hofmaenneria*. Самки практически идентичны, а самцы отличаются деталями строения спикул и отсутствием рулька.

Род *Andrassyia* описан М. Бржеским [11] по особям *Andrassyia vivipara*, обнаруженным в одном небольшом водохранилище в Польше. Головной конец червей вооружен 6 нежными щетинками 2-го круга и 4 папиллами 3-го. Стома практически отсутствует, но передний отдел пищевода расширен и несет мелкий онх. Задний отдел пищевода имеет базальное расширение. Кардий маленький. Отверстие амфигид карманообразное, но на рисунке изображено явно округло-овальное. Яичники парные, прямые; в обеих матках многочисленные личинки. Семенники парные. Пбра хвостовых желез открывается субтермально. М. Бржеский [11, 12] отнес вид к сем. *Tripylidae* отр. *Enoplida* на основании карманообразного отверстия амфигид и наличия в стоме мелкого онха. Но отверстие амфигид всегда трудно различимо.

Род *Andrassyia* не может быть отнесен к сем. *Tripylidae* по 4 признакам. Во-первых, все черви, входящие в данное семейство, имеют парные антидромные яичники. Во-вторых, у всех известных трипилид пищевод равнотолщен по всей своей длине, без базального расширения. В-третьих, все представители *Tripylidae* имеют большие кардиальные железы, отсутствующие у представителей рода *Andrassyia*. И наконец, у всех трипилид самцы несут супплémentарные органы.

Второй вид рода, *Andrassyia tundrovii*, найден В. Г. Гагариным [3]

Морфологическая характеристика семейств отр. Monostomatida

Семейство	Строение кутикулы	Головные тангенсаторы 2-го и 3-го кругов	Отверстия амфидров	Строение стомы	Лишевод	Яичники	Семенники
<i>Monostomatidae</i>	Гладкая	Щетинки + щетинки + папиллы + папиллы	Круглое	Слаборазвитая, невооруженная, реже оны	Равнотупленческий, реже базальное расширение, еще реже бульбус	Всегда 1	Всегда 1
<i>Xyaliidae</i>	Кольчатая, иногда архолированная	Щетинки + щетинки	Круглое, реже спиральное	Слабокутикулированная, невооруженная, реже зубы и оны	Равнотупленческий, реже базальное утолщение	То же	2, реже 1
<i>Sphaerolaimidae</i>	Кольчатая, иногда архолированная, реже гладкая	То же	Круглое	Бочковидная, всплюблом почки всегда с ребрами	То же	„ „	То же
<i>Siphonolaimidae</i>	Кольчатая	„ „	То же	Узкая, шприцевидная	Хорошо выражено базальное утолщение	„ „	Всегда 1
<i>Linhomoeidae</i>	Кольчатая, реже гладкая	Щетинки + щетинки, Щетинки + папиллы, Папиллы + папиллы	Круглое, склеротическое, в 1 или 2 контура	Слабо или хорошо развита, без зубов и онхоз	Почти всегда базальное расширение	2, реже 1	2, реже 1

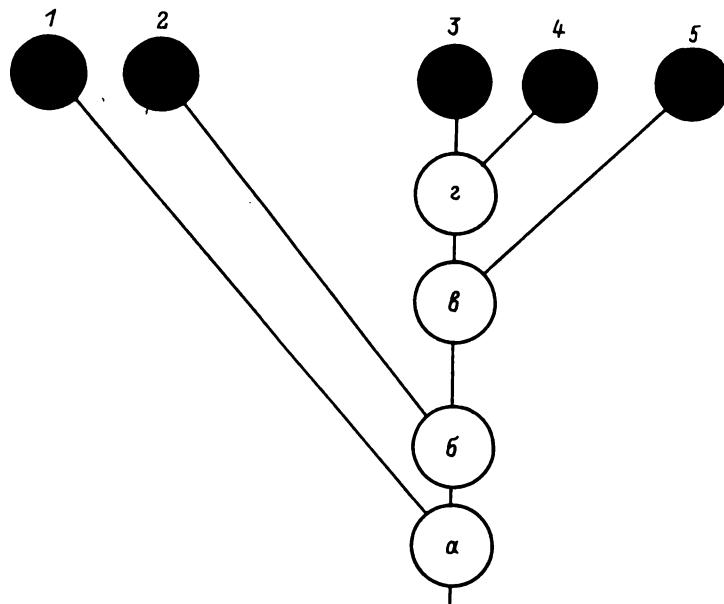


Схема филетических отношений между семействами в отр. *Monhysterida*.

Семейства: 1 – *Linhomoeidae*, 2 – *Siphonolaimidae*, 3 – *Xyalidae*, 4 – *Sphaerolaimidae*, 5 – *Monhysteridae*; а–г – морфологические признаки (плезио- и апоморфии): а – два или один яичник; б – стома узкая, шприцевидная или иной формы; в – кутикула кольчатая или гладкая; г – стома слабо развитая, воронковидная или обширная, кутикулизированная.

в мелководном тундровом водоеме на побережье Кольского полуострова. Вид близок к *A. vivipara*, но имеет круглое отверстие амфидов, и он в стоме отсутствует. В. Г. Гагарин поместил его в состав сем. *Monhysteridae*. Это неверно, так как противоречит диагнозу сем. *Monhysteridae* по 2 признакам (см. таблицу): кольчатости кутикулы и наличию у самок парных яичников. Морфологическая организация обоих видов *Andrassyia* показывает, что род следует поместить в состав сем. *Linhomoeidae* (см. таблицу).

Если принять за основу гипотезу [4, 9], согласно которой все отряды свободноживущих нематод имеют общее происхождение и сформировались примерно в одно время, то анцестральные монхистиды обладали следующими морфологическими признаками: кольчатой кутикулой, круглыми отверстиями амфидов, равноутолщенным по всей своей длине пищеводом, слабо развитой, без онхов и зубов стомой, парными, прямыми яичниками, парными семенниками. В таком случае морфологически более примитивны в отряде черви сем. *Linhomoeidae* (см. таблицу, рисунок). Симплезиоморфным признаком для них является наличие у самок парных яичников, а апоморфиями – почти всегда имеющееся базальное расширение пищевода и длинный железистый кардий, наблюдающийся у некоторых видов

лизис хвоста. В сем. *Monhysteridae* синапоморфием следует считать гладкую кутикулу, в сем. *Sphaerolaimidae* – бочковидную кутикулизированную ротовую полость, в сем. *Siphonolaimidae* – узкую, шприце-видную стому (см. таблицу, рисунок).

Рассмотрим историческую эволюцию нематод. По мнению ряда ученых [4, 6, 7, 9], круглые черви как самостоятельная группа беспозвоночных животных сформировалась в морской среде еще до кембрия. В ордовике и силуре происходила бурная радиальная эволюция червей, которая привела к формированию основных отрядов свободноживущих червей, в том числе и отр. *Monhysterida* [4]. Вероятнее всего, проникновение морских форм *Monhysterida* в континентальные водоемы и адаптация их к существованию в пресной воде проходили постоянно, начиная с палеозоя [4, 7, 8]. По-видимому, первыми вселенцами в континентальные водоемы были предки червей, входящие в сем. *Monhysteridae*, так как представители именно этого семейства морфологически более сильно уклонились от анцестрального облика монхистерид и экологически связаны в настоящее время с пресными и солоноватыми водоемами. Поэтому виды родов *Eumonhystera*, *Geomonhystera* и *Monhystrella* относим к палеолимнической группе нематод. В мезолимническую группу включаем исключительно обитателей пресных вод (*Monhystera*, *Hofmaenneria*, *Andrassyia*). К недавним морским вселенцам в пресные воды относим виды родов *Theristus*, *Daptonema*, *Terschellingia* (неолимническая группа) [4].

Литература

1. Алексеев В. М. Систематическое положение рода *Hofmaenneria* (Nematoda, Monhysteridae) и два новых вида этого рода из озера Ханка // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11.
2. Гагарин В. Г. К системе и филогении свободноживущих нематод (Nematoda) // Fauna, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991.
3. Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР (отряды Dorylaimida, Rhabditida, Diplogasterida, Tylenchida). Л., 1991.
4. Гагарин В. Г. Эволюция нематод в пресных водах // Эволюционная теория и проблемы фитогельминтологии: Тез. докл. М., 1991.
5. Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения. М., 1986.
6. (Филиппев И. Н.) Filipjev I. N. Classification of free-living Nematoda // J. Parasitol. 1929. Vol. 15.
7. Цалолихин С. Я. Проблема происхождения и развития фауны нематод континентальных водоемов // Экологово-географические исследования нематод. Л., 1984.
8. Цалолихин С. Я. Типично пресноводные нематоды – что это такое? // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 12.
9. Andrassy L. Evolution as a basis of the systematization of nematodes. Budapest, 1976.
10. Andrassy L. Revision of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters // Opusc. Zool. Magy. 1981. Vol. 17, 18.
11. Brzeski M. Andrassyia vivipara gen. nov., sp. nov. (Nematoda; Tripylidae) // Bull. Acad. pol. sci. 1960. Vol. 8, N 2.
12. Brzeski M. Nematoda genera of the family Tripylidae (Nematoda, Enoplida) // Acta zool. crac. 1963. T. 8, N 7.

13. Chitwood B. G. A revised classification of the nematoda // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1937.
14. Conick de L., Schuurmans Stekhoven J. H. The free-living marine nemas of the Belgian coast // Mem. Mus. Roy. d'Histor. Nat. Belg. 1933. Vol. 58.
15. Gerlach S. A., Riemann F. The Bremerhaven checklist of aquatic Nematodes // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1933. Suppl. 4, H. 1.
16. Lorenzen S. The system of the Monhysteroidea (Nematodes). A new approach // Zool. Jb. Syst. 1978. Vol. 105.
17. Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1981. Suppl. 7.
18. Pearse A. Introduction to Parasitology. Baltimore, 1942.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 591.69

Б. З. Кауфман

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ХОЗЯЕВ СКРЕБНЕЙ

It is shown that the thermopreference of parasites can be achieved by changing the photopreference of the host-crustaceans. As a result the invaded animals occupy mainly the light and the warmest zones of their habitat.

Ранее нами было показано, что преферентное поведение зараженных особей изменяется преимущественно в том случае, если данный вид хозяина вторичен в жизненном цикле паразита [5]. Одним из возможных исключений, по-видимому, можно считать скребней. Некоторая неуверенность данного утверждения связана с тем, что практически все эволюционные построения, связанные с этой группой, могут считаться лишь предположительными, в том числе и реконструкция их изначального жизненного цикла, в котором окончательными хозяевами были членистоногие [9–11]. Это заключение делается в основном на основании богатства и разнообразия фауны членистоногих, в частности – ракообразных кембрия, к которому относят время становления скребней [10].

Мы не ставили своей задачей выяснение последовательности включения в их цикл тех или иных хозяев, нас интересовали причины изменения поведения беспозвоночных. Общепринятая точка зрения заключается в том, что это адаптивный процесс, существенно облегчающий заражение окончательного хозяина [8, 15, 16]. Однако

некоторые факты не позволяют связать причины изменения поведения только с оптимизацией передачи инвазионного материала. К ним относится, в частности, одинаковое воздействие на промежуточного хозяина, без учета экологических особенностей окончательного. Так, скребни всегда меняют негативную реакцию беспозвоночных на позитивную. В том случае, когда цикл завершается в рыбах или птицах, это оправдано, когда же окончательный хозяин – строго фотонегативная крыса, в целесообразности таких изменений можно усомниться. Таким образом, появляются основания для предположения, что первоначально смысл изменения поведения был иным.

В ряде исследований приводятся данные о зависимости развития скребней от температуры. Так, длительность развития личинок *Acanthocephalus lucii* в ослике *Asellus aquaticus* колебалась от 89 сут при 15 °C до 19 сут при 25 °C [1]. Личинки *A. anguillae* в том же ослике при 7 °C не развиваются, при 15 °C – не достигают инвазионности. Инвазионные цистаканты формируются только при 22 °C [17]. Очень важно, что поведение промежуточных хозяев зависит от стадии развития паразита: акантеллы в отличие от цистакант не изменяют реакцию [7, 12, 13]. Таким образом, скребни – достаточно термофильная группа.

Что же касается предпочитаемых хозяевами температур, то в большинстве случаев они несколько ниже оптимума паразитов. Кроме того, наблюдается определенная и вполне естественная индивидуальная изменчивость термопреферендума. К примеру, преферендум *Asellus aquaticus*, по нашим данным, – 17–20 °C (в целом преферентный диапазон – 5–25 °C [14]), *Gammarus pulex* – 12–19 °C [2, 14] и т. д. Следовательно, для успешного развития паразиту необходимо попасть в условия с более высокой и стабильной температурой. Один из наиболее простых и приемлемых в любой среде способов – изменение фотопреферендума хозяина, в результате чего инвазированные животные оккупировали преимущественно освещенные и наиболее прогреваемые участки. При этом, видимо, достаточно даже сравнительно небольшой разницы температур в естественном градиенте. Действительно, если для достижения инвазионности личинке скребня необходима температура 22 °C, а средние значения термопреферендума ослика 20 °C, то пребывание на освещенном участке вполне компенсирует недостающие два градуса.

Однако в результате зараженные особи оказывались разобщенными с основным ядром популяции, что затрудняло последующее перезаражение. В связи с этим у окончательного хозяина появилась еще одна функция, на первых этапах эволюции жизненного цикла, по-видимому, более важная, чем остальные, – возврата инвазионного начала. Например, рыбы, питающиеся осликами, обязательно возвращаются в предпочитаемые жертвой биотопы, где яйца скребней вновь попадают во внешнюю среду и затем – в раков. В несколько меньшей степени это относится к теплокровным – птицам и млекопитающим – окончательным хозяевам скребней. Однако необходимо учесть, что в жизненных циклах последних они появились значительно позднее, чем у рыб.

Такой подход позволяет в известной степени объяснить круг промежуточных хозяев скребней. Поскольку яйца паразита попадают в водоем с фекалиями окончательных хозяев, успех последующего перезаражения будет определяться тем, насколько тесно трофики беспозвоночных связана с копрофагией. Для большинства промежуточных хозяев скребней, за исключением некоторых наземных насекомых, копрофагия скорее факультативна. В то же время из круга хозяев выпадают группы, значительно более тесно связанные с данным процессом, например водные и наземные олигохеты. Однако если учитывать термическую зависимость развития скребней, это вполне объяснимо. Большинство представителей олигохет, особенно водных, – достаточно холоднолюбивые формы [6], что подтверждается и результатами исследований их поведения в термоградиенте. Так, *Lumbriculus variegatus* днем предпочитает температуру 16–19, а ночью – 13–15 °C [4], наземные *Lumbricus rubellus* – 20 и 7–15 °C соответственно, *Enchytraeus albidus* из лабораторной культуры – 15–17 °C. По данным других авторов [3], эти черви избирают и более высокие (до 21 °C) температуры. Однако выбор более высоких (свыше 20 °C) температур у наземных форм, помимо существенных физиологических аномалий, связан с опасностью высыхания.

Таким образом, между предками скребней и олигохетами, по всей видимости, существовала биотопическая разобщенность, преодолеть которую в ходе эволюции они не смогли или не стремились, что нужно рассматривать лишь как одну из целого комплекса причин, определившего круг хозяев данных паразитов.

Литература

1. Андрюк Л. В. Биология скребней рода *Acanthocephalus* – паразитов рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.
2. Граевский Э. Я., Заболоцкий А. А. К изучению термотактического оптимума пресноводных бентотонических животных // Учен. зап. ЛГУ. Сер биол. 1939. № 35, вып. 9.
3. Ивлева И. В. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. М., 1969.
4. Каuffman Б. З. Преферентное поведение *Lumbriculus variegatus* Müll (Oligochaeta) // Гидробиол. журн. 1986. 9 с. Деп. в ВИНИТИ. 11.09.86, № 6629–В 86 деп.
5. Каuffman Б. З. Паразитарные инвазии и преферентное поведение промежуточных хозяев – беспозвоночных // Экологический-популяционный анализ паразитохозяйственных отношений. Петрозаводск, 1988.
6. Тимм Т. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллинн: Валгус, 1987.
7. Bethel W. M., Holmes J. C. Altered evasive behaviour and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths // J. Parasitol. 1973. Vol. 59, N 6.
8. Brown A. F., Thompson D. B. A. Parasite manipulation of host behaviour: acanthocephalans and shrimps in the laboratory // J. Biol. Educ. 1986. Vol. 20, N 2.
9. Conway M. S. Parasites and the fossil record // Parasitology. 1981. Vol. 82, N 3.
10. Conway M. S., Crompton D. W. T. Origins and evolution of acanthocephalan worms // Mem. Mus. hist. natur., „J. Prado”, 1982. A123.
11. Conway M. S., Crompton D. W. T. The origins and evolution of the Acanthocephala // Biol. Revs Cambridge Phil. Soc. 1982. Vol. 57, N 1.

12. Hindsbo O. Effects of Polymorphus (Acanthocephala) on color and behaviour of Gammarus lacustris // Nature. 1972. Vol. 238.
13. Holmes J. C., Bethel W. M. Modification of intermediate host behaviour by parasites // Zool. j. Linn. Soc. 1972. Vol. 51. Suppl. 1.
14. Kinzelbach R. K. Temperatur-Praferenz und – Tolerans von invertebrata des Rheines // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978. Bd 71.
15. Moore J. Responses of an avian predator and its isopod prey to an acanthocephalan parasite // Ecology. 1983. Vol. 64, N 5.
16. (Moore J.) Мур Д. Паразиты, которые изменяют поведение своего хозяина // В мире науки. 1984. № 7.
17. Taraschewski H. Experimental transmission of Acanthocephalus anguillae (Palaearcanthocephala) // Z. Parasitenk. 1985. Bd 71, N. 6.

Институт биологии КНЦ РАН

УДК 591.324.12 (571.663)

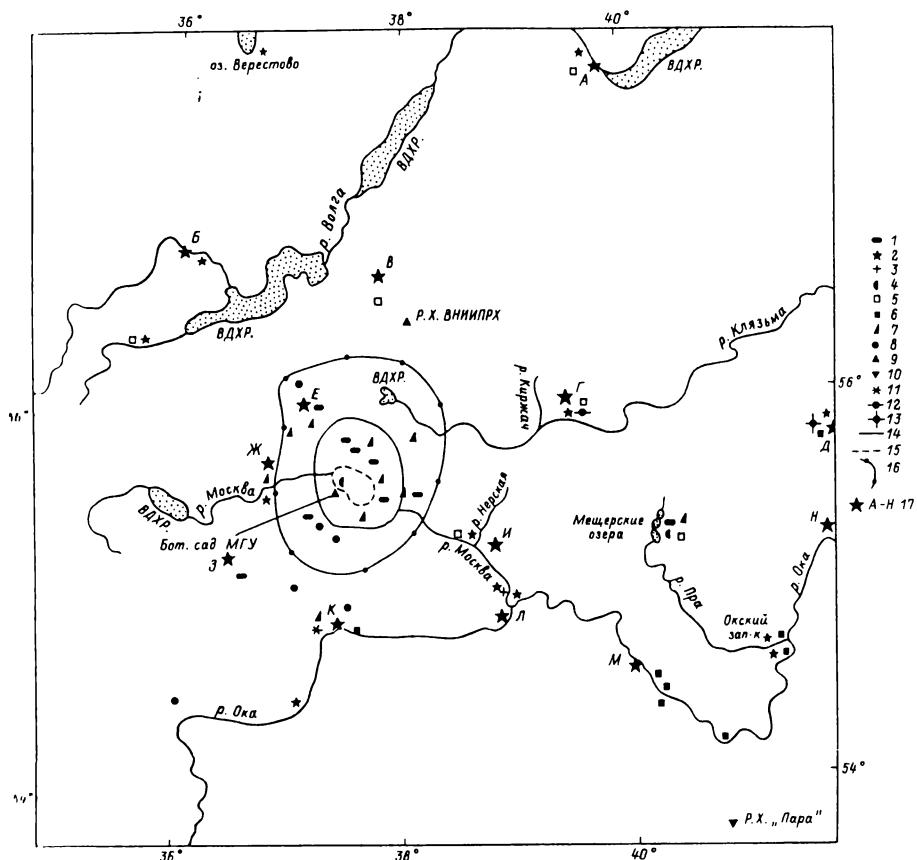
Н. В. Вехов, Т. П. Вехова

**ГОЛЫЕ ЖАБРОНОГИ (ANOSTRACA)
И ЩИТНИ (NOTOSTRACA) ВОДОЕМОВ
ОСВОЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ПОДМОСКОВЬЯ
И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОБЛАСТЕЙ**

This paper deals with retrospective analysis of fauna changes. Changes of biotopical distribution and frequency of findings of fairy shrimps and tadpole shrimps in Moscow district and neighbouring with increase of anthropogenic press in natural ecosystems in XX century have been registered.

Для освоенных человеком ландшафтов центральной части европейской территории России до сих пор отсутствуют полные сведения о фауне и биотопическом распределении голых жаброногов и щитней в мелких водоемах. Анализ собранных на протяжении XX столетия данных позволяет проследить изменения распространения и биотопического распределения этих ракообразных в водоемах лесной зоны при возрастании антропогенного воздействия.

Материал собирали в 1970, 1985–1991 гг. в Московской, Владимирской, Рязанской и Тверской областях. Использовали литературные данные [1–8], результаты обработки проб из окрестностей г. Ярославля (В. П. Семерной), д. Тарутино Калужской обл. (Н. И. Шилин), пос. Пахра Московской обл. (В. Ю. Семашко) и устные сообщения о местонахождениях ракообразных (В. Н. Вехов, А. А. Романов, В. Г. Старков, В. Ю. Семашко, В. В. Андреев, В. А. Орлов, А. В. Орешкин, В. А. Тихомирова).



Распространение *Anostraca* и *Notostraca* в Московском регионе (г. Москва и Московская обл.) и прилегающих областях (по данным до 1992 г.).

1, 2 — *Lepidurus apus*; 3 — *Pristicephalus shadini*; 4, 5 — *P. josephinae*; 6 — 3 ракча вместе; 7, 8 — *Triops cancriformis*; 9 — *Streptocephalus torvicornis*; 10 — 2 ракча вместе; 11 — *Pristicephalus carnuntanus*; 12 — *Drepanosurus vladimiri*; 13 — *Branchipus shaefferi*. 1, 4, 6, 7, 11, 13 — виды, отмечавшиеся в первой половине XX столетия; 2, 3, 5, 6, 8—10 — в 50-е—начале 90-х годов; 14 — современная граница г. Москвы, 15 — граница г. Москвы до середины XX столетия, 16 — территория, где с 70-х годов не отмечено *Anostraca* и *Notostraca*, 17 — города: А — Ярославль, Б — Тверь, В — Талдом, Г — Покров, Д — Муром, Е — Зеленоград, Ж — Звенигород, З — Можайск, И — Воскресенск, К — Серпухов, Л — Коломна, М — Рязань, Н — Касимов.

В первой половине XX столетия при меньшем уровне антропогенного воздействия в мелких водоемах отмечалось 6 видов голых жаброногов и щитней — *Pristicephalus josephinae* (Grube, 1853), *P. shadini* (S. Smirnov, 1928), *P. carnuntanus* (Brauer, 1877), *Branchipus shaefferi* (Fischer, 1834), *Lepidurus apus* (Linnaeus, 1758), *Triops cancriformis* (Bosc, 1803) (см. рисунок). Чаще они встречались в многочисленных естественных биотопах — эфемерных весенних лужах, заполняемых талой

снеговой водой (апрель–май), и весенне-осенних водоемах (май–октябрь), образующихся после ливневых дождей. Такие местообитания располагались на заливных лугах, пастбищах в поймах рек Москвы, Оки, Клязьмы и др. и на заболоченных участках водоразделов. Намного реже голые жаброноги и щитни отмечались в искусственных биотопах антропогенного происхождения – лужах на полях, канавах и ямах на грунтовых дорогах и огородах. Во всех биотопах ракчи наблюдались ежегодно. По частоте встречаемости доминировали *Pristicephalus josephinae*, *Lepidurus apus* и *Triops cancriformis*. Найдены трех других видов были единичны. *Branchipus schaefferi* и *Pristicephalus shadini* были обнаружены близ г. Мурома Владимирской обл., в пойме р. Оки, *P. carnuntanus* – в окрестностях г. Серпухова Московской обл. Из отмеченных в этот период ракообразных первые три вида относятся к обитателям юга лесной зоны России, три других (*Branchipus schaefferi*, *Pristicephalus carnuntanus*, *P. shadini*) – типичные представители фауны степной и лесостепной зон Центральной и Южной Европы. Появление последних может быть связано с миграцией их из аналогичных ландшафтов юга России и Украины по поймам рек (в частности, по долине р. Оки, к поймам которой и приурочены все находки).

Во второй половине XX столетия, когда практически все водораздельные и пойменные участки ландшафтов были заняты под сельхозугодья и урбанизированы, видовой состав, распространение, длительность существования биотопов и биотопическое распределение *Anostraca* и *Notostraca* стали совершенно иными. В последнем десятилетии (с середины 80-х годов) не обнаружены *Branchipus schaefferi* и *Pristicephalus carnuntanus*. Вероятно, это связано с их природной редкостью или с возможным уничтожением человеком биотопов, где ранее на юге лесной зоны России обитали ракчи. Отмечен новый для науки вид – *Drepanosirus vladimirii* Vekhov et Vekhova, 1992, дериват степной и лесостепной фауны *Anostraca* Восточной Европы и эндемик северо-западной части Мещерской низменности.

В настоящее время сходные с началом ХХ столетия разнообразие естественных биотопов и частота встречаемости в них *Anostraca* и *Notostraca* наблюдаются только в Окском заповеднике, где еще сохранились неизмененные пойменные заливные луга и участки леса. Здесь на пойменных террасах рек Пры и Оки в биотопах, заполняемых речными паводковыми водами (пересыхающие пойменные озера, заболоченные участки, эфемерные лужи на заливных лугах), отмечены *Pristicephalus shadini*, *P. josephinae* и *Lepidurus apus*. Число их биотопов на 1 км² достигает 5–35 (минимально – 1–3). Небольшая часть биотопов (лужи на дорогах) расположена на пограничных участках первых надпойменных террас.

В зоне широкого сельскохозяйственного освоения и высокого уровня урбанизации *Anostraca* и *Notostraca* стали очень редкими. Эти ракчи не обнаружены в радиусе 40–50 км вокруг Москвы и в самой Москве, хотя обитали здесь еще до середины 60-х–середины 70-х годов. Многие территории, где ранее встречались ракчи, застроены

городскими кварталами, распаханы и т. д. Но по окраинам небольших городов (Тверь, Коломна, Рязань) *Lepidurus apus*, *Pristicephalus josephinae* и *P. shadini* часто отмечаются в водоемах лесопарков, огородов и пойменных лугов. В зонах сельскохозяйственного освоения, удаленных от Москвы и ее пригородов на расстояние более 40–50 км, встречаются естественные и антропогенного происхождения биотопы, но их разнообразие намного меньше, чем в начале XX столетия. Естественные местообитания *Anostraca* и *Notostraca* характерны только для заливных лугов и сенокосных угодий, где расположены в заполняемых тальми снеговыми и паводковыми водами карстовых воронках среди зарослей кустарников, оврагах и разлившихся болотах. Относительная площадь таких участков в освоенных ландшафтах невелика (не более 3–10 %), незначительно здесь и количество биотопов *Anostraca* и *Notostraca* (1–12 на 1 км²). В подобных местообитаниях раки встречаются регулярно.

Lepidurus apus, *Pristicephalus josephinae* и *P. shadini* освоили различные биотопы антропогенного происхождения — мелиоративные канавы, лужи на грунтовых дорогах и пашнях, ямы, канавы вдоль дорог и на окраинах деревень. Длительность существования биотопов невелика (от 1–3 до 5–7 лет), исключение составляют мелиоративные канавы, существующие не менее 15–25 лет. Большинство их уничтожается в результате различных форм механического воздействия или сильно загрязняется. *Triops cancriformis* — очень редкий вид, он был обнаружен только дважды (июль 1989 г. и август 1990 г.) в лужах на грунтовых дорогах после ливневых дождей.

Во второй половине XX столетия стали известны и другие искусственные биотопы *Anostraca* и *Notostraca*. Это мальковые и выростные пруды рыбхоза „Пара” Рязанской обл., куда *Triops cancriformis* и *Streptocephalus torvicornis* (Waga, 1842) были непреднамеренно занесены вместе с рыбопосадочным материалом из степных районов России (Краснодарский край), а также водоемы (пруд в Ботаническом саду МГУ, пруды ВНИИПРХ близ г. Дмитрова Московской обл.), где проводилась целенаправленная акклиматизация *S. torvicornis*. За пределы этих водоемов раки пока не расселились.

Литература

1. (Дексбах Н. К.) Decksbach N. K. Zur Verbreitung und Biologie der Apusiden in Russland. // Рус. гидробиол. журн. Саратов, 1924. Т. 3, № 6–7.
2. Дексбах Н. К. К распространению и биологии *Apusidae* в России // Работа Северо-Кавказ. гидробиол. ст. при Горском с.-х. ин-те. Владикавказ, 1926. Т. 1, вып. 2.
3. Новикова Т. В. Выращивание *Streptocephalus torvicornis* (Waga) в прудах и в лабораторных условиях // Некоторые проблемы гидробиологии. М., 1968.
4. Смирнов С. С. К фауне филlopод окрестностей г. Мурома // Работа Оксской биол. ст. М., 1928. Т. 5, вып. 2–3.
5. Тагирова Н. А., Шмакова З. И. *Streptocephalus torvicornis* (Waga) как объект массового культивирования // Сб. науч. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1990. № 60.

6. Чувакин В. С. К биологии *Apus cancriformis* Schäffer // Зап. Большевской биол. станции. М., 1929. Вып. 3.
7. Яшинов В. А. Euphylopoda Мещерской низменности Рязанской губ. // Тр. Косин. биол. ст. М., 1929. Вып. 9.
8. Daday de Dees E. Monographie systematique des Phyllopodes Anostraces // Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim. Paris, 1910. Vol. 11.

Российский НИИ культурного и природного наследия
Минкультуры РФ и РАН

УДК 597 : 591.1.5

В. В. Кузьмина, И. Л. Голованова

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МОДИФИКАЦИЙ ПРЕМИКСА СФ-1 НА СКОРОСТЬ ГИДРОЛИЗА И ТРАНСПОРТА ПИЩЕВЫХ СУБСТРАТОВ В КИШЕЧНИКЕ КАРПА (IN VITRO)

Premix SP-1 significantly influences the hydrolysis processes in carp intestine in vitro. The degree of the influence depends on the form of the preparation, the level of enzyme activity, the type of substrate, the composition of the incubation mixture etc. The changes of the intensity of carbohydrate transport is of no significance under Premix SP-1.

Данная работа является частью цикла исследований, посвященного изучению механизмов влияния премикса СФ-1 на пищеварительно-транспортные функции рыб. Нами было показано, что неполярный детергент пищевого назначения СФ-1 способствует увеличению активности пищеварительных гидролаз не только в хронических экспериментах [3], но и в опытах *in vitro* [2]. Последнее свидетельствует о прямом влиянии этого препарата на фермент-субстратные взаимоотношения. Также было установлено, что значительное влияние на эффекты премикса оказывает целлюлоза [2].

Цель настоящей работы заключалась в изучении эффектов премикса СФ-1 в сочетании с алюмосиликатом цеолитом на гидролиз и транспорт пищевых субстратов в кишечнике карпов *in vitro*.

Исследовали следующие аспекты. 1. Прямое взаимодействие ферментативно-активного препарата и субстрата в присутствии алюмосиликатов и премикса. 2. Предварительное взаимодействие субстрата с цеолитом в течение 30 мин на магнитной мешалке и последующая инкубация с ферментативно-активным препаратом. 3. Взаимодействие ферментативно-активного препарата и субстрата в присутствии

указанных агентов на фоне субстрата другой ферментативной цепи. 4. Исследование влияния различных модификаций цеолита и премикса на интенсивность транспорта готовых мономеров и мономеров, образующихся в процессе гидролиза полисахаридов (так называемый „сопряженный гидролиз и транспорт”), а также интенсивность сопряженного гидролиза и транспорта глюкозы в присутствии других пищевых субстратов (казеин, растительное масло).

Работа проведена на карпах двухлетках. Кишку промывали охлажденным раствором Рингера, pH 7.4. Слизистую оболочку снимали на холоде специальным скребком. Затем ее взвешивали и гомогенизировали в растворе Рингера в соотношении 1 : 9. Исходный гомогенат перед анализом дополнительно разводили раствором Рингера (для определения общей протеолитической активности – в 10 раз, общей амилолитической активности – в 2–4 раза).

При изучении характеристики транспорта углеводов кишечник карпов делили на 12 сегментов. Участки, соответствующие первому расширенному отделу кишечника, служили для определения интенсивности сопряженного гидролиза и транспорта углеводов, нижележащие участки – для определения интенсивности транспорта глюкозы. Для получения опытных и контрольных полосок кишки указанные сегменты делили пополам в продольном направлении. Эта процедура позволяла получить равноценные в функциональном отношении пары фрагментов кишки. Концентрацию гексоз определяли по методу Нельсона в модификации А. М. Уголова и Н. Н. Иезуитовой [4]. В качестве субстратов использовали 3.6 %-ный раствор растворимого крахмала и 1.8 %-ный (10 mM) раствор глюкозы. В качестве модификаторов ферментативно-транспортных процессов применяли растительное (подсолнечное) масло, казеин, алюмоシリкат цеолит, различные формы неполярного растворителя СФ-1. Полученные данные обработаны статистически по стандартным программам на ЭВМ MERA-CAMAC – 125 S/4A.

Как показывают данные первой серии опытов (табл. 1), эффект прямого воздействия разных форм цеолита различен и в значительной мере зависит от его концентрации. Характерна смена эффекта и увеличение ингибирующего воздействия цеолита, не содержащего СФ-1, по мере увеличения концентрации субстрата. Последнее наиболее значительно проявляется в случае карбогидраз. Результаты, касающиеся цеолита, покрытого СФ-1, близки вышеописанным, но стимулирующий и ингибиторный эффекты выражены ярче. Интересно, что одновременное введение в систему цеолита, не покрытого премиксом, и раствора СФ-1 нивелирует и стимулирующий, и тормозной эффекты этого алюмоシリката.

Из данных по влиянию на активность пищеварительных гидролаз цеолита, взаимодействовавшего в течение 30 мин с пищевыми субстратами и премиксом в условиях перемешивания на магнитной мешалке, видно, что существует принципиальное сходство эффекта различных препаратов цеолита на активность ферментов (табл. 2). В том и другом

Таблица 1

Прямое влияние цеолита и премикса СФ-1 на активность ферментов слизистой кишечника карпа, мкмоль/мин

Концентрация цеолита, %	Контроль (раствор Рингера)	Цеолит ₁ (без премикса)	Цеолит ₂ (с премиксом)	Цеолит ₁ + премикс
Общая протеолитическая активность				
0.5	$\frac{7.22 \pm 0.26}{6.30-7.78}$ (100)	$\frac{8.33 \pm 0.32}{7.78-9.60}$ (115.4)	$\frac{10.30 \pm 0.14}{8.33-11.80}$ (142.6)	$\frac{7.96 \pm 0.46}{6.48-9.07}$ (110.4)
2.0	$\frac{9.45 \pm 0.23}{8.89-9.63}$ (100)	$\frac{8.78 \pm 0.16}{8.33-9.26}$ (92.9)	$\frac{7.74 \pm 0.36}{6.48-8.52}$ (81.9)	$\frac{9.74 \pm 0.62}{7.96-11.5}$ (103.4)
4.0	$\frac{8.93 \pm 0.36}{7.59-9.63}$ (100)	$\frac{7.18 \pm 0.36}{6.11-8.15}$ (80.4)	$\frac{7.52 \pm 0.62}{5.74-9.26}$ (64.2)	$\frac{8.89 \pm 0.63}{6.85-10.4}$ (99.6)
Общая амилолитическая активность				
0.5	$\frac{23.7 \pm 0.70}{22.2-26.2}$ (100)	$\frac{21.1 \pm 0.56}{19.5-22.7}$ (89.0)	$\frac{22.2 \pm 0.83}{19.8-22.9}$ (93.6)	$\frac{24.8 \pm 0.42}{23.8-26.2}$ (104.6)
2.0	$\frac{35.7 \pm 1.04}{33.3-35.8}$ (100)	$\frac{28.3 \pm 1.76}{23.3-33.3}$ (79.3)	$\frac{23.3 \pm 0.88}{20.8-25.8}$ (65.3)	$\frac{32.6 \pm 2.18}{27.5-39.9}$ (91.3)
4.0	$\frac{35.2 \pm 0.67}{33.0-36.2}$ (100)	$\frac{24.3 \pm 1.16}{21.4-28.0}$ (69.0)	$\frac{19.6 \pm 1.02}{16.6-22.4}$ (55.7)	$\frac{36.0 \pm 1.92}{31.4-42.3}$ (102.3)

Примечание. Здесь и в табл. 2-4 над чертой — средняя и стандартная ошибки средней под чертой — амплитуда колебания показателя, в скобках — модификаторный эффект, % контроля.

случае выявляется отчетливый концентрационно-зависимый эффект алюмосиликата, в большинстве случаев ингибирующий. Предварительное взаимодействие субстрата ферментативной реакции и цеолита увеличивает эффект торможения или уменьшает стимулирующий эффект (в случае низких концентраций препарата). Воздействие цеолита, не содержащего премикса, в присутствии препарата СФ-1 в результате экспозиции на магнитной мешалке, как правило, усиливается. В ряде случаев отмечен значительно более отчетливый стимулирующий эффект (на 16-53 %), чем в случае прямого взаимодействия.

Важно отметить, что 55.6 %-ная стимуляция общей амилолитической активности обнаружена у группы рыб, отличавшихся относительно более низким уровнем активности карбогидраз в норме. Эти результаты подтвердили ранее полученные данные [2]. В специальных экспериментах было показано, что эффект СФ-1 практически не зависит от уровня активности протеаз, но существенно возрастает при низких значениях активности карбогидраз. Так, эффект премикса при изменении уровня общей протеолитической активности от 4.9 до 14.8 мкмоль/мин не превышает +10 %. Близкое этому воздействие обнаружено при исследовании карбогидраз с активностью, превышающей 20 мкмоль/мин. При уровне общей амилолитической активности,

Таблица 2

Влияние предварительного взаимодействия цеолита и премикса с субстратом на активность ферментов слизистой кишечника карпа, мкмоль/мин

Концентрация цеолита, %	Контроль (раствор Рингера)	Цеолит ₁ (без премикса)	Цеолит ₂ (с премиксом)	Цеолит ₁ + премикс
Общая протеолитическая активность				
1.0	$\underline{6.66 \pm 0.33}$ (100) 5.6–7.4	$\underline{5.78 \pm 0.72}$ (86.7) 3.3–7.4	$\underline{7.40 \pm 0.92}$ (111.1) 5.6–9.4	$\underline{7.28 \pm 0.22}$ (109.3) 4.1–7.6
2.0	$\underline{4.85 \pm 0.82}$ (100) 1.9–6.5	$\underline{2.41 \pm 0.56}$ (49.7) 0.7–3.9	$\underline{3.26 \pm 0.42}$ (51.5) 2.4–4.8	$\underline{5.78 \pm 0.94}$ (119.2) 3.3–8.7
4.0	$\underline{14.8 \pm 0.97}$ (100) 11.5–17.0	$\underline{7.76 \pm 0.23}$ (52.4) 7.4–8.7	$\underline{7.62 \pm 0.26}$ (51.5) 6.9–8.3	$\underline{17.4 \pm 0.15}$ (117.6) 15.2–18.1
Общая амилолитическая активность				
1.0	$\underline{10.70 \pm 0.31}$ (100) 10.0–11.5	$\underline{10.30 \pm 0.67}$ (96.2) 9.2–12.6	$\underline{10.60 \pm 0.31}$ (99.1) 10.0–11.5	$\underline{11.3 \pm 0.46}$ (105.6) 8.5–11.5
2.0	$\underline{15.9 \pm 0.47}$ (100) 14.7–17.4	$\underline{10.40 \pm 0.19}$ (65.4) 9.8–10.9	$\underline{10.80 \pm 0.19}$ (67.9) 10.4–11.2	$\underline{17.2 \pm 1.38}$ (108.2) 12.3–19.5
4.0	$\underline{4.32 \pm 0.14}$ (100) 4.0–4.3	$\underline{2.72 \pm 0.14}$ (62.9) 2.4–3.2	$\underline{2.60 \pm 0.19}$ (60.2) 2.4–3.2	$\underline{6.72 \pm 0.42}$ (155.6) 4.8–7.2

близкой 15 мкмоль/мин, эффект СФ-1 приближается к +20 %, при более низких значениях (около 5 мкмоль/мин) – увеличивается до +40 % и даже +50 %.

Исследования не позволили выявить значительного влияния премикса₂ на активность исследованных гидролаз (табл. 3). Эффект модификатора, не превышающий 10 %, обычно не принимается во внимание, 15 %-ный – считается слабым. В данном случае лишь в присутствии премикса₂ и цеолита эффект составлял 10 и 7 %.

Поскольку в настоящее время принята трехзвенная схема пищеварения [1] – полостной гидролиз, мембранный гидролиз и транспорт,

Таблица 3

Влияние премикса₂ на активность ферментов слизистой кишечника карпа, мкмоль/мин

Препарат	Общая протеолитическая активность	Общая амилолитическая активность
Контроль (раствор Рингера)	$\underline{1.70 \pm 0.42}$ (100) 0.56–2.96	$\underline{22.1 \pm 0.67}$ (100) 20.8–23.6
Премикс ₂	$\underline{1.59 \pm 0.16}$ (93.5) 1.11–2.04	$\underline{22.4 \pm 1.24}$ (101.8) 20.0–25.2
Цеолит + премикс ₂	$\underline{1.52 \pm 0.16}$ (89.4) 0.93–11.85	$\underline{20.4 \pm 0.20}$ (92.3) 20.0–20.8

было необходимо исследовать влияние премикса СФ-1 и алюмосиликатов на заключительных этапах этих процессов. При этом важно было учитывать современные представления о существовании сопряженности гидролитических и транспортных функций у различных животных, осуществляющихся на щеточной кайме энтероцитов в зоне мембранныго пищеварения.

Влияние различных препаратов цеолита и СФ-1 на интенсивность транспорта углеводов оценивали в 3 сериях эксперимента (табл. 4): в первой серии – интенсивность транспорта готового мономера, находящегося в концентрации 10 mM (1.8 г/л); во второй – мономера, образованного при гидролизе полимера (3.6 %-ный раствор крахмала, эквимолярный 20 mM раствору глюкозы); в третьей – мономера, образующегося из 1.8 %-ного раствора крахмала, эквимолярного 10 mM раствора глюкозы, в присутствии казеина (1 %) и растительного масла (0.5 %).

Все исследованные модификации цеолита и премикса практически не вызывают изменений транспорта готовой глюкозы. Полимерный, ферментативно-зависимый транспорт в присутствии премикса₁ увеличивается на 16 %, в присутствии премикса₂ – лишь на 6 %. Последнее при наблюдаемом уровне вариабельности значений в контроле не может оцениваться как стимуляция. В присутствии субстратов других ферментативных цепей (1 %-ный белок казеин и 0.5 %-ное подсолнечное масло) транспортные характеристики существенно изменяются. Так, внесение в инкубационную среду цеолита₁ вызывает увеличение интенсивности транспорта глюкозы из многокомпонентной смеси полимерных веществ на 17 %. Введение в систему препаратов СФ-1 вызывает отчетливое торможение интенсивности транспорта глюкозы: в случае премикса₁ – в 1.7 раза, премикса₂ – в 1.6 раза (-43 и -39 % соответственно). Несмотря на слабую степень различия во влиянии разных препаратов СФ-1, наблюдается больший по величине эффект премикса₁ независимо от характера воздействия (стимуляция или торможение).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что полимерный транспорт глюкозы, т. е. глюкозы, образующейся из полимера крахмала, в большей степени зависит от присутствия алюмосиликатов и детергента СФ-1, чем транспорт мономера глюкозы. При этом интенсивность транспорта углеводов в условиях многокомпонентной смеси может значительно изменяться, вплоть до смены характера воздействия (стимуляция сменяется торможением). Не исключено, что подавление транспорта углеводов в присутствии премикса₁ в данных условиях сопровождается увеличением транспорта белковых компонентов корма за счет уменьшения конкуренции за транспортную поверхность. Последнее предположение заслуживает серьезной экспериментальной проверки. Однако несомненен факт существенного и неоднозначного влияния различных ингредиентов пищевой смеси на характеристики сопряженного гидролиза и транспорта нутриентов.

Таким образом, премикс СФ-1 и алюмосиликат цеолит неоднозначно влияют на разные звенья процесса пищеварения. Указанные

Таблица 4
Влияние цеолита и премикса СФ-1 на интенсивность транспорта углеводородов в кипучем карбонатном расщеплении

Препаратор	Мономерный транспорт		Полимерный транспорт		Полимерный транспорт в присутствии казеина и масла
	контроль	опыт	контроль	опыт	
Цеолит ₁	22.9 ± 1.8 (100) 15.7–27.6	22.4 ± 2.3 (100) 14.4–29.6	28.7 ± 3.8 (100) 13.0–37.8	28.5 ± 4.0 (99.0) 11.6–37.7	18.5 ± 2.0 (100) 13.0–25.7
Цеолит ₂	23.9 ± 2.3 (100) 14.2–29.2	23.9 ± 3.1 (100) 13.8–33.7	29.3 ± 4.4 (100) 12.5–40.9	29.4 ± 5.3 (100) 10.6–45.1	21.1 ± 1.1 (100) 17.5–23.8
Премикс ₁	23.7 ± 2.3 (100) 16.9–29.9	22.4 ± 2.1 (95.0) 15.4–27.3	28.7 ± 6.1 (100) 11.1–45.7	33.3 ± 4.9 (116) 17.2–45.1	25.5 ± 4.1 (100) 7.4–30.6
Премикс ₂	25.7 ± 2.0 (100) 20.2–31.8	23.9 ± 2.9 (93) 13.5–29.7	23.0 ± 4.0 (100) 13.6–43.8	24.4 ± 4.1 (106.1) 12.4–35.1	21.1 ± 2.8 (100) 12.5–28.3
					13.0 ± 2.4 (61.6) 8.1–23.9

препараты значительно влияют на гидролитические функции. Характер и сила эффекта в значительной мере зависят от концентрации исследуемых соединений, активности гидролаз и композиции инкубационной смеси.

В частности, наличие премикса₁ увеличивало и ингибиторный эффект цеолита в концентрации 2 и 4 %, и стимулирующий эффект (или менее выраженный эффект торможения) более низкой концентрации препарата (1 %). Кроме того, показано, что существенное влияние на активность ферментов оказывают условия взаимодействия цеолита с ферментативно-активным препаратом и субстратом, а также природа последнего: предварительная экспозиция на магнитной мешалке субстрата и цеолита увеличивает эффект торможения активности протеиназ, но в значительно меньшей степени влияет на активность карбогидраз. Важно отметить, что препарат СФ-1, внесенный в систему одновременно с цеолитом, не содержащим премикса, и субстратом, не только не обладает ингибирующим эффектом, но и значительно стимулирует активность ферментов.

Исследованные препараты премикса СФ-1 и алюмосилликата цеолита практически не влияют на транспорт углеводов, находящихся в форме мономеров. Эффект наблюдается лишь при исследовании „полимерного” транспорта глюкозы, т. е. глюкозы, образующейся из крахмала. Следовательно, регулирование скорости начальных звеньев ассимиляции углеводов осуществляется в основном на уровне гидролитических, а не транспортных процессов.

Литература

1. Кузьмина В. В. Общие закономерности мембранныго пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1986.
2. Кузьмина В. В. Влияние премикса СФ-1 на активность пищеварительных гидролаз карпа (*in vitro*) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1996. № 99.
3. Кузьмина В. В., Халько В. В., Голованова И. Л., Комова Н. И. Влияние премикса СФ-1 на пищеварительно-транспортные функции карпа // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1996. № 99.
4. Уголев А. М., Иезуитова Н. Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека. Л., 1969.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

М. Ф. Субботкин, Т. А. Субботкина

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АНТИГЕНОВ
СЫВОРОТОЧНЫХ БЕЛКОВ СЕВРЮГИ
ACIPENSER STELLATUS PALLAS

The serum of stellat sturgeon *Acipenser stellatus* Pall. was studied by immunolectrophoresis. Immune serum (rabbit) against the sera of stellat sturgeon and other species of the genus *Acipenser* was used. The comparison of the immunolectrophoretic data has showed species peculiarities. The anti-serum against the sera stellat sturgeon was absorbed with the serum of sturgeon fishes. Species specific antigens have been discovered.

Севрюга как один из важных промысловых объектов длительное время изучается с позиции и методами иммунохимии, при этом основное внимание уделяется внутривидовой антигенней дифференциации [2, 5]. В связи с дискуссией об однородности рода *Acipenser* и предложением выделить севрюгу в самостоятельный род *Helops* [1, 3, 4] потребовалось обстоятельное изучение видовых особенностей антигенов ее сывороточных белков.

Исходным материалом служила сыворотка крови самцов севрюги, отловленных в р. Волге во время нерестовой миграции. Иммуноэлектрофорез проводили в соответствии с методическим руководством для системы „Мультифор” (ЛКБ, Швеция) [9].

Использовали с высоким эндоосмосом 1 %-ный гель агарозы (agarose H) слоем в 1.5 мм, приготовленный на трис-барбитуратном кюветном буфере pH 8.6, ионной силой 0.02, и модифицированную нами камеру прибора ПЭФ-3. Модификация заключается в оборудовании камеры охлаждающей плитой, изготовленной из плексигласа, а также крышкой без наклона с отверстиями. Эти дополнения позволяют поддерживать стабильные температурные условия во время электрофореза и контролировать напряжение на пластинах геля, не открывая крышки. Электрофоретическое разделение проводили при напряжении 10 В/см и температуре 11–13 °С. Иммунодиффузия продолжалась 2 сут. На заключительном этапе все препараты окрашивали на белки амидочерным 10Б [8] и высушивали.

Опыты проводили с использованием нормальных кроличьих антисывороток против сывороток севрюги (анти-Св), а также антисывороток против белков других видов осетровых: обской и енисейской популяций сибирского осетра (анти-ОСО и анти-ОСЕ соответственно), русского осетра (анти-ОР), персидского осетра (анти-ОП), стерляди (анти-Ст) и шила (анти-Шил).

Иммуноэлектрофоретически антигены сывороточных белков севрюги дифференцируются на 24 компонента с гомологичными

Антисыворотки	Зоны подвижности					Общее количество компонентов	
	Альбумины	Глобулины					
		α_1^-	α_2^-	β_-	γ_-		
Анти-Св	2	7	8	7	-	24	
Анти-ОСЕ	3	8	9	6	-	26	
Анти-ОСО	2	8	6	5	-	21	
Анти-ОР	2	8	5	5	-	20	
Анти-ОП	2	6	5	7	1	21	
Анти-Ст	3	9	6	6	-	24	
Анти-Шип	4	8	7	5	-	24	

антисыворотками и на 20–26 – с гетерологичными (см. таблицу). Альбумины в большинстве опытов представлены 2 антигенами. Среди них основной компонент (A1) имеет очень мощную дугу правильной формы. Дуга второго компонента (A2) обычно хорошо дифференцирована, хотя и варьирует по интенсивности от четкой, резко обозначенной до слабозаметной (рис. 1). В зоне альбуминов севрюги с гетерологичными антисыворотками обнаруживаются дополнительные антигены. Один из них, выявляющийся с анти-ОСЕ, анти-Ст и анти-Шип, обладает несколько более высокой подвижностью, чем A1. Другой дополнительный компонент в опытах с анти-Шип дает дугу, которая по подвижности и локализации близка к A1.

α_1 -глобулины делятся на 7–9 антигенов. Основной компонент этой зоны (α_1 A), чаще всего проявляется короткой дугой нерезких очертаний. К другим количественно преобладающим антигенам относятся α_1 B, α_1 E, и α_1 F. α_1 B занимает широкую зону и движется быстрее α_1 A. Вследствие этого его дуга оказывается вытянутой вдоль траншее для антисыворотки и глубоко внедряется в зону альбуминов. Компоненты α_1 E и α_1 F, напротив, относятся к медленно движущимся. Интенсивность дуг преципитации большинства антигенов зоны α_1 -глобулинов может значительно варьировать в реакциях с гетерологичными антисыворотками. При этом удается выявить 2 дополнительных компонента, обладающих более высокой подвижностью, чем α_1 A. В опытах

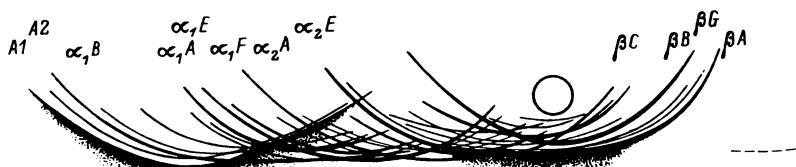


Рис. 1. Иммуноэлектрофорограмма сывороточных белков севрюги.

с анти-ОСО, анти-ОСЕ, анти-Ст и анти-Шип один из этих компонентов образует дугу рядом с α_1A , а другой, с анти-ОП, анти-Ст и анти-Шип, – на значительном удалении от траншеи с антисывороткой.

Количество дуг преципитации, относящихся к α_2 -глобулином, варьирует в зависимости от используемых антисывороток от 5 до 9. Среди них наиболее интенсивная дуга принадлежит компоненту α_2A . Она имеет почти правильную форму и располагается впереди лунки для образца. Лишь медленная часть дуги заходит за лунку с катодной стороны. Выраженность основного компонента α_2E подвержена изменчивости, однако в большинстве опытов с гетерологичными антисыворотками, кроме реакций с анти-ОСО, он проявляется интенсивной дугой. Другие антигены зоны обычно слабые и их дифференцировка затруднена. Во всех случаях, кроме реакций с анти-ОП, у севрюги выявляется по одному дополнительному компоненту, который относится к быстродвижущимся α_2 -глобулинам и формирует дугу на большом удалении от траншеи.

β -глобулины дифференцируются на 5–7 компонентов, среди которых, как и у других осетровых, количественно преобладают 3 основных антигена. βA дает одну из самых мощных дуг на иммуноэлектрофорограммах. Этот компонент обладает почти одинаковой подвижностью как в направлении анода, так и катода. βB и βC имеют более узкие области распространения и представлены четкими, резко обозначенными дугами, которые локализованы вокруг лунки для образца. Эти 3 основных компонента в опытах с большинством гетерологичных антисывороток представлены интенсивными дугами. Исключение составляет βC с анти-ОСО, где он выявляется слабо. Другие β -глобулины в зависимости от антисывороток проявляются с различной интенсивностью, но всегда слабее основных компонентов. Только βG с некоторыми анти-Шип может давать сильную дугу. В опытах с анти-ОП и анти-Ст обнаружено по одному дополнительному β -глобулину, которые обладают более высокой подвижностью в направлении катода, чем все антигены этой зоны.

γ -Глобулины севрюги не удалось обнаружить с гомологичными и большинством гетерологичных антисывороток. Лишь в реакции с анти-ОП они проявлялись 1 слабой дугой.

Сопоставление иммуноэлектрофорограмм севрюги и других видов осетровых показало существование определенных различий между ними. В области альбуминов у севрюги выявляется антиген А2. Сходный по локализации компонент встречается у русского и персидского осетров, но отсутствует у сибирского осетра обской и енисейской популяций, стерляди и шипа. В зоне α_1 -глобулинов для севрюги характерны такие компоненты, как α_1B , α_1E и α_1F , особенности локализации которых описаны выше. Среди α_2 -глобулинов у рассматриваемого вида обычно проявляются 5–9 антигенов, в то время как у остальных – только 4–6. Здесь интенсивной дугой представлен основной компонент α_2A , иммунохимически идентичный аналогичным компонентам сибирского, русского, персидского осетров и

Альб α_1 α_2 β γ

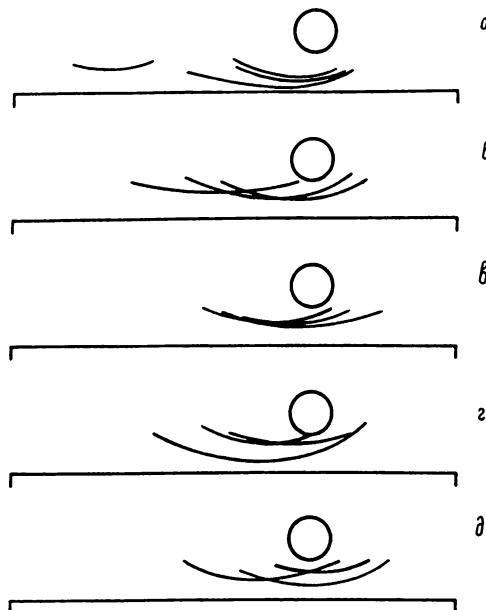


Рис. 2. Специфические антигены севрюги по отношению к енисейской (а) и обской (б) популяциям сибирского осетра, русскому осетру (в), стерляди (г) и шипу (д).

стерляди, а также β E шипа [7]. Однако в отличие от осетров у севрюги α_2 -глобулин дает дугу почти правильной формы, а в сравнении со стерлядию и шипом он обладает более высокой подвижностью. Рядом с ним выявляются еще несколько слабых дуг, заполняющих область между антигенами, относящимися к α_1 - и α_2 -глобулинам. β -глобулины составляют другую высокогетерогенную группу белков, в которой для всех осетровых характерно наличие по крайней мере 2 наиболее мощных дуг основных компонентов β A и β B. Но на иммуноэлектрофорограммах севрюги присутствует мощный компонент β C, стабильно проявляющийся почти со всеми гетерологичными антисыворотками, кроме анти-ОСО. γ -Глобулин севрюги выражен очень слабо и обнаруживается только с анти-ОП.

Абсорбция антисывороток против белков севрюги показала различную степень обособленности этого вида от других осетровых по антигенам их сывороточных белков. Севрюга отличается от сибирского осетра енисейской популяции по 4 антигенам, среди которых 1 альбумин и 3 α_2 -глобулина (рис. 2, а), хотя в реакции двойной иммунодиффузии удается выявить только 3 полосы преципитации. По отношению к сибирскому осетру обской популяции специфические особенности севрюги иммуноэлектрофоретически проявляются 1 α_1 -глобулином и 2 α_2 -глобулинами (рис. 2, б), хотя в реакции двойной

иммунодиффузии выявлено 4 дуги преципитации. Специфические антигены севрюги по отношению к русскому осетру представлены 2 компонентами в реакции двойной иммунодиффузии и 2 α_2 -глобулинами и 1 β -глобулином иммунофоретически (рис. 2, в). При абсорбции анти-Св сыворотками стерляди и шипа обнаружено по 3 специфических антигена в опытах двойной иммунодиффузии. Однако иммуноэлектрофоретически они представлены различным набором компонентов. Специфические компоненты по отношению к стерляди проявляются в области α_2 -глобулинов (рис. 2, г). По отношению к шипу имеется только 1 α_2 -глобулин, а 2 другие – β -глобулины (рис. 2, д).

Таким образом, специфические особенности севрюги, выявленные относительно других видов осетровых, иммуноэлектрофоретически проявляются по 3–4 антигенам. В большинстве они определены как α_2 - и β -глобулины. Среди них имеются совпадающие во всех случаях по подвижности α_2 -глобулины, формирующие дуги непосредственно впереди лунки для образца. Наличие у вида таких специфических компонентов предполагает их иммунохимическую идентичность [6]. Однако относительно двух популяций сибирского осетра специфические черты севрюги проявляются по-разному. Так, кроме α_2 -глобулинов имеется специфический компонент в области альбуминов, которого нет у енисейского осетра, и компонент в области α_1 -глобулинов, отсутствующий у обского осетра. Эти результаты, с одной стороны, отражают глубокое антигенные различие между двумя популяциями сибирского осетра, а с другой, что в данном случае главное, – сходство всех иммуноэлектрофорограмм севрюги, которое проявляется группой специфических α_2 -глобулинов независимо от природы других компонентов. Сравнение специфических антигенов севрюги и других видов свидетельствует о том, что подобное расположение их на иммуноэлектрофорограммах характерно только для севрюги.

Проведенные исследования и совокупность полученных данных свидетельствуют о яркой видоспецифичности антигенов сывороточных белков севрюги.

Литература

1. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М., 1985.
2. Лукьяненко В. И. Иммунобиология рыб. М., 1971.
3. Лукьяненко В. И. Севрюга – самостоятельный монотипический род семейства осетровых // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: Тез. и реф. II Всесоюз. совещ. 26 февраля–2 марта 1979 г. Астрахань, 1979.
4. Лукьяненко В. И. Родовая структура и видовой состав отдельных родов семейства осетровых // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: Крат. тез. науч. докл. к предстоящему Всесоюз. совещ. в октябре 1986 г. Астрахань, 1986.
5. Лукьяненко В. В., Переварюх Ю. Н. Внутрипопуляционная антигенная дифференциация сывороточных белков севрюги *Acipenserstellatus* из Северного Каспия // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1985. Т. 21, № 2.
6. Субботкин М. Ф. Сравнительный иммунохимический анализ межвидовых и внутривидовых особенностей сывороточных белков трех видов осетров рода *Acipenser* // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, № 5.

7. Субботкин М. Ф. Иммуноэлектрофоретический состав сывороточных белков шипа (*Acipenser nudiventris* Lovetzkij) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 89.
8. (Straube W., Klausch B., Hofman R.) Штраубе В., Клауш Б., Хоффман Р. Анализ иммунных преципитатов в гелях // Иммунологические методы. М., 1979.
9. Wallenborg B., Anderson U. B. Immunolectrophoretic techniques with the LKB 2117 Multiphor. Application Note 249. Bromma, 1978.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 556.555.6 + 574.64 : 556

И. И. Томилина, В. Т. Комов

ОЦЕНКА ТОКСИЧНОСТИ ГРУНТОВ ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

The biotesting of elutriates from lakes of the Darwin National Reserve using *Ceriodaphnia affinis* was carried out. The high level of elutriate toxicity in 6 of 11 lakes was shown. The correlation between lake water pH and elutriate toxicity was identified.

В последние годы проявляется значительный интерес к сравнительно новой области водной токсикологии – оценке токсичности донных отложений, подверженных антропогенному загрязнению [2]. Это объясняется тем, что грунты представляют собой важный элемент гидроэкосистем и в то же время могут являться основным аккумулятором и хранилищем загрязняющих веществ, включая тяжелые металлы, пестициды и нефтепродукты [1]. Существующие в настоящее время методы оценки токсичности по физико-химическим показателям недостаточно характеризуют интегральную токсичность донных отложений. Опыт применения гидробионтов для этой цели в России не получил широкого распространения.

Цель нашего исследования – биотестирование грунтов озер Дарвинского заповедника, подверженных атмосферному антропогенному загрязнению.

Определяли токсичность водной вытяжки грунтов (ВВГ) озер заповедника по выживаемости и плодовитости *Ceriodaphnia affinis* в 7-суточных тестах.

ВВГ озер получали через 1 ч интенсивного перемешивания 1 объемной части грунта и 4 частей отстоянной водопроводной воды с последующим центрифугированием в течение 20 мин при 2000 об/мин

и фильтрованием. Значения pH ВВГ зависели от степени ацидности воды в озере и находились в пределах 6.1–8.0.

Молодь цериодафний в возрасте 0–12 ч рассаживали по одной в 10 стаканчикам, содержащих 15 мл тестируемой воды. В течение недели ежедневно регистрировали количество живых раков, количество пометов и молоди у каждой самки. Отродившуюся молодь после подсчета удаляли. Смену воды производили на 3-и и 5-е сутки от начала опыта. Животных кормили суспензией дрожжей – 0.05 мл с концентрацией 5 мг/л. В качестве контроля использовали водную вытяжку незагрязненного грунта (1) и отстоянную водопроводную воду, в которой содержалась культура цериодафний (2).

Озера Дарвинского заповедника и его охранной зоны (Вологодская обл., Череповецкий район) представляют собой малые и средние бессточные, реже сточные водоемы с максимальными глубинами 1–3 м. Донные отложения в основном характеризуются как грубо-дetrитные или с примесью торфа (грунты типа „дью”).

Исследования показали высокую токсичность (смертность 20 % и более) ВВГ для *Ceriodaphnia affinis* в 6 из 11 озер (см. таблицу). Выявлена зависимость между уровнем pH воды озер и токсичностью ВВГ. ВВГ ацидных водоемов обладают острым токсическим действием и как следствие вызывают снижение среднего числа пометов и количество молоди, от рождаемой одной самкой в течение тестирования. Наибольшим токсическим эффектом обладают ВВГ ацидных гумифицированных озер (Утешково, Дубровское), в то время как в ацидных светловодных высокого уровня смертности может не наблюдаться (Дорожив). Довольно высокая смертность раков имела место и в нейтральном оз. Хотавец в отдельные даты наблюдений.

Среднее число пометов, приходящихся на 1 самку за 7 сут эксперимента, коррелирует с гибелю взрослых особей и в большей степени соответствует уровню pH воды в озере. ВВГ ацидных светловодных озер Дорожив и Темное при отсутствии острой токсичности обладают хроническим токсическим действием, которое выражается в снижении числа пометов по сравнению с контролем. Количество пометов в опытах с ВВГ из всех исследованных озер не достигает контрольных значений.

Самым чувствительным показателем токсического действия ВВГ оказалась плодовитость, т. е. среднее число молоди, от рождаемой 1 самкой за 7 сут. При средних контрольных уровнях 11.5–14.3 новорожденных на 1 самку значения для нейтральных озер (Хотавец, Мороцкое, Искра) составили 5.5–7.9, умеренно ацидных (Кривое, Островское) – 4.1–9.8, ацидных светловодных (Мотыкино, Дорожив, Темное) – 0.9–2.2, ацидных гумифицированных (Дубровское, Змеиное, Утешково) – 0–0.2.

Таким образом, ВВГ всех исследованных озер Дарвинского заповедника обладают острым или хроническим токсическим действием. Смертность животных в токсикологических опытах является менее чувствительным критерием по сравнению с репродуктивными показа-

Токсичность ВВГ озер Дарвинского заповедника для *Ceriodaphnia affinis*

Озеро	Площадь, км ²	pH ворда	pH ВВГ	Цветность, град	Гибель за 7 сут, %	Среднее число пометов	Среднее число молотки на 1 самку	Дата взятия проб
Хотавец	1.2	5.7—8.5	7.2	150	16.7	1.28	5.02 ± 2.92	V, VIII, X 1991; III, VI 1992
Кривое	0.05	5.5—6.7	7.2	388	28.3	0.77	2.75 ± 1.77	V, VIII, X 1991; III, VI 1992
Дубровское	0.19	4.3—4.8	6.8	170	68.3	0.06	0.15 ± 0.81	V, VIII, X 1991; III, VI 1992
Змеиное	0.004	4.3—4.8	6.9	100	81.7	0.06	0.10 ± 0.16	V, VIII, X 1991; VI 1992
Молькино	0.021	4.5—5.0	7.0	20	46.0	0.44	1.18 ± 1.07	V, VIII 1991; III, VI 1992
Утешково	0.036	4.3—4.7	8.0	155	100	0	0	V 1991; VI 1992
Темное	0.20	4.4—4.5	6.1	43	20	0.3	0.9 ± 1.14	VII 1991
Дорожив	2.0	4.4—4.5	6.9	22	10	0.7	1.7 ± 1.18	VII 1991
Островское	0.16	4.7—6.0	7.4	209	0	2.0	9.8 ± 1.68	III 1992
Морозкое	6.4	5.8—8.5	8.0	113	0	2.1	7.9 ± 3.54	III 1992
Искра	6.68	6.0—8.0	7.1	241	0	1.7	5.5 ± 1.98	III 1992
Контроль 1					0	2.6	11.5 ± 2.42	
Контроль 2					0	3.1	14.3 ± 2.96	

телями. Значения pH ВВГ ацидных озер существенно выше, чем уровень pH воды. Несмотря на это, водная вытяжка грунтов сохраняет острое токсическое действие, что свидетельствует о достаточно сильном уровне загрязнения водоемов. Полученные результаты позволяют предположить, что негативное влияние грунтов на биоту водоемов может продолжаться после их нейтрализации или прекращения кислотного воздействия.

Литература

1. Adams W. J., Kimerle R. A., Mosher R. G. Aquatic safety assessment of chemicals sorbed to sediments // Aquatic Toxicology and Hazard Evaluation. Seventh Symposium. STP 854. American Society for Testing and Materials. Philadelphia, 1985.
2. Anderson J., Birge W., Gentile J., Lake J., Rodgers J. Sr., Swartz R. Biological effects, bioaccumulation and ecotoxicology of sediment-associated contaminants // Fate and Effects of Sediment-Bound Chemicals in Aquatic Systems. New York, 1984.

Институт биологии внутренних вод
им И. Д. Папанина РАН

УДК 577.472 + (615.9 : 665.6)

В. И. Козловская, Г. М. Чуйко, О. В. Мензикова, В. А. Подгорная

ЭНЗИМАТИЧЕСКИЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ В ВОДЕ ФОСФОРОРГАНИЧЕСКИХ ПЕСТИЦИДОВ И ИХ МЕТАБОЛИТОВ

In the article we described the method intended for analysis of natural waters on total content organophosphorus pesticides and their toxicological metabolites. The method is simple, quick and may be used in natural conditions. A comparison of the enzymatic method with the method of biotesting is adduced.

В настоящее время разработан целый ряд точных физико-химических методов количественного определения фосфорорганических соединений. Однако систематический контроль за уровнем загрязнения ими вод затруднен. Существующие методы трудоемки, дорогостоящи и неприемлемы в полевых условиях. Вместе с тем транспортировка и хранение проб, отобранных в водоеме, недопустимы, так как фосфорорганические соединения нестабильны, довольно быстро гидролизуются и при этом образуются метаболиты, токсичность

© В. И. Козловская, Г. М. Чуйко, О. В. Мензикова,
В. А. Подгорная, 1996

которых часто выше токсичности действующего вещества. Анализ же метаболитов аналитическими методами практически невозможен.

Предлагаемый энзиматический метод предназначен для определения в воде фосфорорганических пестицидов и их токсичных метаболитов по антихолинэстеразной активности. Способ позволяет определять фосфаты, фосфонаты, тиофосфаты, дитиофосфаты в концентрациях $2 \cdot 10^{-3}$ – 10^{-11} мг/л по действующему веществу, а именно: хлорофос – 0.000006, ДДВФ – 0.00000000001, метафос – 0.000025, карбофос – 0.002, фозалон – 0.0005, фосфамид – 0.002, бутифос – 0.0005. При анализе суммарного содержания фосфорорганических соединений расчет их количества осуществляется по калибровочному графику приоритетного пестицида. Коэффициент вариации результатов $C_v = 3$ –5 % при $P = 0.005$.

Сущность метода состоит в том, что фосфорорганические пестициды обладают способностью вступать в реакцию с ферментом холинэстеразой, что обусловлено сходством их структуры с субстратами фермента (ацетил-, бутирил-, пропионилтиохолин). Взаимодействуя с эстеразным участком активного центра фермента, фосфорорганические соединения необратимо ингибируют энзим, и он теряет способность гидролизовать субстраты. При гидролизе же субстрата ферментом образуется тиохолин, который взаимодействует с 5,5-дитиобис-2-нитробензойной кислотой и образует окрашенный продукт 5-тио-2-нитробензоат, количество которого измеряется колориметрически. Степень окрашенности раствора пропорциональна активности фермента и зависит от количества ингибитора, вступающего в реакцию с ферментом.

Содержание пестицида в пробе рассчитывали по предварительно построенному калибровочному графику, выражающему зависимость активности фермента от концентрации пестицида. Использовали холинэстеразу сыворотки крови синца, плотвы, белого толстолобика. У живой рыбы брали кровь из хвостовой части спинной аорты или из жабр. Кровь собирали в пробирку и на несколько часов помещали в холодильник. После образования сгустка фибрина сыворотку отсасывали стеклянной пипеткой в чистую пробирку. Хранили сыворотку в замороженном состоянии, а перед анализом разводили 0.1 М фосфатным буфером (примерно 1 : 20) так, чтобы 0.5 мл раствора фермента при 10-минутной инкубации обладало активностью 0.92–1.06 мкмоль/ч, что соответствует величине экстинкции по прибору, равной 0.600–0.700.

При определении высоких концентраций токсиканта (гибель рыбы в водоеме) достаточно взять 100 мл анализируемой воды, внести в пробу 1.22 г Na_2HPO_4 и довести pH пробы до 7.5, добавляя NaH_2PO_4 (примерно 0.193 г); pH контролировали pH-метром или иономером. Пробу профильтровывали через воронку с фильтровальной бумагой. При определении низких концентраций (фоновые уровни загрязнения) брали 1 л анализируемой воды. Воду наливали в колбу или химический стакан, добавляли 25 мл хлороформа, перемешивали в течение

10 мин (можно на магнитной мешалке), затем переносили в делительную воронку. Хлороформовую фракцию сливали в сосуд для выпаривания или колбу ротационного испарителя через воронку с фильтровальной бумагой и слоем безводного сернокислого натрия. Операцию экстрагирования хлороформом повторяли дважды. Экстракт выпаривали досуха, используя водянную баню или ротационный испаритель, и растворяли в 10 мл фосфатного буфера.

Подготовленную пробу вносили в 3 пробирки (по 2.5 мл в каждую). В 3 другие пробирки вносили такое же количество 0.1 М фосфатного буфера (контроль). Затем во все пробирки добавляли по 0.5 мл раствора фермента. Кроме того, в 3-ю и 6-ю пробирки (пробирки сравнения, необходимые для определения степени окрашенности используемых растворов и исключения неферментативного гидролиза субстрата) вносили 2 капли 0.05 %-ного раствора прозерина для ингибиования фермента. Пробирки встряхивали и помещали в водянную баню с температурой 30 °С на 30 мин, что обеспечивало оптимальное взаимодействие фермента с токсикантом. После инкубации в каждую пробирку приливали 0.5 мл смеси 0.001 М ДТНБ (5,5-дитиобис-(2-нитробензойная кислота)) и 0.006 М субстрата в соотношении 1 : 1.¹ Затем инкубировали повторно 10 мин для взаимодействия фермента с субстратом и добавляли в 1, 2, 4 и 5-ю пробирки по 2 капли 0.05 %-ного раствора прозерина для остановки реакции. Степень окрашенности растворов измеряли на спектрофотометре при длине волны 412 нм или на ФЭКе с зеленым светофильтром. 1-ю и 2-ю пробирки измеряли относительно 3-й пробирки, а 4-ю и 5-ю – относительно 6-й. Вычисляли средние значения исследуемых (1-й и 2-й пробирок) и контрольных (4-й и 5-й пробирок) проб и по формуле определяли степень угнетения активности фермента:

$$A = 100 - \frac{E_{оп} \cdot 100}{E_к},$$

где A – степень угнетения активности фермента, %; E_{оп} – экстинкция исследуемой пробы; E_к – экстинкция контрольной пробы.

Процент угнетения активности фермента переводили в пробит по таблице (табл. 1). По калибровочному графику определяли логарифм концентрации пестицида, а по таблицам антилогарифмов – концентрацию пестицида (мкг/л или мг/л исследуемой воды). Для построения калибровочного графика определяли процент угнетения активности фермента различными концентрациями токсиканта, дающими эффект в диапазоне от 5 до 95 %.

Апробация метода выполнена на базе Среднеазиатского научно-исследовательского института и Узбекского республиканского управления по гидрометеорологии и контролю природной среды Госком-

¹ Активность фермента определяли методом Эллмана [3].

Таблица 1

Преобразование процентов эффекта действия пестицидов в пробиты

Процент угнетения активности фермента	Пробит						
1	2.674	26	4.357	51	5.025	76	5.706
2	2.946	27	4.387	52	5.050	77	5.739
3	3.119	28	4.417	53	5.075	78	5.772
4	3.249	29	4.447	54	5.100	79	5.806
5	3.355	30	4.476	55	5.126	80	5.842
6	3.445	31	4.504	56	5.151	81	5.878
7	3.524	32	4.532	57	5.176	82	5.915
8	3.595	33	4.560	58	5.202	83	5.954
9	3.659	34	4.587	59	5.227	84	5.994
10	3.718	35	4.615	60	5.253	85	6.036
11	3.773	36	4.642	61	5.279	86	6.080
12	3.825	37	4.668	62	5.305	87	6.126
13	3.874	38	4.695	63	5.332	88	6.175
14	3.920	39	4.721	64	5.358	89	6.227
15	3.964	40	4.747	65	5.385	90	6.282
16	4.006	41	4.772	66	5.413	91	6.341
17	4.046	42	4.798	67	5.440	92	6.405
18	4.085	43	4.824	68	5.468	93	6.476
19	4.122	44	4.849	69	5.496	94	6.555
20	4.158	45	4.874	70	5.524	95	6.645
21	4.194	46	4.900	71	5.553	96	6.751
22	4.228	47	4.925	72	5.583	97	6.881
23	4.261	48	4.950	73	5.613	98	7.054
24	4.294	49	4.975	74	5.643	99	7.326
25	4.326	50	5.000	75	5.674	100	8.719

гидромета (Узбекское УГКС). Энзиматический метод сопоставляли с газохроматографическим. Для этого использовали растворы фозалона (0.001, 0.005, 0.01 мг/л) и метафоса (0.02, 0.1, 0.2 мг/л), соответствующие 1, 5, 10 санитарно-игиеническим ПДК. Ежедневный анализ энзиматическим методом в течение 3 сут показал, что через сутки растворы фозалона и метафоса обладали большей биологической активностью (в большей степени угнетали фермент), чем сразу после приготовления. В последующие 2 сут их антихолинэстеразная активность сохранялась. Газохроматографическим методом установлено, что количество (концентрация) фозалона и метафоса через сутки значительно снизилось и появились их метаболиты (табл. 2, рисунок). Повышение антихолинэстеразной активности растворов исследуемых токсикантов связано с биологически активными метаболитами.

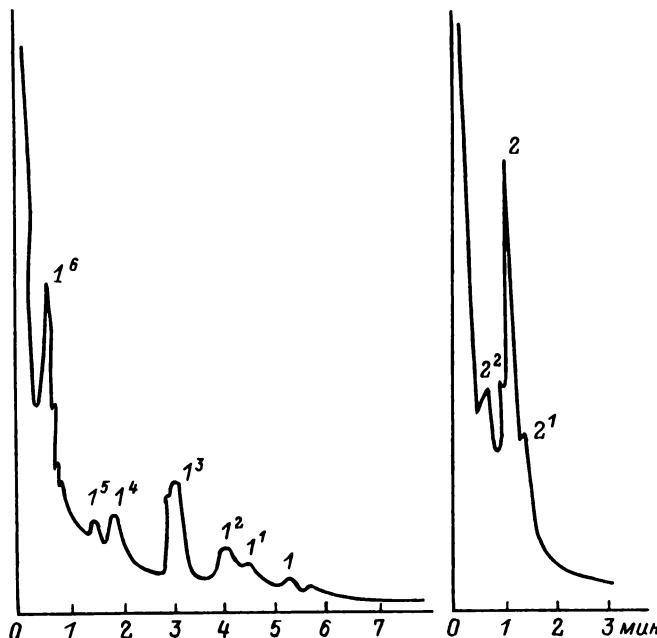
Одновременно провели анализ природной воды, отобранный в 37 пунктах контроля качества поверхностных вод Общегосударст-

Таблица 2

Результаты анализа растворов фосфорорганических пестицидов (фозалон, метафос) энзиматическим и газохроматографическим методами

Препаратор	Исходная концентрация препарата, мг/л	Концентрация препарата через 1 сут, мг/л*	Антихолинэстеразная активность растворов, % ингибирования фермента			
			исходный	через 1 сут	через 2 сут	через 3 сут
Фозалон	0.001	0	0	75	68	64
	0.005	0	3	100	96	93
	0.01	0.0016	7	100	98	96
Метафос	0.02	0.0028	0	13	14	28
	0.1	0.0395	12	35	30	32
	0.2	0.111	24	44	39	40

* Концентрация определена газохроматографическим методом.



Хроматограммы растворов фозалона и метафоса через сутки после приготовления.

1 — фозалон, 1¹, 1², 1³, 1⁴, 1⁵, 1⁶ — метаболиты фозалона; 2 — метафос, 2¹, 2² — метаболиты метафоса.

Таблица 3

Сопоставление энзиматического метода с методом биотестирования на *Daphnia magna*

Токсикант	Концентрация, мг/л	Ингибирование холинэстеразы сыворотки крови синца, %	Время гибели 50 % диффии, * ч
Фосфамид	0.3	10	32.0
	5.0	50	26.6
	8.0	90	26.6
Карбофос	0.3	10	28.6
	2.0	50	28.6
	10.0	90	34.7
Фозалон	0.05	10	42.0
	0.5	50	36.3
	5.0	90	38.3
Бутифос	0.04	10	32.6
	0.3	50	32.6
	2.0	90	21.3
Метафос	0.00003	10	78.0
	0.004	50	55.3
	0.8	90	38.6
Хлорофос	0.000004	10	70.0
	0.00004	50	61.6
	0.0004	90	37.0
ДДВФ	0.0000000001	10	53.0
	0.0000000002	50	45.0
	0.000000003	90	45.0

* Среднее значение по трем опытам.

венной службы наблюдений и контроля на территории Узбекского УГКС. Рогор, метафос, бутифос определяли газохроматографическим методом. В 34 пробах найден только рогор, содержащийся в 27 пробах в количестве 0.6–6 мкг/л, а в 7 пробах обнаруживались лишь его следы. Энзиматическим методом фосфорорганические пестициды и их метаболиты в количестве от 0.6 до 758.6 мкг/л обнаружены в 35 пробах из 37. Фосфороганические соединения рассчитывались по калиброчному графику для рогора. Различия в результатах, полученные энзиматическим и газохроматографическим методами, обусловлены присутствием в воде биологически активных метаболитов анализируемых соединений и других пестицидов, которые не определялись газохроматографическим методом.

Так как на катализитическую активность холинэстераз влияют pH и ионный состав среды и степень минерализации природной воды в различных водоемах значительно варьирует, при подготовке проб воды к анализу предусмотрена процедура забуферивания фосфатным буфером до pH 7.5. Тем самым достигаются значения pH, оптимальные

для протекания биохимической реакции. Образующиеся при этом нерастворимые соли выпадают в осадок. При такой подготовке проб минеральный состав воды не оказывает влияния на результаты энзиматического метода, что подтверждается анализом воды из четырех водоемов Средней Азии с различной степенью минерализации.

В природной воде одновременно с фосфороганическими пестицидами возможно присутствие и других загрязняющих веществ. В связи с этим изучено антихолинэстеразное действие фенола, полихлорпинена, линдана, трифенилоловохлорида, пропанида, сатурна, сернокислой меди. Десятипроцентное угнетение активности фермента этими веществами наблюдалось при концентрациях, которые в природе практически не встречаются, а именно: линдан – 29 мг/л, фенол – 941, полихлорпинен – 20.7, трифенилоловохлорид – 46, пропанид – 50, сатурн – 50, сернокислая медь – 100 мг/л.

Проводили также сопоставление энзиматического метода с одним из методов биотестирования, которые находят все большее применение для оценки токсичности водной среды. Параллельный анализ воды, содержащей один из фосфороганических пестицидов (фосфамид, карбофос, фозалон, бутифос, метафос или ДДВФ), энзиматическим методом и методом биотестирования с использованием высокочувствительного к токсикантам рака (*Daphnia magna*) показал, что предлагаемый метод не уступает методу биотестирования. Ингибирование фермента на уровне 10 % наблюдалось при концентрациях токсиканта, вызывающих гибель дафнии (табл. 3). Результаты, полученные энзиматическим методом, даже более стабильны ($C_v = 3-5\%$), чем при тестировании на дафнию. Тестирование на дафнию проводилось согласно методическим рекомендациям [2].

Таким образом, предлагаемый энзиматический метод можно рекомендовать для анализа природных вод на суммарное содержание в них фосфороганических пестицидов и их биологически активных метаболитов. Способ прост, может быть использован в полевых условиях и служить экспресс-анализом. При определении высоких концентраций фосфороганических пестицидов (гибель рыбы в водоеме) время анализа составляет 1 ч 10 мин, при определении низких концентраций (фоновые уровни) – 1 ч 40 мин. Энзиматический метод также, как и метод биотестирования, дает информацию о токсичности воды [1].

Литература

1. Козловская В. И., Чуйко Г. М., Мензикова О. В., Петухова В. А. Способ определения фосфороганических пестицидов в воде. А. С. 1359741 (СССР). Заявл. 02.12.85, № 3987188; Опубл. 15.12.87 // Открытия изобретения. 1987. Вып. 46. С. 193.
2. Методические рекомендации по установлению предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ для воды рыбоводных водоемов. М., 1986.

3. Ellman L. L., Courthey K. D., Andres O., Featherstone R. M. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity // Biochem. Pharmacol. 1961. Vol. 7.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН

УДК 574.5 (282)

А. В. Гончаров

ВЛИЯНИЕ ОКРУЖАЮЩЕГО ЛАНДШАФТА НА НЕКОТОРЫЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МАЛОЙ РЕКИ

The dependence of phytoplankton development in a small river on natural and anthropogenic peculiarities of the environment has been revealed. As mineralization content of phosphorus and nitrogen in water increases the biomass of community increases as well. A sharp decrease of biomass is observed below a site of toxic industrial sewages input.

Отличительной особенностью малых рек является их сильная зависимость от ландшафтных условий водосборных бассейнов: от типа почв, подстилающих пород, растительности, рельефа, от степени и характера освоенности водосборной площади. Представляемая работа посвящена рассмотрению некоторых аспектов этого малоизученного вопроса.

Основной объект исследования – малая р. Таденка (Приокско-Террасный биосферный заповедник), ландшафты водосборного бассейна которой можно отнести к трем типам [5]: тип I представлен дерново-подзолистыми почвами, подстилаемыми мореной; тип II характеризуется дерново-карбонатными почвами, залегающими на известняках и глинах карбона; тип III представлен дерново-глеевыми и болотными почвами (рис. 1). Лесистость водосборного бассейна составляет 90 %.

Станции наблюдения были расположены в каждом из выделенных типов ландшафта, а также в низовые реки, в русле и на притоках. Исследования 1990 и 1992 гг. (главным образом период летней межени) показали различия химического состава вод, формирующихся в разных ландшафтах (см. таблицу). Некоторые из этих особенностей (для русловой части реки) были известны ранее [3, 4].

Рис. 1. Схема водосборного бассейна р. Таденки.

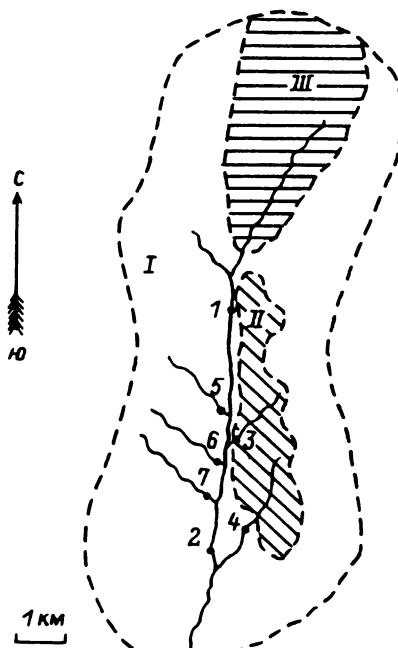
Типы ландшафтов: I — дерново-подзолистых почв, подстилаемых мореной, II — дерново-карбонатных почв на известняках и глинах карбона, III — дерново-глеевых и болотных почв; 1—7 — станции наблюдения. Штриховой линией обозначены границы ландшафтов и водосборного бассейна.

Минерализация (M) воды в нижнем течении р. Таденки (ст. 2) была больше, чем в истоке (ст. 1). Это объясняется тем, что низовые реки лежат в зоне разгрузки водноносного горизонта (окско-серпуховско-протвинского), характеризующегося более высокой минерализацией, чем горизонт (каширский), дренируемый в верховье [4]. Кроме того, истоки р. Таденки питаются маломинерализованными водами верхового болота.

Минерализация воды ручьев-притоков, дренирующих карбонатные породы левобережья (ландшафт II, ст. 3, 4), значительно выше, чем минерализация правых притоков, формирующихся в условиях дерново-подзолистых почв и подстилающей их морены (ландшафт III, ст. 5, 6, 7).

В целом рассматриваемые воды относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу. Минеральные формы азота и фосфора присутствуют в следовых количествах, ХПК (ст. 2) имеет значения 10–20 мг О/л.

Выявленные гидрохимические различия должны сказаться на водных биоценозах и, в частности, на фитопланктоне, основу пищевых потребностей которого составляют минеральные вещества. Действительно, полученные нами данные о биомассе фитопланктона в русло-вой части реки и в притоках (рис. 2, 3) свидетельствуют о том, что увеличению минерализации воды сопутствует увеличение биомассы



Некоторые гидрохимические характеристики вод р. Таденки (1990, 1992 гг., летняя межень)

Ландшафт	Номер станции	Минерализация, мг/л	pH
I	5, 6, 7	200–350	7.8–8.3
II	3, 4	570–650	8.1–8.5
III	1	200	7.0–7.8
,,Низовье”	2	450	8.1–8.4

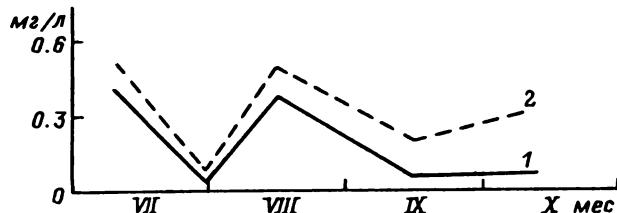


Рис. 2. Биомасса фитопланктона (мг/л) в русле р. Таденки в верхнем и нижнем ее течении (1990 г.).

1 – верхнее течение (ст. 1, $M \sim 200$ мг/л), 2 – нижнее течение (ст. 2, $M \sim 450$ мг/л).

(различия достоверны при уровне значимости 5 %, пробы фитопланктона обработаны по стандартной методике [2]).

Поскольку водосборный бассейн р. Таденки в ландшафтном отношении является характерным для многих малых рек рассматриваемого района, полученные нами данные по фитопланктону заповедной реки могут быть использованы в качестве „нулевого отсчета“ при исследовании рек, подвергающихся антропогенному воздействию. С целью сравнения мы определили изменение биомассы фитопланктона вдоль по течению близрасположенной р. Речмы. Водосборный бассейн этой реки в верховье занят лесами, в среднем течении – сельскохозяйственными угодьями [1]. Воды р. Речмы в среднем течении содержат значительные количества нитратов и фосфатов. Ниже в р. Речму впадает р. Каменка, несущая стоки промышленных предприятий, содержащие ряд веществ в токсичных концентрациях (например, по никелю и кобальту, превышающие предельно допустимые).

Сравнительные исследования показывают незначительное (одинаковое с р. Таденкой) увеличение биомассы фитопланктона в верхнем течении р. Речмы, что объясняется влиянием рассмотренных выше природных факторов (рис. 4). В среднем течении наблюдается более

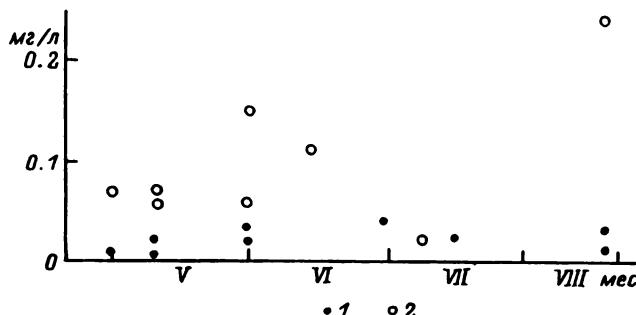


Рис. 3. Биомасса фитопланктона (мг/л) ручьев-притоков р. Таденки, расположенных в двух разных типах ландшафта (1992 г.).

1 – ландшафт I ($M \sim 270$ мг/л), 2 – ландшафт II ($M \sim 600$ мг/л).

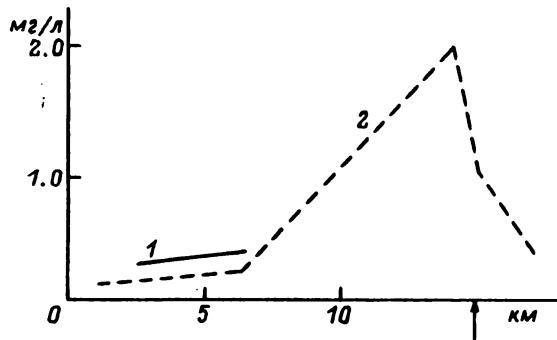


Рис. 4. Изменение биомассы фитопланктона (мг/л) вниз по течению рек Таденки и Речмы (август 1990 г.).

Стрелка — промышленный сток. По оси абсцисс — протяженность реки. 1 — р. Таденка, 2 — р. Речма.

высокое значение биомассы, связанное с увеличением содержания азота и фосфора в реке, протекающей в сельскохозяйственном районе. Ниже места поступления стоков, оказывающих, по-видимому, токсичное действие, происходит резкий спад биомассы фитопланктона.

Таким образом, в результате проведенных исследований удалось показать зависимость фитопланктона малых рек от природных и антропогенных особенностей окружающего ландшафта.

Автор выражает благодарность Ф. И. Тютюновой за помощь в организации работы.

Литература

1. Башкин В. Н., Кудеяров В. Н. Динамика биофильных элементов в природных водах верхней части бассейна реки Оки // Региональный экологический мониторинг. М., 1983.
2. Кузьмин Г. В. Фитопланктон: Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
3. Назаров А. Г., Колхухарь Ю. Н. и др. Ландшафтно-геохимические и гидрогеологические особенности Приокско-Террасного государственного заповедника // Экосистемы Южного Подмосковья. М., 1979.
4. Учватов В. П., Булаткин Г. А. Формирование химического состава природных вод рек местного стока Верхнеокского Бассейна // Региональный экологический мониторинг. М., 1983.
5. Фридланд В. М. Почвы Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. М., 1955. Т. 46.

Институт литосферы РАН

ПАМЯТИ ВАЛЕРИЯ ВЯЧЕСЛАВОВИЧА ЛАПКИНА

2 января 1995 г. коллектив Института биологии внутренних вод РАН и российская наука понесли тяжелую утрату. На 57-м году жизни скоропостижно скончался старший научный сотрудник, кандидат физико-математических наук Валерий Вячеславович Лапкин.

В. В. Лапкин родился 27 октября 1938 г. в г. Ашхабаде. В 1965 г. окончил Туркменский государственный университет по специальности „физик-магнетолог”. В 1966 г. поступил в аспирантуру, а в 1971 г. в Физическом институте им П. Н. Лебедева АН СССР успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему „Методы измерения и акустические исследования жидкостей на высоких и сверхвысоких частотах”. В 1972 г. В. В. Лапкин переехал в пос. Борок Ярославской обл., где и работал до последних дней жизни.

Круг научных интересов В. В. Лапкина был необычайно широк. В начальный период своей деятельности в институте он специализировался в области изучения поведения и реакций рыб на физические раздражители, разработки способов локального управления поведением рыб в зонах водозaborных сооружений, изучения механизмов электровосприятия и разрядной деятельности неэлектрических рыб. Многие из его оригинальных разработок были высоко оценены специалистами и использованы в практике рыбного хозяйства. В. В. Лапкин имел 8 авторских свидетельств, был награжден бронзовой медалью ВДНХ по результатам экспозиции 1976 г.

Область исследований В. В. Лапкина включала всестороннее изучение сезонных циклов жизнедеятельности пресноводных рыб. Им открыто периодически возникающее на протяжении года явление спонтанного направленного движения молоди рыб, находящихся в замкнутом объеме, установлено два принципиально различных типа адаптации рыб умеренных широт к сезонному изменению температуры среды, разработаны понятия устойчивых и неустойчивых стационарных состояний рыб, обусловливающих различное поведение в гетеротермальных условиях. Совместно с сотрудниками группы термальной экологии, которой В. В. Лапкин руководил в течение 20 лет, им проведено широкое исследование сезонно-возрастной динамики термопреферендума и легальных температур карповых, окуневых и лососевых рыб, не имеющее аналогов в экспериментальной экофизиологии, предложена оригинальная биоэнергетическая модель онтогенеза позвоночных.

В последние годы, используя экспериментальные данные и анализ литературы, В. В. Лапкин плодотворно работал по обобщению собранного материала, особое внимание уделяя разработке теории термоадаптации пойкилотермных животных и методологических подходов к исследованию термоадаптационных свойств рыб, а также вопросам эволюции и самоорганизации биосистем на примере класса рыб. Ряд обобщающих работ подготовлено к печати.

В течение ряда лет В. В. Лапкин руководил патентной службой

института, он успешно сотрудничал с гидробиологами Финляндии, был постоянным участником и докладчиком российских совещаний по экологической энергетике и поведению, экологической физиологии и биохимии рыб. В 1985 г. ему было присвоено звание старшего научного сотрудника по специальности „биофизика”, он – автор и соавтор 70 научных работ, в том числе изданных за рубежом.

В. В. Лапкин был принципиальным человеком, он неоднократно принимал участие в выработке важных для института коллективных решений, был упорным и мужественным в достижении поставленных научных целей.

В. В. Лапкина отличало доброжелательное, спокойное, внимательное отношение к товарищам по работе. Светлую память о Валерии Вячеславовиче навсегда сохранит каждый, кто его знал.

*А. Г. Поддубный, В. К. Голованов,
А. М. Смирский, Е. И. Извеков*

СОДЕРЖАНИЕ

Генкал С. И. Новые данные о морфологии, экологии и распространении диатомовой водоросли <i>Thalassiosira guillardii</i>	3
Елизарова В. А. О содержании растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища	7
Папченков В. Г. Водная растительность Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС	15
Довбня И. В. Изменение продукции растительности Угличского водохранилища за последние три десятилетия	18
Довбня И. В., Ляшенко Г. Ф. Продукция гидрофильной растительности Волжского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища	20
Столбунова В. Н. Зоопланктон зарослей Иваньковского водохранилища в условиях антропогенного эвтрофирования	23
Романова Е. П. Калорийность зоопланктона Куйбышевского водохранилища	30
Тютин А. В. Роль сеголеток окуня в жизненном цикле trematodes <i>Vinodera luciopercae</i> в условиях Рыбинского водохранилища	34
Гагарин В. Г. Положение пресноводных и почвенных форм нематод в системе и филогении отр. <i>Monhysterida</i>	38
Кауфман Б. З. Эволюционное значение изменения поведения хозяев скребней	43
Вехов Н. В., Вехова Т. П. Голые жаброноги (<i>Anostraca</i>) и щитни (<i>Notostraca</i>) водоемов освоенных ландшафтов Подмосковья и прилегающих областей	46
Кузьмина В. В., Голованова И. Л. Влияние различных модификаций препарата СФ-1 на скорость гидролиза и транспорта пищевых субстратов в кишечнике карпа (<i>in vitro</i>)	50
Субботкин М. Ф., Субботкина Т. А. Видовые особенности антигенов сывороточных белков севрюги <i>Acipenser stellatus</i> Pallas	57
Томилина И. И., Комов В. Т. Оценка токсичности грунтов озер Дарвинского заповедника	62
Козловская В. И., Чуйко Г. М., Мензикова О. В., Подгорная В. А. Энзиматический метод определения в воде фосфорорганических пестицидов и их метаболитов	65
Гончаров А. В. Влияние окружающего ландшафта на некоторые гидробиологические и гидрохимические характеристики малой реки	72
Некролог. Памяти Валерия Вячеславовича Лапкина	76

CONTENTS

Genkal S. I. New data on morphology, ecology and distribution of diatom algae <i>Thalassiosira guillardii</i>	3
Yelisarova V. A. About content of vegetative pigments in bottom sediments of the Rybinsk reservoir	7
Papchenkov V. G. Aquatic vegetation of the Gorky reservoir in the zone influenced by the Kostroma hydroelectric power station	15
Dovbnya L. V. Changes in vegetation production of the Uglich reservoir for the last three decades	18
Dovbnya L. V., Lyashenko G. F. Production of hydrophilous vegetation in the Volga and Mologa parts of the Rybinsk reservoir	20
Stolbunova V. N. Zooplankton of overgrowings in the Ivankovo reservoir under conditions of anthropogenic eutrophication	23
Romanova Ye. P. Nutritional value of zooplankton in the Kuibyshev reservoir	30
Tyutin A. V. Role of perch fingerlings in life cycle of trematode <i>Bunodera luciopercae</i> in the Rybinsk reservoir	34
Gagarin V. G. State of freshwater and soil forms of nematodes in system and phylogeny of Order <i>Monhysterida</i>	38
Kaufman B. Z. Evolutionary value of changes in behaviour of acanthocephalan hosts	43
Vekhov N. V., Vekhova T. P. <i>Anostraca</i> and <i>Notostraca</i> in waterbodies of developed scenery of localities near Moscow and of adjacent districts	46
Kuzmina V. V., Golovanova L. L. The effect of SF-1 premix in different modifications on rate of hydrolysis and transport of nutrient substrates in carp intestine (<i>in vitro</i>)	50
Subbotkin M. F., Subbotkina T. A. Specific peculiarities of antigens of serum albumen of <i>Acipenser stellatus</i> Pallas	57
Tomilina I. I., Komov V. T. Assessment of ground toxicity in lakes of the Darvin National Reserve	62
Kozlovskaya V. I., Chiuiko G. M., Menzikova O. V., Podgornaya V. A. Enzymatic method for determination of phosphoro-organic pesticides and their metabolites	65
Goncharov A. V. The effect of surrounding districts on some hydrobiological and hydrochemical characteristics of a small river	72
Obituary. To the memory of Valery Vyacheslavovich Lapkin	76

Заказное издание

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД:
Информационный бюллетень № 100

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Российской академии наук*

*Редактор издательства Л. А. Бабушкина
Технический редактор В. В. Шиханова
Корректор А. Х. Салтанаева*

ЛР № 020297 от 27.11.91. Подписано к печати 30.04.96. Формат
60 x 90 1/16. Печать офсетная. Усл. печ. л. 5.00. Уч.-изд. л. 5.3. Тираж
600 экз. Тип. зак. 160. С 1376.

*Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1*

*Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12*

