



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

№ 2 1997



Санкт-Петербург
"НАУКА"

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

№ 2

1997



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»

Журнал учрежден в 1995 г.
Институтом биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина
Российской академии наук

Гидробиологическим обществом
Российской академии наук

при содействии
Научного совета по проблемам
гидробиологии и ихтиологии
Российской академии наук

Главные редакторы:

А.Ф. АЛИМОВ
А.И. КОПЫЛОВ
Д.С. ПАВЛОВ

Редакционная коллегия:

А.Б. Авакян, В.В. Бульон, В.Г. Девяткин,
Н.А. Зимина (ответственный секретарь),
М.Б. Иванова, Е.А. Криксунов,
А.И. Кузьмичев, Ю.М. Лебедев,
В.И. Лукьяненко, Г.И.Маркевич,
Ю.С. Решетников, И.К. Ривьер,
Б.А. Флеров, В.Н. Яковлев

Адрес редакции:

152742, БОРОК ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ
НЕКОУЗСКОГО РАЙОНА,
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД РАН

The Journal was founded in 1995
I.D. Papanin Institute for Biology of Inland
Waters
of Russian Academy of Sciences

Hydrobiological Society
of Russian Academy of Sciences

with assistance
of Scientific Council «Problems
of Hydrobiology and Ichthyology»

Editors-in-Chief:

A.F. ALIMOV
A.I. KOPYLOV
D.S. PAVLOV

Editorial Board:

A.V. Avakyan, V.V. Bulyon, V.G. Devyatkin,
N.A. Ziminova (Executive Secretary),
M.B. Ivanova, Ye.A. Kriksunov,
A.I. Kuzmichev, Yu.M. Lebedev,
V.I. Lukyanenko, G.I. Markevich,
Yu.S. Reshetnikov, I.K. Rivier, B.A. Flerov,
V.N. Yakovlev

Address of Editorial Board:

INSTITUTE FOR BIOLOGY
OF INLAND WATERS
152742, BOROK, NEKOUZ, YAROSLAVL, RUSSIA

СОДЕРЖАНИЕ

Десяткин В.Г., Митропольская И.В., Метелева Н.Ю. Динамика видового разнообразия фитопланктона в зависимости от некоторых экологических факторов	5
Косолапов Д.Б., Намсараев Б.Б. Сульфатредукция в донных отложениях Рыбинского водохранилища	13
Курашов Е.А., Гориченский А.Ю., Гориченская И.Р. Мейобентос северной части Онежского озера со специальным рассмотрением фауны и распределения свободноживущих нематод	23
Гусаков В.А. Сезонная динамика нематод открытой литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища	32
Куперман Б.И., Жохов А.Е., Извекова Г.И., Таликина М.Г. Динамика зараженности лигулидами лещей волжских водохранилищ и паразитохозяинные отношения при лигулезе	41
Кузьмина В.В. Оценка полифакторных воздействий на активность протеиназ слизистой кишечника рыб	50
Голованова И.Л. Анализ моно-, би- и полифакторного воздействия температуры, pH и кальция на пищеварительные карбогидразы рыб	58
Балабанова Л.В. Ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек рыб сем. Cyprinidae	65
Лукин А.А., Даувальтер В.А. Распределение тяжелых металлов, алюминия и нефтепродуктов в донных отложениях и рыбах бассейна реки Печоры	70
Яковлев В.А. Зависимость биологических последствий закисления от природных особенностей водного объекта (на примере малых озер Северной Финляндии)	79
 <i>Краткие сообщения</i>	
Генкал С.И., Поповская Г.И. Материалы к флоре диатомовых водорослей (Centrophyceae) озера Мичиган	92
Флеров Б.А., Волков Е.Д., Воронин А.А., Конов В.В., Папушкина О.В. Влияние сточных вод Рыбинского промышленного узла на качество поверхностных вод	94
Некролог. Валерия Михайловна Катанская	98

CONTENTS

Devyatkin V.G., Miltropolskaya I.V., Meteleva N.Yu. Dynamics of phytoplankton species diversity related to some ecological factors	5
Kosolapov D.B., Namsarayev B.B. Sulphate reduction in bottom sediments of the Rybinsk reservoir	13
Kurashov Ye.A., Gorichensky A.Yu., Gorichenskaya I.R. Meiobenthos in the northern part of the Onega lake with special consideration of fauna and distribution of free-living nematodes	23
Gusakov V.A. Seasonal dynamics of nematodes in the open littoral of the Volga part of the Rybinsk reservoir	32
Kuperman B.I., Zhokhov A.Ye., Izvekova G.I., Tallkina M.G. Dynamics of bream invasion by <i>Ligula intestinalis</i> in the Volga reservoirs and their parasite-host relations	41
Kuz'mina V.V. Estimation of multifactor effects on activity of proteinase of fish intestine mucosa	50
Golovanova I.L. Analysis of mono-, bi- and polifactor effect of temperature, pH and cadmium on fish digestive carbohydrases	58
Balabanova L.V. Ultrastructure of immunocompetent Kidney cells in fish of Family Cyprinidae	65
Lukin A.A., Dauvalter V.A. Distribution of heavy metals, oil products and aluminium in bottom sediments and fish in the Pechora river basin	70
Yakovlev V.A. Dependence of acidification biological aftereffect on natural features of a water object (illustrated by small lakes of the northern Finland)	79
 <i>Brief communications</i>	
Genkal S.I., Popovskaya G.I. Data on flora of diatom algae (Centrophyceae) in Lake Michigan	92
Flerov B.A., Volkov Ye.D., Voronin A.A., Konov V.V., Papushkina O.V. Effect of sewages from the Rybinsk industrial centre on surface water quality	94
Obituary. Valeria Mikhailovna Katanskaya	98

УДК 574.583(28) : 581

ДИНАМИКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

© 1997 В.Г. Девяткин, И.В. Митропольская, Н.Ю. Метелева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

На основе ежедневных наблюдений в литорали Рыбинского водохранилища установлено, что в периоды усиленного притока энергии солнечной радиации и повышенной геомагнитной активности видовое разнообразие фитопланктона характеризуется сравнительно низкими величинами, а при смене погодных условий и в период спокойного геомагнитного фона достигает максимальных значений. Предложена статистическая модель динамики видового разнообразия на основе уравнения пошаговой линейной регрессии.

Ключевые слова: фитопланктон, видовое разнообразие, биоразнообразие, геомагнитное поле.

On the basis of daily observation in the littoral zone of a Rybinsk reservoir is established, that during strengthened inflow of energy solar radiation and increased of geomagnetic activity the species diversity of phytoplankton is characterized by rather low sizes, and at change of weather conditions and in conditions of a quiet geomagnetic background reaches the maximum meanings. Statistical model of dynamics specific diversity on the basis of the equation step-by-step linear regression offered.

Key words: phytoplankton, species diversity, geomagnetic field, biodiversity.

Видовое разнообразие фитопланктона, как и других экологических группировок организмов, обычно рассматривается в качестве одной из важнейших характеристик сообщества. Однако применительно к водохранилищам сведений о реальной динамике этого показателя в зависимости от экологических факторов в известной нам литературе не оказалось. С целью восполнения существующего пробела мы использовали материалы собственных наблюдений в литорали Рыбинского водохранилища в 1981 и 1986 гг.

Материалы и методика

Пробы фитопланктона отбирали ежедневно с мая по сентябрь 1981 и 1986 гг. с глубины 0.25 м и концентрировали с помощью мембранных фильтров «Сып-пор-2» (Кузьмин, 1975). Одновременно с отбором проб определяли температуру и прозрачность воды, концентрацию растворенного кислорода, а также интенсивность фотосинтеза фитопланктона скляночным методом в его кислородной модификации при суточной экспозиции опытных сосудов (Методы изучения..., 1975). В работе использовались также данные об интенсивности падающей солнечной радиации, количестве осадков и другие гидрометеорологические показатели, полученные Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией. Данные о геомагнитной активности получены Геофизической обсерваторией «Борок» Института физики Земли РАН. Более подробная характеристика района и применявшихся стандартных для ИБВВ РАН методов исследований содержится в ряде работ (Девяткин, 1979, 1983).

Подсчет клеток водорослей и идентификацию обнаруженных форм фитопланктона проводили в камере Нажотта объемом около 0.01 мл с использованием длиннофокусного объектива $\times 100$ (масляная иммерсия), что позволило учитывать все сохранявшиеся при фиксации проб формы фитопланктона, включая наиболее мелкие. В 1981 г. для оценки видового разнообразия использовались данные, полученные при подсчете биомассы фитопланктона стандартным объемным мето-

дом (Кузьмин, 1975). При этом с учетом предварительной концентрации проб в зависимости от плотности фитопланктона обычно просматривали 0.025—0.01 мл воды. Данные 1986 г. были обработаны по специальной методике, которая заключалась в просмотре значительно большего объема воды (0.25 мл) вне зависимости от плотности фитопланктона. Учитывались все таксоны водорослей, а мерой обилия фитопланктона служили его численность, а также содержание хлорофилла «а», определявшиеся по стандартной методике (Кузьмин, 1975; Бульон, 1983; Метелева, 1995). В качестве показателя видового разнообразия использовали таксономическое разнообразие, т.е. число видов, разновидностей и форм водорослей рангом ниже рода, обнаруженных в пробах, поскольку систематика последних до сих пор не устоялась и постоянно подвергается изменениям.

Для нивелирования случайных отклонений и выделения основных тенденций динамики исследуемых характеристик применяли методы частотной фильтрации (Рождественский, Чеботарев, 1974). Так, для сглаживания данных использовали фильтры низких частот. При необходимости сезонный тренд некоторых показателей удаляли с помощью 100-суточного фильтра высоких частот. В ряде случаев для удобства сопоставления динамики показателей с различающейся размерностью последние стандартизировали. Сходные методы статистической обработки уже применялись нами ранее (Девяткин, Вайновский, 1993; Вайновский, Девяткин, 1995).

Результаты

Количество таксонов водорослей, отмечавшееся при стандартной обработке проб 1981 г. и специальной оценке видового разнообразия фитопланктона в 1986 г., различалось, однако в силу значительной вариабельности видового разнообразия во времени эти различия оказались недостоверными. Так, в пробах 1981 г., по данным наблюдений, проводившихся с 22 мая по 18 сентября, в среднем учитывали 28 ± 10 , а в период с 6 июня по 15 сентября 1986 г. — 39 ± 13 таксонов водорослей. Таксономическое разнообразие в 1981 г. колебалось в пределах 14—52, а в 1986 г. — от 13 до 73 таксонов. В целом результаты наблюдений 1981 г. хорошо дополняли более полные данные 1986 г., несмотря на различия погодных условий (1981 г. относительно теплый, а 1986-й — прохладный и дождливый). Во всех пробах преобладали планктонные виды, а число типично бентосных форм обычно не превышало 5 % от общего числа таксонов.

Сезонность в динамике таксономического разнообразия фитопланктона проявлялась вполне отчетливо. Так, максимальное число таксонов обычно обнаруживали в середине или в конце лета, а осенью по мере снижения температуры воды видовое разнообразие понижалось, что уже отмечалось нами ранее (Девяткин, Митропольская, 1994). Благодаря сезонности таксономическое разнообразие фитопланктона, по данным ежедневных определений с 10 июня по 30 сентября

Таблица 1

Корреляция между некоторыми показателями по данным ежедневных определений с 10 июня по 30 сентября 1986 г.

Показатели		1	2	3	4	5	6	7	8
Температура воды	1	1.00	0.79	0.35	0.73	0.81	0.67	-0.43	0.67
Солнечная радиация	2	0.79	1.00	0.39	0.66	0.70	0.32	-0.49	0.51
Насыщение кислородом	3	0.35	0.39	1.00	0.31	0.39	0.24	-0.28	-0.19
Чистый фотосинтез	4	0.73	0.66	0.31	1.00	0.94	0.76	-0.47	0.54
Валовый фотосинтез	5	0.81	0.70	0.39	0.94	1.00	0.77	-0.49	0.52
Содержание хлорофилла «а»	6	0.67	0.32	0.24	0.76	0.77	1.00	-0.27	0.50
Атмосферные осадки	7	-0.43	-0.49	-0.28	-0.47	-0.49	-0.27	1.00	-0.30
Число таксонов в пробах	8	0.67	0.51	-0.19	0.54	0.52	0.50	-0.30	1.00

**Корреляция между некоторыми показателями по данным ежедневных определений
с 10 июня по 31 августа 1986 г.**

Показатели		1	2	3	4	5	6	7	8
Температура воды	1	1.00	0.61	0.56	0.61	0.70	0.49	-0.40	0.11
Солнечная радиация	2	0.61	1.00	0.46	0.46	0.48	-0.02	-0.43	0.05
Насыщение кислородом	3	0.56	0.46	1.00	0.33	0.44	0.22	-0.30	-0.38
Чистый фотосинтез	4	0.61	0.46	0.33	1.00	0.91	0.71	-0.42	0.22
Валовый фотосинтез	5	0.70	0.48	0.44	0.91	1.00	0.71	-0.44	0.10
Содержание хлорофилла «а»	6	0.49	-0.02	0.22	0.71	0.71	1.00	-0.16	0.20
Атмосферные осадки	7	-0.40	-0.43	-0.30	-0.42	-0.44	-0.16	1.00	-0.15
Число таксонов в пробах	8	0.11	0.05	-0.38	0.22	0.10	0.20	-0.15	1.00

1986 г., положительно коррелировало с интенсивностью солнечной радиации и температурой воды, а также показателями продуктивности фитопланктона (табл. 1).

Однако при исключении сезонности данные лишь за летний период демонстрируют отсутствие заметной корреляции между таксономическим разнообразием, с одной стороны, и интенсивностью солнечной радиации, температурой воды и показателями продуктивности фитопланктона — с другой (табл. 2). Это обусловлено тем, что на фоне сезонного тренда таксономического разнообразия наблюдались сопоставимые с ним по амплитуде периодические колебания, причем их максимумы не совпадали по времени с периодами высокой солнечной инсоляции и температуры воды.

Как правило, периоды повышенного видового разнообразия приходились на периоды ухудшения погодных условий — уменьшения интенсивности инсоляции, понижения температуры воды и выпадения осадков (рис. 1—3). Поскольку заметная положительная корреляция наблюдалась между энергией солнечной радиации и температурой воды, а также показателями обилия и продуктивности фитопланктона, периоды роста видового разнообразия, как правило, соответствовали периодам спада развития планктонных водорослей (рис. 4, 5). При повышении температуры увеличивались интенсивность фотосинтеза фитопланктона и содержание хлорофилла «а». Однако поскольку первый показатель характеризует скорость фотосинтетических процессов и обладает малой инерционностью по сравнению со вторым, динамика содержания хлорофилла заметно запаздывала по отношению к изменениям температуры воды и соответствовала динамике таксономического разнообразия фитопланктона (рис. 6). Численность фитопланктона, по данным 1981 г., колебалась противофазно как с видовым разнообразием, так и с популярным индексом биотического разнообразия Шеннона (Margalef, 1992).

Весьма характерно, что содержание хлорофилла «а» колебалось отчетливо противофазно с прозрачностью воды, что не противоречит известным закономерностям (Бульон, 1983). Это свидетельствует о том, что прозрачность воды в исследованном участке водохранилища зависит от обилия фитопланктона и заметно понижается в периоды его массового развития. Видовое разнообразие фитопланктона, в свою очередь, возрастало в периоды повышения прозрачности и уменьшения обилия водорослей (см. рис. 6).

Интересно, что динамика видового разнообразия оказалась довольно тесно связанной с активностью геомагнитного поля Земли. В периоды ее повышения наблюдалось понижение таксономического разнообразия планктонных водорослей, а в целом — отчетливая противофазность этих процессов (рис. 7). Ранее (Девяткин, 1995) нами высказано предположение о корреляции геомагнитной активности с динамикой продуктивности фитопланктона, причем периоды высокой активности геомагнитного поля обычно соответствуют периодам повышенной

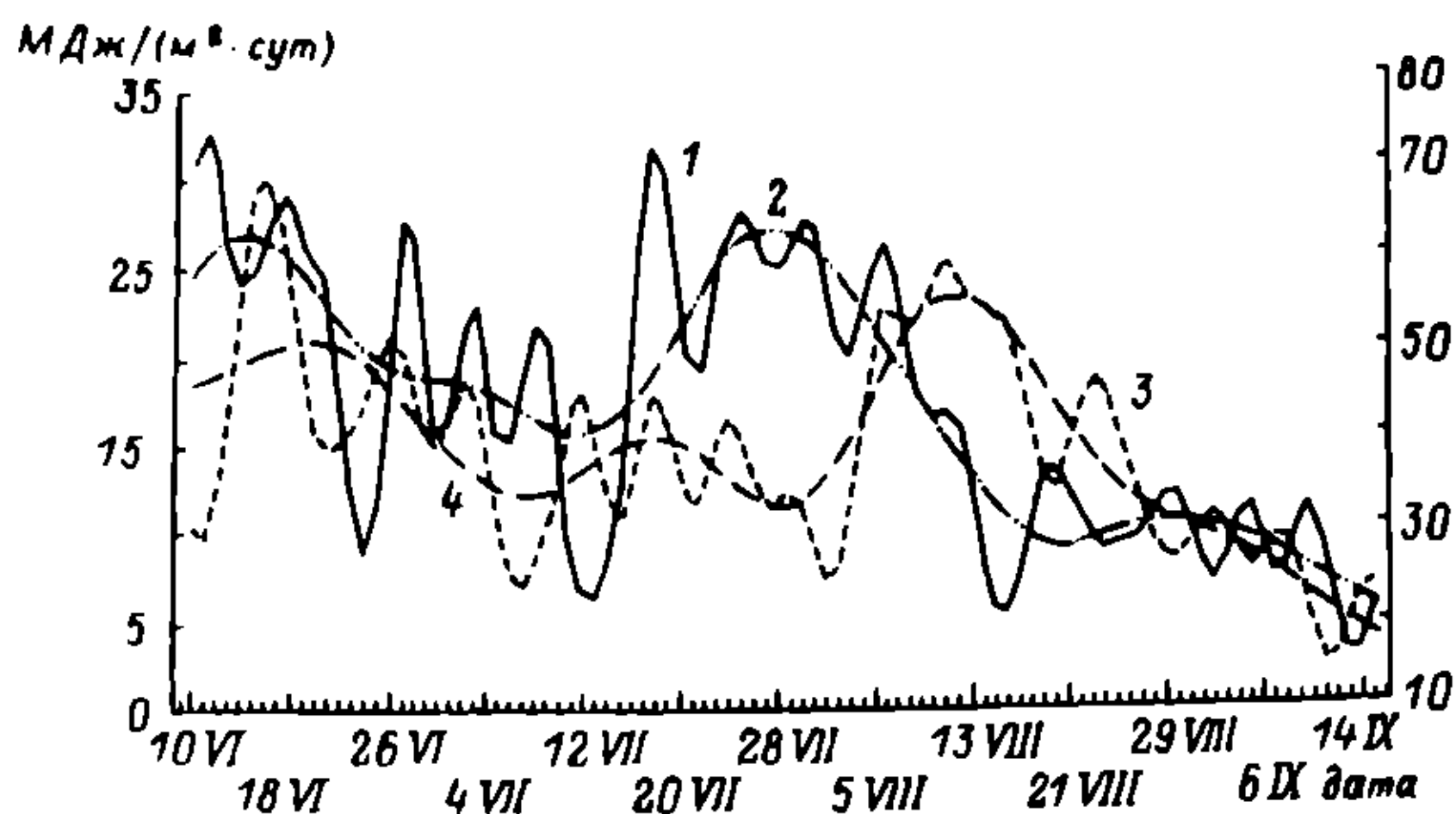


Рис. 1. Динамика интенсивности приходящей солнечной радиации (общий спектр) (1, 2, МДж/(м² · сут)) и таксономического разнообразия фитопланктона (3, 4; ось ординат — справа) в 1986 г.

1, 3 — данные сглажены с помощью 5-суточного частотного фильтра; 2, 4 — то же, 20-суточного.

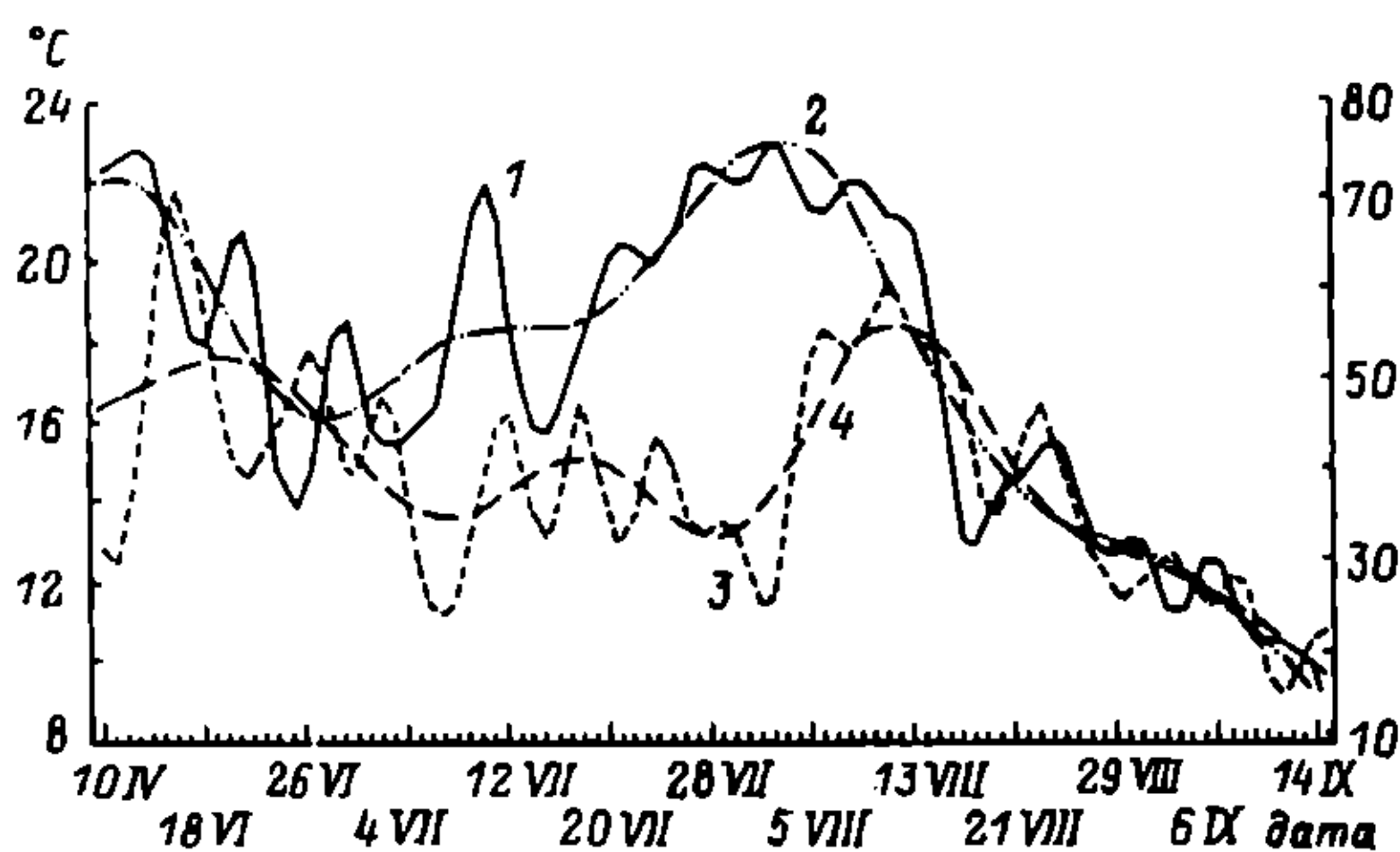


Рис. 2. Динамика температуры воды (1, 2, °C) и таксономического разнообразия фитопланктона (3, 4; ось ординат — справа) в 1986 г.

1, 3 — данные сглажены с помощью 5-суточного частотного фильтра; 2, 4 — то же, 20-суточного.

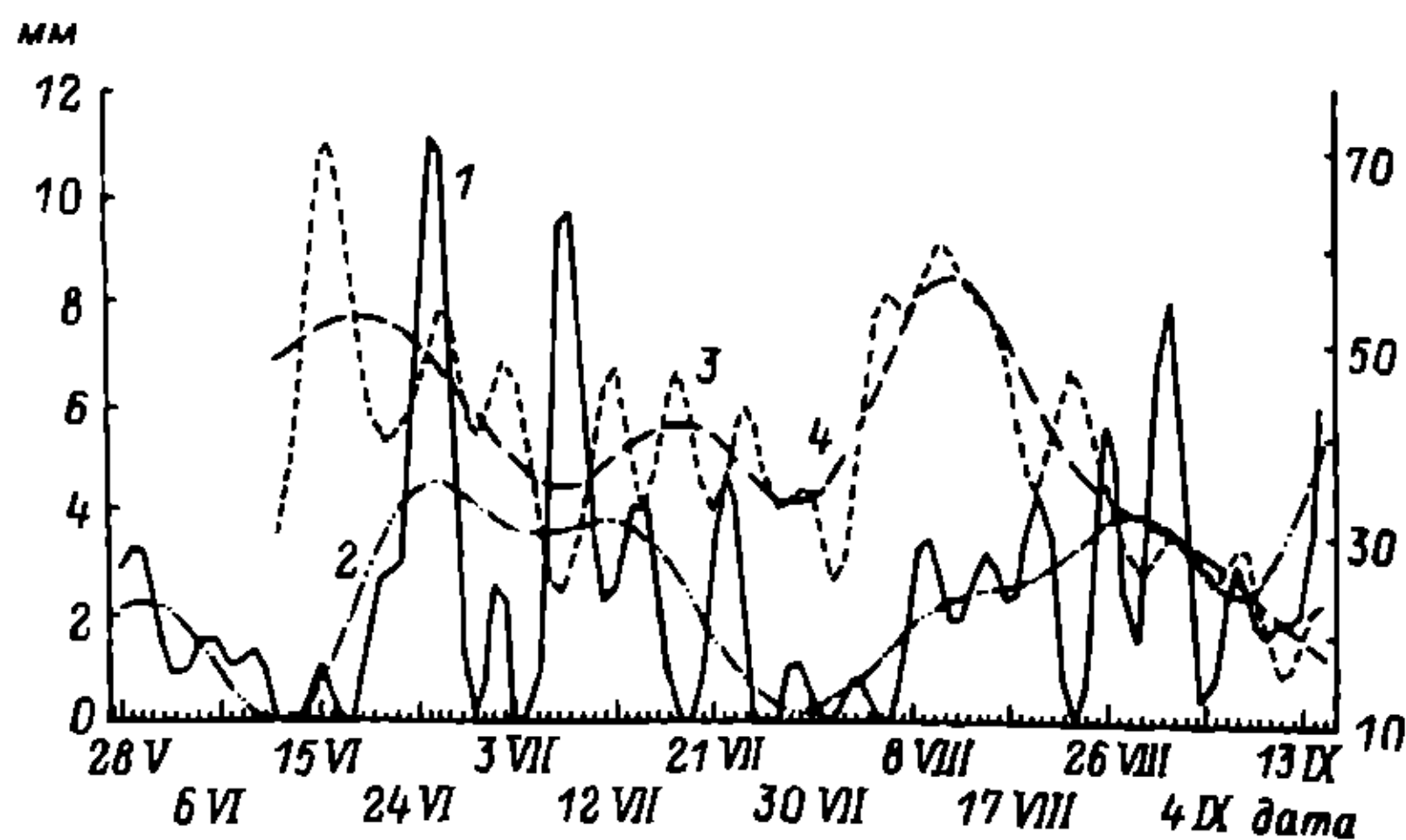


Рис. 3. Динамика количества атмосферных осадков (мм) — 1, 2 и таксономического разнообразия фитопланктона — 3, 4 (правая ось ординат).

1, 3 — данные сглажены с помощью 5-суточного частотного фильтра; 2, 4 — то же, 20-суточного.

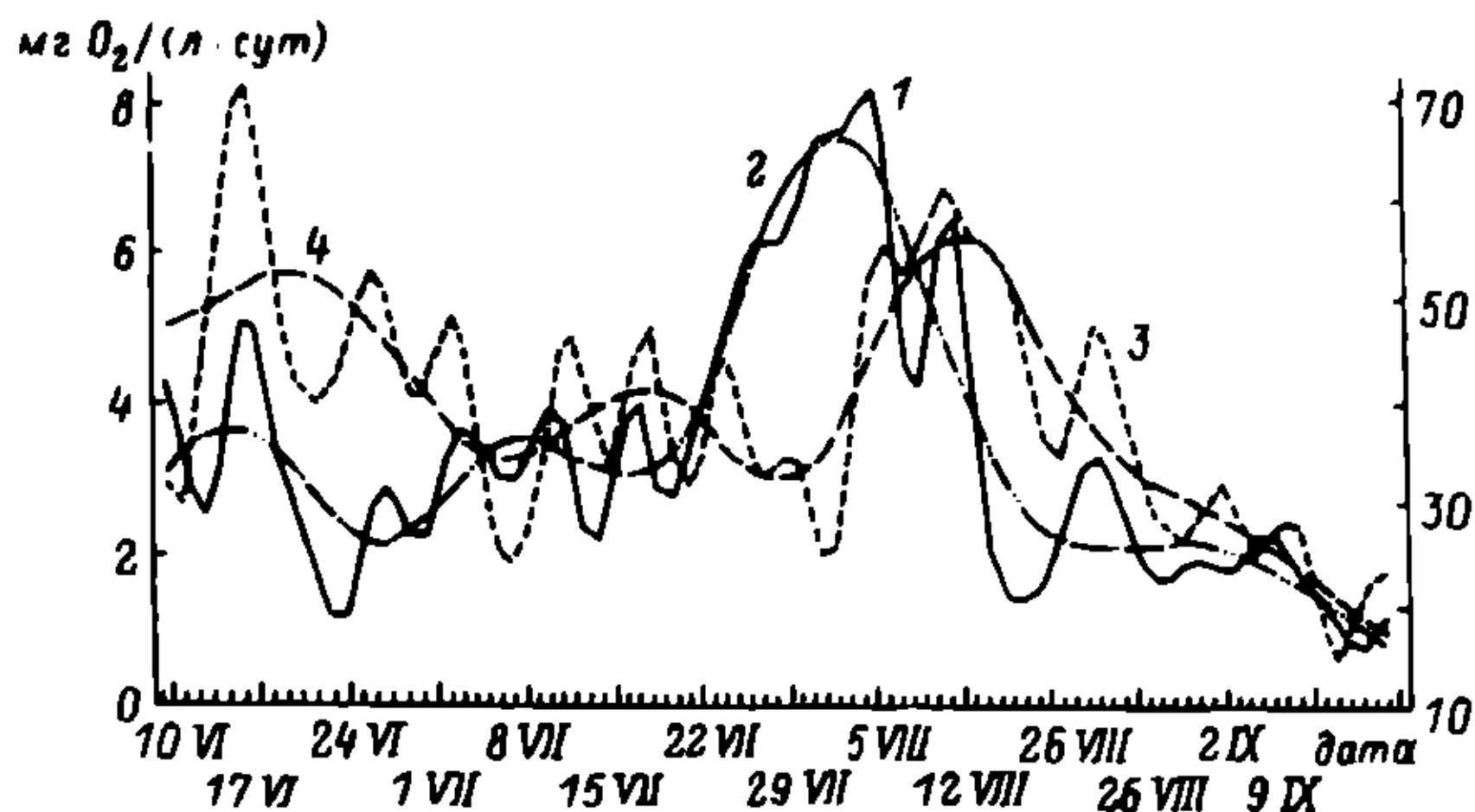


Рис. 4. Динамика валового фотосинтеза фитопланктона (1, 2, $\text{мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$) и таксономического разнообразия фитопланктона (3, 4; ось ординат — справа) в 1986 г.

1, 3 — данные сглажены с помощью 5-суточного частотного фильтра; 2, 4 — то же, 20-суточного.

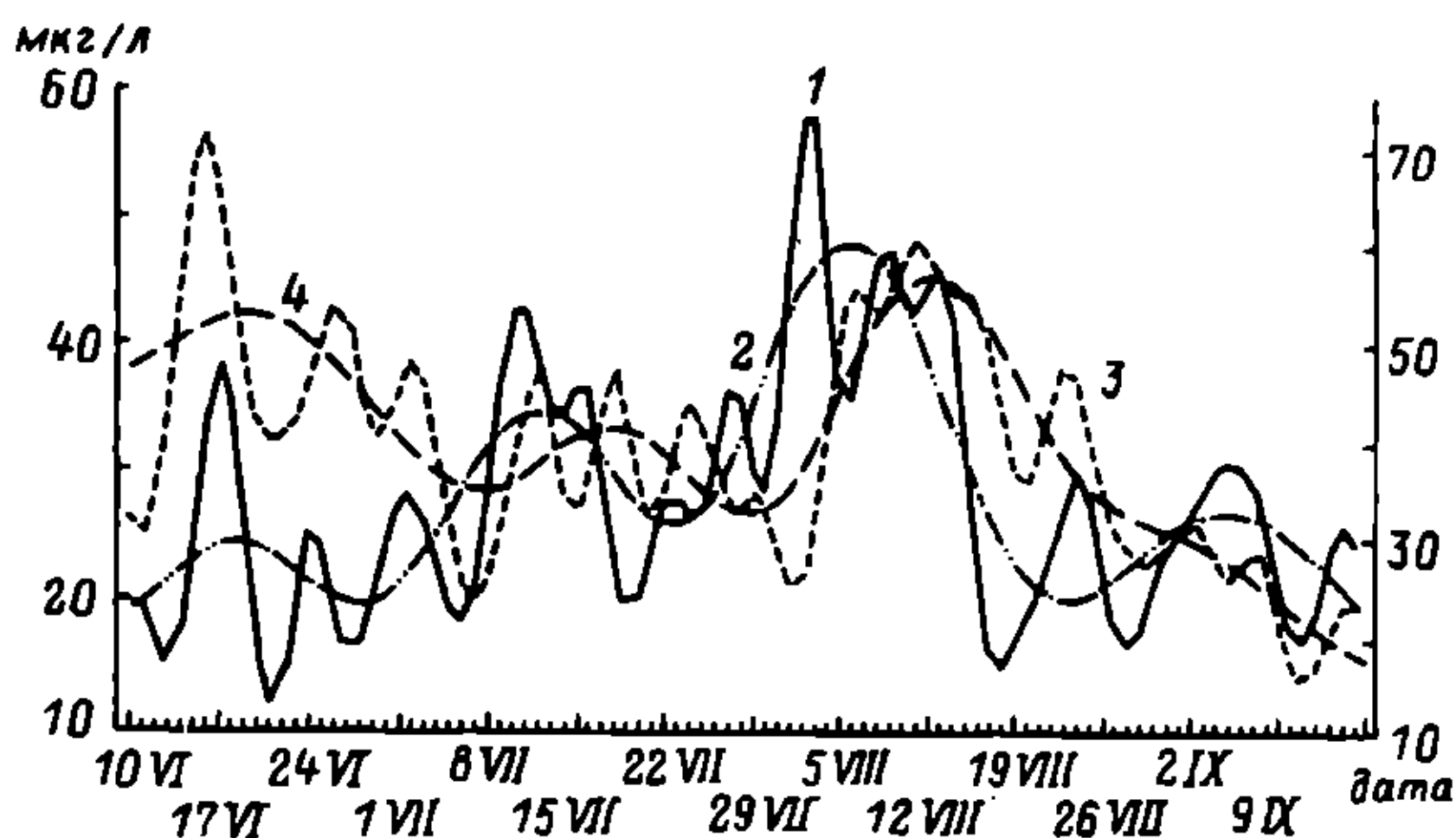


Рис. 5. Динамика содержания хлорофилла «а» (1, 2, мкг/л) и таксономического разнообразия фитопланктона (3, 4; ось ординат — справа) в 1986 г.

1, 3 — данные сглажены с помощью 5-суточного частотного фильтра; 2, 4 — то же, 20-суточного.

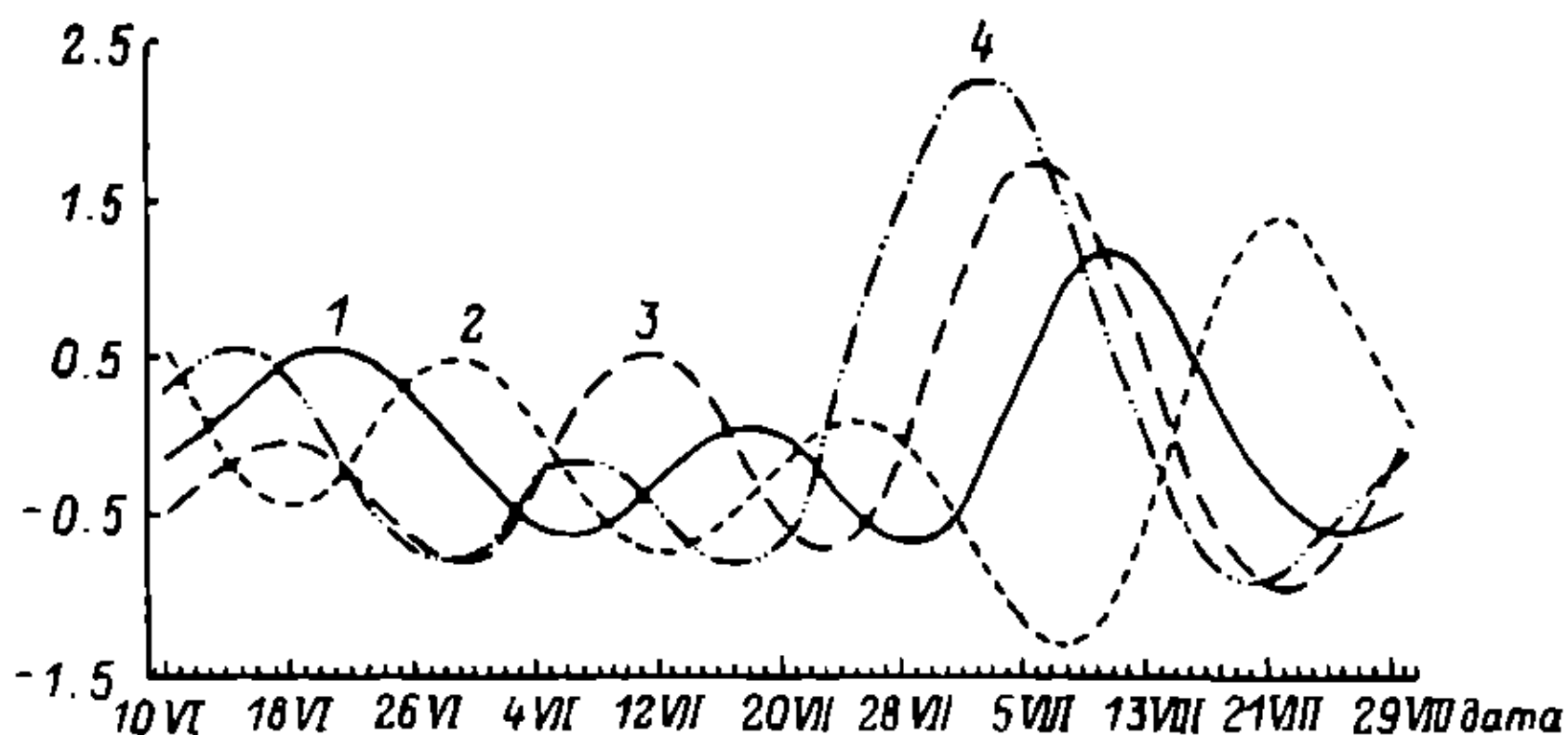


Рис. 6. Динамика видового разнообразия фитопланктона (1) в связи с продукционно-деструкционными показателями в 1986 г.

2 — прозрачность по белому диску, 3 — содержание хлорофилла «а», 4 — валовый фотосинтез. По оси ординат — стандартизированные отклонения.

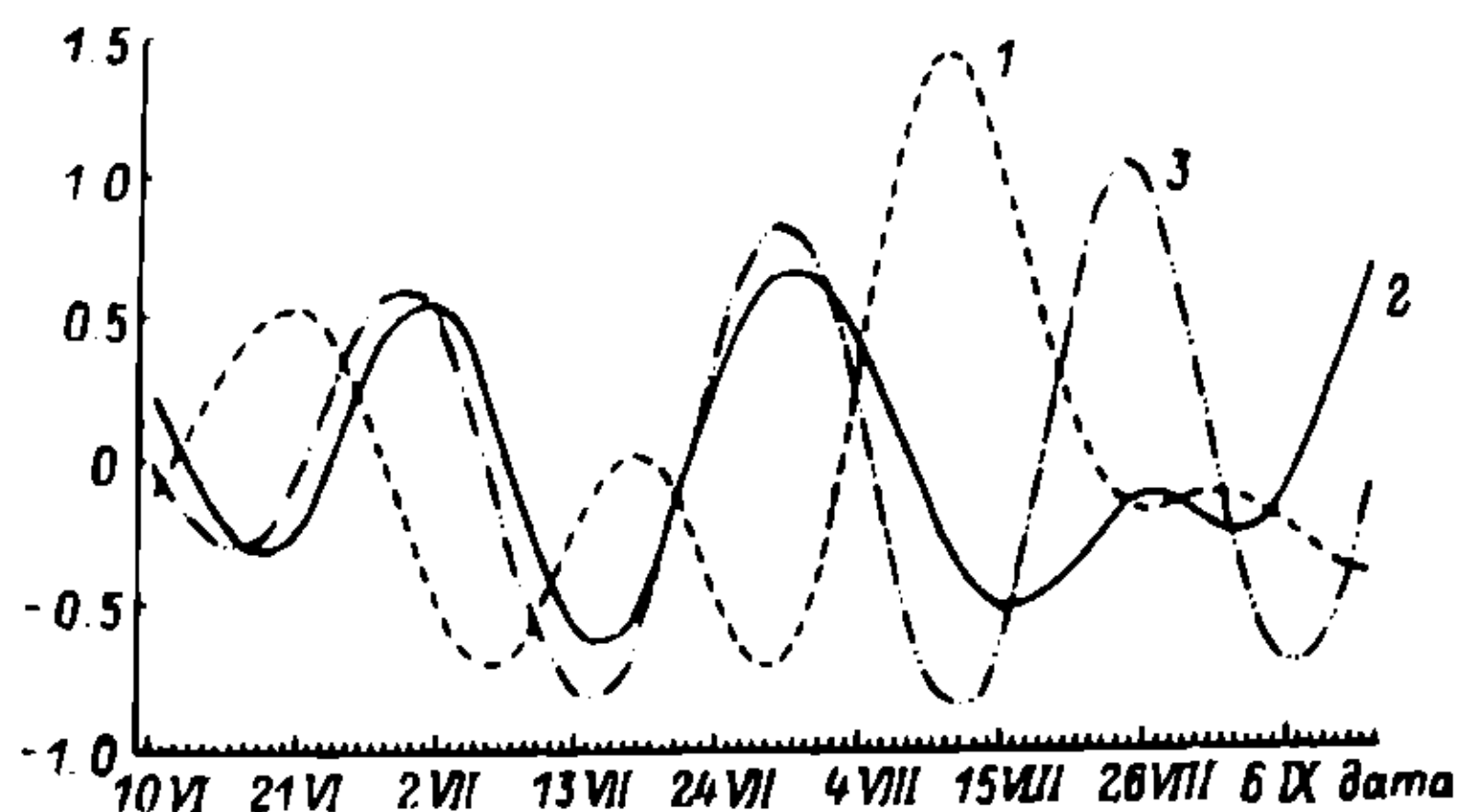


Рис. 7. Динамика видового разнообразия фитопланктона (1) в связи с показателями геомагнитной активности в 1986 г.

2 — значения Но-индекса геомагнитной активности в районе Борка, 3 — значения глобального Кр-индекса геомагнитной активности. Обозначение оси ординат то же, что и на рис. 6.

продуктивности планктонных водорослей. Приводимые в данном сообщении материалы хорошо укладываются в эти представления.

Полученные данные дают основание предположить, что динамика видового разнообразия фитопланктона достаточно сильно зависит от основных экологических факторов и тесно связана с уровнем его продуктивности. Создается впечатление, что таксономическое разнообразие в основных чертах повторяет динамику основных гидрофизических показателей и зависящих от последних продукционных характеристик фитопланктона, однако в силу заметной инерционности максимумы таксономического разнообразия водорослей приходятся на периоды спада исследованных гидрофизических и продукционных параметров.

Справедливость этого предположения была проверена нами с помощью статистической модели таксономического разнообразия, созданной на основе уравнения пошаговой линейной регрессии. При создании модели уровень инерционности исследуемых показателей подбирали эмпирически. Основные параметры регрессионной модели приведены в табл. 3. В целом модель вполне удовлетворительно описывает динамику таксономического разнообразия фитопланктона и дает правдоподобную прогнозную оценку на ближайший период времени (рис. 8).

Таблица 3

Основные параметры регрессионной модели таксономического разнообразия фитопланктона со сдвигом во времени (–5 сут)

Независимые переменные	Коэффициенты	Стандартная ошибка	t-критерий	Уровень значимости
Температура воды, сдвиг –3 сут	1.5138	0.35269	4.2921	0.0001
Насыщенность кислородом, сдвиг –3 сут	–0.43653	0.061286	–7.1228	0.0000
Чистый фотосинтез	4.9295	0.94463	5.2184	0.0000
Содержание хлорофилла «а»	–0.56657	0.12641	–4.4819	0.0000
Константа	63.593	7.9238	8.021	0.0000
F-критерий			14.334	
Коэффициент детерминации			0.4821	
Уровень значимости модели			0.0000	
Параметры, не включенные в модель пошаговой линейной регрессии	Энергия приходящей на поверхность водоема солнечной радиации, энергия проникающей солнечной радиации, количество атмосферных осадков, прозрачность воды, валовый фотосинтез			

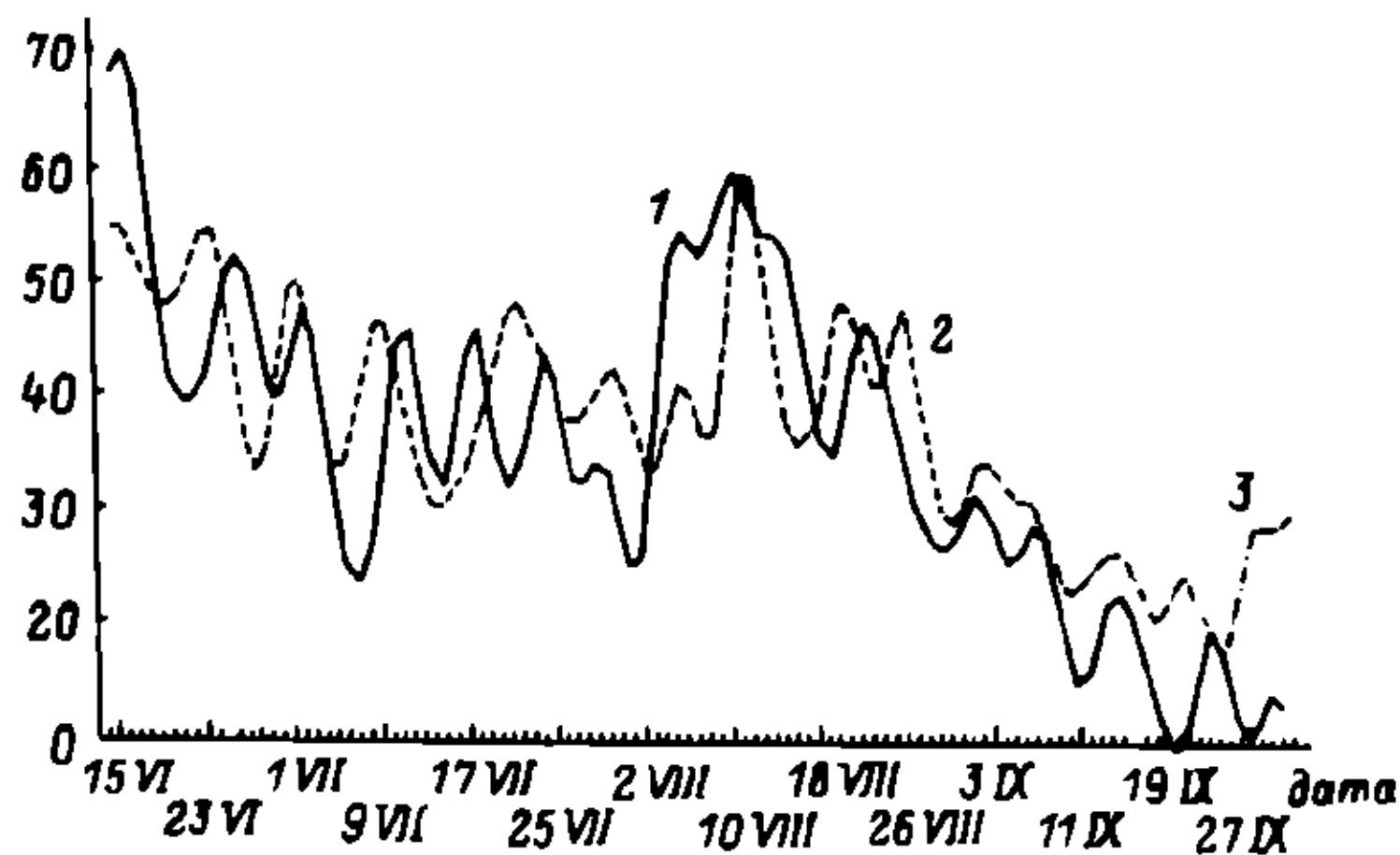


Рис. 8. Динамика таксономического разнообразия фитопланктона в 1986 г.

1 — фактические данные после сглаживания с помощью 5-суточного частотного фильтра, 2 — регрессионная модель, 3 — прогноз на основе регрессионной модели.

Обсуждение результатов

Полученные результаты, достаточно органично дополняя друг друга, позволяют предположить, что видовое разнообразие фитопланктона в течение вегетационного периода в заметной мере определяется погодными условиями и зависящей от них динамикой его продуктивности и обилия. Периоды повышенной солнечной инсоляции и температуры воды («антициклональный» тип погоды) характеризуются повышением первичной продукции и с некоторым запаздыванием численности и биомассы фитопланктона, а также содержания фотосинтетических пигментов. В это время видовое разнообразие водорослей характеризуется сравнительно низкими показателями. При смене погодных условий («циклональный» тип погоды) видовое разнообразие фитопланктона, напротив, достигает максимума на фоне понижения показателей его продуктивности и обилия. Создается впечатление, что динамика видового разнообразия фактически повторяет динамику основных абиотических и биотических параметров, но с заметным запаздыванием. В результате этого запаздывания максимумы видового разнообразия практически приходятся на периоды пониженной солнечной инсоляции, температуры воды и уровня развития фитопланктона. Вполне возможно, что подобная «инерционность» на самом деле является адаптивной реакцией фитопланктона на меняющиеся условия существования. Можно предположить, что возрастание видового разнообразия в периоды пониженной солнечной инсоляции, которое, по нашим данным, сопровождается тенденцией к снижению средних размеров клеток фитопланктона, следует также рассматривать как его адаптивную реакцию, направленную на более полное усвоение энергии солнечной радиации. В целом наблюдалась отрицательная зависимость между видовым разнообразием и средним размером клеток, что, по-видимому, следует считать распространением общего правила (Odum, 1975) на фитопланктон. Преобладание мелкоклеточных форм водорослей в начальные периоды сезонной сукцессии отмечается и И.С. Трифоновой (1990), но связывается лишь с повышенным содержанием биогенных элементов. Можно полагать, что эти факторы следует рассматривать в качестве действующих в одном направлении.

Выводы

Проведенные наблюдения свидетельствуют, что видовое разнообразие планктонных альгоценозов в литорали Рыбинского водохранилища сильно, но достаточно закономерно колеблется в течение вегетационного сезона в тесной связи с погодными условиями и показателями обилия и продуктивности фитопланктона. В периоды повышенной солнечной радиации и температуры воды, как правило,

совпадающие с периодами повышенной геомагнитной активности, увеличивается фотосинтетическая активность и накапливается биомасса фитопланктона, а его видовое разнообразие характеризуется сравнительно низкими величинами. Видовое разнообразие фитопланктона достигает максимума в периоды перестройки сообщества при смене погодных условий.

Авторы благодарят Н.М. Колчину и Л.С. Чуркину за помощь в организации отбора проб и определения первичной продукции фитопланктона, Б.И. Клайн за предоставление данных по геомагнитной активности, П.А. Вайновского за консультации по методам статистической обработки полученных результатов.

Работа выполнена при содействии программы «Биоразнообразие» (проект 4.3.3.Бр) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-21596).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булмын В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
- Вайновский П.А., Десяткин В.Г. О влиянии изменчивости гидрометеорологических характеристик на фотосинтетическую активность фитопланктона // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 4.
- Десяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
- Десяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л., 1983. С. 52—70.
- Десяткин В.Г. Ритмическая компонента в динамике фитопланктона // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995.
- Десяткин В.Г., Вайновский П.А. Сезонная и многолетняя динамика продукционно-деструкционных процессов в литорали Рыбинского водохранилища // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск, 1993.
- Десяткин В.Г., Митропольская И.В. О соотношении встречаемости и численности видов в фитопланктоне // Альгология. 1994. Т. 4, № 2.
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методы изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
- Метелева Н.Ю. Водорослевые обрастания на макрофитах озера Неро // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995.
- Методы изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
- Рождественский А.В., Чеботарев А.И. Статистические методы в гидрологии. Л., 1974.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990.
- (Margalef R.) Маргалеф Р. Облик биосферы. М., 1992.
- (Odum E.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.

УДК 579.68 (285.2)

**СУЛЬФАТРЕДУКЦИЯ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

© 1997 Д.Б. Косолапов, Б.Б. Намсараев

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Бурятский институт биологии,
670042, г.Улан-Удэ, ул.Сахьяновой, 6

Изучался процесс бактериального восстановления сульфатов в донных осадках Рыбинского водохранилища. Численность сульфатредукторов в различных грунтах изменялась от 10^2 до 10^4 кл./мл. Скорость восстановления ими сульфатов находилась в пределах 10—636 мг S/(л · сут), возрастала с глубиной ила и лимитировалась в вегетационный период невысокой концентрацией сульфатов и поступлением органических субстратов. Образующийся в результате деятельности бактерий сероводород быстро переходил в другие, менее восстановленные соединения, в основном органическую и элементную серу. На участках водохранилища, куда поступают сточные воды г. Череповца, происходило заметное увеличение численности сульфатредукторов (до 10^6 кл./мл) и скорости осуществляемого ими процесса (до 3.7 мг S/(л · сут)).

Ключевые слова: сульфатредукция, анаэробная минерализация, донные отложения водохранилища.

Rates of sulfate reduction were studied in the Rybinsk reservoir sediments. The number of sulfate-reducing bacteria in different sediments changed from 10^2 to 10^4 celS/ml. Rates of sulfate reduction were 10—636 mg S/(l · day), increased with the silt depth and were limited by the low sulfate concentration and organic input during a vegetative period. Hydrogen sulfide, formed due to bacteria activity, is transformed into the other less reduced compounds, mainly into organic and elemental sulfur. In the reservoir regions influenced by the wastes of Cherepovetz there was a significant increase in sulfate-reducers number (up to 10^6 celS/ml) and rate of sulfate reduction (up to 3.7 mg S/(l · day)).

Key words: sulfate reduction, anaerobic mineralization, reservoir sediments.

Введение

Несмотря на низкие концентрации сульфатов, процесс их восстановления в пресных водоемах может происходить с высокой скоростью и играть важную роль в цикле серы и разложении органического вещества. Это связано с тем, что осуществляющие этот процесс бактерии имеют высокое сродство к сульфату и способны использовать его в очень низких концентрациях (K_m находится в пределах 5—77 мкмоль) (Lovley, Klug, 1983; Carone, Kiene, 1988). Дальнейшая судьба образующегося при восстановлении сульфатов сероводорода может быть различной. Часть его диффундирует в водную толщу и окисляется на границе аэробной и анаэробной зон. Однако значительная часть H_2S остается в донных отложениях, вовлекается в диагенетические процессы с образованием моносulfида железа, пирита, органических соединений серы и надолго выводится из круговорота.

Изучение бактериального восстановления сульфатов в Рыбинском водохранилище началось еще в 50-е годы. К настоящему времени получены данные о содержании в водохранилище сульфатов и сульфидов, численности сульфатредуцирующих бактерий, скорости катализируемого ими процесса, сезонном изменении этих параметров. Отмечается тенденция к уменьшению интенсивности сульфатредукции по мере формирования водохранилища. Вместе с тем ранее (Соколова, Сорокин, 1957; Соколова, 1987) при определении интенсивности сульфатредукции анализировался переход сульфатов только во фракцию кислоторастворимых сульфидов, хотя известно, что значительная часть образующегося в донных осадках

пресных водоемов сероводорода быстро реагирует с неорганическими и органическими веществами с образованием пиритной, элементной, органической и других соединений серы. Поэтому для точной оценки скорости сульфатредукции необходим возможно более полный анализ различных восстановленных форм серы (Кузнецов, Дубинина, 1989).

В настоящей статье приводятся результаты изучения распространения сульфатвосстанавливающих бактерий и интенсивности осуществляемого ими процесса в донных отложениях Рыбинского водохранилища.

Материал и методы

Образцы донных осадков извлекали с помощью штангового дночерпателя или дночерпателя Экмана—Берджи и в этот же день использовали для посевов и радиоизотопных экспериментов. Грунт для микробиологических исследований отбирали стерильными шприцами без наконечников из середины монолита ила. Численность сульфатвосстанавливающих бактерий определяли методом предельных разведений на агаризованной среде Постгейта «С» (Романенко, Кузнецов, 1974) с добавлением в качестве субстратов лактата или ацетата. Посевы инкубировали при 30 °С в течение 1 мес. О развитии бактерий судили по появлению колоний черного цвета. В пробах грунтов методом непрямой иммунофлуоресценции изучали распространение двух видов сульфатредукторов.

Интенсивность сульфатредукции определяли радиоизотопным методом. В изолированные в стеклянных трубках образцы грунта вносили по 0.2 мл раствора $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$. Пробы инкубировали в течение 20—24 ч в темноте *in situ*, фиксировали 25%-ным раствором ацетата кадмия, замораживали и хранили до определения. Анализ восстановленных форм серы проводили в лаборатории (Кузнецов, Дубинина, 1989).

Время оборота сульфатов рассчитывали как отношение концентрации сульфатов к интенсивности их восстановления (Романенко и др., 1990).

Значения Eh и pH измеряли с помощью переносного иономера И-102. Концентрацию сульфатов в грунтах анализировали из поровой воды фотометрически (Ковальцов, Коновалов, 1966). Содержание органического углерода ($\text{C}_{\text{орг}}$) в грунтах определяли сжиганием хромовой смесью до CO_2 , которую затем улавливали щелочью и оттитровывали кислотой (Романенко, Кузнецов, 1974).

Результаты и обсуждение

Физико-химическая характеристика грунтов дана для верхнего 0—2-сантиметрового слоя (табл. 1). Схема расположения станций отбора проб и более подробное описание донных отложений приведены в другой статье (Косолапов, Намсараев, 1995).

Содержание сульфатов в иловых водах водохранилища было обычным для пресных водоемов (табл. 2), из них в большинстве концентрация сульфатов составляет 10—500 мкМ (Carone, Kiene, 1988; Urban et al., 1994). Однако полученные нами данные о количествах сульфатов в грунтах Рыбинского водохранилища ниже таковых, определяемых прежде другими авторами (Соколова, Сорокин, 1957; Соколова, 1987). Содержание сульфатов значительно колебалось в течение сезона. Так, в сером иле, отобранном в сентябре в месте бывшего слияния рек Мологи и Волги (ст. Молога), их концентрация была максимальной и почти на 2 порядка превышала июньские значения. В большинстве донных осадков содержание сульфатов оказалось ниже 30 мкмоль — величины, когда имеет место жесткое лимитирование сульфатредукции (Lovley, Klug, 1983). По-видимому, недостаток сульфатов был главным фактором, ограничивающим скорость их восстановления в водохранилище.

Физико-химическая характеристика донных отложений

Станция	Глубина, м	Тип осадков	Температура, °С	Eh, мВ	pH	C _{орг.} , %	Плотность, г/мл	Влажность, %
Июнь								
Коприно	14	Серый ил	13.4	130	7.4	3.3	1.20	76.9
Молога	14	• •	15.0	-30	7.4	3.2	1.22	71.2
Наволоч	10	Торфянистый ил	15.2	-15	6.8	7.7	1.18	77.7
Измайлово	8	Песок с торфянистой крошкой	14.2	265	6.7	1.3	1.88	23.5
Средний Двор	11	Серый ил	15.4	-10	7.1	3.0	1.29	63.1
Брейтово	6	Песчанистый ил	14.0	55	7.2	3.4	1.32	63.0
Сентябрь								
Коприно	10	Серый ил	11.5	-25	7.0	3.0	1.21	76.5
Молога	14	• •	10.5	45	7.2	3.9	1.21	74.3
Наволоч	8	Почва с наилком	10.8	55	7.2	2.5	1.39	56.1
Измайлово	8	Песок с торфянистой почвой	10.5	155	7.0	1.7	1.73	27.8
Средний Двор	10	Почва с наилком	10.5	95	7.0	2.7	1.35	60.1
Брейтово	9	Серый ил	10.7	60	7.0	3.0	1.23	70.3

Численность сульфатвосстанавливающих бактерий в различных донных отложениях водохранилища составляла 0.5—6.6 тыс.кл./мл влажного ила (табл. 2). Ранее было показано, что количество лактатиспользующих сульфатредукторов в грунтах водохранилища колеблется от 0.1 до 45 тыс.кл./г с максимумом в зимний период (Соколова; 1987). Сульфатредукторы способны метаболизировать широкий спектр веществ. В наших опытах субстратом для сульфатвосстанавливающих бактерий, помимо обычно используемого лактата, служил еще и ацетат — важнейший промежуточный продукт анаэробного распада органических соединений. В большинстве грунтов численность ацетатиспользующих сульфатредукторов превышала численность лактатиспользующих, что показывает важную роль ацетата в метаболизме этих бактерий и свидетельствует о широком распространении в донных осадках водохранилища группы сульфатредукторов, осуществляющих полное окисление органического вещества до углекислого газа (Кузнецов, Дубинина, 1989). В настоящее время считается, что в пресноводных системах преобладают сульфатредуцирующие бактерии, потребляющие лактат, менее широко распространены бактерии, метаболизирующие ацетат (Laanbroek, Pfennig, 1981).

В илах водохранилища с помощью иммунофлуоресцентного метода было обнаружено присутствие *Desulfotomaculum guttoideum* штамм DS и *Desulfovibrio desulfuricans* штамм S. Первый штамм микроорганизмов, способный к метаболизму лактата и ацетата (Bergey's manual..., 1984), был выявлен в 2 из 5 проб ила, второй, не использующий ацетат — в 3. Эти виды сульфатредукторов являются обычными обитателями пресноводных грунтов. Например, из 20 культур сульфатвосстанавливающих бактерий, выделенных из почв и донных осадков озер Польши, 8 относились к *Desulfovibrio desulfuricans* (Dzierzewicz et al., 1992).

За период наблюдений интенсивность сульфатредукции в грунтах водохранилища изменялась от 10 до 636 мкг S/(л влажного ила · сут) (табл. 2). Такие величины характерны для пресных водоемов олиго- и мезотрофного типа (Кузнецов и др., 1985). Сульфатредукция регистрировалась во всех пробах грунта и достигала максимума в сентябре в серых илах наиболее богатого района водохранилища (ст. Молога), где в результате продукционно-деструкционных процессов в донные отложения поступает большое количество органических субстратов и

Содержание сульфатов (мг S/л), численность сульфатвосстанавливающих бактерий (10^3 кл./мл) и интенсивность сульфатредукции (мкг S/л · сут) в донных отложениях Рыбинского водохранилища

Станция	SO ₄ ²⁻	Сульфатредукторы на среде с		Интенсивность			
		лактатом	ацетатом	образования восстановленных форм серы			суммарной сульфат- редукции
				H ₂ S + FeS	S ⁰ + S _{орг}	S ₂ O ₃ ²⁻	
Июнь							
Коприно	0.30	—	—	0.40	25.5	0.65	26.6
Молога	0.67	—	—	122.01	104.1	1.45	227.5
Наволоч	0.20	—	—	1.05	12.8	0.43	14.2
Измайлово	2.87	—	—	3.28	133.2	6.22	142.7
Средний Двор	0.20	—	—	21.02	32.7	0.43	54.1
Брейтово	1.13	—	—	220.11	92.9	2.45	314.6
Сентябрь							
Коприно	0.67	0.60	6.00	0.28	82.1	2.72	85.1
Молога	11.90	0.25	2.50	23.21	561.0	52.10	636.3
Наволоч	0.53	0.25	2.50	1.27	9.1	2.32	12.7
Измайлово	0.40	0.25	0.60	0.46	13.4	0.93	14.8
Средний Двор	6.20	0.25	2.50	2.78	149.2	25.61	176.7
Брейтово	0.37	0.25	0.25	0.63	8.3	1.28	10.2

биогенных элементов. Обращает на себя внимание также высокая интенсивность сульфатредукции (315 мкг S/(л · сут) в июне в иловых отложениях, отлагающихся по бывшему руслу Мологи в западной части водохранилища (ст. Брейтово).

Активность сульфатредукторов в водоемах зависит от многих факторов, в первую очередь от концентрации сульфатов, содержания субстратов, температуры, окислительно-восстановительных условий, солености, pH (Кузнецов и др., 1985). В большей части донных осадков Рыбинского водохранилища в вегетационный период интенсивность восстановления сульфатов лимитировалась невысоким содержанием сульфатов. Коэффициент корреляции между концентрацией сульфатов и интенсивностью их восстановления составлял 0.96, что свидетельствует с достоверностью, большей 99.9 %, о наличии между ними сильной положительной связи. Значимая положительная связь (коэффициент корреляции равен 0.77) была обнаружена также между содержанием органического углерода и скоростью сульфатредукции.

Время оборота сульфатов в донных отложениях водохранилища составляло 3—42 сут. Осенью с понижением температуры на 2—5 °C оно увеличилось. Только в иловых отложениях бывшего русла Волги напротив с.Коприно (ст.Коприно) время оборота сульфатов в сентябре по сравнению с июнем уменьшилось. Сравнительно быстрый оборот сульфатов (за 2.9—18.7 сут) происходил в грунтах ст. Молога, характеризующихся высокой скоростью сульфатредукции. Пополнение пула сульфатов в иловых растворах происходит за счет их диффузии из водной толщи, перехода сульфатов из твердой фазы осадков, окисления восстановленных соединений серы, гидролиза сульфатных эфиров.

Продуцируемый в донных отложениях водоемов сероводород быстро переходит в другие соединения серы. Образование этих соединений зависит от времени инкубации, скорости сульфатредукции, качественного состава и содержания органического вещества, от минеральной составляющей грунтов, прежде всего от концентрации реакционноспособных форм железа. В осадках Рыбинского водо-

хранилища после суточной экспозиции большую часть радиоактивной метки (30—97 % от суммы определяемых восстановленных форм) выявили в форме элементной и органической серы. В других фракциях ^{35}S было меньше: во фракции свободного сероводорода и кислоторастворимых сульфидов обнаруживали от 0.3 до 70, во фракции тиосульфата — от 0.6 до 18 %. Количество ^{35}S во фракции тиосульфата увеличивалось осенью. В июне в илах станций Молога и Брейтово при наиболее высоких скоростях сульфатредукции большая часть радиоактивной метки анализировалась в составе кислоторастворимых сульфидов.

Переход радиоактивной метки в состав пирита нами не определялся. Вопрос о кратковременном образовании пирита в пресноводных осадках остается дискуссионным, хотя для озер уже получены данные о быстром переходе серы меченного сульфата во фракцию сульфидов, устойчивых к действию кислот, в том числе пирита (Kelly, Rudd, 1984). По-видимому, при инкубации грунтов Рыбинского водохранилища какая-то часть серы переходит из состава образовавшегося в процессе сульфатредукции сероводорода в состав пирита. Однако если неорганическая сера преобладает среди восстановленных соединений серы в морских донных осадках, то в пресноводных доминирует органическая сера. Причем более высокое содержание последней отмечалось в эвтрофных озерах по сравнению с олиготрофными (Carone, Kiene, 1988).

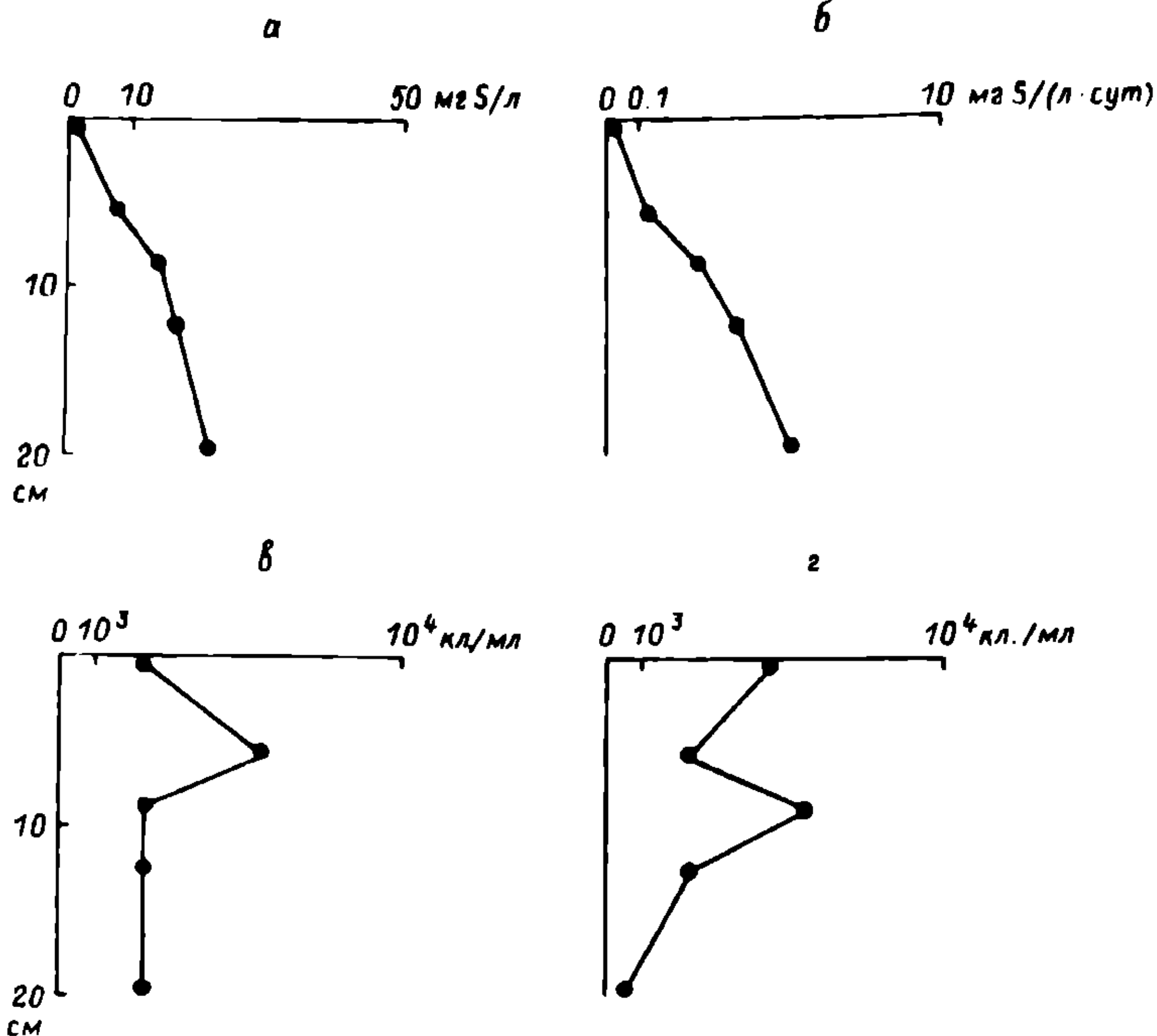
В настоящее время известны два класса органических соединений серы: сера, связанная с углеродом, и сульфатные эфиры. Если соединения с S—C-связью образуются путем реакции органических молекул с сероводородом, то сульфатные эфиры образуются непосредственно из сульфатов, минуя стадию их восстановления до сероводорода (Rudd et al., 1986). Последний процесс при использовании радиоизотопного метода может завышать действительную скорость сульфатредукции.

Другие анализируемые нами соединения восстановленной серы — тиосульфат и элементная сера, являются важными промежуточными продуктами окисления сульфида до сульфата в донных отложениях пресных водоемов (Jorgensen, 1990).

Определенные нами величины сульфатредукции в донных отложениях Рыбинского водохранилища оказались выше таковых, полученных ранее другими авторами (Соколова, Сорокин, 1957; Соколова, 1987) в основном за счет анализа фракции органической и элементной серы. В исследованиях этих авторов было показано, что интенсивность восстановления сульфатов в большинстве грунтов водохранилища не превышает 30 мкг S/(л · сут). Только в иловых отложениях ст. Мологи, приустьевых участков рек и северной части Шекснинского плеса скорость сульфатредукции достигает 200 мкг S/(л · сут). При сравнении результатов, полученных в разные годы, необходимо также учитывать, что сезонные и межгодовые колебания интенсивности сульфатредукции могут быть значительными. Скорость этого процесса, определенная в одной и той же точке в разные сезоны или разные годы, может отличаться на 2 порядка (Соколова, 1987; Сорокин, 1961).

Интенсивность сульфатредукции в Рыбинском водохранилище ниже, чем в расположенных южнее — Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, где она достигала 3.9 и 13.1 мг H_2S /(л · сут) соответственно (Сорокин, 1961). В илах стратифицированного Таловского водохранилища (Воронежская обл.), содержащих до 79.2 мг/л сульфатов и до 115 мг/л сероводорода, максимальная интенсивность сульфатредукции составляла 23.9 мг S/(л · сут) (Ривкина, Самаркин, 1989).

В сером иле Рыбинского водохранилища (ст. Коприно) концентрация сульфатов возрастала с глубиной: если в слое 0—4 см она составляла 0.6, то в слое 15—20 см — уже 21.5 мг S/л (см. рисунок). Возможно, это связано с растворением сульфатов осадочных пород (Сорокин, 1961). С увеличением содержания сульфатов в толще осадков возрастала скорость их восстановления, достигающая максимума (530 мкг S/(л · сут)) на глубине 15—20 см. Этот факт свидетельствует о том, что главным фактором, контролирующим активность сульфатредуцирующих



Распределение концентрации сульфатов (а), интенсивности сульфатредукции (б) и численности сульфатредукторов на средах с лактатом (в) и ацетатом (г) в сером иле Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

бактерий, является концентрация сульфатов. При пересчете на 1 м^2 в этом районе водохранилища в слое ила толщиной 20 см за сутки в процессе сульфатредукции образовывалось около 0.052 г S. На всех горизонтах большую часть радиоактивной метки (67—79 %) выявляли в виде элементной и органической серы. В состав тиосульфата переходило 14—25 % радиоактивной серы, в то время как во фракцию кислоторастворимых сульфидов — не более 7.2 %. Количество сульфатредукторов, использующих лактат или ацетат, было примерно одинаковым. Максимум первых (6 тыс. кл./мл) находился в слое 4—7 см, вторых — на глубине 0—4 и 7—10 см. Максимальная скорость сульфатредукции не совпадала с максимальной численностью сульфатредуцирующих бактерий. Возможно, сульфатредукторы в более глубоких слоях ила при обилии сульфатов более активны или представлены видами, использующими другие, отличные от лактата и ацетата, доноры электронов.

Обычно в толще осадков пресных водоемов скорость сульфатредукции снижается с глубиной, что связано с исчерпанием запасов сульфатов, диффундирующих из водной толщи. Так, в Таловском водохранилище интенсивность сульфатредукции была максимальной (23.9 мг S/(л · сут)) в поверхностных слоях ила, а на глубине 25—30 см ее интенсивность уменьшалась до 0.5 мг S/(л · сут) (Ривкина, Самаркин, 1989). В олиготрофном водохранилище Гроут Раг (Нидерланды) сульфатредукция наиболее активно происходила в верхнем 10-сантиметровом слое донных отложений, ниже располагалась зона максимального метаногенеза (Adams, van Eek, 1988). Однако распределение сульфатредукции в толще пресноводных осадков может быть иным. Например, в грунтах различных участков оз. Мичиган (США) максимум интенсивности сульфатредукции находился на разных горизон-

Содержание сульфатов (мг S/л), численность сульфатвосстанавливающих бактерий (10^3 кл./мл) и интенсивность сульфатредукции (мкг S/(л · сут)) в донных отложениях Рыбинского водохранилища и рек в зоне влияния г. Рыбинска (август 1993 г.)

Станция	Глубина, м	Тип осадков	Температура, °C	Eh, мВ	pH	SO ₄ ²⁻	Сульфатредукторы на среде с		Сульфатредукция
							лакто- том	ацетат- том	
Югский пролив	9	Серый ил	19.7	65	7.2	5.33	—	—	46.1
Переборы	9.5	Серый ил с дрейссеной	19.9	30	7.5	9.00	250	250	27.2
Всехсвятское	17.0	Торфянистый ил	17.0	50	6.8	4.67	0.6	0.6	80.0
ГЭС-Водозабор	19.0	Серый ил	17.1	95	7.4	4.33	—	—	7.3
Дер. Волково	6.5	Серый песчанистый ил	20.4	75	7.2	12.3	—	—	124.0
Нижний бьеф шлюза	5.0	Илистый песок	19.4	55	7.2	4.67	—	—	24.0
Залив у Кабельного завода	5.0	» »	19.8	90	7.6	6.77	—	—	65.0
Водозабор Горводоканала	6.0	Крупный песок	19.8	65	8.0	3.77	—	—	19.4
Р. Черемуха	1.0	Песчанистый ил	18.0	60	7.0	6.67	250	250	108.1
Водозабор пос. Володарский	6.0	Крупный песок	19.9	445	7.9	12.4	—	—	112.2
Выпуск ГОС	4.5	Глина с песком и гравием	19.8	385	7.4	5.77	250	250	216.0
Песочная	5.0	Крупный песок с гравием	19.8	420	7.6	10.4	—	—	346.0

тах, что определялось главным образом содержанием сульфатов, поступлением лабильных органических веществ и окислительно-восстановительными условиями (Намсараев и др., 1994).

Метаногенез и сульфатредукция являются основными терминальными процессами анаэробного распада органического вещества в пресных водоемах. Используя стехиометрические соотношения (Беляев и др., 1981) и результаты определения продукции метана (Косолапов, Намсараев, 1995), мы рассчитали, что в грунтах Рыбинского водохранилища на восстановление сульфатов потребляется меньше $S_{орг}$, чем на образование метана — 0.008—0.477 и 0.018—1.47 мг C/(л · сут) соответственно.

Известно, что при поступлении сульфатов и легкоокисляемых органических веществ, в том числе в результате деятельности человека, процесс сульфатредукции в пресных водоемах заметно интенсифицируется. В связи с этим представляло определенный интерес выяснить, как изменяется активность сульфатредукторов в зонах Рыбинского водохранилища и рек его бассейна, прилегающих к крупным промышленным центрам — городам Рыбинску и Череповцу.

Количество сульфатредукторов в донных осадках вблизи поступления промышленно-коммунальных стоков г. Рыбинска, в районе пос. Переборы, в реках Черемухе и Волге ниже сбросов очистных сооружений достигало 10^5 кл./мл (табл. 3). На участках водохранилища, не подверженных такому влиянию (табл. 2; ст. Всехсвятское), численность этих бактерий не превышала 10^3 кл./мл.

На основании изменения скорости сульфатредукции в этом районе условно можно выделить 2 группы станций. В первую входят станции, расположенные на русле р. Волги ниже г. Рыбинска, р. Черемухи, а также участок водохранилища у дер. Волково, в грунтах которых бактерии восстанавливали более 0.1 мг

Содержание сульфатов (мг S/л), численность сульфатвосстанавливающих бактерий (10^3 кл./мл) и интенсивность сульфатредукции (мкг S/(л · сут)) в донных отложениях Рыбинского водохранилища и рек в зоне влияния г. Череповца (сентябрь 1993 г.)

Станция	Глубина, м	Тип осадков	Температура, °C	Eh, мВ	pH	SO ₄ ²⁻	Сульфатредукторы	Сульфатредукция
Наволоок	8.0	Слабозаиленная почва	8.6	110	7.2	10.0	6	79
Мякса	9.0	Торфянистый ил	8.9	-30	7.5	13.3	25	298
Любец	11.0	Серый ил	8.5	60	7.2	37.3	6	414
О-ва Каргач	11.0	Песчанистый ил	7.8	15	7.4	18.3	25	191
О-в Ваганиха	10.0	Торфянистый ил	8.8	25	7.4	20.0	25	125
Р. Ягорба, верховья	2.0	Илистый песок черного цвета	5.4	130	7.1	32.9	25	338
Р. Ягорба у свиного комплекса	2.5	Крупный песок с гравием	6.2	50	7.4	82.0	2500	993
Р. Ягорба, граница г. Череповца	4.0	Серый песчанистый ил	5.9	40	7.3	163.1	25	1560
Р. Ягорба у ФМК	4.0	Черный вязкий ил	12.0	210	7.1	44.1	250	341
Р. Серовка	3.5	То же	12.7	-45	7.2	16.2	600	299
Р. Ягорба, устье	6.0	Черный песчанистый ил	9.8	0	7.2	13.0	60	361
Р. Шексна, выше г. Череповца	6.5	Черный ил с дрейссеной	9.4	60	7.1	281.0	25	3730
Р. Шексна, у выпуска ГОС-1	4.0	Серый ил	9.4	50	6.7	14.1	25	108
Р. Кошта	2.5	Илистый песок черного цвета	9.2	-60	8.0	382.0	6	1670

S—SO₄²⁻/(л · сут). Обращает на себя внимание высокая активность сульфатредукторов в окисленных песчано-гравийных осадках руслового участка Волги ниже г.Рыбинска, где значения Eh составляли 385—445 мВ. Обычно в грунтах такого типа преобладают аэробные процессы, а скорость анаэробных процессов невелика. Вторую группу формируют остальные станции, в донных отложениях которых скорость сульфатредукции не превышала 0.1 мг S/(л · сут). Наименьшая интенсивность процесса, равная всего 0.0073 мг S/(л · сут), была зарегистрирована в глубоководных серых илах, отобранных в районе верхнего бьефа ГЭС. При концентрации сульфатов в поровых растворах 3.8—12.4 мг S/л время их оборота составляло 30—619 сут.

В окрестностях г. Череповца донные отложения водохранилища и рек содержали повышенное количество растворимых сульфатов. Если в грунтах центральной части водохранилища (ст. Наволок), где влияние города незначительно, их концентрация составляла всего 10 мг S/л, то в грунтах р.Кошты, на берегах которой расположены крупнейшие промышленные предприятия — металлургический комбинат и объединение «Аммофос», она оказалась равной 382 мг S/л (табл. 4), т. е. на 1—3 порядка выше, чем в донных осадках остальной части водохранилища.

Высокой была и численность сульфатредукторов, которая во всех грунтах превышала 10^3 кл./мл. Наибольшие количества этих бактерий выявлены в донных отложениях рек Серовки и Ягорбы (устье и ниже стоков свиного комплекса) — 600, 250 и 2500 тыс.кл./мл соответственно. Скорость сульфатредукции достигала максимума (3.7 мг S/(л · сут)) в грунтах р.Шексны в районе городского водозабора. Минимальная интенсивность сульфатредукции (79 мкг S/(л · сут)) была зарегистрирована в осадках центральной части водохранилища (ст. Наволок). Таким

образом, в зонах поступления загрязнений г. Череповца восстановление сульфатов происходит со скоростью, на 1—3 порядка большей, чем в остальных районах Рыбинского водохранилища, в том числе в окрестностях г.Рыбинска (табл. 2, 3). Поскольку сероводород значительно ухудшает качество воды и токсичен для многих гидробионтов, полученные результаты еще раз свидетельствуют об опасности сброса в водохранилище промышленных и коммунальных стоков.

Увеличение содержания сульфатов и сульфидов, численность сульфатредукторов и интенсивность осуществляемого ими процесса в донных отложениях водохранилища и рек в зоне влияния г. Череповца уже отмечалось ранее (Романенко и др., 1990). По данным этих авторов, концентрация сульфидов достигала 963 мг S/кг, численность сульфатредукторов — 10^7 кл./г, а интенсивность сульфатредукции — 144 мг S/(кг · сут). Нам столь высоких значений изучаемых параметров обнаружить не удалось. Это связано с тем, что исследования В.И. Романенко с соавт. (1990) проводились сразу же после аварийного выброса неочищенных сточных вод г. Череповца, содержащих концентрированную серную кислоту, в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища.

Концентрация сульфатов и скорость их восстановления в районе г.Череповца были выше, чем вблизи г.Рыбинска, но время оборота сульфатов в этих районах было примерно одинаковым. Быстрее всего оборот происходил в иловых отложениях в устье р. Ягорбы (36 ч), а медленнее — в грунтах р. Кошты (229 ч), содержащих наибольшее количество сульфатов.

Заключение

В донных отложениях Рыбинского водохранилища происходит активный процесс бактериального восстановления сульфатов, достигающий максимума (0.64 мг S/(л · сут)) в серых илах, отлагающихся по руслам бывших рек. Интенсивность сульфатредукции обычно выше в илах по сравнению с песками и слаботрансформированными почвами. Образовавшийся сероводород быстро переходит в другие менее восстановленные соединения, в основном во фракцию органической и элементной серы. В зонах поступления промышленных и коммунальных сточных вод городов Рыбинска и Череповца происходит увеличение численности и активности сульфатредукторов. В окрестностях г.Череповца скорость сульфатредукции достигает 3.7 мг S/(л(сут), что на 1—2 порядка превышает таковую в грунтах остальной части водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беллев С.С., Леин А.Ю., Иванов М.В. Роль метанобразующих и сульфатредуцирующих бактерий в деструкции органического вещества // Геохимия. 1981. № 3.
- Ковальцов В.А., Коновалов Г.С. Определение сульфатных ионов в воде на приборе ФЭК-Н-57 // Гидрохим.матер. 1966. Т. 41.
- Косолапов Д.Б., Намсараев Б.Б. Микробиологическое образование метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1995. Т. 64, № 3.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М., 1989.
- Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М., 1985.
- Намсараев Б.Б., Самаркин В.А., Нельсон К. и др. Микробиологические процессы круговорота углерода и серы в донных осадках озера Мичиган // Микробиология. 1994. Т. 63, № 4.
- Ривкина Е.М., Самаркин В.А. Внутриводоемные биогеохимические процессы и их роль в трансформации показателей качества ирригационных вод // Водные ресурсы. 1989. № 3.
- Романенко В.И., Захарова Л.И., Романенко В.А. и др. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974.
- Соколова Г.А., Сорокин Ю.И. Бактериальное восстановление сульфатов в илах Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1957. Т. 26, № 2.

- Соколова Е.А.* Процессы восстановления сульфатов в иловых отложениях Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1987. Т. 56, № 1.
- Сорокин Ю.И.* Содержание сульфидов и скорость их образования в илах Волжских водохранилищ в 1959 г. // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1961. № 11.
- Adams D.D., van Eck G. Th. M.* Biogeochemical cycling of organic carbon in the sediments of the Grote Rug reservoir // Arch. Hydrobiol. 1988. Bd 31.
- Bergey's manual of systematic bacteriology.* Baltimore, 1984. Vol. 1.
- Capone D.G., Kiene R.P.* Comparison of microbial dynamics in marine and freshwater sediments. Contrasts in anaerobic carbon catabolism // Limnol. and Oceanogr. 1988. Vol. 33, N 4. Pt 2.
- Dzierzewicz Z., Cwalina B., Weglarz L. et al.* Isolation and evaluation of corrosive aggressivity of wild strains of sulfate-reducing bacteria // Acta microbiol. pol. 1992. Vol. 41, N 3—4.
- Jorgensen B.B.* The sulfur cycle of freshwater sediments: role of thiosulfate // Limnol. and Oceanogr. 1990. Vol. 35, N 6.
- Kelly C.A., Rudd J.W.M.* Epileptic sulfate reduction and its relation ship to lake acidification // Biogeochemistry. 1984. Vol. 1.
- Laanbroek H.J., Pfennig N.* Oxidation of short-chain fatty acids by sulfate-reducing bacteria in freshwater and in marine sediments // Arch. Microbiol. 1981. Vol. 128, N 3.
- Lovley D.R., Klug M.J.* Sulfate reducers can outcomplete methanogens at freshwater sulfate concentrations // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 45, N 1.
- Rudd J.W.M., Kelly C.A., Furutani A.* The role of sulfate reduction in long term accumulation of organic and inorganic sulfur in lake sediments // Limnol. and Oceanogr. 1986. Vol. 31, N 6.
- Urban N.R., Brezonik P.L., Baker L.A. et al.* Sulfate reduction and diffusion in sediments of Little Rock Lake, Wisconsin // Limnol. and Oceanogr. 1994. Vol. 39, N 4.

УДК 574.587 (28) : 595.132

МЕЙОБЕНТОС СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА СО СПЕЦИАЛЬНЫМ РАССМОТРЕНИЕМ ФАУНЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД

© 1997 Е.А. Курашов, А.Ю. Гориченский, И.Р. Гориченская

Институт озероведения РАН,
196199, г. Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, 9

Исследован состав и количественное развитие мейобентоса Онежского озера. Оценено распределение мейобентоса по различным диапазонам глубин в сравнении с Ладожским озером. Подробно исследована фауна и распределение нематод в Онежском озере: список известных нематод расширен до 40 видов, 19 видов указано впервые. Обсуждается влияние на распределение нематод факторов загрязнения, глубины, содержания органики в грунте.

Ключевые слова: мейобентос, свободноживущие нематоды, Онежское озеро, биоиндикация, загрязнение.

Composition and quantitative development of meiobenthos in Lake Onega are investigated. The distribution of meiobenthos throughout various ranges of depths is evaluated in comparison with Lake Ladoga. Fauna and distribution of nematodes in Lake Onega are investigated in details: the list of known nematodes is increased to 40 species, 19 of which are indicated for the first time. Influence of the factors of pollution, depth, content of organic matter in sediments on distribution of nematodes is discussed.

Key words: meiobenthos, free-living nematodes, Lake Onega, bioindication, pollution.

Введение

Экосистема Онежского озера исследована достаточно подробно (Современное состояние..., 1987; Экосистема Онежского..., 1990). Однако мейобентос продолжает оставаться слабо изученным компонентом биоты озера, несмотря на то что здесь проводились специальные работы по его исследованию (Александров, 1967, 1969; Алимов и др., 1982; Попченко, Александров, 1983).

Следует отметить, что вообще пресноводный мейобентос во многих отношениях изучен еще слабо. В частности, крайне недостаточно исследованы пресноводные нематоды мейобентоса. При гидробиологических работах, когда изучается мейобентос, как правило, нематоды учитываются как единая группа. Их видовой состав не определяется, в результате чего теряется весьма ценная информация. Нематод можно обнаружить во всех пресноводных биотопах, т. е. они характеризуются 100%-ной встречаемостью. Часто нематоды являются наиболее многочисленной группой мейобентоса, представлены большим числом видов. Без учета их видового состава невозможно определение многих экологических характеристик мейобентоса: разнообразия, индексов сравнения фаун, соотношений видов с различными функциональными ролями и т. д. Поэтому цель нашего исследования — оценка количественного развития мейобентоса в различных биотопах, уточнение и расширение видowego списка свободноживущих нематод и анализ закономерностей распределения нематод в озере.

Материал и методы исследования

Исследования проводили в августе 1990—1991 гг. в Кондопожской губе, Повенецком Онего, Заонежском заливе, Большом Онего в районе впадения р. Водлы в Центральный Онего (рис. 1).

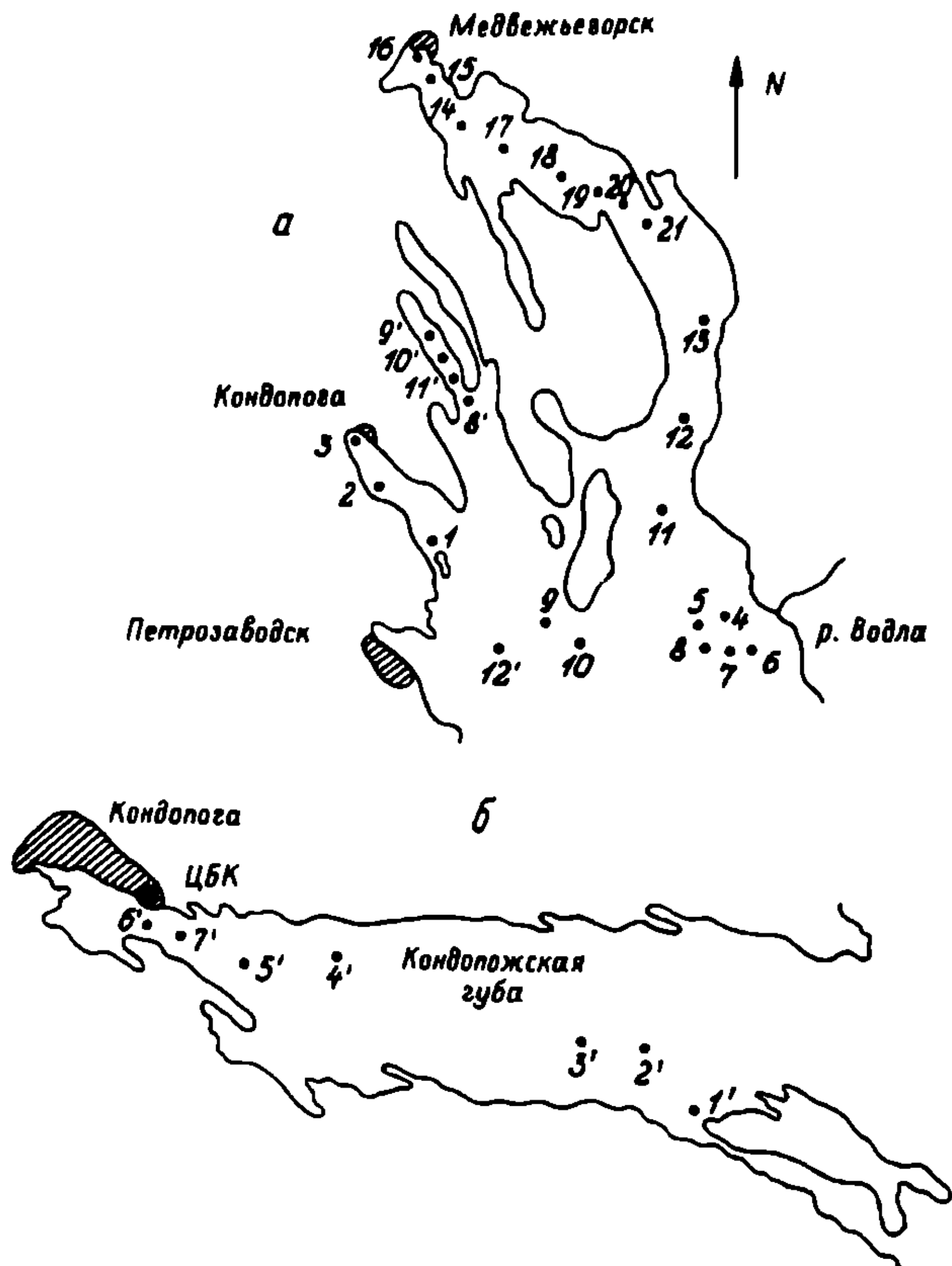


Рис. 1. Схема расположения станций по акватории Онежского озера.
а — северная часть озера, *б* — Кондопожская губа, ' — станции, отобранные в 1991 г.

Пробы отбирали в районах, где достаточно сильное антропогенное влияние привело к существенным изменениям в естественных, характерных для Онеги, сообществах бентоса (участки заливов около городов Кондопоги и Медвежьегорска, южная часть Повенецкого залива) (Курашов, Гориченский, 1992), и в районах, где антропогенное влияние отсутствует или весьма незначительно. Спектр обследованных грунтов также достаточно представительен: пески различной степени з. ленности, илы различного состава, глинистый грунт.

Пробы мейобентоса отбирали микробентометром МБ-ТЕ (Травянко, Евдокина, 1968) с площадью сечения 12.6 см^2 . На каждой станции брали 4—5 подпроб, затем их сливали вместе, фиксировали слабым раствором формалина, промывали через газ диаметром ячеи 0.08 мм и обрабатывали в лаборатории как интегральную пробу. Массу организмов определяли по известным формулам связи длины и массы (Курашов, 1994), по номограммам Л.Л. Численко (1968) и весовым способом. В настоящей статье полное видовое определение приведено только для свободноживущих нематод. При определении использовали работы В.Г. Гагарина (1981, 1992), С.Я. Цалолихина (1980, 1983) и Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (1994).

Для индикации степени нарушения естественного экологического состояния в озере в результате загрязнения и эвтрофирования применили Обобщенный экологический индекс (GEI) (Курашов, 1989; Курашов, Гориченский, 1992). Индекс GEI вычисляется как произведение Индекса характерных ракообразных (ICC) и Таксономического индекса (TI):

$$GEI = ICC \cdot TI.$$

ICC представляет собой отношение доли ракообразных, характерных для профундальных биотопов в районах, подверженных антропогенному воздействию, к доли ракообразных, характерных для подобных ненарушенных биотопов:

$$ICC = (1 + P_{dc} + 0.5 P_{co}) / (1 + P_{cop} + P_o),$$

где P_{dc} — доля диапаузирующих копеподитов циклопов от общей численности копепод, P_{cop} — доля остальных копепод (циклопы + гарпактициды), P_{co} — доля *Cypria ophthalmica* (Jurine, 1820) от общей численности остракод, P_o — доля остальных остракод.

Таксономический индекс (TI) характеризует таксономический состав сообщества, различая вклад в эту характеристику числа надвидовых таксонов в составе сообщества и числа видов:

$$TI = 1 / (\lg(K + 1) + 1.5 \lg N),$$

где N — число надвидовых таксонов, K — число видов.

Содержание органического вещества (суммарное органическое вещество, его лабильная и стабильная составляющие) в грунте определяли методом хемотестирования (Попов и др., 1992).

Результаты и их обсуждение

Состав и количественное развитие мейобентоса. В Онежском озере обнаружены почти все основные группы животных, обычно выделяемые в составе мейобентоса (табл. 1). Однако наибольшую значимость по биомассе в сообществах мейобентоса профундальных биотопов имели Cyclopoida, Oligochaeta, Nematoda. Численность и биомасса других групп мейофауны (Chironomidae, Turbellaria, Acari, Mollusca, Tardigrada) были очень малы и составляли для каждой из них в среднем не более 1 % от суммарных численности и биомассы мейобентоса.

В результатах (табл. 1) не были учтены данные по мейобентосу, полученные для вершины Кондопожской губы (глубины 7—12 м), куда поступают стоки г. Кондопоги и Кондопожского ЦБК. Здесь были отмечены аномально высокие для озера показатели численности и биомассы мейобентоса (159.46 тыс.экз./м² и 24.25 г/м²). В мейофауне доминировали олигохеты, на долю которых приходилось 44.8 % от численности и 90.8 % от биомассы мейобентоса. Велико также значение группы Cyclopoida, в основном представленной диапаузирующими копеподитами планктонных циклопов, — 32.8 % от суммарной численности и 7.7 % от суммарной биомассы мейобентоса.

Средняя численность мейобентоса в Онежском озере составила 34.57 ± 3.58 тыс.экз./м², а биомасса 684 ± 73 мг/м², что ниже, чем в открытой части Ладожского озера (58.25 тыс.экз./м² и 868 мг/м²) (Курашов, 1994). Вероятно, это связано с более высоким трофическим статусом Ладожского озера (мезотрофный водоем) (Ладожское озеро..., 1992) по сравнению с Онежским, которое в целом продолжает оставаться олиготрофным водоемом (Экосистема Онежского..., 1990). Это предположение, возможно, находит свое подтверждение в сравнении распределения по глубинам мейофауны в Онежском (табл. 2) и Ладожском озерах (Курашов, 1994). В Онежском озере нами были исследованы глубины в диапазоне

Средние показатели встречаемости, биомассы (В), численности (N), относительной значимости основных групп мейобентоса (над чертой) и их коэффициенты вариации (V) (под чертой) в профундальных биотопах Онежского озера

Группа	В		N		Встречаемость, %
	мг/м ²	%	тыс. экз./м ²	%	
Nematoda	49±6	8.8±1.1	21.15±2.88	56.0±2.9	100
	0.67	0.68	0.76	0.29	
Haracticoida	32±5	6.5±1.1	3.70±0.60	9.9±1.2	94
	0.81	0.99	0.88	0.70	
Ostracoda	12±6	1.9±0.8	0.11±0.05	0.5±0.2	18
	2.75	2.24	2.55	2.71	
Cyclopoida	303±39	48.9±4.8	8.03±0.94	28.5±3.3	100
	0.71	0.54	0.65	0.64	
Oligochaeta	260±54	31.3±4.7	1.15±0.16	3.8±0.7	82
	1.16	0.84	0.79	1.05	
Turbellaria	4±2	0.4±0.2	0.17±0.08	0.3±0.2	15
	2.95	2.74	2.48	2.79	
Tardigrada	4±2	0.3±0.2	0.14±0.06	0.7±0.4	18
	3.48	3.36	2.41	3.47	
Вся мейофауна	684±73	—	34.57±3.58	—	100
	0.60	—	0.58	—	

10—67 м. Суммарные показатели биомассы мейобентоса в интервалах глубин 10—20 м в Онежском и Ладожском озерах близки (табл. 2): 642 и 716 мг/м². На глубинах 20—40 м биомасса мейобентоса в Ладожском озере значительно превышает биомассу мейофауны в Онежском (1022 против 742 мг/м²). Именно на этих глубинах идет аккумуляция основной части органического вещества, продуцируемого фитопланктоном в условиях повышенной биогенной нагрузки, связанной с эвтрофированием Ладожского озера. С большой долей вероятности это можно считать причиной повышенных биомасс мейобентоса на глубинах 20—40 м в Ладожском озере. В то же время для глубин 40—70 м в Онежском озере получено среднее значение биомассы мейобентоса 615 мг/м², а в Ладожском — 345 мг/м² (Курашов, 1994). Этот факт требует уточнения, так как относительное число глубоких станций, обследованных в Онежском озере, невелико.

Согласно нашим и литературным данным (Александров, 1967, 1969), состав мейобентоса профундали Онежского озера близок к таковому Ладожского (Курашов, 1994). Величины относительной значимости в сообществе основных групп мейофауны в Онежском озере (табл. 1) несколько отличаются от таковых в Ладожском (Курашов, 1994). Так, доля нематод, гарпактицид и остракод в Онежском озере меньше, чем в Ладожском, а циклопов и олигохет — выше. По численности (в среднем) преобладали нематоды — 56 % всего мейобентоса (в Ладоге — 62.6 %). Доля гарпактицид составляла 9.9 % (в Ладоге — 11.8 %); относительная значимость по численности группы Cyclopoida в Онежском озере выше, чем в Ладожском — 28.5 % против 14.5 %. Возможно, этот результат связан с тем, что относительное количество станций, на которых сказывается антропогенное воздействие, из всей совокупности обследованных в Онежском озере выше, чем в Ладожском (Курашов, 1994). Обращает на себя внимание значительно меньшая встречаемость в Онежском озере по сравнению с Ладогой остракод: низки также показатели их численности и биомассы. Очень вероятно, что этот факт объясняется меньшей минерализацией воды в Онежском озере, чем в Ладожском.

Данные по численности и биомассе мейобентоса, полученные нами, значительно превышают таковые величины, указанные для Онежского озера в работе А.Ф. Алимова с соавт. (1982). По их данным, численность и биомасса мейофауны для

Распределение средних значений численности (тыс. экз./м², над чертой)
и биомассы (мг/м², под чертой) наиболее значимых групп
и всего мейобентоса по глубинам в Онежском озере

Группа	Глубина, м		
	10—20	20—40	более 40 (40—70)
Nematoda	20.98±10.47 51±28	26.58±3.99 52±7	12.57±2.37 43±7
Haracticoida	2.47±1.30 31±12	4.53±0.91 36±7	3.11±0.97 28±9
Cyclopoida	7.21±2.24 285±112	7.81±1.19 323±54	8.87±2.22 282±76
Oligochaeta	1.18±0.57 272±171	1.36±0.22 265±70	0.79±0.25 243±109
Вся мейофауна	31.91±11.05 642±168	41.15±5.08 742±96	25.65±4.91 615±167

биотопов профундальной зоны (6 типов грунтов) составили всего 10015 экз./м² и 79 мг/м², для литоральных и мелководных участков — численность 1000—21000 экз./м², биомасса 3—113 мг/м². Возможно, такое существенное занижение уровня количественного развития мейобентоса в Онежском озере произошло из-за несовершенства применявшейся методики отбора и обработки проб мейофауны. Несовершенная методика исследования мейобентоса является также причиной указания заниженных показателей количественного развития нематод и гарпактицид в работе Б.М. Александрова (1967).

По данным Попченко В.И., Александрова Б.М. (1983), средняя многолетняя биомасса макробентоса в профундали Онежского озера равняется 1.15 г/м². Таким образом, принимая во внимание полученную нами величину средней биомассы мейобентоса профундали (табл. 1), можно приблизительно оценить его долю в суммарной биомассе бентоса Онежского озера (около 37 %).

Фауна нематод и их распределение в озере. Полученные результаты количественного анализа мейобентических сообществ Онежского озера показали, что нематоды являются одним из наиболее значимых компонентов мейобентоса. Численность нематод для озера в целом и для отдельных диапазонов глубины (табл. 1, 2) превышают цифры, указывавшиеся ранее (Алимов и др., 1982; Петухов, Цалолихин, 1986). Поэтому необходимо более подробно рассмотреть состав и закономерности распределения нематод Онежского озера.

До настоящего времени для Онежского озера был известен 21 вид нематод (Герд, 1946; Алимов и др., 1982; Петухов, Цалолихин, 1986). В результате наших исследований этот список расширился до 40 видов (известные ранее виды отмечены значком «*»). Мы обнаружили следующие виды: *Tobrilus gracilis* (Bastian, 1865)*, *T. helveticus* (Hofmaenner, 1914), *T. brevisetosus* (W. Schneider, 1925), *T. aberrans* (W. Schneider, 1925)*, *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925), *Epitobrilus medius* (G. Schneider, 1916)*, *Paratrilobus grandipapilloides* Micoletzky, 1922*, *Epitobrilus allophysis* (Steiner, 1919)*, *E. steineri* (Micoletzky, 1925)*, *Brevitobrilus stefanskii* (Micoletzky, 1925)*, *Tripyla glomerans* Bastian, 1865, *T. setifera* (Butschli, 1873), *Prismatolaimus dolichurus* de Man, 1880, *Alaimus primitivus* de Man, 1880, *Paramphidelus dolichurus* (de Man, 1880), *Ironus tenuicaudatus* de Man, 1884*, *I. ignavus* Bastian, 1865*, *Dorylaimus stagnalis* (Dujardin, 1848)*, *Eudorylaimus carteri* (Bastian, 1865)*, *Aquatides aquaticus* (Thorn, 1930), *Paravulvulus hartingii* (de Man, 1880), *Mononchus niddensis* Skwarra, 1921*, *M. maduei* Schneider, 1925*, *M. truncatus* Bastian, 1865, *Monhystera stagnalis* Bastian, 1865, *M. paludicola* de Man, 1881, *Ethmolaimus pratensis* de Man, 1880*, *Chromadorita leuckartii* (de Man, 1876)*, *Achromadora terricola* (de Man, 1880), *Prodesmodora circulata* (Micoletzky, 1913),

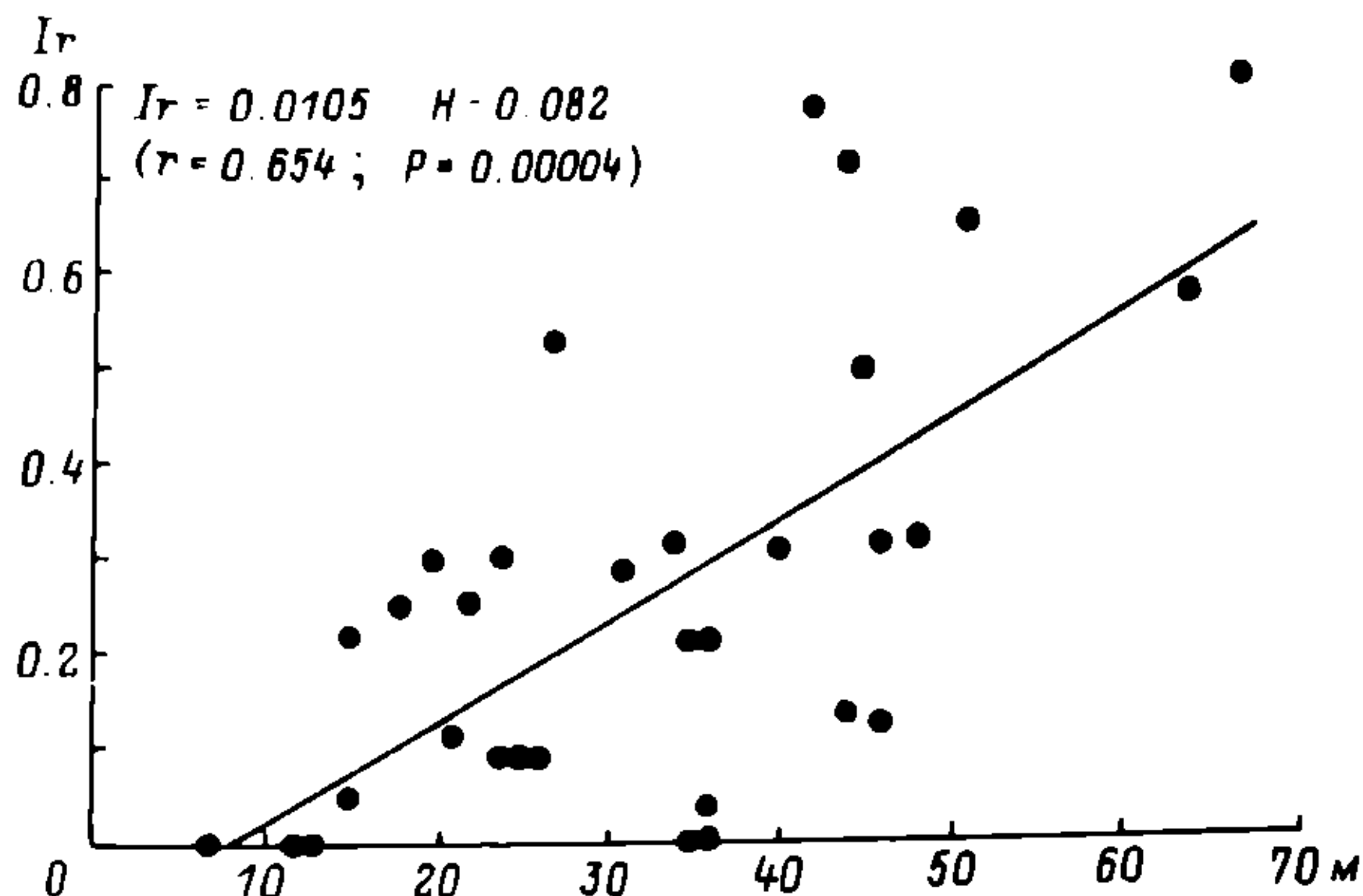


Рис. 2. Зависимость доли численности *Ironus tenuicaudatus* (Ir) от глубины (H, м) в Онежском озере.

Aphanolaimus aquaticus Daday, 1873, *Cylindrolaimus communis* de Man, 1880, *C. melancholicus* de Man, 1880, *Fictor fictor* (Bastian, 1865).

Таким образом, 19 видов нематод указано для Онежского озера впервые. Интересна в фаунистическом отношении находка редкого европейского вида *Tobrilus Wesenbergi*, что значительно раздвигает границы его ареала. Обычный для Европы *Cylindrolaimus melancholicus* (Гагарин, 1981) также впервые найден на территории России. В целом представленный комплекс видов довольно типичен для водоемов Северной Европы. Очень близка к нематодофауне Онежского озера фауна Невской губы (Петухов, 1991), поскольку эти водоемы являются частями единой водной системы.

Вид *Ironus tenuicaudatus* часто был доминирующим среди нематод в Онежском озере. Его доля в некоторых пробах достигала 60—80 %. Ранее при исследовании озер Кольского полуострова факт доминирования особей рода *Ironus* отмечался как редкое явление (Цалолихин, 1975). В целом отмечается тенденция роста доли *I. tenuicaudatus* с глубиной (рис. 2).

I. tenuicaudatus являются довольно крупными нематодами, и наблюдающееся увеличение доли этих нематод в нематодном сообществе с глубиной идет одновременно с закономерным увеличением доли тонких фракций в грунте. Анализ данных В.Г. Гагарина и С.А. Акопян (1991), работавших с совершенно иной фауной, показывает увеличение размеров нематод с глубиной. Шереметевский А.М. (1987), исследовавший морской мейобентос, отмечает повышение средних размеров нематод на тонких грунтах независимо от глубины. Возможны 2 объяснения этого явления. Во-первых, увеличение размеров тела может быть связано со снижением интенсивности обмена на единицу массы, происходящем как в малопродуктивных и боководных биотопах, так и в слабоаэрируемых биотопах тонких грунтов (Платонова, 1991). Во-вторых, увеличение размеров тела может быть необходимым следствием при переходе от жизни в интерстициальных пространствах грубых грунтов более мелких биотопов к роющему образу жизни в тонких грунтах. Возможно, действуют одновременно обе эти причины.

На станциях Кондопожской губы, загрязняемой стоками ЦБК, данный вид или отсутствовал, или его доля в сообществе нематод была очень низка (рис. 3). Отсутствовал на загрязненных станциях также часто встречающийся в Онежском озере вид *Ethmolaimus pratensis*.

Виды рода *Tobrilus* имели 100%-ную встречаемость. На загрязненных станциях Кондопожской губы они доминировали по численности (рис. 3). Преобладал здесь среди тобрилид *T. helveticus*. Высока была доля тобрилид и в загрязненной южной

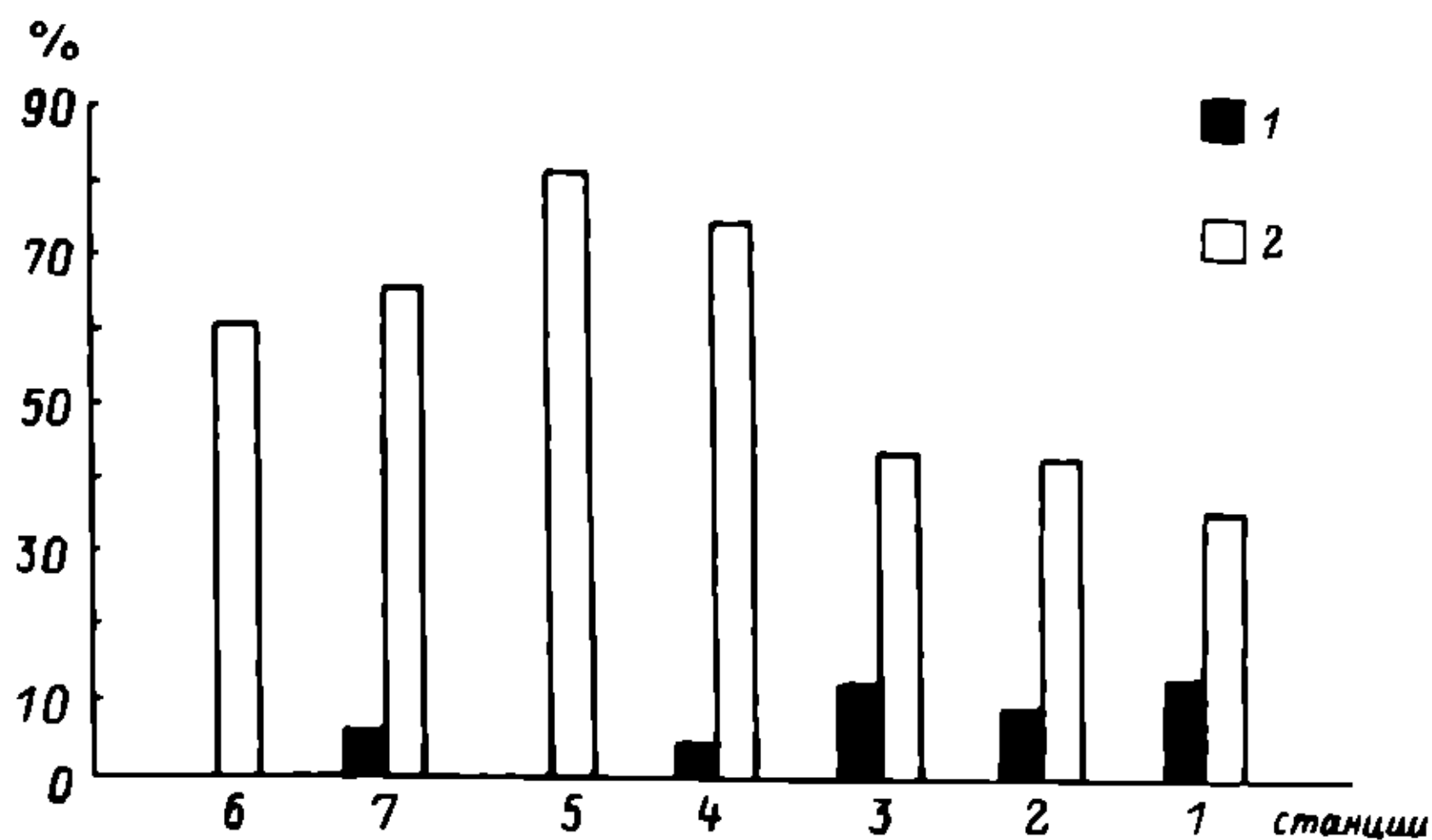


Рис. 3. Доля численности (%) нематод родов *Ironus* (1) и *Tobrilus* (2) в сообществе нематод в Кондопожской губе.

части Повенецкого залива (52—61 %). На высокую толерантность к загрязнению (обитание в аэротенках) и эвтрофированию видов рода *Tobrilus* и способность выживать в анаэробных условиях уже указывалось в литературе (Цалолихин, 1984; Prejs, 1977; Bongers, Van de Haar, 1990).

Ранее (Курашов, Гориченский, 1992) нами было показано, что увеличение значений Обобщенного экологического индекса очень хорошо отражает степень нарушения естественного экологического состояния в Онежском и Ладожском озерах при загрязнении и эвтрофировании. Оказалось, что по мере увеличения интенсивности загрязнения и, соответственно, значений индекса GEI, наблюдается достоверное увеличение в нематодных сообществах доли особей сем. *Tobrilidae* (рис. 4). Связь распределения тобрилид с интенсивностью загрязнения подтверждается также увеличением их доли в нематодных сообществах по мере увеличения содержания в грунте органического вещества (его лабильной и стабильной составляющих) (рис. 5) в результате антропогенного загрязнения.

Интересно рассмотрение ситуации с доминированием родов *Ironus* и *Tobrilus* с позиций *k*- и *r*-стратегий выживания (Odum, 1986). Зуллини и Пагани (Zullini, Pagani, 1989), рассчитавшие индексы *k*- и *r*-стратегий по соотношению объемов яиц и тела взрослого червя для многих таксонов пресноводных нематод, однозначно относят виды рода *Ironus* к *k*-, а виды рода *Tobrilus* к *r*-стратегам. Закономерности распределения нематод этих родов в Онежском озере хорошо укладываются в рассматриваемую концепцию стратегий выживания, поскольку род *k*-стратег (*Ironus*) доминирует в стабильных ненарушенных глубоководных биотопах, а род *r*-стратег (*Tobrilus*) в биотопах, загрязненных и неустойчивых. Результаты дисперсионного анализа (табл. 3) показывают, что средние значения доли нематод родов *Ironus* и *Tobrilus* в нематодных сообществах статистически достоверно различались в загрязняемых и чистых биотопах Онежского озера и составили соответственно в загрязняемых 5.36 ± 2.46 и 61.45 ± 5.24 %, а в чистых — 34.91 ± 4.79 и 26.28 ± 1.77 %. Фактор глубины не оказывал статистически значимого влияния на распределение тобрилид в Онежском озере (табл. 3).

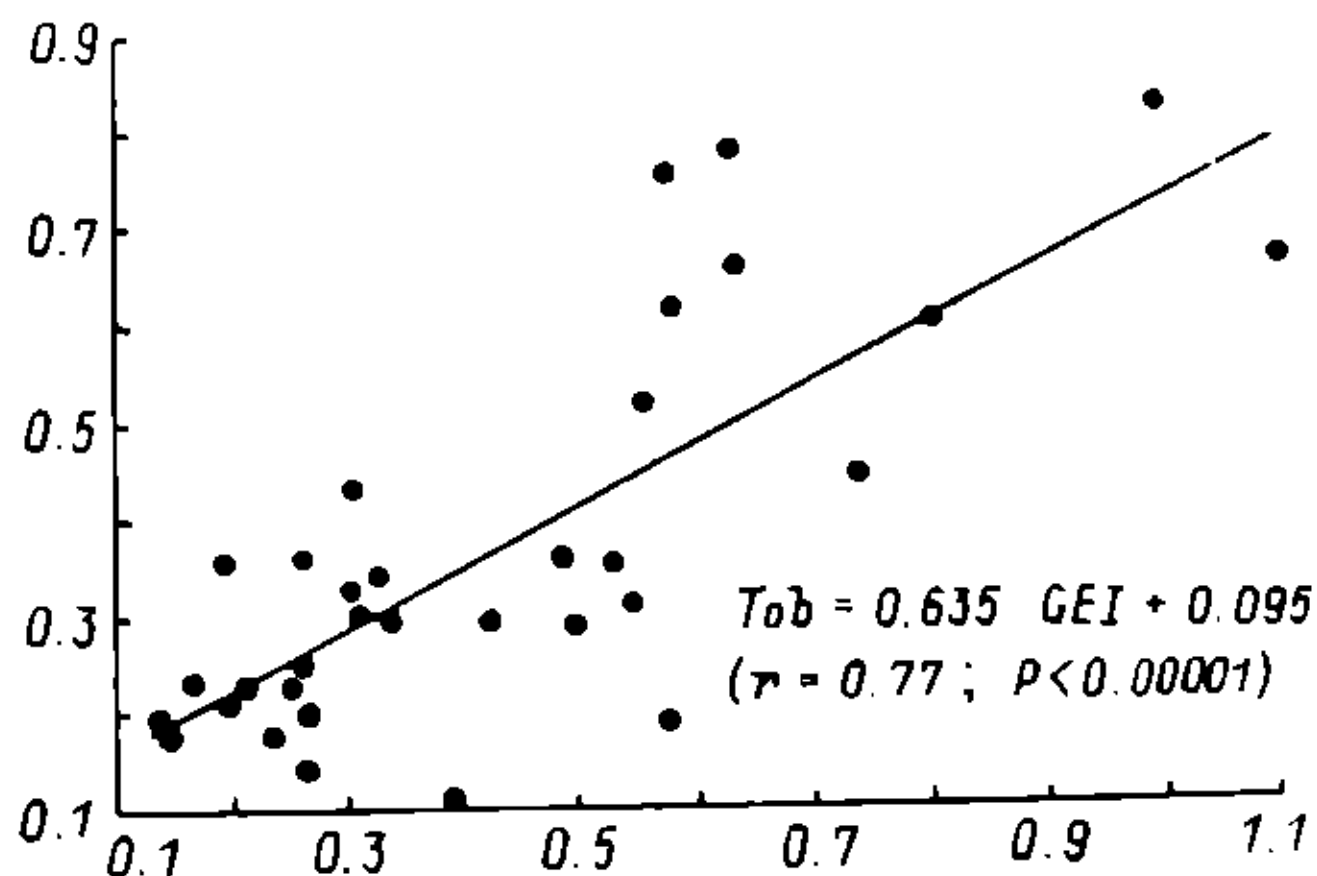
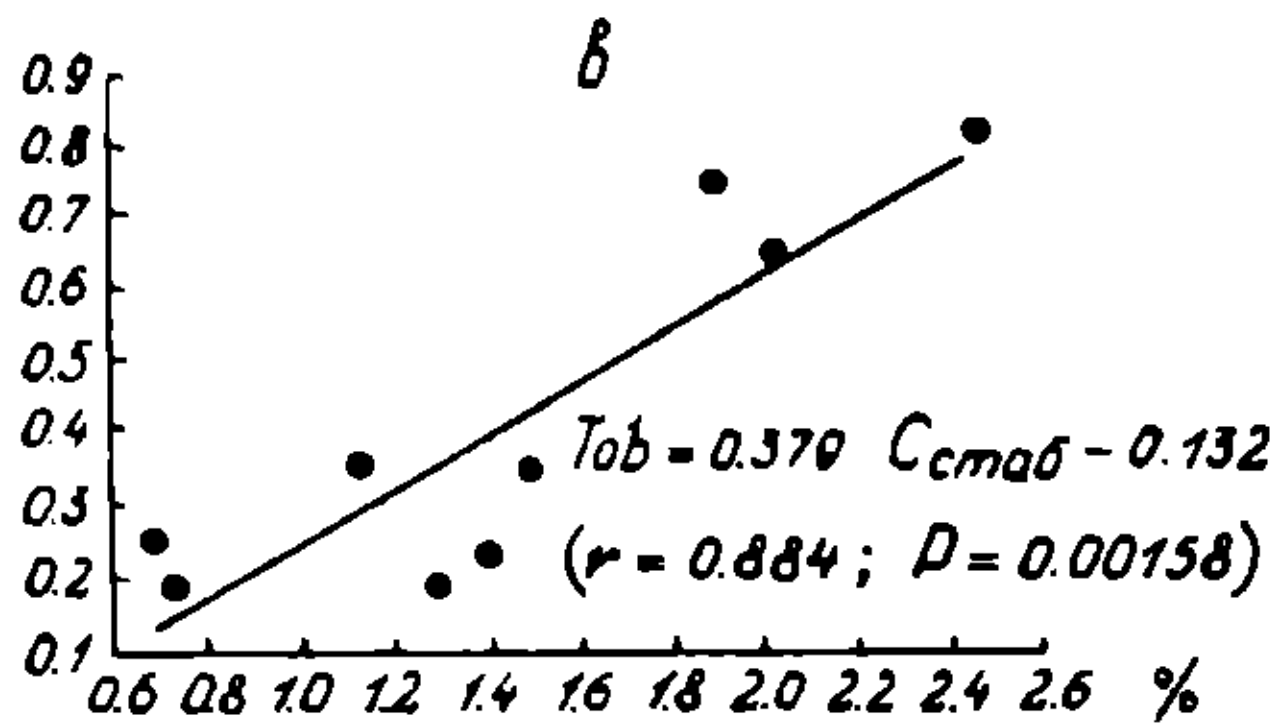
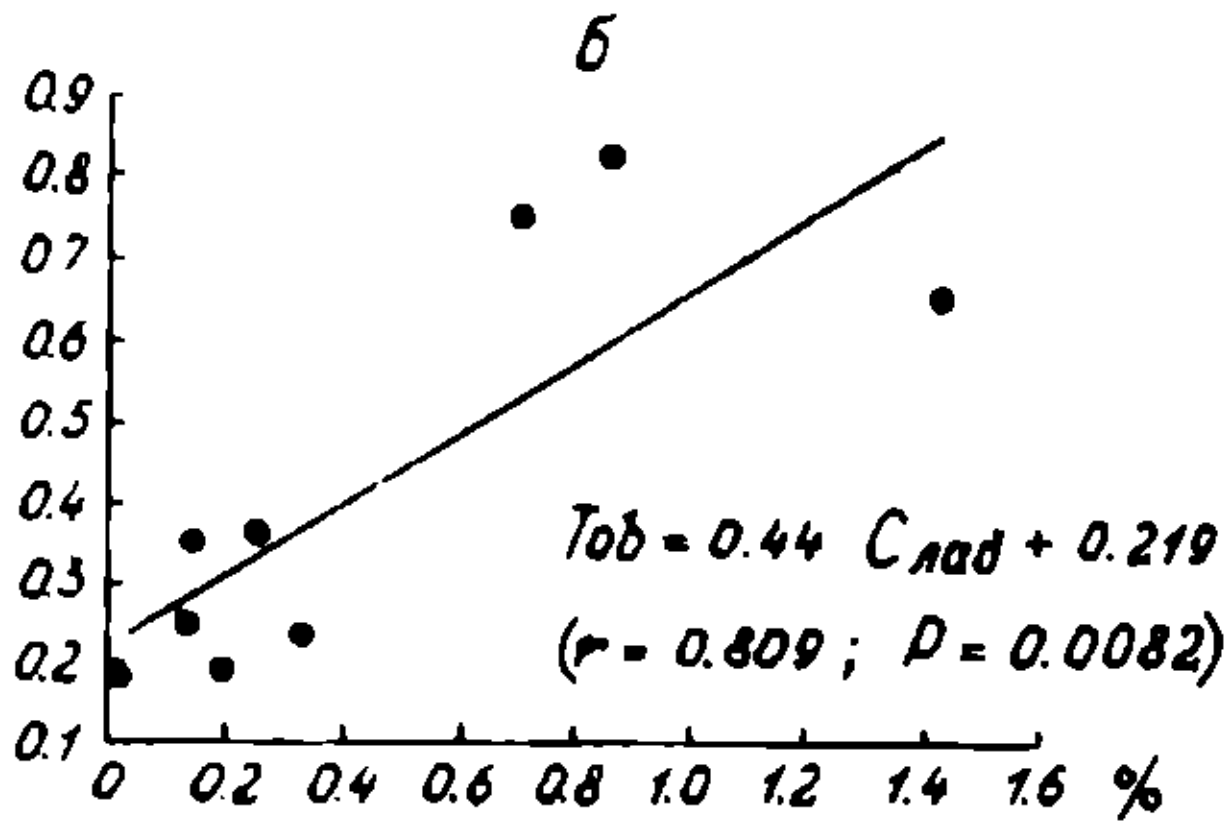
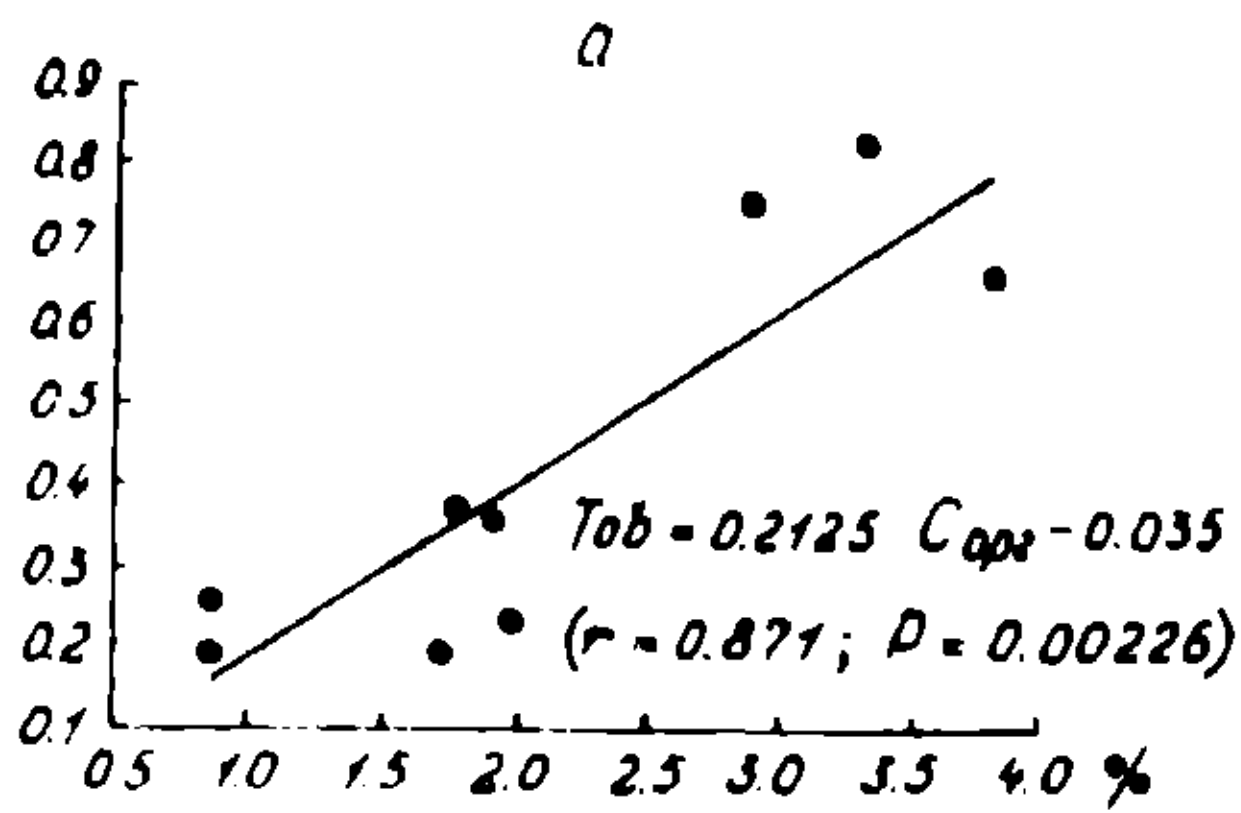


Рис. 4. Зависимость доли численности нематод рода *Tobrilus* (*Tob*, по оси ординат) от значений индекса GEI (по оси абсцисс) в Онежском озере.

Рис. 5. Зависимость доли численности нематод рода *Tobrilus* (Tob , по оси ординат) от содержания в грунте органического вещества (α ; $C_{орг}$, %), его лабильной (β ; $C_{лаб}$, %) и стабильной (σ ; $C_{стаб}$, %) составляющих.



Заключение

Таким образом, несмотря на пока еще ограниченные данные по мейобентосу, полученные к настоящему времени для Онежского озера, анализ показателей численности и биомассы мейобентоса, его состава, роли отдельных групп, характера распределения по глубинам позволяют сделать вывод об очень тесной генетической близости донной мейофауны 2 крупнейших озер Европы — Ладжского и Онежского. Принимая во внимание в целом более высокий уровень интенсивности метаболизма у мейобентоса (Курашов, 1994), чем у макробентоса, и учитывая данные по количественному развитию мейобентоса в Онежском озере, можно предположить очень высокую роль мейобентоса (в том числе и нематод) в донных биоценозах этого озера.

Полученная зависимость распределения тобрилид от уровня антропогенного загрязнения, по-видимому, является специфической особенностью Онежского озера и позволяет использовать величину доли тобрилид в сообществе нематод

для индикации загрязнения. Доля тобрилид в пробе свыше 40 % может с большей степенью достоверности свидетельствовать о загрязнении биотопа. Однако для большей надежности этот индекс следует применять совместно с другими индикаторными показателями. Также нельзя считать возможным использование этого индекса на других водоемах без предварительных исследований, поскольку тобрилиды (за исключением вида *T. helveticus*) могут доминировать и в чистых, незагрязненных водоемах.

Таблица 3

Значение F -критерия (F) и уровня значимости (P) в однофакторном дисперсионном анализе при оценке достоверности влияния факторов загрязнения и глубины на распределение нематод родов *Ironis* и *Tobrilus*

Фактор	<i>Ironis</i>		<i>Tobrilus</i>	
	F	P	F	P
Загрязнение	16.239	0.0003	71.343	0.0000
Глубина	11.426	0.0002	2.606	0.0904

- Александров Б.М. О микробентосе Онежского озера // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера в 1965 году. Л., 1967. Вып. 2.
- Александров Б.М. Об изучении состава донной фауны Онежского озера // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Л., 1969. Вып. 3.
- Алимов А.Ф., Финогенова Н.П., Балушкина Е.В. и др. Продуктивность бентоса // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982.
- Гагарин В.Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981.
- Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР. СПб., 1992.
- Гагарин В.Г., Аюрян С.А. К фауне нематод озера Севан // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 90.
- Герд С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. Петрозаводск, 1946.
- Курашов Е.А. Использование сообщества мейобентоса для индикации экологического состояния среды в Ладожском озере // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 291.
- Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб., 1994.
- (Курашов Е.А., Гориченский А.Ю.) Kurashov E.A., Gorichenskiy A.Y. The use of meiobenthic community for indication of ecological state of environment in lakes Ladoga and Onega. A comparative analysis of some methods and approaches // Rus. J. Aquat. Ecol. 1992. N 1. P. 125—136.
- Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. Л., 1992.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / Под ред. С.Я. Цалолыхина. СПб., 1994. Т. 1.
- Петухов В.А. Таксоцены нематод Невской губы // Экология моря. 1991. № 39.
- Петухов В.А., Цалолыхин С.Я. К фауне нематод Северо-Запада СССР // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., 1986.
- Платонова Т.А. Видовой состав и обилие видов у морских нематод в связи с особенностями среды мейобентоса // Экология моря. 1991. № 39.
- (Попов А.И., Цыпленков В.Р., Надпорожская М.А., Фрумин Г.Т.) Popov A.I., Tsiplenkov V.P., Nadporozhskaya M.A., Frumin G.T. An estimate of qualitative humus composition by the chemodestruction fractioning // Proc. 6th Meeting of Int. Humic Substances Society. 20—25 Sept. 1992. Monopoli (Bari), 1992.
- Попченко В.И., Александров Б.М. Донная фауна Онежского озера и ее биоценозы // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
- Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987.
- Травянко В.С., Евдокимова Л.В. Бентомер МБ-ТЕ // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, № 1.
- Цалолыхин С.Я. Nematoda // Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Т. 2.
- Цалолыхин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск, 1980.
- Цалолыхин С.Я. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Л., 1983.
- Цалолыхин С.Я. Класс нематоды // Фауна аэротенков. Л., 1984.
- Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мейобентос и планктон). Л., 1963.
- Шереметевский А.М. Роль мейобентоса в биоценозах шельфа южного Сахалина, восточной Камчатки и Новосибирского мелководья. Л., 1987.
- Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л., 1990.
- Bongers T., Van de Haar J. On the potential of basing an ecological typology of aquatic sediments on the nematode fauna: an example from the river Rhine // Hydrobiol. Bull. 1990. Vol. 24, N 1.
- (Odum E.) Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2.
- Prejs K. The species diversity number and biomass of benthic nematodes in central part of lakes with different trophic // Ecol. Polska. 1977. Vol. 25, N 1.
- Zullini A., Pagani M. The ecological meaning of relative egg size in soil and freshwater nematodes // Nematologica. 1989. Vol. 35.

УДК 595.132(285.2)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НЕМАТОД ОТКРЫТОЙ ЛИТОРАЛИ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 1997 В.А. Гусаков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Рассматриваются результаты 3-летнего мониторинга на 2 станциях в открытом побережье Рыбинского водохранилища. Приводятся качественные и количественные характеристики сообщества нематод и их динамика. Наиболее пагубно на сообществе сказывалось длительное промерзание грунта: резко сокращалась численность популяций отдельных видов, другие исчезали совсем. Основу сообщества составляли виды, которые могут переносить вмерзание в грунт и которые развиваются только в теплое время года. Обнаруженные виды не показали существенной зависимости от колебаний уровня водохранилища. Сравнение нематоценозов открытого побережья по всей акватории водохранилища показывает высокую степень сходства их видового состава.

Ключевые слова: сообщество нематод, открытое побережье, водохранилище, промерзание грунта, качественные и количественные характеристики, динамика.

The results of three-year monitoring on two stations in open littoral of the Rybinsk reservoir are considered. The qualitative and quantitative characteristics of the nematode community and their dynamics are presented. Long ground freezing had the most ruinous effect on the community: population density of some species reduced sharply, the other species disappeared completely. The basis of the community was made by species, which were able to endure freezing into ground and developed only in a warm season. The detected species have not shown essential dependence on fluctuations of the reservoir level. The comparison of a nematode communities in the open littoral over the entire reservoir shows a high degree of similarity of their species structure.

Key words: community of the nematode, open littoral, reservoir, freezing into ground, qualitative and quantitative characteristics, dynamics.

Введение

В 1990—1993 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на 4 стандартных станциях (2 из которых располагались в открытом побережье) в целях изучения сезонной динамики, количественных показателей, состава и структуры сообщества проводился мониторинг мейобентоса. В ходе исследования выяснилось, что одной из преобладающих групп донной мейофауны являлись нематоды, численность которых в отдельных случаях достигала 90 % от общей. Наиболее ярко доминирование круглых червей проявлялось в побережье в зимний период (Гусаков, 1993).

Рыбинское водохранилище характеризуется наличием обширных мелководных прибрежных участков, которые в течение года осушаются, иногда промерзают и вновь заливаются водой (Бакастов, 1976а, 1976б). Подавляющая их часть имеет песчаное дно, лишена зарослей высшей водной растительности и подвержена ветровому и волновому воздействию (Курдин, 1959, 1976). Это ставит открытую литораль в ряд наиболее экстремальных местообитаний для гидробионтов.

В настоящей статье изложены результаты мониторинга, касающиеся сообщества нематод на прибрежных станциях.

Материал и методика

Материал (71 проба) был собран в октябре 1990 г.—августе 1993 г. на станциях 1 и 3. Местоположение станций подробно описано ранее (Гусаков, 1993). Грунт ст. 1 — крупный чистый песок, ст. 3 — слабозаиленный пылеватый песок.

Данное различие связано с рельефом дна и гидродинамическими условиями (Курдин, 1959, 1976). Район 1-й станции характеризуется резким понижением дна, в результате чего происходит переотложение легких фракций грунта во время волнового воздействия в более глубокие места. К тому же весной в половодье ст. 1 промывается водами р. Сутки, в эстуарии которой она находится. В районе 3-й станции дно пологое; поднятая волнами взвесь оседает практически там же.

Пробы, по возможности, отбирали 2 раза в месяц в вегетационный период и один — в подледный. Во время установки, схода льда и зимой 1992/93 г. материал собрать не удалось. Методика отбора и последующей обработки проб приведены в нашей работе (Гусаков, 1993). Добавим только, что в период промерзания грунт дробили на глубину 5 см и собирали вручную с площади 0.01 м². Мерзлые пробы не фиксировали. После медленного (1—2 сут) оттаивания из них выбирали только живые организмы.

Зимой и весной 1991—1992 гг., осенью 1992-го и весной 1993-го на станциях дополнительно были собраны пробы из более глубоких слоев грунта (до 20 см). Осенью 1992 г. и весной 1993-го параллельно было проведено изучение вертикального распределения мейофауны в донных отложениях участков побережья, расположенных выше основных станций (глубины 0.5, 1.0 и 1.5 м при уровне водохранилища 101.5 м).

Численность организмов в пробе пересчитывали на 1 м². Биомассу круглых червей вычисляли по формуле С.Я. Цалолихина (1983). Для оценки сходства видового состава, разнообразия и степени доминирования среди видов нематод были применены качественный индекс Чекановского—Серенсена, индексы Шеннона и Симпсона, рассчитанные по численности (Песенко, 1982). Выявление доминирующего комплекса видов на каждой из станций проводили с помощью индекса плотности Арнольди в модификации Г.Х. Щербины (1993): $d = \sqrt{PNB}$, где P — встречаемость вида, %, N — его средневзвешенная численность, % (процент от суммы средних за весь период величин численности всех видов) и B — средневзвешенная биомасса, % (процент от суммы средних за весь период величин биомассы).

Видовые названия нематод в статье даны по сводкам В.Г. Гагарина (1992, 1993а).

Результаты

Период исследования характеризовался различной годовой динамикой уровня воды в водохранилище. Соответственно изменялись глубина и условия существования на станциях (рис. 1, а). 1990 г. был многоводным. Лед опустился на дно только к концу марта 1991 г., и сразу же началось весеннее наполнение водохранилища. Летом и осенью 1991 г. наблюдалась более быстрая сработка воды, в январе 1992 г. станции осушились. В конце месяца грунт промерз. Сухое и жаркое лето 1992 г. привело к резкому падению уровня водохранилища. Минимальных значений глубина на станциях достигла к ноябрю. Это совпало с периодом образования льда. В результате в районе станций наблюдалось торшение, перемещение песка и смешивание его со льдом, что сделало невозможным отбор проб зимой 1992/93 г. Грунт промерз к концу осени. Промерзание продолжалось более 4 мес, до начала апреля 1993 г.

Для количественных показателей нематод были характерны четкие сезонные колебания. Максимальное число видов и форм наблюдалось летом — в начале осени в период высокой воды (рис. 1, б). К весне сообщество значительно обеднялось. Всего было обнаружено 44 таксона круглых червей: 36 — на ст. 1 и 40 — на ст. 3 (см. таблицу). Индекс сходства видового состава Чекановского—Серенсена между станциями — 80 %. В каждый конкретный момент времени он также был высок — 50—80 %, и только иногда (при малом числе видов) уменьшался до 0—20 %. Динамика числа видов и форм на обеих станциях была

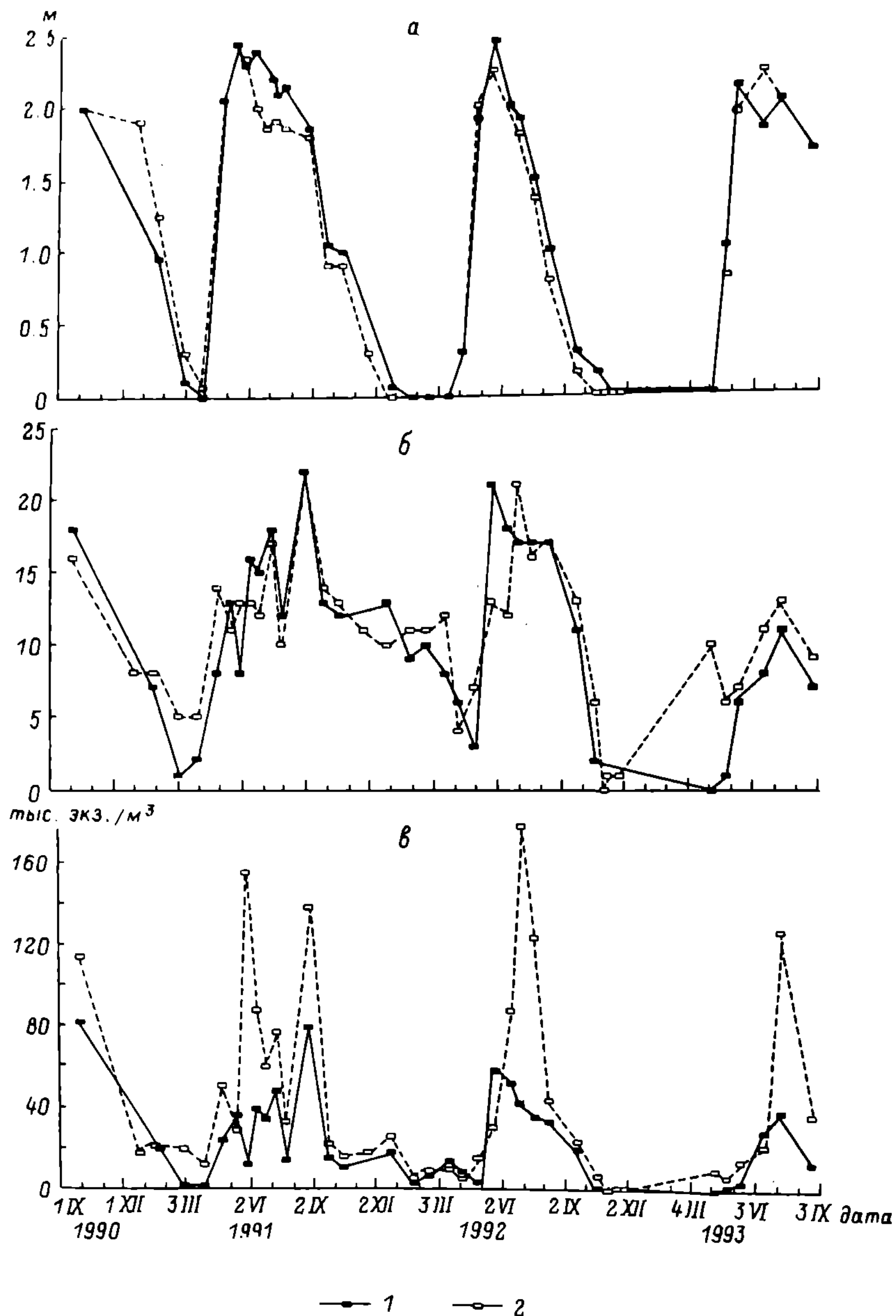


Рис. 1. Динамика глубины (а), количества видов (б) и численности (в) нематод на 1-й (1) и 3-й (2) станциях.

практически сходна, средние и максимальные значения — одинаковыми (рис. 1, б; см. таблицу). Аналогично предыдущему показателю изменялась и численность нематод. Только абсолютные ее значения на ст. 3 в вегетационный период были значительно выше (рис. 1, в). После многоводного года наблюдалось несколько пиков численности, в остальные — один. Динамика биомассы полностью коррелировала с численностью и здесь не приводится. Отметим только, что на ст. 1 ее максимум составлял 0.20—0.23, на ст. 3 — 0.53—0.54 г/м². С возрастанием числа видов и численности нематод после начала весеннего заполнения водохранилища показатель разнообразия в их сообществе увеличивался, а степени доминирования — снижался. К лету индекс Шеннона достигал максимальных величин, а индекс Симпсона снижался до минимальных (рис. 2, а, б).

Обе станции оказались практически сходными по видовому составу. Отличаются они в основном редкими, единично встреченными видами и количественным преобладанием тех или иных представителей (см. таблицу). Доминирующий по индексу плотности комплекс видов ($d > 10\%$) на обеих станциях составлял в среднем 65—85 % от общей численности в течение года. Ядром этого комплекса служат 4 вида: *Dorylaimus stagnalis*, *Epitobrilus medius*, *Peritobrilus nothus* и *Idiodorylaimus robustus*. На ст. 1 к ним присоединяются *Mononchus niddensis* и *Daptonema dubium*, на ст. 3 — *Tobrilus gracilis* (см. таблицу). В холодный период года (октябрь—апрель) на ст. 1 основу сообщества составляли *Mononchus niddensis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Daptonema dubium* и *Peritobrilus nothus* (в среднем 35—70 % от численности всех видов), на ст. 3 — *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Daptonema dubium* (50—70 %). В период промерзания грунта *D. dubium* не встречался. Летом на обеих станциях массового развития достигала популяция *Epitobrilus medius* (в среднем до 40—45 % от общей численности), которая в отдельные периоды превосходила по количеству особей остальных доминантов, вместе взятых. Доминирующими видами по средним показателям биомассы на станциях были наиболее крупные черви — *Idiodorylaimus robustus*, *Dorylaimus stagnalis*, *Epitobrilus medius*.

Большинство обнаруженных видов нематод встречались в течение всего года, хотя максимальной численности достигали, как правило, к концу лета—началу осени. Некоторые из них были найдены живыми в промерзшем грунте (см. таблицу). Из подчеркнутых в таблице видов многие, кроме *Paraphanolaimus behningi*, *Plectus cirratus*, *Ironus tenuicaudatus*, *Epitobrilus allophysis*, *Mononchus aquaticus*, выдержали даже 4-месячное промерзание. Кроме того, при пробном отборе в холодное время немерзлого грунта с глубины 15—20 см были найдены *Tobrilus gracilis*, *Semitobrilus gagarini*, *Brevitobrilus stefanskii*, *Mononchus aquaticus*, *M. niddensis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Idiodorylaimus robustus*. Виды *Monhystera uncispiculatum*, *M. lemani*, *Ironus tenuicaudatus*, *I. ignavus*, *Tobrilus brevisetosus*, *T. sp. (wesenbergi?)*, *Epitobrilus medius* присутствовали в пробах почти исключительно в вегетационный период. Зимой были найдены только единичные особи некоторых из них.

Суровые условия зимовки 1992—1993 гг. нанесли значительный урон сообществу на исследованных станциях. В последующий вегетационный период по сравнению с предыдущими годами наблюдалось резкое снижение численности *Monhystera lemani*, *Ethmolaimus pratensis*, *Ironus ignavus*, *Peritobrilus nothus*, *Neotobrilus longus*, *Epitobrilus allophysis*. Полностью отсутствовали в пробах ранее довольно многочисленные *Monhystera uncispiculatum*, *Daptonema dubium* (доминант!), *Ironus tenuicaudatus*, *Tobrilus sp. (wesenbergi?)*, *Eutobrilus steineri* и ряд других более редких и менее обильных видов. Это отразилось и на суммарных для нематод количественных показателях. Их максимальные величины в 1993 г. были ниже, чем в 1991 и 1992 гг. (рис. 1, б, в).

Корреляционный анализ не показал высокой зависимости численности отдельных видов от колебаний глубины. Только число видов (коэффициент корреляции $r = 0.47$), суммарная численность нематод ($r = 0.49$) имели среднюю положитель-

Индекс плотности (d , %), встречаемость (P , %), средняя и максимальная численности ($N \pm SE$ и N_{max} , тыс. экз./м²) видов нематод и значения некоторых других величин на 1-й (1) и 3-й (3) станциях

Вид	d		P		$N \pm SE$		N_{max}	
	1	3	1	3	1	3	1	3
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	35	41	85	92	3.5±0.5	8.2±1.2	12.6	30.3
<i>Epitobrilus medius</i>	26	31	61	68	4.4±1.3	11.1±3.8	30.3	79.9
<i>Peritobrilus nothus</i>	19	10	70	66	4.2±1.1	2.6±1.0	27.9	26.7
<i>Idiodorylaimus robustus</i>	17	21	64	66	1.1±0.3	2.5±0.5	7.0	11.5
<i>Mononchus niddensis</i>	16	3	88	45	1.5±0.3	0.4±0.2	7.5	4.4
<i>Daptonema dubium</i>	15	9	58	50	3.3±1.3	3.1±1.0	28.6	26.3
<i>Tobrilus gracilis</i>	7	14	61	92	0.9±0.1	3.9±0.6	3.0	14.1
<i>T. sp. (wesenbergi?)</i>	9	2	39	26	1.5±0.6	0.3±0.1	11.1	3.0
<i>Mermithidae gen. spp.</i>	5	3	27	21	0.2±0.1	0.1±0.0	1.1	0.7
<i>Semitobrilus gagarini</i>	4	1	46	21	0.3±0.1	0.2±0.3	1.9	5.2
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	3	5	49	53	0.4±0.1	1.5±0.5	1.9	11.1
<i>Neotobrilus longus</i>	3	5	39	63	0.3±0.1	1.1±0.2	1.1	4.8
<i>Eutobrilus steineri</i>	3	2	33	32	0.2±0.1	0.3±0.1	1.1	2.2
<i>Tobrilidae gen. spp.</i>	3	1	36	29	0.4±0.2	0.1±0.1	3.7	1.1
<i>Tobrilus brevisetosus</i>	3	1	33	18	0.3±0.2	0.3±0.4	3.0	7.0
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	3	1	30	21	0.2±0.2	0.1±0.1	1.9	1.5
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	2	5	30	50	0.4±0.2	2.3±1.2	3.9	30.5
<i>Monhystera lemani</i>	2	4	27	29	0.4±0.2	1.6±1.5	3.7	31.1
<i>M. uncispiculatum</i>	2	2	15	13	0.3±0.3	0.8±1.1	3.7	18.9
<i>Ironus ignavus</i>	2	1	24	13	0.2±0.4	0.1±0.1	1.5	1.5
<i>Monhystera spp.</i>	2	1	18	13	0.5±0.9	0.3±0.3	13.7	5.7
<i>Mononchus aquaticus</i>	1	1	18	16	0.1±0.0	0.2±0.2	0.7	3.8
<i>Dorylaimidae gen. spp.</i>	1	1	6	13	0.0±0.0	0.1±0.0	0.7	0.7
<i>Laimydrus pseudostagnalis</i>	1	—	9	—	0.0±0.0	—	0.7	—
<i>Plectus cirratus</i>	0	2	18	37	0.1±0.0	0.6±0.3	0.4	7.6
<i>Epitobrilus allophysis</i>	0	2	15	29	0.1±0.0	0.6±0.3	0.4	5.6
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	0	1	9	18	0.0±0.1	0.2±0.1	0.7	2.2
<i>Tobrilus helveticus</i>	0	0	9	8	0.0±0.0	0.1±0.1	0.7	1.9
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i>	0	0	9	5	0.0±0.0	0.2±0.1	0.7	1.9
<i>Chromadorita leuckarti</i>	0	0	6	8	0.1±0.1	0.2±0.0	2.1	0.7
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>	0	0	6	8	0.1±0.0	0.1±0.1	1.1	1.9
<i>Paraphanolaimus spp.</i>	0	0	6	5	0.0±0.0	0.1±0.1	0.7	1.5
<i>Tobrilus tenuicaudatus</i>	0	0	3	3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.4	0.5
<i>Achromadora terricola</i>	0	—	6	—	0.0±0.0	—	0.7	—
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.4	—
<i>Crocodyrilaimus flavomaculatus</i>	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.4	—
<i>Prodorylaimus longicaudatoides</i>	—	1	—	8	—	0.0±0.0	—	0.7
<i>Aquatides aquaticus</i>	—	0	—	5	—	0.0±0.0	—	0.4
<i>Plectus sp.</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.4
<i>Diplogaster rivalis</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.7
<i>Mononchus sp.</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.4
<i>Dorylaimida spp.</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	0.7
<i>Plectus rhizophilus</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	1.5
<i>Prodesmodora circulata</i>	—	0	—	3	—	0.0±0.0	—	1.5
Nematoda в целом	—	—	97	97	23.8±3.8	43.1±7.7	81.0	178.0
Число видов	—	—	—	—	11±1	11±1	22	22
Индекс Шеннона, бит	—	—	—	—	2.3±0.2	2.4±0.1	3.6	3.5
Индекс Симпсона	—	—	—	—	0.3±0.0	0.3±0.0	1.0	1.0

Примечание. Подчеркнуты виды, найденные живыми в промерзшем грунте.

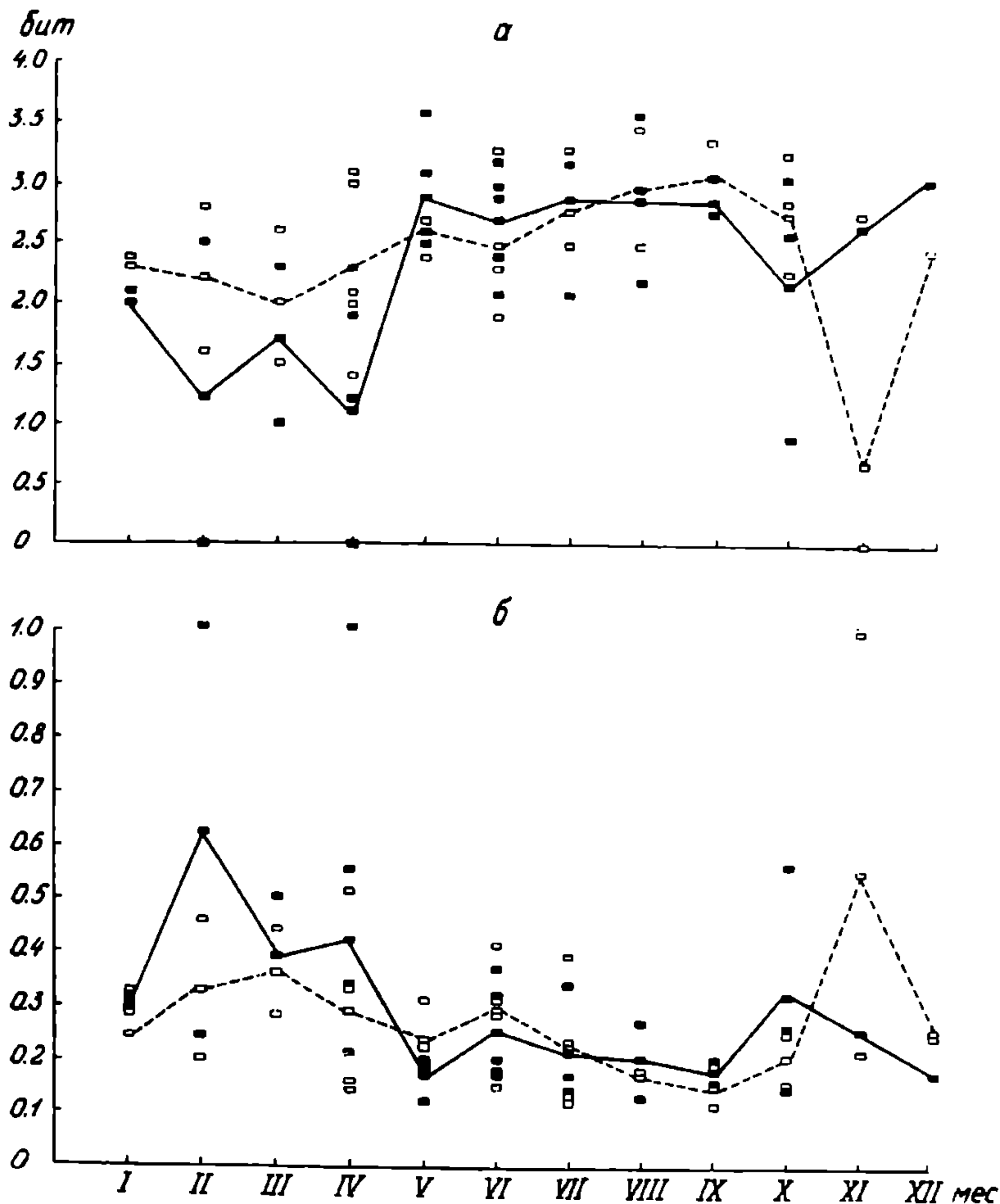


Рис. 2. Средняя годовая динамика индексов Шеннона (а) и Симпсона (б) на 1-й и 3-й станциях.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

ную корреляцию с данным фактором (здесь и далее значения r даны для уровня значимости 0.05). Примерно такую же положительную зависимость показали численность популяций *Eutobrilus steineri* ($r = 0.49$), *Neotobrilus longus* ($r = 0.48$), *Idiodorylaimus robustus* ($r = 0.45$) от температуры, а *Semitobrilus gagarini* — отрицательную ($r = -0.45$) зависимость от содержания кислорода. Связь обилия других видов и общих для группы показателей с температурой и содержанием O_2 была меньше.

Обсуждение

Проведенное исследование позволило установить, что максимального видового богатства в открытой литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища сообщество нематод достигает в конце лета—начале осени, а численности —

летом и иногда весной (рис. 1, б, в). Наличие нескольких пиков количественного развития в вегетационный период, что характерно для нематод из других местообитаний (Гагарин, 1993б), наблюдается только после многоводного года. С начала лета уже идет сработка уровня, но вода еще покрывает большую часть побережья. С осушением и особенно промерзанием грунта в осенне-зимний период число видов, численность и биомасса круглых червей резко снижаются и в марте—апреле становятся минимальными. Длительное промерзание заметно сказывается на состоянии сообщества в последующий вегетационный период: сильно снижается численность популяций многих видов, другие исчезают совсем (даже доминирующий в предыдущие годы — *Daptonema dubium*). Но отдельные представители нематод приспособились к переживанию экстремальных условий существования на изученных биотопах. Некоторые довольно долго могут переносить воздействие отрицательных температур, о чем свидетельствуют находки живых особей в мерзлом грунте. Данная способность нематод и легкость выхода из анабиоза отмечалась и другими авторами (Панкратова, 1940; Гагарин, 1993б). К тому же часть червей, как показано выше, мигрирует в более глубокие слои грунта, где промерзание наступает в более поздние сроки или совсем не успевает осуществиться. Отдельные виды скорее всего имеют «летний» жизненный цикл, так как в холодный период отсутствуют в пробах (к сожалению, использование в нашей методике более крупного газа для промывания проб, чем это принято в популяционных исследованиях круглых червей, не позволяет достоверно проследить жизненные циклы из-за неизбежных потерь ранних личиночных стадий). Из таких стойких к промерзанию и «летних» видов, как правило, и складывается основа сообщества в открытом побережье — его доминирующий комплекс (см. таблицу). В большинстве своем это широко распространенные виды, обитающие в различных биотопах водоемов разного типа (Гагарин, 1992, 1993а).

Ранее В.Г. Гагариным было проведено изучение фауны нематод заросшего водной растительностью участка литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища в вегетационный период (Гагарин, 1978а, 1978б). Им была получена сходная с нашей динамика численности с пиком в конце лета и (иногда) весной. Максимальные величины соответствовали таковым нашей ст. 1 и были в 1.5—2 раза ниже, чем на нашей ст. 3 (рис. 1, в). Существенным различием в видовом составе было доминирование на отдельных станциях заросшего побережья после ряда маловодных лет геобионтов (*Aporcelaimellus krygeri*, *A. centroceris* и др.), которые у нас не встречались совсем, даже после сухого 1992 г. Представители данной экологической группы не были обнаружены нами и при пробном отборе грунта с более верхних (по сравнению со стандартными станциями) участков мелководья, которые позже покрываются водой и гораздо раньше осушаются. Очевидно, бедные органикой пески открытой литорали не способствуют развитию здесь почвенных форм нематод в период осушения в отличие от богатых растительными остатками грунтов заросших участков побережья.

По представленным результатам нетрудно заметить, что хотя обе станции и имели довольно значительные отличия в составе грунта, они оказались чрезвычайно сходными по видовому составу, разнообразию сообщества в различные периоды года, динамике количественных показателей (см. таблицу; рис. 1, 2). Разница заключается только в более высоких абсолютных показателях численности и биомассы на ст. 3. Это дает возможность предположить, что на изученных биотопах грунт не является основным фактором, определяющим состав и структуру сообщества нематод. Он, по-видимому, влияет только на количественные показатели, которые, как правило, выше на заиленных песках. Годовые колебания уровня в водохранилище влияют на круглых червей открытой литорали скорее всего косвенно, через изменение всего комплекса абиотических и биотических факторов в разные сезоны. Этим можно объяснить низкую корреляцию обилия отдельных видов нематод непосредственно с глубиной. Ведь многим из них достаточно небольшого количества воды или даже капиллярной влаги для нормального

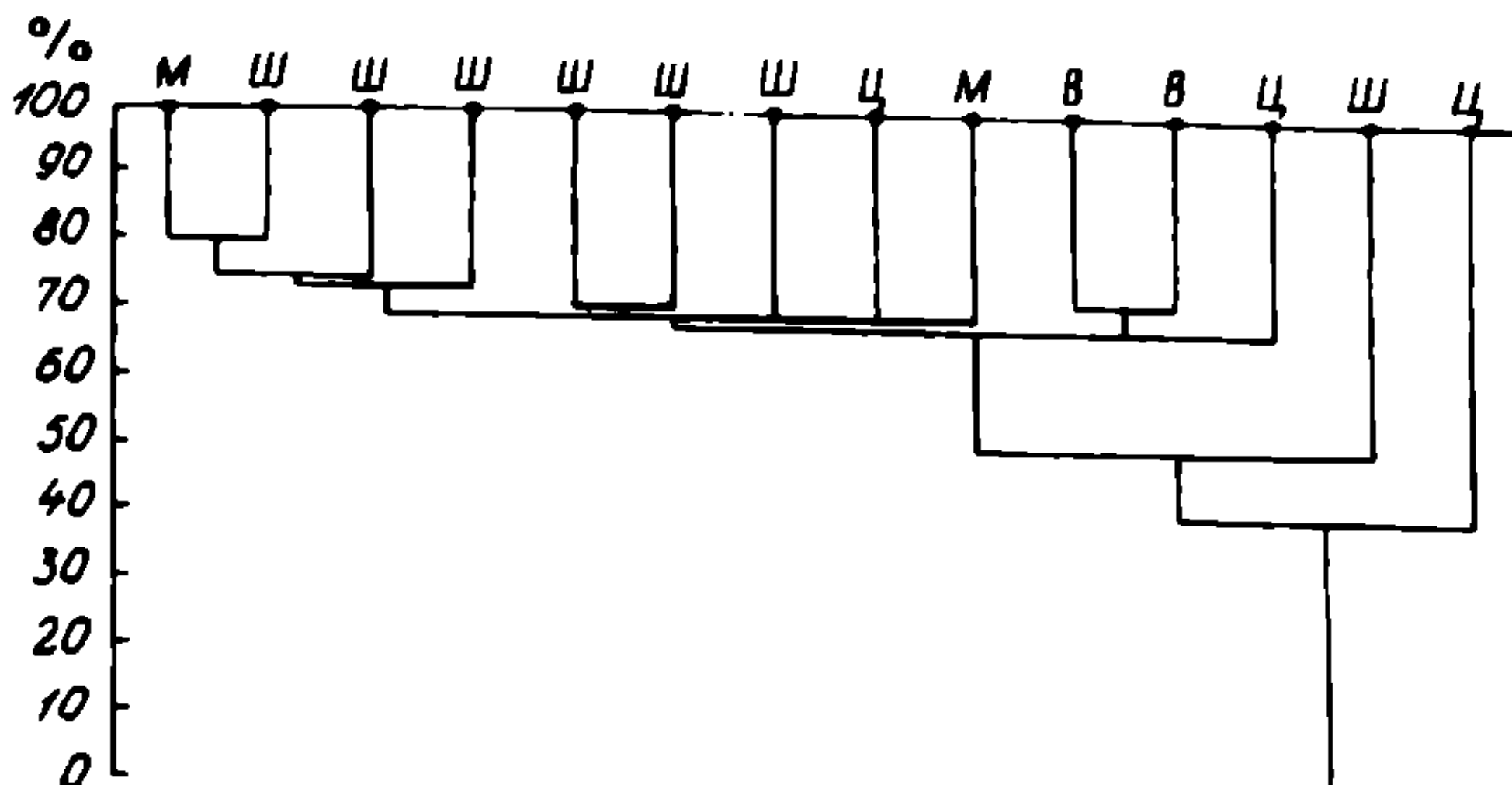


Рис. 3. Дендрограмма сходства (%) видового состава нематоценозов открытого побережья Рыбинского водохранилища.

М — Моложский плес, Ш — Шехнинский, Ц — Центральный, В — Волжский.

существования (Гагарин, 1993а), а такие условия сохранялись на станциях в течение большей части года. Зависимость отдельных видов от некоторых других факторов (температура, содержание кислорода, изменение условий питания и др.) выражена более ярко (Гагарин, 1993а, 1993б).

Опираясь на вышесказанное, можно предположить, что на близком к исследованному горизонте других участков открытой литорали Рыбинского водохранилища круглые черви будут также иметь сходные сезонную динамику и структуру. Одним из примеров, подтверждающих это, на наш взгляд, является результат кластерного анализа на основе индекса Чекановского—Серенсена проб, отобранных в конце сентября—начале ноября 1990 г. по всему открытому побережью Рыбинского водохранилища (рис. 3). Станции, где отбирались данные пробы, имели глубину от 1.7 до 2.8 м, различный грунтовый комплекс (от глинистых чистых песков до песчанистых илов), численность круглых червей в пределах 4—276 тыс. экз./м², число видов — 4—19, значения индекса Шеннона — 0.9—4.7 бит, индекса Симпсона — 0.06—0.72, но большинство из них объединилось уже на уровне 67 %. Таким образом, видовая структура прибрежных нематоценозов оказалась весьма сходной по всему водоему. По-видимому, в открытом побережье водохранилища сформировалось довольно устойчивое сообщество круглых червей, способное существовать при ежегодных колебаниях уровня воды и соответствующих изменениях условий обитания. Так как влияние факторов среды не может быть идентичным во всех точках побережья, количественные характеристики сообщества нематод варьируют в широких пределах от места к месту.

Заключение

Нематоценозы близких по горизонту участков открытой литорали Рыбинского водохранилища имеют высокое сходство видового состава. Количественные показатели сообщества в каждой конкретной точке побережья различаются в большей степени. В течение года эти показатели колеблются в широких пределах. В вегетационный период наблюдается несколько или один пик численности, что зависит от водности предыдущего и текущего годов и связанных с этим условий зимовки. В пик своего развития сообщество нематод открытого побережья может превосходить по количественным показателям круглых червей из других биотопов водохранилища. Неблагоприятный период промерзания грунта часть червей переносит, мигрируя в глубь донных отложений, другие — вмерзают в грунт и могут оставаться жизнеспособными в таком состоянии несколько месяцев. Для многих видов, однако, длительное промерзание является губительным фактором.

Автор глубоко признателен В.Г. Гагарину за помощь в определении отдельных видов нематод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакастов С.С.* Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976а.
- Бакастов С.С.* Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976б.
- Гагарин В.Г.* Донные нематоды некоторых волжских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1978а. Т. 14, вып. 5.
- Гагарин В.Г.* К фауне нематод побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978б.
- Гагарин В.Г.* Свободноживущие нематоды пресных вод СССР. СПб., 1992.
- Гагарин В.Г.* Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Atractolaimida, Chromadorida, Elopilida, Mononchida). СПб., 1993а.
- Гагарин В.Г.* Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (фауна и пути ее формирования, экология, таксономия, филогения): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993б.
- Гусаков В.А.* Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993.
- Курдин В.П.* Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1(4).
- Курдин В.П.* Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
- Панкратова В.Я.* Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня // Зоол. журн. 1940. Т. 19, вып. 5.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
- Цалалихин С.Я.* Нематоды семейств Tobrilidae и Tipyulidae мировой фауны. Л., 1983.
- Щербина Г.Х.* Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993.

УДК 597.554.3 : 576.895.121

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ЛИГУЛИДАМИ ЛЕЩЕЙ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ И ПАРАЗИТОХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПРИ ЛИГУЛЕЗЕ

© 1997 Б.И. Куперман, А.Е. Жохов, Г.И. Извекова, М.Г. Таликина

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Дана характеристика современного состояния зараженности лигулидами — *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta* лещей из 7 водохранилищ бассейна р. Волги. Прослежена тенденция изменений за 10—15-летний период. Показано, что в Рыбинском водохранилище зараженность неполовозрелых лещей (в возрасте от 3+ до 5+) сильно возросла, в Куйбышевском — сохранилась на прежнем, довольно высоком уровне, в Саратовском и Волгоградском — остается крайне низкой. Дана количественная оценка встречаемости плероцеркоидов *L. intestinalis* и *D. interrupta* в лещах из разных водохранилищ Волжского каскада. Выявлено отрицательное воздействие плероцеркоидов *L. intestinalis* на развитие репродуктивной системы и состояние гонад лещей в возрасте от 3+ до 5+. Установлено снижение активности пищеварительных ферментов кишечника и значительное понижение содержания гликогена у инвазированных лигулой лещей.

Ключевые слова: *Ligula intestinalis*, *Digamma interrupta*, зараженность, волжские водохранилища, лещ, влияние, гонады, ферменты, гликоген.

The modern state of breams invasion by ligulids (*Ligula intestinalis* and *Digamma interrupta*) in seven reservoirs of the Volga river basin is characterized. The extent of invasion in the immature bream (3—5 years old) has greatly increased in the Rybinsk reservoir. In the Kujbyshev reservoir it remains at the initial high level, while in the Saratov and Volgograd reservoirs it is extremely low. The quantitative estimation of *L. intestinalis* and *D. interrupta* plerocercoids occurrence in the bream from different Volga reservoirs is given. The negative influence of *L. intestinalis* plerocercoids on the reproductive development and condition of gonads in the 3—5 year-old bream has been revealed. A decreasing digestive enzymes activity in the intestine and a significant reduction of glycogen content in the bream infected by ligula are established.

Key words: *Ligula intestinalis*, *Digamma interrupta*, extent of invasion, the Volga reservoirs, bream, gonads, enzymes, glycogen.

Введение

Зарегулирование стока и создание каскада водохранилищ привело к резкому изменению гидрологического режима в бассейне р. Волги (Волга и ее жизнь, 1978). Вследствие этого произошла постепенная смена реофильных сообществ гидробионтов на лимнофильные, что отразилось также на паразитологической ситуации. В условиях водохранилищ формирование большинства групп паразитов претерпело существенные изменения. Сложились благоприятные условия для прохождения жизненных циклов лигулид *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta*, которые до зарегулирования встречались в р. Волге весьма редко (Богданова, Никольская, 1965).

В большинстве волжских водохранилищ возникли очаги лигулеза и диграммоза. Сформировавшийся в водохранилищах лимнофильный зоопланктон по видовому составу и биомассе стал намного богаче, чем в р. Волге до ее зарегулирования. Доминантной группой в зоопланктоне водохранилищ оказались ракообразные, в том числе и копеподы — первые промежуточные хозяева лигулид, тогда как в речном планктоне преобладали коловратки, составляющие 80—90 % от его общей численности (Дзюбан, 1984). В прибрежной зоне водохранилищ появились места для гнездования чайковых птиц, особенно озерной чайки (*Larus ridibundus*), которая является сейчас наиболее массовым видом рыбоядных птиц — оконча-

тельных хозяев ремнецов. Эти факторы явились основной причиной роста зараженности рыб лигулидами в начальном периоде формирования фауны водохранилищ.

Многочисленные литературные данные (Кошева, 1956; Косарева, 1965; Решетникова, 1965; Дубинина, 1966; Изюмова, 1977; Марков и др., 1978; Куровская, 1993; Arme, Owen, 1968; Pennycuik, 1971; Arme, 1975; Garadi, Bire, 1975) свидетельствуют об отрицательном воздействии лигулид на ряд жизненно важных функций организма рыб, проявляющемся в снижении темпа роста, упитанности и массы тела, уменьшении массы гонад и печени, изменений нормальной картины крови и др. Однако влияние лигулид на ряд других морфофизиологических показателей рыб разных возрастных групп недостаточно освещено в литературе.

Цель нашего исследования — дать характеристику современного состояния инвазии лигулидами лещей волжских водохранилищ и выяснить некоторые морфофизиологические аспекты паразитохозяинных отношений при лигулезе.

Материал и методы

Материалом для данной работы послужили выборки леща из 7 водохранилищ бассейна р. Волги, исследованные на зараженность плероцеркоидами *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta* (табл. 1, 2). Рыб изучали в 2 периода: в 1978—1979 гг. (участие в Межведомственной комиссии по исследованию лигулеза в бассейне р. Волги, 1979) и в 1990—1995 гг. (наши данные). Рыбу вылавливали различными орудиями лова, но основная часть лещей поймана неводом в прибрежной зоне водохранилищ. Большая часть материала по всем водохранилищам получена для 2 размерных групп рыб — 60—130 мм и 131—230 мм, наиболее зараженных лигулидами.

Влияние плероцеркоидов *Ligula intestinalis* на морфофизиологические показатели лещей изучали на 154 экз. рыб обоего пола в возрасте от 3+ до 5+, выловленных неводом в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1993—1994 гг. У незараженных и зараженных лигулой лещей анализировали длину и массу тела, массу гонад и печени, гонадосоматический (ГСИ) и гепатосоматический (ГПСИ) индексы, рассчитанные как отношение массы органов к массе тела без внутренностей. Кроме того, учитывали длину, массу лигул и лигулосоматический индекс (ЛСИ) (отношение массы гельминта к массе тела зараженной рыбы).

С целью изучения влияния заражения *L. intestinalis* на некоторые физиологические показатели леща определяли общую протеолитическую и амилалитическую активность и активность сахаразы в слизистой кишечника, содержание гликогена и липидов в мышцах и гепатопанкреасе зараженных и незараженных лещей.

Общую протеолитическую активность определяли по методу Ансона (Anson, 1938) в некоторой модификации по приросту тирозина, общую амилалитическую

Таблица 1

Зараженность неполовозрелых лещей размерной группы 130—200 мм ремнецами в разные годы по данным неводных уловов

Водохранилище	Дата исследования	N	E	Дата исследования	N	E
Рыбинское	Июнь 1979 г.	1000	10.0	Май—июнь 1993 г.	67	29.4
Горьковское	Май—июнь 1979 г.	485	0.3—2.0	Сентябрь 1995 г.	80	4.4
Куйбышевское	Август 1978 г.	359	30.9	Август 1990 г.	58	31.0
Саратовское	Май 1979 г.	352	0	То же	67	0.75
Волгоградское [по: Донцов, 1966]	Август 1966 г.	75	17.5	» »	30	1.6

Примечание. Здесь и в табл. 2 М — индекс обилия, экз.; E — встречаемость, %; N — число обследованных рыб, экз.

Зараженность лещей волжских водохранилищ размерной группы 131–200 мм ремнецами

Водохранилище, место лова	Год обследования	N	<i>Ligula intestinalis</i>		<i>Digamma interrupta</i>	
			Е	М	Е	М
Угличское, р. Медведица	1995	49	8.2	0.08	0	0
Рыбинское, р. Сутка	1993	65	32.3	0.4	3.1	0.03
Рыбинское, у г. Рыбинска	1993	156	53.8	0.7	10.2	0.12
Горьковское, р. Которосль	1995	80	5.4	0.01	1.3	0.02
Чебоксарское, р. Керженец	1990	22	31.8	0.5	22.7	0.36
Чебоксарское, р. Ветлуга	1990	17	11.8	0.1	35.3	0.76
Куйбышевское, у г. Тольятти	1990	58	1.7	0.02	31.0	0.4
Саратовское, р. Чапаевка	1990	67	0	0	1.5	0.015
Волгоградское, р. Б. Иргиз	1990	30	0	0	3.3	0.03

и сахаразную активности — по модифицированному методу Нельсона (Уголев, Иезуитова, 1969), содержание гликогена — по методу Монтгомери (Montgomery, 1957). Количественное определение липидов проводили по методу Фолча в модификации В.И.Лапина и Е.Г.Черновой (1970). Экстракцию липидов из ткани производили в системе хлороформ : метанол. Одновременно определяли содержание белка, обезжиренного безбелкового осадка и влаги в органах и тканях.

Результаты

В большинстве волжских водохранилищ уровень заражения рыб лигулидами значительно возрос по сравнению с исходным в р. Волге до ее зарегулирования. Замедление проточности и появление больших площадей зарастаемых мелководий способствовали осуществлению жизненного цикла этих цестод. Распределение очагов лигулеза в разных водохранилищах существенно различалось, что можно объяснить временем создания водохранилища, его морфологией и положением внутри каскада, типом гидрологического режима и составом гидробионтов. Оценка зараженности рыб лигулидами в крупных водохранилищах затруднена в связи с четко выраженной локальностью распределения этих цестод. Многочисленными исследованиями в бассейне р. Волги установлено нарастание инвазированности рыб лигулидами с севера на юг. В водохранилищах Средней и Нижней Волги уровень инвазии лигулидами значительно выше, чем в верхневолжских (Столяров, 1961; Изюмова, 1977). Такая картина характерна для начального периода формирования паразитофауны рыб волжских водохранилищ.

Сравнение результатов исследований за 1978—1979 и 1990—1995 гг. дает возможность оценить динамику зараженности лещей лигулидами за 10—15-летний период в большинстве водохранилищ Волги (табл. 1). В Рыбинском и Горьковском водохранилищах зараженность неполовозрелых лещей плероцеркоидами *L. intestinalis* к настоящему времени сильно возросла, в Куйбышевском экстенсивность инвазии лещей плероцеркоидами *D. interrupta* осталась на прежнем, довольно высоком уровне, в Саратовском встречаемость лигулид у лещей была и остается крайне низкой, в Волгоградском инвазированность леща ремнецами по сравнению с 1966 г. (Донцов, 1966) снизилась почти в 10 раз.

Среди карповых рыб Волжских водохранилищ широко распространены 2 вида сем. Ligulidae: *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta*. Основным хозяином плероцеркоидов этих видов цестод служит лещ, хотя они встречаются и у других видов карповых (плотва, густера, укля и др.). Неоднократно отмечалось (Донцов, 1966; Изюмова, 1977), что в водохранилищах Нижней и Средней Волги у лещей преобладает *D. interrupta*, тогда как в водохранилищах Верхней Волги — *Ligula intestinalis*.

Полученные нами данные позволили количественно оценить встречаемость этих видов в волжских водохранилищах (табл. 2). Четко прослеживается тенденция уменьшения встречаемости *L. intestinalis* с севера на юг. В Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах обнаружена в основном *L. intestinalis*. Даже в Чебоксарском водохранилище наблюдается различие в количественном соотношении 2 видов лигулид: в устье р. Керженец на севере водохранилища более обычна *L. intestinalis*, а в р. Ветлуге в южной части водоема преобладает *Digamma interrupta* (табл. 2). В Куйбышевском водохранилище *L. intestinalis* регистрируется крайне редко, а в Саратовском и Волгоградском этот вид, видимо, отсутствует.

Уровень заражения рыб цестодами *D. interrupta* заметно возрастает по направлению с севера на юг. В Рыбинском водохранилище этот вид встречается очень редко, но в Куйбышевском экстенсивность заражения лещей *D. interrupta* достигает максимума. Тенденция к широтному распределению 2 близких видов цестод, относящихся к одному семейству, вероятно, связана с неодинаковым температурным оптимумом развития корацидиев и процеркоидов этих цестод, приводящим к различному их распространению по градиенту средних температур.

К настоящему времени накоплен большой фактический материал, указывающий на патогенное воздействие лигулид на организм рыб, однако механизм этого воздействия на рыб разных возрастных групп и разного пола изучен недостаточно. Нами определено влияние заражения плероцеркоидами *Ligula intestinalis* на линейно-массовые и морфофизиологические показатели группы неполовозрелых лещей (154 экз.) обоего пола в возрасте от 3+ до 5+, выловленных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Установлено, что длина и масса тела у разных возрастных групп исследованных лещей, незараженных и зараженных лигулой, имели весьма близкое значение, либо были несколько выше у зараженных рыб (табл. 3). Масса печени и гепатосоматический индекс (ГПСИ) у инвазированных и неинвазированных рыб достоверно не различаются (табл. 4)

Вместе с тем выявлено отрицательное воздействие заражения *L. intestinalis* на развитие репродуктивной системы и состояние гонад у большинства самцов и некоторой части самок (табл. 4). Оно проявляется в замедлении роста гонад, снижении их абсолютной и относительной массы при отсутствии деструктивных изменений на клеточном уровне. Эти изменения, вероятно, обусловлены снижением у самок белкового роста ооцитов и уменьшением темпа митотического размножения герминативных клеток у самцов.

Нами изучено также влияние инвазии *L. intestinalis* на активность пищеварительных ферментов, обеспечивающих начальные этапы ассимиляции белков и углеводов в слизистой кишечника лещей.

Из данных по влиянию плероцеркоидов *L. intestinalis* на общую протеолитическую и общую амилалитическую активность кишечника леща следует, что

Таблица 3
Биологическая характеристика лещей разных возрастных групп, незараженных и зараженных *Ligula intestinalis*

Группа рыб	Н, экз.	Возраст	Длина тела, см	Масса тела, г	Длина лигулы, см	Масса лигулы, г	ЛГСИ, %
Незараженная	17	3+	15.3±0.30	64.1±3.42	—	—	—
Зараженная	5	3+	16.0±0.65	78.0±8.74	—	—	—
Незараженная	35	4+	17.9±0.25	106.7±4.68*	—	—	—
Зараженная	24	4+	18.5±0.22	126.8±6.39*	33.9±3.67	5.51±1.02	6.53±1.74
Незараженная	44	5+	20.2±0.19*	157.0±5.13*	—	—	—
Зараженная	20	5+	21.3±0.44*	186.6±11.0*	39.4±4.44	8.22±1.07	4.94±0.66

Примечание. ЛГСИ — лигулосоматический индекс, * — различия достоверны при P < 0.05.

Морфофизиологические показатели лещей, зараженных и незараженных
Ligula intestinalis

Группа рыб	Пол	Масса гонад, г	Масса печени, г	ГСИ, %	ГПСИ, %	N
Незараженная	Самцы	0.36±0.03	1.97±0.11	0.41±0.03	2.39±0.08	36
Зараженная	•	0.19±0.03	1.71±0.35	0.21±0.04	1.74±0.26	11
Незараженная	Самки	1.05±0.06	1.70±0.17	0.86±0.08	1.61±0.18	10
Зараженная	•	0.75±0.09	2.35±0.35	0.57±0.12	1.83±0.21	4

инвазия *L. intestinalis* существенно влияет на способность хозяина гидролизовать белки и углеводы (табл. 5). Заражение плероцеркоидами в большей степени отражается на протеолитической активности рыб. У инвазированных рыб уровень общей протеолитической активности снижается на 33 %, в то время как общей амилалитической — на 24.2 %. На основании полученных данных рассчитаны коэффициенты К/П (активность карбогидраз / активность протеаз). При этом К/П незараженных лещей составил 1.68, зараженных — 1.90. Последнее также свидетельствует о том, что при инвазии лещей *L. intestinalis* изменяется соотношение активности этих групп ферментов.

Сахараза является составной частью мембран щеточной каймы энтероцитов, и ее активность на 97—100 % связана со слизистой кишечника (Кузьмина, 1986). Как показывают полученные нами данные, сахаразная активность в кишечнике у зараженных и незараженных *L. intestinalis* лещей неодинакова: у зараженных лещей она несколько ниже, чем у незараженных. Особенно заметна разница при концентрации субстрата 50—100 ммоль: активность сахаразы у зараженных лещей снижается на 25—43 % (табл. 5). При концентрации сахарозы 150—200 ммоль активность сахаразы у зараженных и незараженных рыб примерно одинаковая. Можно предположить, что при достаточно высоком поступлении углеводов с пищей инвазия *L. intestinalis* существенно не влияет на активность этого собственно кишечного фермента.

Важной кинетической характеристикой фермента является константа Михаэлиса (K_m), величина которой отражает сродство ферментов к субстрату. Чем меньше значения K_m , тем больше сродство фермента к субстрату, т.е. выше эффективность процесса его гидролиза. Расчеты K_m и V (максимальная скорость реакции) для незараженных рыб показали, что K_m составила 84.88 ммоль, а V — 4.91 мкмоль/(г · мин). Установлено, что у зараженных рыб активность сахаразы не подчиняется кинетике Михаэлиса—Ментен, так как отсутствует эффект насыщения.

Таблица 5

Влияние заражения *Ligula intestinalis* на активность
пищеварительных ферментов леща, мкмоль/(г · мин)

Активность ферментов	Концентрация сахарозы, ммоль	Незараженные рыбы	Зараженные рыбы
Общая протеолитическая	—	16.39±2.22	10.99±1.26
Общая амилалитическая	—	27.53±2.56	20.86±2.93
Сахаразы	50	1.33±0.36	0.90±0.26
	75	2.91±0.60	1.65±0.55
	100	2.92±0.38	2.21±0.60
	150	3.54±0.49	3.35±0.70
	200	3.58±0.39	4.49±0.85

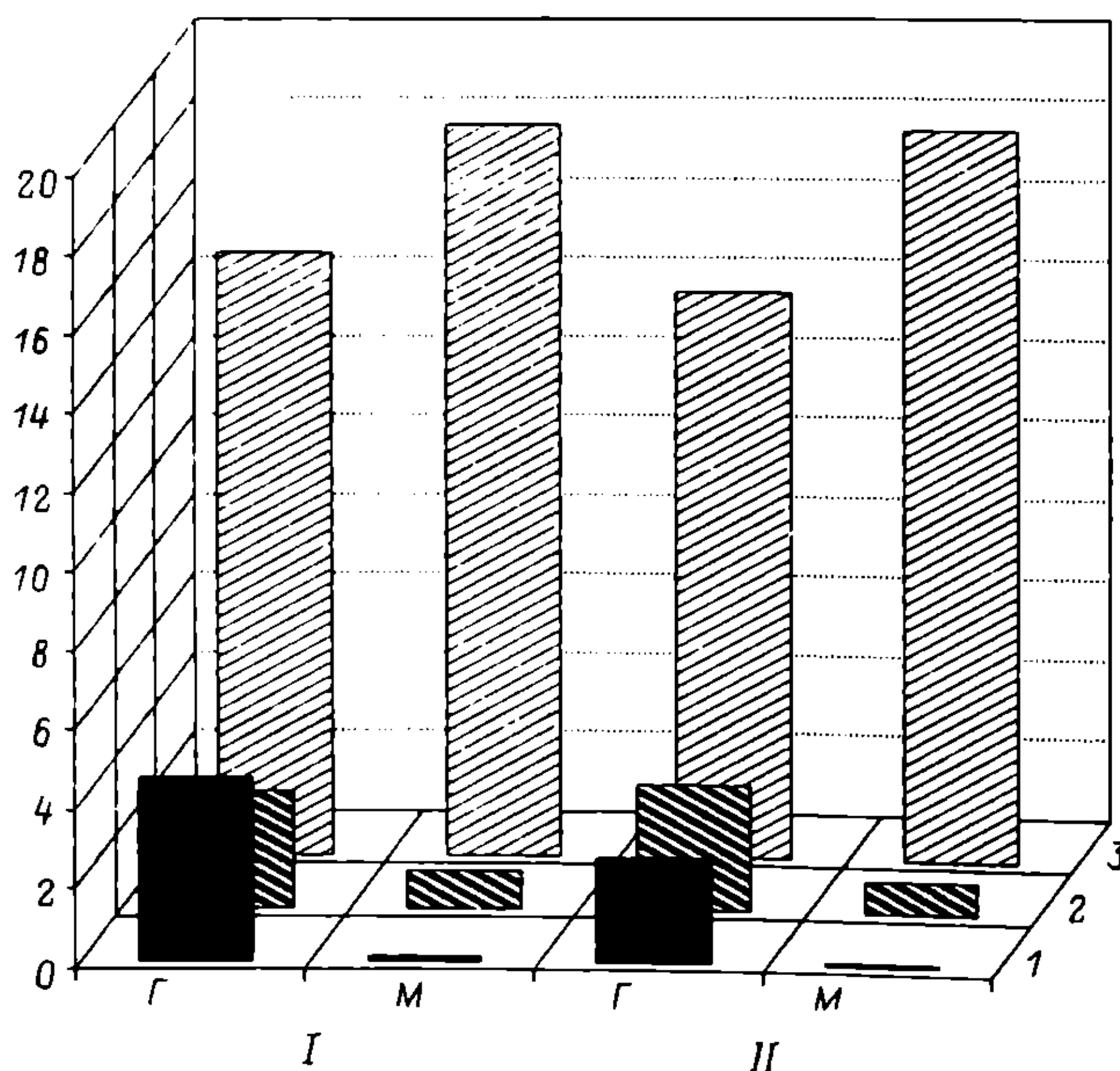
Влияние заражения *Ligula intestinalis* на биохимический состав некоторых органов леща, %

Компонент	Незараженные рыбы		Зараженные рыбы	
	Гепатопанкреас	Мышцы	Гепатопанкреас	Мышцы
Гликоген	4.61±0.20	0.15±0.02	2.60±0.70	0.07±0.03
Липиды	2.96±0.21	0.94±0.02	3.14±0.26	0.80±0.05
Белок	15.25±0.66	18.45±0.95	14.28±1.69	18.35±3.04
Вода	77.18±1.28	80.46±0.06	79.98±0.51	80.78±0.41

Следовательно, заражение плероцеркоидами *L. intestinalis* существенно влияет на пищеварительные ферменты кишечника леща. При этом понижается активность как ферментов, функционирующих в полости кишечника рыб, так и ферментов, прочно связанных с мембранами эритроцитов. Общая протеолитическая активность снижается сильнее, чем общая амилалитическая. Обнаружены изменения кинетических характеристик собственно кишечного фермента — сахаразы.

Исследование содержания воды, общих липидов, белка и гликогена в тканях мышц и гепатопанкреаса зараженных и незараженных *L. intestinalis* лещей показало, что содержание воды в мышцах и гепатопанкреасе зараженных лещей увеличивается, количество общих липидов в мышцах и белков в гепатопанкреасе достоверно уменьшается, тогда как содержание общих липидов в гепатопанкреасе и белков — в мышцах практически не изменяется (табл. 6).

Уровень содержания гликогена в организме животных служит важным показателем его жизнедеятельности, так как он является одним из основных источников



Влияние *Ligula intestinalis* на химический состав некоторых органов леща.

1 — гликоген, 2 — липиды, 3 — белок.

По оси ординат — содержание исследуемых веществ, % влажной массы; по оси абсцисс — I — незараженный, II — зараженный лещ; Г — гепатопанкреас, М — мышцы.

энергии. При инвазии *L. intestinalis* существенно снижается содержание гликогена в мышцах и гепатопанкреасе лещей (различия достоверны при $P < 0.05$). Заражение плероцеркоидами этого вида цестод вызывает понижение содержания гликогена в мышцах на 57 %, а в гепатопанкреасе — на 43.5 % (см. рисунок). Важно отметить, что отношение содержания гликогена в гепатопанкреасе и мышцах у незараженных рыб составляет 31 : 1, тогда как у зараженных рыб оно равно 40 : 1.

Обсуждение

На основе полученных данных можно сделать анализ современного состояния зараженности лигулидами лещей волжских водохранилищ. В Рыбинском водохранилище за последние 15 лет значительно возросло заражение неполовозрелых лещей плероцеркоидами *L. intestinalis*, тогда как заражение крупных половозрелых рыб по-прежнему невелико. В настоящее время условия питания лещей младших возрастных групп ухудшились, так как типичные биотопы для их нагула с глубинами от 1 до 4—5 м заняты малопродуктивными песчанистыми грунтами (Житенева, 1984). Падение уровня воды в водохранилище в весенне-летний период привело к увеличению мелководной прибрежной зоны. В результате этого произошли нарушение важных для лещей трофических звеньев и усиление степени эврифагии, изменение спектра питания у молодых лещей, увеличение в их питании доли планктона по отношению к бентосу. Вместе с тем условия питания лещей старших возрастных групп значительно улучшились по сравнению с таковыми в 60-е годы за счет увеличения численности олигохет и хирономид. Кроме того, в прибрежной зоне водохранилища заметно возросло количество рыбадных птиц — окончательных хозяев лигулид.

Высокую зараженность лещей Чебоксарского водохранилища лигулидами можно объяснить начальным периодом формирования фауны этого водоема, окончательно залитого лишь 10 лет назад, в 1986 г. Наиболее стойким очагом диграммоза в Средней Волге остается, как и прежде, Куйбышевское водохранилище. Причиной этого является недостаточность кормовой базы для леща в этом водоеме. Особенно низки количественные показатели бентоса (лишь 1 г/м) на широких поймах с небольшими глубинами, где находятся основные места нагула леща (Егерева, 1972). В то же время этот водоем отличается высокой продуктивностью зоопланктона, численность которого особенно велика в многочисленных мелководных заливах (Махотина, 1972; Махотина, Соколова, 1972). В отдельные годы даже крупные лещи вынуждены питаться зоопланктоном.

Самую низкую встречаемость диграмм наблюдали у леща Саратовского водохранилища. Это объясняется прежде всего гидрологией данного водоема, который существенно отличается от других водохранилищ Волжского каскада. По своей структуре он напоминает медленно текущую реку. Его внутрикаскадное положение оказывает неблагоприятное влияние на численность и биомассу зоопланктона. В результате зоопланктон здесь наиболее бедный, несмотря на обилие тепла и большую продолжительность вегетационного периода (Дзюбан, 1984). Дополнительным фактором, препятствующим росту заражения лигулой, является малое число впадающих в него рек и отсутствие в их устьях заливов.

В Волгоградском водохранилище на 6-м году его существования средняя зараженность леща плероцеркоидами *Digamma interrupta* достигала 43 % (Донцов, 1966). По нашим данным, в 1990 г. инвазия лещей резко снизилась. Для Волгоградского водохранилища, наиболее низко расположенного в каскаде, характерны сильное обеднение биогенами, низкое количество бактерий и первичной продукции. В связи с этим численность зоопланктона также существенно снизилась и была близка к показателям, которые наблюдались на этом участке р. Волги до ее зарегулирования (Дзюбан, 1984). Другая причина снижения численности диграмм у лещей может быть связана с вселением в это водохранилище большого

количества кильки — активного планктофага, являющегося конкурентом для молодых неполовозрелых лещей.

Результаты проведенного исследования и анализ литературных данных (Марков и др., 1978; Куровская, 1993) дают основание предположить, что механизм паразитохозяинных отношений реализуется в зависимости от физиологического состояния и возраста рыб. По нашим данным, *Ligula intestinalis* не вызывает существенных изменений линейно-массовых показателей у молодых лещей обоего пола в возрасте от 3+ до 5+. По данным А.В. Решетниковой (1965), исследовавшей лещей Нижневолжских водохранилищ в возрасте от 1+ до 8+, потери в массе при заражении лигулой не всегда имеют место, либо наблюдаются у рыб старших возрастных групп.

Влияние лигулид на репродуктивную систему зависит от стадии зрелости гонад и, соответственно, возраста рыб. Нами установлено снижение массы гонад у зараженных рыб, что свидетельствует о тенденции к подавлению роста герминативной и соматической тканей половых желез на ранних этапах гематогенеза у рыб определенных возрастных групп (от 3+ до 5+).

По данным, имеющимся в литературе (Косарева, 1965; Arme, 1975) и нашим данным, у инвазированных ремнецами половозрелых особей старших возрастов гонады находились в недоразвитом состоянии и соответствовали I—II стадиям зрелости.

Дегенерация вителлогенных и созревающих половых клеток, наблюдаемая Н.А. Косаревой (1965), свидетельствует о том, что инвазия лигулидами приводит к необратимым нарушениям функции гонад у самок рыб. Завершающие этапы оогенеза являются, по-видимому, более чувствительными к воздействию данного гельминта, чем ранние периоды развития ооцитов.

Большой интерес представляют впервые полученные нами данные о влиянии плероцеркоидов *L. intestinalis*, локализуемых в полости тела, на активность пищеварительных ферментов кишечника рыб. Инвазирование лигулой лещей приводит к снижению эффективности питания рыб как за счет значительного уменьшения активности протеолитических и амилолитических ферментов слизистой кишечника, так и изменения их кинетических характеристик. При этом происходит не только значительное снижение содержания гликогена в тканях гепатопанкреаса и мышц лещей, но изменяется также соотношение количества гликогена в исследованных органах.

Заключение

Стрессорная реакция организма рыб на инвазию лигулидами (Richards, Arme, 1981) на определенном этапе может сочетать в себе активацию защитных механизмов и угнетение некоторых функций органов, не связанных непосредственно с обеспечением жизнедеятельности организма. По данным Ю.Г. Изюмова и А.Н. Касьянова (1981), большая часть популяции леща обладает генетически обусловленной устойчивостью к заражению лигулидами, тогда как некоторая часть особей с неустойчивым морфогенезом предрасположена к лигулезу. У неполовозрелых рыб в возрасте от 3+ до 5+ изменения в организме зараженных лещей, улавливаемые преимущественно на биохимическом уровне, направлены на поддержание гомеостаза и соответствуют в определенной мере фазе резистентности стрессового синдрома (Селье, 1960).

Таким образом, в настоящее время очаги лигулидозов приурочены к водохранилищам Верхней и Средней Волги. В водохранилищах Нижней Волги лигулидоз рыб в последние годы стал редким явлением. Наблюдается ярко выраженное широтное распределение встречаемости 2 видов лигулид: *Ligula intestinalis* доминирует у рыб верхневолжских водохранилищ, *Digramma interrupta* — у рыб водохранилищ Средней и Нижней Волги. Зоны встречаемости обоих видов в наибольшей степени перекрываются в верхней части Чебоксарского водохранили-

ща. Инвазия *L. intestinalis* приводит к необратимым нарушениям функции гонад и существенно сказывается на активности основных групп пищеварительных ферментов леща.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-49080).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб р. Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Вып. 60.
- Волга и ее жизнь. Л., 1978.
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон зарегулированной Волги // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
- Донцов Ю.С. Об очаге лигулидозов на заливах Волгоградского водохранилища (Кура и Мента) // Матер. XXI науч. конф. Волгоград. пед. ин-та. Волгоград, 1966.
- Дубинина М.Н. Ремнецы фауны СССР. М.; Л., 1966.
- Егерева И.В. Общая оценка условий существования рыб в водохранилище // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972.
- Житенева Т.С. Некоторые итоги изучения питания леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
- Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., 1977.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Стабильность морфогенеза и устойчивость леща к лигулидозам // Паразитология. 1981. Т. 15, № 2.
- Косарева Н.А. Влияние ремнецов на микроструктуру органов рыб // Матер. XX науч. конф. Волгоградского пед. ин-та. Волгоград, 1965.
- Кошева А.Ф. Влияние ремнецов (*Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta*) на организм рыб // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 11.
- Кузьмина В.В. Общие закономерности мембранного пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки // Автореф. дис. ... докт.биол.наук. Л., 1986. 39 с.
- Куровская Л.Я. Влияние низших цестод (*Pseudophyllidea*) на жизнедеятельность двухлеток белого амура // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 1.
- Лапин В.И., Чернова Е.Г. О методике экстракции жира из серых тканей рыб // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 4.
- Марков Г.С., Кубанцев Б.С., Маркова Е.К., Вахменина В.И., Косарева Н.В. Влияние инвазии ремнецом на морфофизиологические характеристики леща // Экология. 1978. № 2.
- Махотина М.К. Зоопланктон открытых участков // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972.
- Махотина М.К., Соколова К.Н. Зоопланктон заливов // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972.
- Решетникова А.В. Влияние плероцеркоида *Digamma interrupta* Rud. на рост леща // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 4.
- Столяров В.П. Закономерности и особенности формирования фауны паразитов рыб в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 8.
- Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека (обзор современных методов). Л., 1969.
- Anson M. The estimation of pepsin, tripsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gener. Physiol. 1938. Vol. 22, N 1.
- Arme C. Tapeworm-host interactions // Symbiosis, Symp. Soc. Exp. Biol. Cambridge, 1975. N 29.
- Arme C., Owen R. Occurrence and pathology of *Ligula intestinalis* (L.) infections in British fishes // J. Parasitol. 1968. Vol. 54.
- Garadi P., Bire P. The effect of Ligulosis on the growth of bream (*Abramis brama* L.) in lake Balaton // Magy. tud. akad. Tihanyi biol. kutatóintéz. évk. 1975. N 42.
- Montgomery R. Determination of glycogen // Arch. Biochem. and Biophys. 1957. Vol. 67.
- Pennycuik L. Quantitative effects of three species of parasites on a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* // J. Zool. 1971. Vol. 165.
- Richards K.S., Arme C. The effect of the plerocercoid larva of the pseudophyllidean cestode *Ligula intestinalis* on the musculature of bream (*Abramis brama*) // Z. Parasitenk. 1981. Bd 65, H. 2.
- (Selye H.) Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., 1960.

УДК 591.132.05 : 591.53:597

ОЦЕНКА ПОЛИФАКТОРНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА АКТИВНОСТЬ ПРОТЕИНАЗ СЛИЗИСТОЙ КИШЕЧНИКА РЫБ

© 1997 В.В. Кузьмина

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папаника РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н*

Впервые в условиях одного эксперимента исследовано моно-, би- и полифакторное влияние температуры, pH и кадмия на пищеварительные ферменты рыб. Показано, что характер изменения уровня общей протеолитической активности слизистой оболочки кишечника зависит от сочетания указанных факторов и вида рыб. В наибольшей степени активность протеиназ снижает сочетанное воздействие низких значений температуры и pH. Влияние последних может значительно изменять эффекты кадмия.

Ключевые слова: рыбы, ферменты, температура, pH, кадмий.

Mono-, bi- and polyfactor influence of temperature, pH and cadmium on fish digestive enzymes was first investigated. It was shown, that the changes of total proteolytic activity of intestinal mucosa depend on both the combination of abovementioned factors and fish species. The most lowering of proteolytic activity was due to the combination of the temperature and pH low values. The temperature and pH may considerably change the cadmium effects.

Key words: fish, enzyme, temperature, pH, cadmium.

Введение

Известно, что эпителий пищеварительного тракта рыб выполняет ряд важных функций. Одной из главных является гидролитическое расщепление пищевых субстратов до уровня мономеров, способных поступать во внутреннюю среду организма. Уникальность гастроэнтеральной среды состоит в том, что содержимое пищеварительного тракта является частью внешней среды (Thomas, 1964). Несмотря на существование сложной системы кортиковисцеральных взаимоотношений, позволяющих организму этих и других животных в значительной степени гомеостатировать гастроэнтеральную среду (Гальперин, Лазарев, 1986), отмечается значительная видовая и индивидуальная вариабельность как в составе нутриентов, так и в концентрации различных ионов и соединений неалиментарной природы. В частности, концентрация водородных ионов в кишечнике рыб разных видов может изменяться от 6.1 до 9.2 (Barrington, 1957). Вместе с тем известно о значительной зависимости активности различных ферментов от многих факторов. Наиболее подробно исследовано влияние на ферментативную активность температуры и pH. Важно отметить вариабельность характеристик не только разноименных, но и одноименных пищеварительных гидролаз у рыб разных видов. Так, оптимум pH панкреатической по происхождению α -амилазы колеблется от 5.5 у ханоса (Chiu, Benitez, 1981) до 8.5 у кеты (Ushiyama et al., 1965). Оптимум pH собственной кишечной мальтазы изменяется от 6.0 у бычка-кругляка (Щербаков, 1969) до 8.0 у щуки (Кузьмина, Неваленный, 1983), оптимум pH трипсина и химотрипсина варьирует от 7.5 у сельди (Kaláč, 1978) до 9.5 и 10 у карпа (Хаблюк, Проскуряков, 1983). Показано также, что характер pH-функции значительно зависит от ионного состава инкубационной среды. В частности, при использовании вместо буферных растворов эквивилиброванных солевых растворов, близких по составу жидким средам организма, наблюдается увеличение зоны оптимальных значений pH (Кузьмина, Неваленный, 1983). Аналогичные закономерности выявлены при исследова-

ния влияния температуры на пищеварительные гидролазы рыб. Наиболее подробно в идентичных методических условиях исследованы температурные характеристики пищеварительных ферментов (t° -функция, E_{akt} , K_m и V) на примере цепи карбогидраз и протеаз у 23 видов пластиножаберных, хрящевых ганоидов, а также пресноводных и морских костистых рыб (Кузьмина, Морозова, 1977; Кузьмина, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б, и др.). Помимо этого, известно о разнонаправленном влиянии различных соединений, не являющихся субстратом исследуемых реакций, на активность пищеварительных гидролаз рыб (Кузьмина, 1987).

В большинстве работ исследуется влияние одного изучаемого фактора в условиях строгого соответствия остальных параметров в опыте и контроле. Лишь в немногих работах анализируются бифакторные системы. Установлено, что температура окружающей среды существенно влияет на эффект различных модификаторов. Величина эффекта зависит от вида рыб, химической природы модификатора и температуры (Кузьмина, 1987). Показано, что температура влияет на рН-зависимость ферментов (Кузьмина, Неваленный, 1983; Кузьмина, 1984). Грунты и загрязняющие вещества, попадающие в пищеварительный тракт рыб с пищей, также способны влиять на уровень активности ферментов, причем величина эффекта в значительной мере зависит от температуры (Кузьмина, 1992, 1994). Имеющиеся данные свидетельствуют о неоднозначности эффекта сочетанного воздействия исследованных факторов на активность пищеварительных гидролаз и необходимость исследования полифакторных воздействий на ферментные системы рыб разных видов.

Особого внимания при этом заслуживает сочетанное воздействие антропогенных и природных факторов, поскольку последние могут влиять на эффект загрязняющих веществ. Ранее при исследовании влияния дихлофоса, нафталина и кадмия на активность карбогидраз и протеаз у ряда видов пресноводных костистых рыб было показано, что наибольшее влияние на уровень ферментативной активности оказывают ионы кадмия (Кузьмина, Голованова, 1992; Голованова и др., 1994, 1995). Причем при воздействии кадмием в концентрации 0.5 мг/л не было обнаружено существенного изменения общей протеолитической активности, при концентрации 5.0 и 25.0 мг/л была выявлена тенденция к уменьшению ферментативной активности, при 50 мг/л — значительное, у ряда видов достоверное ингибирование протеаз (Голованова и др., 1995). Для оценки моно-, би- и полифакторного воздействия на активность протеиназ слизистой кишечника рыб представлялось целесообразным изучение сочетанного влияния температуры, рН и ионов кадмия.

Материал и методы

Работа проведена на 4 видах рыб: щуке *Esox lucius* L. (сем. щуковые *Esocidae*), судаке *Stizostedion lucioperca* (L.), окуне *Perca fluviatilis* L. (сем. окуневые *Percidae*) и леще *Abramis brama* (L.) (сем. карповые *Cyprinidae*), обитающих в Рыбинском водохранилище и различающихся по биологии. Масса щуки 350—500 г, судака — 400—580, окуня — 260—370, леща — 240—620 г. Первый и второй виды — типичные хищники, третий — хищник — факультативный бентофаг, четвертый — типичный бентофаг. Исследовали общую протеолитическую активность слизистой оболочки кишечника свежепойманных рыб (Anson, 1938; Кузьмина, Егорова, 1988). Для приготовления ферментативно активных препаратов слизистую гомогенизировали при помощи стеклянного гомогенизатора в растворе Рингера для холоднокровных животных, не содержащем фосфатных ионов (PO_4^{3-}): 103 мМ NaCl, 1.9 мМ KCl, 0.45 мМ $CaCl_2$, 1.4 мМ $MgSO_4$ (рН 7.4) в соотношении 1:9. Затем гомогенат разводили тем же раствором Рингера в 10 раз. В качестве субстрата использовали казеин (1 %), приготовленный на том же растворе Рингера (рН 7.4). Перед началом эксперимента рН 1/3 гомогената и субстрата отдельно

доводили до 5.0 при помощи 0.1 N HCl, 1/3 — до 8.5 при помощи 0.1 N NaOH. Операции, предшествующие инкубации гомогената и субстрата, проводили на холоде. Прединкубацию гомогената осуществляли в присутствии сернокислого кадмия (CdSO_4 , концентрация 50 мг/л по общему Cd) в течение 60 мин при pH 5.0, 7.4, 8.5 и температуре 0, 10, 20 и 37 °C в термостатируемых камерах. Активность ферментов в каждой точке определяли в 4 повторностях с учетом фона (количество тирозина в исходном гомогенате). Первые три значения температуры использовали для сравнения с данными, полученными при изучении сезонной динамики ферментативной активности у бореальных видов рыб. Последнее значение использовали для удобства сравнения с результатами, полученными на теплокровных животных. Инкубацию гомогената и субстрата осуществляли в течение 30 мин при непрерывном перемешивании. Об уровне ферментативной активности судили по приросту тирозина за 1 мин инкубации субстрата и ферментативно активного препарата в расчете на 1 г сырой массы слизистой (мкмоль/(г · мин)). Результаты обрабатывали статистически при помощи критерия Стьюдента.

Результаты

Протеазы слизистой кишечника щуки исследовали в условиях моно- (температура или кадмий) и бифакторного воздействия (температура + кадмий) при pH 8.0 (табл. 1). В присутствии кадмия при температуре 0 и 10 °C уровень ферментативной активности практически не изменяется, при 20 и 37 °C наблюдается недостоверное снижение общей протеолитической активности. Сопоставление полученных результатов показывает менее значительное увеличение активности протеиназ при увеличении температуры от 0 до 37 °C в присутствии кадмия по сравнению с контролем — в 4.6 и 7.7 раза соответственно. Последнее свидетельствует как о существенном влиянии кадмия на t° -функцию протеиназ, так и о возможном влиянии кадмия на скорость деградации белковых компонентов пищи в летний период, когда при температуре 20—24 °C активность протеиназ снижается приблизительно на 20 % по сравнению с контролем.

Данные, полученные при исследовании полифакторного воздействия на уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника леща, свидетельствуют о значительных различиях в результатах моно-, би- и особенно полифакторного анализа (табл. 2). При всех значениях pH и температуры кадмий лишь недостоверно тормозит процесс протеолиза. Изменение pH от 7.4 до 8.5 приводит к достоверному ($P < 0.05$) увеличению ферментативной активности только при низкой температуре, близкой к 0. В присутствии ионов кадмия в зоне указанных значений pH при температуре 0 и 20 °C увеличение активности также достоверно ($P < 0.001$ и $P < 0.05$). Сопоставление этих данных свидетельствует о том, что сдвиг pH в щелочную сторону нивелирует ингибирующий эффект кадмия — недостоверное уменьшение активности при нейтральных значениях pH может сменяться достоверным ее увеличением при pH 8.5. Сдвиг pH в кислую сторону

Таблица 1

Влияние температуры и кадмия на уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника щуки (pH 8.0), мкмоль/(г · мин)

Препарат	Температура, °C			
	0	10	20	37
0	0.36±0.18	0.56±0.09	0.84±0.13	2.77±0.31
Cd	0.43±0.12	0.60±0.17	0.69±0.13	1.99±0.36

Влияние температуры, рН и кадмия на уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника леща, мкмоль/(г · мин)

Температура, °С	Препарат	рН		
		5.0 (7)	7.4 (8)	8.5 (5)
0	0	0.08±0.001	0.10±0.05	0.28±0.05
	Cd	0.07±0.04	0.07±0.02	0.17±0.01
10	0	0.24±0.07	0.28±0.04	0.63±0.24
	Cd	0.21±0.03	0.18±0.06	0.26±0.13
20	0	0.46±0.12	0.54±0.06	1.20±0.55
	Cd	0.30±0.07	0.48±0.10	0.92±0.14
37	0	1.32±0.30	4.05±0.82	3.30±2.52
	Cd	0.89±0.15	3.00±0.76	2.53±2.13

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 в скобках указано количество исследованных в каждом опыте рыб.

вызывает недостоверное уменьшение активности протеиназ в гомогенатах слизистой в зоне физиологических температур и достоверное ($P < 0.01$) — при температуре 37 °С. В присутствии ионов кадмия эффект снижения рН зависит от температуры: при 0 °С изменения активности отсутствуют, при 10 °С наблюдается некоторое увеличение ферментативной активности, при 20 и особенно 37 °С отмечено уменьшение (достоверное при 37 °С) активности протеиназ. При перекрестном сопоставлении результатов (гомогенат при рН 7.4 и гомогенат в присутствии ионов кадмия при рН 5.0) отмечено последовательное увеличение ингибирующего эффекта ионов кадмия на активность протеиназ при повышении температуры. При этом в зоне низких температур, характерных для осенне-зимне-весеннего периода, наблюдается незначительное уменьшение скорости деградации белка. Достоверное снижение скорости процесса протеолиза ($P < 0.05$) происходит лишь при повышении температуры до значений, характерных для летнего периода. Также важно отметить, что с увеличением температуры до 37 °С в обоих вариантах опыта (в присутствии и в отсутствии ионов кадмия) при увеличении значений рН от 7.4 до 8.5 наблюдается отсутствие стимулирующего эффекта. Уменьшение значений рН от 7.4 до 5.0 при температуре 37 °С приводит к усилению ингибирующего эффекта концентрации водородных ионов.

Наиболее значительное изменение уровня общей протеолитической активности слизистой кишечника леща отмечено под влиянием температуры. Так, при физиологических значениях рН (7.4) в зоне температур, близких температуре окружающей среды, и в диапазоне 0—10 °С, и в диапазоне 10—20 °С наблюдается увеличение уровня ферментативной активности в 2.0—2.8 раза. В зоне низких и высоких значений рН диапазон колебания этого показателя шире. В первом случае величина температурного коэффициента Q_{10} колеблется от 1.4 до 3.0, во втором — от 1.5 до 3.5. Также важно отметить различия значений температурного коэффициента в зависимости от рН в зоне высоких температур. Действительно, при рН 7.4 величина отношения $V_{37^\circ}/V_{20^\circ}$ равна 7.5 и 6.3 (в случае «чистого» гомогената и гомогената в присутствии кадмия). При рН 8.5 и 5.0 значения этого коэффициента значительно ниже — 2.8—3.0 для всех вариантов опыта. Эти данные свидетельствуют о том, что и ощелачивание и подкисление среды приводит к значительному изменению t°-функции протеиназ — уменьшению прироста скорости гидролиза субстрата в зоне более высоких температур. Наиболее ярко эти различия проявляются при сопоставлении величин отношения V_{37°/V_{0° , которые в случае гомогената равны 16.5—40.5—16.8, в присутствии кадмия — 12.7—42.9—14.9 соответственно для кислых, нейтральных и щелочных значений рН.

Влияние температуры, pH и кадмия на уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника судака, мкмоль/(г · мин)

Температура, °C	Препарат	pH		
		5.0 (5)	7.4 (7)	8.5 (6)
0	0	0.42±0.09	0.87±0.12	0.86±0.11
	Cd	0.39±0.10	0.63±0.17	0.77±0.11
10	0	0.45±0.18	1.73±0.29	2.11±0.35
	Cd	0.41±0.12	1.68±0.30	2.07±0.28
20	0	0.52±0.16	3.44±0.83	4.50±0.53
	Cd	0.63±0.16	3.25±0.50	3.67±0.70
37	0	1.08±0.26	6.66±0.94	10.29±0.46
	Cd	1.07±0.21	6.32±0.36	9.66±0.74

Данные, полученные при исследовании судака, в значительной мере близки вышеописанным (табл. 3). Ионы кадмия не вызывают достоверных изменений уровня активности протеиназ слизистой кишечника судака ни в одном из вариантов опыта. При увеличении значений pH до 8.5, а также в отсутствии и в присутствии ионов кадмия в большинстве случаев наблюдается подъем уровня ферментативной активности в диапазоне температур 10—37 °C, достоверный лишь при 37 °C ($P < 0.01$). Снижение значений pH до 5.0 приводит к более резкому, чем у леща, уменьшению уровня ферментативной активности. При всех исследованных температурах в обоих вариантах опыта эффект торможения в большинстве случаев достоверен ($P < 0.05$ — $P < 0.001$).

Особое внимание следует обратить на изменение степени влияния температуры на активность протеиназ при разных значениях pH. В обоих вариантах опыта при pH 7.4 и 8.5, как правило, отмечено значительное и достоверное ($P < 0.05$ — $P < 0.001$) увеличение уровня ферментативной активности при увеличении температуры. При этом наибольшие величины температурных коэффициентов отмечены при pH 8.5 (1.8—3.5), несколько меньшие при pH 7.4 (1.9—2.7) и минимальные — при pH 5.0 (1.1—2.1). Величина отношения V_{37°/V_{0° увеличивается по мере уменьшения концентрации водородных ионов (увеличения pH): 2.6—7.7—12.0 и 2.7—10.0—12.5 в случае чистого гомогената и в присутствии кадмия соответственно.

В отличие от вышеописанных видов для окуня в 2 случаях отмечено достоверное уменьшение уровня ферментативной активности в присутствии кадмия — при pH 7.4 и температуре 37 °C ($P < 0.05$), а также при pH 8.5 и температуре 20 °C ($P < 0.01$) (табл. 4). Уменьшение концентрации водородных ионов (увеличение pH), как правило, приводит к последовательному увеличению активности протеиназ, наиболее значительному при сопоставлении активности гомогенатов в зоне кислых и нейтральных величин pH ($P < 0.05$ — $P < 0.001$). В присутствии кадмия достоверное увеличение активности в этой зоне наблюдается лишь при температуре 20 °C ($P < 0.01$). Достоверные различия в уровне ферментативной активности при нейтральных и щелочных значениях pH в большинстве случаев отсутствуют (исключение — активность гомогената при температуре 10 °C, $P < 0.05$). Интересный феномен выявлен при оценке влияния температуры на активность протеиназ при разных значениях pH. В кислой среде наблюдаются минимальные различия в уровне ферментативной активности при всех исследованных температурах, в нейтральной среде — увеличение активности, достоверное при повышении температуры от 10 до 20 и от 20 до 37 °C ($P < 0.001$), в щелочной — относительно равномерное увеличение активности во всем диапазоне исследованных температур ($P < 0.001$).

Влияние температуры, pH и кадмия на уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника окуня, мкмоль/(г · мин)

Температура, °C	Препарат	pH		
		5.0 (5)	7.4 (5)	8.5 (5)
0	0	0.20±0.11	0.82±0.22	0.52±0.21
	Cd	0.37±0.08	0.45±0.19	0.59±0.16
10	0	0.54±0.07	1.15±0.16	1.93±0.19
	Cd	0.78±0.11	1.22±0.25	1.67±0.14
20	0	0.79±0.16	2.70±0.22	3.11±0.19
	Cd	0.91±0.19	2.15±0.31	1.89±0.18
37	0	1.59±0.27	7.89±0.47	8.07±0.74
	Cd	1.93±0.24	5.96±0.61	6.48±0.78

В присутствии кадмия указанная тенденция не наблюдается. Величина отношения V_{37}/V_0 в случае гомогената соответствует 7.6, 9.6 и 15.5, в присутствии кадмия — 5.2, 13.2 и 10.9 для кислых, нейтральных и щелочных значений pH соответственно.

Таким образом, изменение температуры от 20 до 0 °C при pH 7.4 приводит к уменьшению протеолитической активности слизистой кишечника леща, судака и окуня в 5.4, 4.0 и 3.3 раза соответственно. Изменение pH от 7.4 до 5.0 при температуре 20 °C приводит к значительному уменьшению уровня ферментативной активности (в 6.6 и 3.4 раза) лишь у судака и окуня. Однако наиболее значительное уменьшение уровня протеолитической активности по сравнению с характерными для периода интенсивного питания всех исследованных видов рыб (20 °C) наблюдается при сочетанном воздействии исследованных факторов (pH 5.0, 0 °C, в ряде случаев присутствие кадмия). При этом уровень ферментативной активности снижается в 7.7, 8.8 и 7.3 раза у леща, судака и окуня соответственно. В зоне щелочных значений pH этот эффект приблизительно в 2 раза ниже.

Обсуждение

Результаты той части эксперимента, которая позволяет оценивать монофакторные воздействия, в частности влияние температуры, pH или ионов кадмия на активность протеиназ «чистых» гомогенатов, исключительно близки полученным в предыдущих работах. Так, в опытах *in vitro* в отличие от хронических экспериментов (Кузьмина, Голованова, 1992; Sastry, Gupta, 1979; Gupta, Sastry, 1981) ранее не отмечалось достоверного уменьшения активности протеиназ в присутствии ионов кадмия (Голованова и др., 1995). Также подтверждены данные о характере влияния температуры на общую протеолитическую активность слизистой кишечника рыб (Кузьмина, 1990; Уголев, Кузьмина, 1993а). Сведения о воздействии концентрации водородных ионов на активность протеиназ в широком диапазоне pH у исследованных видов рыб отсутствуют. Однако известно о значительном снижении активности различных пищеварительных гидролаз в зоне кислых значений pH (Уголев, Кузьмина, 1993б). Анализ результатов, касающихся бифакторных воздействий, также подтверждает имеющиеся данные об изменении характеристик ферментов по сравнению с монофакторными влияниями (Кузьмина, Неваленный, 1983; Кузьмина, 1984, 1987). При полифакторном воздействии на протеолиз наблюдаются разнонаправленные изменения скорости этого процесса. Прежде всего следует отметить, что характер изменения уровня ферментативной активности в наибольшей степени зависит от температуры и pH инкубационной среды. Действительно, в большинстве случаев ионы кадмия недостоверно ингибируют протеиназы, понижение значений температуры и pH, как правило, приводит

к достоверному торможению, увеличение — к стимуляции общей протеолитической активности. При этом различия в величине температурных коэффициентов и в величине отношения ферментативной активности при разных значениях pH создают широкий спектр характеристик ферментов цепи протеаз под влиянием исследованных факторов. При оценке влияния различных модификаторов обычно рассматриваются эффекты, изменяющие активность гидролаз не менее, чем на 15 %. В наших опытах при pH 7.4 и температуре 20 °C в присутствии кадмия у рыб разных видов активность протеаз снижалась на 6—20 %, при снижении pH от 7.4 до 5.0 и температуре 20 °C — на 15—85 %, при уменьшении температуры от 20 до 0 °C — на 62—82 %, при сочетанном воздействии указанных факторов — на 87—89 %. Из этого вытекает чрезвычайно важный вывод о том, что корректное исследование влияния антропогенных факторов в условиях *in vitro* должно включать воздействие важнейших факторов среды. Анализ механизмов наблюдаемых изменений уровня общей протеолитической активности слизистой оболочки кишечника рыб затруднен, поскольку этот показатель является интегративной характеристикой протеолиза. Как известно, процессы протеолиза на структурах слизистой оболочки кишечника реализуются 2 группами ферментов: 1) адсорбированными из полости кишечника гидролазами панкреатического происхождения (трипсин, химотрипсин, карбоксипептидазы А и В), 2) периферическими и трансмембранными ферментами апикальной мембраны энтероцитов (аминопептидаза и различные дипептидазы). Помимо этого, исключительно важная роль принадлежит энтерокиназе, продуцируемой слизистой оболочкой кишечника и активирующей трипсиноген, который, превращаясь в трипсин, осуществляет начальные этапы каскадного по механизму процесса протеолиза (Уголев, Кузьмина, 1993б). Скорость всего процесса зависит от активности каждого из указанных ферментов. Однако в наибольшей степени интенсивность протеолиза определяется активностью эндогидролаз, находящихся в начале ферментативной цепи, особенно активностью трипсина. Вместе с тем при анализе механизмов воздействия на ферменты неконкурентных ингибиторов большое значение придается конформационным изменениям глобул ферментов (Уголев, Кузьмина, 1993б). Возможность изменения конформации ферментов, в том числе исследованных нами пищеварительных гидролаз, под влиянием различных химических агентов, а также температуры (Noshachka, Somero, 1973; Уголев, Кузьмина, 1993б) исключительно важно для процессов саморегуляции (Уголев, 1972, 1985), которые лежат в основе сложных форм адаптивной регуляции пищеварительной функции.

Заключение

Полученные данные свидетельствуют о том, что ионы кадмия, как правило, у всех исследованных видов рыб достоверно уменьшают уровень общей протеолитической активности слизистой кишечника. При увеличении значений pH от 7.4 до 8.5 уровень ферментативной активности слизистой в большинстве вариантов опыта увеличивается. Снижение значений pH, напротив, вызывает эффект торможения процесса протеолиза, особенно значительно выраженного у окуня и судака. Увеличение температуры усиливает стимулирующее действие высоких значений pH и уменьшает ингибиторный эффект низких pH. Наибольшее влияние температуры на процесс протеолиза у окуня и судака наблюдается при щелочных значениях pH, у леща — при нейтральных. В наибольшей степени интенсивность процесса протеолиза по сравнению с таковой при температуре 20 °C и при нейтральных значениях pH уменьшается при сочетанном воздействии низкой температуры (в диапазоне 0—10 °C), кислых значений pH и ионов кадмия, особенно у судака.

- Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. Пищеварение и гомеостаз. М., 1986.
- Голованова И.Л., Гобжелан Т.Е., Кузьмина В.В., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М. Влияние кадмия и дихлофоса на активность карбогидраз и протеаз кишечника пресноводных костистых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера. Петрозаводск, 1995.
- (Голованова И.Л., Чуйко Г.М., Павлов Д.Ф.) Golovanova I.L., Chuiko G.M., Pavlov D.F. Effects of cadmium, parathalene and DDVP on gut carbohydrases activity in bream (*Abramis brama* L.) and mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1994. Vol. 52, N 3.
- Кузьмина В.В. Влияние температуры на pH-функцию фосфатаз, функционирующих в кишечнике рыб // Вопр.ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 1.
- Кузьмина В.В. Температурные адаптации ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у пресноводных костистых рыб // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6.
- Кузьмина В.В. Регуляторные свойства ферментов, обеспечивающих процессы мембранного пищеварения у рыб // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 6.
- Кузьмина В.В. Влияние температуры на уровень общей протеолитической активности пищеварительного тракта у костистых рыб // Вопр.ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 4.
- Кузьмина В.В. Влияние грунта на начальные этапы ассимиляции пищи у русского осетра и стерляди // Докл. РАН. 1992. Т. 326, № 4.
- Кузьмина В.В. Влияние грунта на активность некоторых ферментов пищеварительного тракта рыб // Экология. 1994. № 5.
- Кузьмина В.В., Голованова И.Л. Влияние некоторых антропогенных факторов на пищеварительные гидролазы тилляпии // Матер. 8-й науч. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Петрозаводск, 1992.
- Кузьмина В.В., Егорова С.Д. Морфофизиологическая характеристика щуки и леща на ранних этапах онтогенеза (размерно-весовой рост, содержание белка и активность протеаз) / ИБВВ АН СССР. 1988. 44 с. Деп. в ВИНТИ. 14.01.1988. № 319-В 88 деп.
- Кузьмина В.В., Морозова Е.Н. Влияние температуры на активность α -амилазы у пресноводных костистых рыб // Вопр.ихтиологии. 1977. Т.17, вып.5.
- Кузьмина В.В., Неваленный А.Н. Влияние концентрации водородных ионов на активность карбогидраз пищеварительного тракта рыб // Вопр.ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 3.
- Уголев А.М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., 1972.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985.
- (Уголев А.М., Кузьмина В.В.) Ugolev A.M., Kuz'mina V.V. Membrane hydrolases of fish enterocytes. Temperature adaptation // Comp. Biochem and Physiol. 1993a. Vol. 106B, N 2.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993б.
- Хаблюк В.В., Проскуряков Т.М. Особенности пищеварительных ферментов карпа. М., 1983. 15 с. Деп. в ВИНТИ. 23.03.83. № 1774-83.
- Щербаков Г.Г. Сравнительно-физиологическое исследование пристеночного (мембранного) пищеварения у кур, рыб и млекопитающих: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969.
- Anson M. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin // J. Gen. Physiol. 1938. Vol. 22, N 1.
- Barrington E.J.W. The alimentary canal and digestion // The Physiology of Fishes. New York, 1957. Vol. 1.
- Chiu Y.N., Benitez L.V. Studies on the carbohydrases in the digestive tract of the milkfish *Chanos chanos* // Mar.Biol. 1981. Vol. 61, N 2—3.
- Gupta P.K., Sastry K.V. Effect of mercuric chloride on enzyme activities in the digestive system and chemical composition of liver and muscles of the catfish, *Heteropneustes fossilis* // Ecotoxicol. and Environ. Safety. 1981. Vol. 5, N 4.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia etc., 1973.
- Kaláč I. Studies on herring (*Clupea harengus* L.) and capelin (*Mallotus villosus* L.). Pyloric caeca proteases: partial purification, separation and identification of proteases // Biologia. 1978. Vol. 33, N 6.
- Sastry K.V., Gupta P.K. The effect of cadmium on the digestive system of the teleost fish, *Heteropneustes fossilis* // Environ.Res. 1979. Vol. 19.
- Thomas J.E. Organ system in adaptation. The digestive system // Handb.physiology. Washington, 1964. Sec. 4, Ch. 12.
- Ushiyama H., Fugimori T., Schibata T., Yashimura K. Studies on carbohydrases in the pyloric caeca of the salmon, *Oncorhynchus keta* // Bull.Fac.Fish. Hokkaido Univ. 1965. Vol. 16, N 3.

УДК 597.08 : 591.1.5 : 612.3 : 612 : 0.15.349

АНАЛИЗ МОНО-, БИ- И ПОЛИФАКТОРНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ, pH И КАДМИЯ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ КАРБОГИДРАЗЫ РЫБ

© 1997 И.Л. Голованова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Проведен анализ моно-, би- и полифакторного воздействия температуры, pH и тяжелого металла кадмия на общую амилолитическую активность и активность сахаразы в слизистой кишечника рыб, различающихся по типу питания. Установлено, что при монофакторном воздействии температура 0 °C и pH 5.0, а при бифакторном воздействии — их сочетание вызывают наибольшее снижение активности карбогидраз. Кадмий (50 мг/л) достоверно уменьшает ферментативную активность лишь в зоне оптимальных значений pH у исследованных видов рыб. При полифакторном воздействии сочетание температуры 0 °C, pH 5.0 и кадмия (50 мг/л) вызывает максимальное снижение активности ферментов (в 3 раза у окуня и судака, в 4—7 — у синца и леща).

Ключевые слова: рыбы, кишечник, общая амилолитическая активность, активность сахаразы, температура, pH, кадмий.

Mono-, bi- and polyfactor influence of temperature, pH and heavy metal cadmium on total amylolytic and sucrase activity in intestinal mucosa of fish species with different type of feeding has been studied. Decrease of carbohydrase activity under temperature 0 °C or pH 5.0, and their combination were the highest. Cadmium (50 mg Cd/l) significantly decreases the enzyme activities in all fish studied at pH optimum only. The maximal decrease enzyme activity (in 3 times for perch and zander and in 4—7 times for blue bream and bream) under polyfactor effect temperature 0 °C, pH 5.0, cadmium (50 mg Cd/l) has been found.

Key words: fishes, intestine, total amylolytic activity, sucrase activity, temperature, pH, cadmium.

Введение

Эффективность функционирования пищеварительной системы рыб в значительной мере зависит от интенсивности гидролиза нутриентов. В условиях усиливающегося антропогенного воздействия на водные экосистемы актуальным является исследование влияния различных факторов на активность карбогидраз, обеспечивающих начальные этапы ассимиляции углеводов у массовых видов рыб.

В течение последних лет получен целый ряд данных, касающихся моно- и бифакторного влияния температуры и pH на активность пищеварительных ферментов рыб (Кузьмина, Голованова, 1980; Кузьмина, Неваленный, 1983; Кузьмина, 1985, 1990; Пономарев, 1991; Уголев, Кузьмина, 1993а). Число исследований, касающихся влияния различных токсических веществ на эффективность функционирования пищеварительной системы рыб, ограничено (Голованова и др., 1994; Sastry, Gupta, 1980; Gupta, Sastry, 1981; Gill et al., 1991). Практически отсутствуют работы, в которых проводился анализ полифакторного воздействия температуры, pH и загрязняющих веществ на процессы гидролиза нутриентов в кишечнике рыб.

Цель работы состояла в изучении моно-, би- и полифакторного воздействия температуры, pH и тяжелого металла кадмия (Cd) на общую амилолитическую активность и активность сахаразы в слизистой кишечника пресноводных рыб.

Материал и методика

Работа выполнена в весенне-летний период 1994—1995 гг. на 4 видах рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище: леще *Abramis brama* L. (масса

(760 ± 24) г), синца *Abramis ballerus* ((294 ± 6) г), окуне *Perca fluviatilis* L. ((52 ± 3) г) и судаке *Stizostedion lucioperca* L. ((1600 ± 40) г).

Сразу после поимки рыб забивали, извлекали кишечник и готовили гомогенаты слизистой (индивидуально для каждой особи), используя охлажденный до $0-2^{\circ}\text{C}$ раствор Рингера для холодокровных. Субстраты (крахмал 18 г/л и сахароза 50 ммоль) и раствор токсиканта (CdSO_4 , номинальная концентрация 50 мг/л по общему кадмию) также готовили на растворе Рингера.

Гомогенаты инкубировали с кадмием (или эквивалентным количеством раствора Рингера) в течение 60 мин при температуре 0, 10 или 20°C при различных значениях pH: 5.0, 7.4 или 8.5. Затем добавляли соответствующие субстраты и инкубировали еще 30 мин при тех же значениях температуры и pH. Общую амилолитическую активность (преимущественно активность α -амилазы, Н.Ф.3.2.1.1; γ -амилазы, Н.Ф.3.2.1.3; ферментов группы мальтаз, Н.Ф.3.2.1.20) и активность сахаразы, Н.Ф.3.2.1.48, определяли по приросту количества гексоз за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы слизистой (ммоль/(г · мин)) методом Нельсона (Nelson, 1944) в модификации Уголева, Иезуитовой (Уголев, Иезуитова, 1969).

Результаты обрабатывали статистически с использованием критерия Стьюдента (Bailey, 1962).

Результаты

Максимальные значения общей амилолитической активности в кишечнике леща и синца отмечены при температуре 20°C и pH 7.4 (эти условия использовали как стандартные) (табл. 1). В присутствии кадмия активность ферментов достоверно снижается у самок леща на 23 %, у самцов на 7 % при температуре 10°C , у синца — на 11 % при температуре 20°C ($P < 0.05$). Снижение температуры с 20 до 0°C вызывает уменьшение ферментативной активности приблизительно в 3—4 раза. В зоне щелочных и особенно кислых значений pH снижение температуры в меньшей степени влияет на ферментативную активность, а кадмий практически не изменяет ее. Снижение pH от 7.4 до 5.0 при температуре 20°C вызывает уменьшение общей амилолитической активности у синца в 2 раза, у самцов и самок леща — в 2.6 и 3.8 раза соответственно. При более низкой температуре, а также при увеличении pH до 8.5 эти изменения менее выражены.

При бифакторном воздействии температуры и pH тормозящий эффект усиливается, особенно в зоне кислых pH, в зоне щелочных — только у самок леща. Так, уровень общей амилолитической активности при температуре 0°C и pH 5.0 ниже максимального (при 20°C , pH 7.4) у самок леща в 7 раз, у синца и самцов леща — в 4 раза. При бифакторном воздействии температуры и кадмия, а также pH и кадмия наблюдаемые эффекты близки таковым при воздействии отдельных факторов, за исключением леща, у которого отмечено более значительное снижение общей амилолитической активности при комплексном воздействии температуры 10°C и кадмия в зоне нейтральных значений pH.

При анализе полифакторного воздействия температуры, pH и кадмия установлено, что максимальное снижение общей амилолитической активности наблюдается при сочетании температуры 0°C , pH 5.0 и кадмия: у самок леща на 87, у самцов на 76, у синца — на 71 %. При воздействии температуры 0°C , pH 8.5 и кадмия активность ферментов у исследованных видов рыб снижается на 68—76 % по сравнению с таковой при стандартных условиях.

Уровень общей амилолитической активности при стандартных условиях (20°C , pH 7.4) в слизистой кишечника окуня в 6 раз выше, чем у судака (табл. 2). Снижение температуры до 0°C уменьшает ферментативную активность в 1.5—2.0 раза у обоих видов рыб. Сдвиг pH в кислую сторону снижает активность ферментов приблизительно в 2 раза, в щелочную — несколько повышает ее. В

**Влияние температуры, рН и кадмия на общую амилолитическую активность
в слизистой кишечника леща и суда, мкмоль/(г · мин)**

Вид	Концент- рация Cd, мг/л	Темпера- тура, °С	рН		
			5.0	7.4	8.5
Лещ ♀ (5)	0	0	1.38±0.09	2.55±0.17	2.12±0.07
	50	0	1.30±0.15	2.37±0.20	2.28±0.22
	0	10	1.61±0.16	4.60±0.21	3.68±0.33
	50	10	1.59±0.15	3.57±0.29*	3.24±0.23
	0	20	2.51±0.26	9.62±0.63	7.10±0.58
	50	20	2.52±0.25	8.00±0.59	6.34±0.40
Лещ ♂ (5)	0	0	1.83±0.19	2.68±0.12	2.36±0.17
	50	0	1.69±0.20	2.67±0.09	2.31±0.17
	0	10	2.27±0.20	4.01±0.09	3.61±0.36
	50	10	2.15±0.17	3.73±0.04*	3.47±0.28
	0	20	2.79±0.28	7.14±0.75	7.13±0.35
	50	20	2.64±0.28	5.88±0.75	6.37±0.25
Синец (5)	0	0	1.26±0.06	1.52±0.06	1.47±0.08
	50	0	1.29±0.02	1.62±0.05	1.33±0.06
	0	10	1.43±0.05	2.38±0.01	2.20±0.10
	50	10	1.41±0.08	2.47±0.04	2.17±0.04
	0	20	2.17±0.05	4.44±0.09	3.80±0.09
	50	20	2.10±0.03	3.96±0.07*	3.63±0.07

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 в скобках указано количество исследованных рыб, * — статистически значимые различия в присутствии кадмия по сравнению с контролем (0 мг/л).

присутствии кадмия общая амилолитическая активность достоверно снижается лишь при рН 8.5: у окуня на 14 (20 °С), у судака на 25 (20 °С) и 22 % (10 °С), ($P < 0.05$).

При анализе комплексного влияния 2 факторов установлено, что сочетание температуры 0 °С и рН 5.0 вызывает снижение уровня общей амилолитической активности в 3 раза у обоих видов рыб. Бифакторный эффект температуры и

Таблица 2

**Влияние температуры, рН и кадмия на общую амилолитическую активность
в слизистой кишечника окуня и судака, мкмоль/(г · мин)**

Вид	Концент- рация Cd, мг/л	Темпера- тура, °С	рН		
			5.0	7.4	8.5
Окунь (5)	0	0	1.42±0.07	1.91±0.02	2.18±0.11
	50	0	1.46±0.02	1.89±0.06	2.08±0.04
	0	10	1.67±0.03	2.81±0.07	3.31±0.09
	50	10	1.69±0.02	2.75±0.10	3.13±0.12
	0	20	2.09±0.06	3.67±0.15	4.52±0.14
	50	20	1.91±0.06	3.40±0.05	3.89±0.11*
Судак (7)	0	0	0.20±0.01	0.34±0.03	0.35±0.03
	50	0	0.17±0.01	0.32±0.03	0.28±0.04
	0	10	0.22±0.02	0.43±0.03	0.49±0.04
	50	10	0.21±0.02	0.42±0.05	0.38±0.01*
	0	20	0.30±0.02	0.62±0.05	0.65±0.05
	50	20	0.28±0.02	0.59±0.07	0.49±0.06*

Влияние температуры, pH и кадмия на активность сахаразы
в слизистой кишечника леща и судака, мкмоль/(г · мин)

Вид	Концент- рация Cd, мг/л	Темпера- тура, °C	pH		
			5.0	7.4	8.5
Лещ ♀ (5)	0	0	0.37±0.03	0.55±0.07	0.40±0.04
	50		0.37±0.05	0.54±0.06	0.33±0.05
	0	10	0.53±0.05	0.83±0.04	0.49±0.05
	50		0.52±0.05	0.66±0.03*	0.40±0.03
	0	20	0.63±0.05	0.99±0.05	0.72±0.03
	50		0.63±0.05	0.82±0.05*	0.61±0.03*
Лещ ♂ (5)	0	0	0.48±0.06	0.56±0.08	0.37±0.03
	50		0.44±0.04	0.50±0.06	0.38±0.05
	0	10	0.59±0.08	0.63±0.03	0.45±0.05
	50		0.56±0.06	0.57±0.05	0.42±0.05
	0	20	0.69±0.12	0.90±0.08	0.61±0.05
	50		0.66±0.08	0.86±0.06	0.56±0.06
Судак (7)	0	0	0.12±0.01	0.18±0.02	0.21±0.04
	50		0.12±0.01	0.22±0.02	0.22±0.04
	0	10	0.14±0.01	0.22±0.02	0.27±0.03
	50		0.13±0.01	0.25±0.01	0.24±0.04
	0	20	0.16±0.01	0.29±0.02	0.32±0.02
	50		0.16±0.02	0.29±0.02	0.23±0.04*

кадмия практически не отличается от монофакторного эффекта температуры во всем диапазоне исследованных значений pH: ферментативная активность снижается в 1.5—2.0 раза по сравнению с таковой при температуре 20 °C. При бифакторном воздействии pH 5.0 и кадмия активность ферментов снижается в 1.5—2.0 раза, при сочетании pH 8.5 и кадмия — практически не изменяется по сравнению с отмеченной при стандартных условиях.

Анализ полифакторного воздействия показал, что при температуре 0 °C, pH 5.0 и кадмия общая амилолитическая активность снижается в 2.6—3.0 раза, при температуре 0 °C, pH 8.5 и кадмии — в 2 раза по сравнению с таковой при стандартных условиях у обоих видов рыб. Однако как в первом, так и во втором случае доминирующим оказывается бифакторное воздействие температуры и pH.

Активность сахаразы в кишечнике леща более чем в 3 раза превышает таковую у судака при стандартных условиях (pH 7.4, 20 °C) (табл. 3). Снижение температуры до 0 °C или сдвиг pH в кислую сторону уменьшает ферментативную активность в 1.5—2.0 раза у обоих видов рыб. Щелочные значения pH снижают активность ферментов у леща в 1.5 раза, у судака — несколько повышают ее. Активность сахаразы в присутствии кадмия снижается у судака на 28 (pH 8.5, 20 °C), у самок леща — на 15 (pH 8.5, 20 °C) и 20 % (pH 7.4, 10 и 20 °C), ($P < 0.05$). У самцов леща достоверных изменений активности ферментов в присутствии кадмия не обнаружено.

Бифакторное воздействие температуры 0 °C и pH 5.0 или 0 °C и pH 8.5 снижает активность сахаразы в 1.4—2.8 раза. Сочетание температуры 0 °C и кадмия вызывает снижение ферментативной активности у самок леща в 2 раза, у судака и самцов леща — в 1.5 раза при всех исследованных значениях pH. Активность сахаразы при воздействии щелочных pH и кадмия у судака практически не меняется, у леща — снижается в 1.5—2.0 раза. Комплексное воздействие pH 5.0 и кадмия уменьшает активность сахаразы у судака в 2 раза, у леща — не более, чем в 1.6 раза по сравнению с таковой при стандартных условиях.

При анализе полифакторного воздействия температуры, pH и кадмия установлено снижение активности сахаразы в 2.7, 2.4 и 2 раза у самок леща, судака и самцов леща соответственно. При сочетании температуры 0 °С, pH 8.5 и кадмия ферментативная активность уменьшается у леща в 2.4—2.8 раза, у судака — в 1.4 раза по сравнению с отмеченной при температуре 20 °С, pH 7.4.

Обсуждение

Полученные в работе данные о монофакторном влиянии температуры, pH или кадмия на активность карбогидраз слизистой кишечника рыб хорошо согласуются с результатами выполненных ранее исследований (Кузьмина, Голованова, 1983; Кузьмина, Неваленный, 1983; Кузьмина, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993б; Голованова и др., 1994). В зоне оптимальных значений pH, установленных нами ранее — pH 7.4 для «мирных» и pH 8.0 для хищных рыб (Кузьмина, Голованова, 1980), при температуре 20 °С отмечен максимальный уровень активности кишечных карбогидраз. Уменьшение температуры с 20 до 0 °С приводит к снижению общей амилолитической активности в 3—4 раза у «мирных» (лещ, синец) и в 2 раза у хищных (окунь, судак) рыб. Активность сахаразы, маркерного фермента мембранного пищеварения у исследованных видов снижается в меньшей степени — в 1.5—2.0 раза. Изменение pH среды до 5.0 вызывает снижение активности карбогидраз при температуре 20 °С в 2—4 раза, сахаразы — в 1.5—2.0 раза по сравнению с максимальным уровнем. Низкие температуры снижают отрицательное воздействие кислых pH на ферментативную активность. Аналогичная закономерность была отмечена ранее при исследовании α -амилазы, мальтазы и инвертазы в слизистой кишечника плотвы, щуки и леща (Кузьмина, Неваленный, 1983). Кроме того, снижение температуры с 20 до 0 °С в зоне кислых значений pH в меньшей степени изменяет общую амилолитическую активность и активность сахаразы, чем в зоне оптимумов pH, как у «мирных», так и у хищных рыб. Для щелочной фосфатазы у тех же видов рыб была отмечена обратная зависимость: уменьшение температуры приводило к значительному уменьшению ферментативной активности при физиологических значениях pH и в меньшей степени влияло на активность ферментов в зоне оптимумов pH (Кузьмина, 1984).

Результаты работ по влиянию кадмия на активность пищеварительных карбогидраз демонстрируют зависимость эффекта от вида рыб и условий эксперимента. Так, в хронических опытах кадмий (6.8 мг/л) в течение 30 сут не изменял активность амилазы и мальтазы в кишечнике мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* (Sastry, Gupta, 1979), в то же время общая амилолитическая активность в кишечнике мозамбикской тилпии *Oreochromis mossambicus* Peters в присутствии кадмия (5.0 мг Cd/л) на 60-е сутки эксперимента снижалась на 65 % от контроля (Голованова и др., 1994). В экспериментах *in vitro* (pH 7.4, 20 °С) при исследовании 12 видов пресноводных рыб, относящихся по типу питания к разным экологическим группам, нами было показано достоверное уменьшение общей амилолитической активности в присутствии кадмия (50 мг/л) у налима *Lota lota*, карася *Carassius auratus* и карпа *Cyprinus carpio* на 23—29 % от контроля, активность сахаразы снижалась на 33 % ($P < 0.05$) лишь у синца (Голованова и др., 1995). У молоди леща и у тилпии кадмий в той же концентрации снижал активность карбогидраз на 18 и 24 % соответственно, и даже более низкие концентрации (0.5—25 мг Cd/л) этого металла вызывали достоверное уменьшение общей амилолитической активности, особенно у тилпии (Голованова и др., 1994). В настоящей работе было показано, что *in vitro* кадмий (50 мг/л) снижает карбогидразную активность при температуре 10—20 °С и лишь в зоне щелочных значений pH у хищных и в зоне нейтральных значений pH у «мирных» рыб.

Полученные нами данные о возрастании токсичности кадмия с увеличением температуры хорошо согласуются с результатами Эйслера (Eisler, 1971), показавшего, что токсичность кадмия для фундулюса *Fundulus heteroclitus* в 1.7—3.0 раза

выше при температуре 20 °С, чем при температуре 5 °С. В то же время необходимо отметить, что усиление тормозящего эффекта при комплексном воздействии низкой температуры и кадмия наблюдается лишь в зоне оптимальных значений рН для каждого исследованного вида рыб. Бифакторный эффект кадмия и кислых рН практически не отличается от такового при монофакторном воздействии рН, т.е. токсичность кадмия снижается при увеличении кислотности среды. Аналогичная закономерность была отмечена ранее у фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Gardner, Yevich, 1969) и личинок медаки *Oryzias latipes* (Nakagawa, Ishio, 1989). Наибольший тормозящий эффект бифакторного воздействия получен при сочетании температуры 0 °С и рН 5.0 у всех исследованных видов рыб, особенно у самок леща — общая амилолитическая активность снизилась в 7 раз по сравнению с таковой при стандартных условиях (рН 7.4, 20 °С). При этом комплексное влияние температуры и рН не является простой суммой реакций на отдельные факторы, а наблюдается значительное усиление тормозящего эффекта.

Полифакторный анализ воздействия показал, что максимальное уменьшение активности исследованных карбогидраз наблюдается при комплексном воздействии низкой температуры (0 °С), кислых значений рН (5.0) и в присутствии кадмия (50 мг/л). Сочетание температуры 0 °С, щелочных значений рН (8.5) и кадмия в меньшей степени снижает активность пищеварительных карбогидраз как у «мирных», так и хищных рыб. Однако как в первом, так и во втором случае доминирующим является комплексное воздействие лишь 2 факторов — низкой температуры и рН, вклад кадмия в наблюдаемые эффекты ничтожно мал.

Сопоставление моно-, би- и полифакторного воздействия температуры, рН и кадмия на активность кишечных карбогидраз у самок и самцов леща позволило выявить более значительные изменения у первых по сравнению со вторыми. Так, температура 0 °С или рН 5.0 снижают общую амилолитическую активность в 4 раза у самок и в 3 раза у самцов, кадмий (50 мг/л) — на 23 и 9 % у тех и других соответственно. Бифакторное воздействие температуры 0 °С и рН 5.0 уменьшает активность карбогидраз в 7 и 4 раза, температуры 0 °С и рН 8.5 — в 4.5 и 3 раза у самцов и самок соответственно. Однако чтобы говорить о достоверных половых различиях, необходимо значительно увеличить число исследованных рыб.

Заключение

Таким образом, низкая температура и кислые значения рН при монофакторном воздействии, а также их сочетание при бифакторном вызывают наибольшее снижение активности карбогидраз в большей степени у «мирных» рыб. Снижение ферментативной активности при полифакторном воздействии температуры, рН и кадмия в подавляющем большинстве случаев полностью обусловлено комплексным воздействием температуры и рН у всех исследованных видов рыб. Кадмий, как правило, вызывает уменьшение активности карбогидраз лишь в зоне оптимальных значений рН и при температуре выше 0 °С.

Автор приносит глубокую благодарность В.В. Кузьминой, на протяжении ряда лет руководящей циклом исследований по физиологии пищеварения рыб, а также Г.М. Чуйко за ценные рекомендации при постановке токсикологической части работы.

- Голованова И.Л., Гобжелли Т.Е., Кузьмина В.В. и др. Влияние кадмия и дихлофоса на активность карбогидраз и протеаз кишечника пресноводных костистых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995.
- (Голованова И.Л., Чуйко Г.М., Павлов Д.Ф.) *Golovanova I.L., Chuiiko G.M., Pavlov D.F.* Effects of cadmium, naphthalene and DDVP on gut carbohydrases activity in bream (*Abramis brama* L.) and mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1994. Vol. 52, N 3.
- Кузьмина В.В. Влияние температуры на pH-функцию фосфатаз, функционирующих в кишечнике рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1984. Т. 24, вып. 1.
- Кузьмина В.В. Температурные адаптации ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у пресноводных костистых рыб // *Журн. общ. биол.* 1985. Т. 46.
- Кузьмина В.В. Влияние температуры на уровень общей протеолитической активности пищеварительного тракта у некоторых видов пресноводных костистых рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1990. Т. 30, вып. 4.
- Кузьмина В.В., Голованова И.Л. Влияние pH на амилолитическую активность слизистой кишечника некоторых видов пресноводных костистых рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1980. Т. 20, вып. 3.
- Кузьмина В.В., Голованова И.Л. Влияние температуры на кинетические характеристики карбогидраз, осуществляющих мембранное пищеварение у рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1983. Т. 23, вып. 1.
- Кузьмина В.В., Неваленный А.Н. Влияние концентрации водородных ионов на активность карбогидраз пищеварительного тракта рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1983. Т. 23, вып. 3.
- Пономарев В.И. Влияние температуры на общую амилолитическую активность слизистой кишечника некоторых видов рыб бассейна р. Печора // *Вопр. ихтиологии.* 1991.
- Уголев А.М., Незуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // *Исследования пищеварительного аппарата у человека.* Л., 1969.
- (Уголев А.М., Кузьмина В.В.) *Ugolev A.M., Kuz'mina V.V.* Membrane hydrolases of fish enterocytes. Temperature adaptations // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1993a. Vol. 106B, N 2.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993б.
- (Bailey H.T.J.) Бейли Н. Статистические методы в биологии. М., 1962.
- Eisler R. Cadmium poisoning in *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Cyprinodontidae) and other marine organisms // *J. Fish. Res. Board Canada.* 1971. Vol. 28, N 9.
- Gardner G.R., Yevich P.P. Toxicological effects of cadmium on *Fundulus heteroclitus* under various pH, oxygen salinity and temperature regimes // *Amer. Zool.* 1969. Vol. 9, N 4.
- Gill T.S., Tawari H., Pande J. In vivo and in vitro effects of cadmium on selected enzymes in different organs of the fish *Barbus conchionius* Ham. (Rosy barb) // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1991. Vol. 100C, N 3.
- Gupta P.K., Sastry K.V. Effect of mercuric chloride on enzyme activities in the digestive system and chemical composition of liver and muscles of the catfish, *Heteropneustes fossilis* // *Ecotoxicol. and Environ. Safety.* 1991. Vol. 5, N 4.
- Nakagawa H., Ishio S. Effect of water pH on toxicity and acclimation to cadmium eggs and larvae of *Oryzias latipes* // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1989. Vol. 55, N 2.
- Nelson N.J.A. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose // *J. Biol. Chem.* 1944. Vol. 153.
- Sastry R.V., Gupta P.K. The effect of cadmium on the digestive system of the teleost fish, *Heteropneustes fossilis* // *Environ. Res.* 1979. Vol. 19.
- Sastry K.V., Gupta P.K. Changes in the activities of some digestive enzymes of *Channa punctatus*, exposed chronically to mercuric chloride // *J. Environ. Sci. and Health.* 1980. Vol. 15B, N 1.

УДК 597.554.3—181

УЛЬТРАСТРУКТУРА ИММУНОКОМПЕТЕНТНЫХ КЛЕТОК
ПОЧЕК РЫБ СЕМ. CYPRINIDAE

© 1997 Л.В. Балабанова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

Рассмотрено тонкое строение иммунокомпетентных клеток почек 8 видов карповых рыб — плотвы *Rutilus rutilus* (L.), язя *Leuciscus idus* (L.), жереха *Aspius aspius* (L.), леща *Abramis brama* (L.), синца *Abramis ballerus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.), карася *Carassius carassius* (L.) и чехони *Pelecus cultratus* (L.). Показано, что основные клетки иммунной системы — лимфоциты и плазматические клетки, а также макрофаги не имеют каких-либо видовых особенностей в тонком строении, незначительно различаясь лишь размерами. У всех 8 видов рыб выявлено 2 типа гранулоцитов. Некоторые различия наблюдались в форме ядра и строении специфических гранул гранулоцитов I типа. Гранулоциты II типа у всех видов рыб имели сходное строение, их специфические гранулы крупного размера, округлой формы, однородной электронной плотности.

Ключевые слова: карповые рыбы, почки, иммунокомпетентные клетки, тонкое строение.

Immunocompetent cells in head kidney of 8 fish species of family Cyprinidae were examined for their fine structure. It has been showed that basic cells of immune system — lymphocytes and plasma cells as well as macrophages have not any specific peculiarities in fine structure, they are distinguished only by size. In all fish two granulocyte types were apparent, one with granules containing rod-like inclusions (granulocyte I) and the other with large spherical granules of uniform electron-dense (granulocyte II). Granulocytes I have some differences in a form of nucleus and in a form and structure of granules. Granulocytes II have a similar structure in all fish.

Key words: Cyprinidae, kidney, immunocompetent cells, fine structure.

Введение

В последние годы возрос интерес к сравнительно-иммунологическим исследованиям, в частности к изучению иммунной системы, составляющих ее органов и клеток у рыб. У отдельных видов рыб исследована ультраструктура клеток, принимающих участие в защитных реакциях организма против чужеродных веществ, — лимфоидных клеток почек и лейкоцитов крови (Ferguson, 1976; Zapata, 1981; Fänge, 1984). У рыб сем. Cyprinidae изучена ультраструктура лейкоцитов крови карпа *Cyprinus carpio* L. (Хамидов и др., 1972; Bielek, 1980; Cepini, 1984), карася *Carassius auratus* (L.) (Weinreb, 1963; Fujimaki, Igoda, 1990), лимфоидных клеток плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и пескаря *Gobio gobio* (L.) (Zapata, 1981). Между тем это одно из многочисленных семейств костистых рыб, и его многообразие нужно иметь в виду, делая выводы об особенностях строения клеток их иммунной системы. Основные иммунокомпетентные клетки — лимфоциты и плазматические клетки, кроме того, для осуществления иммунных реакций необходимы макрофаги и гранулоциты (Маянский, Маянский, 1983; Cooper, 1980).

Материал и методика

В данной работе исследовали тонкое строение лимфоцитов, плазматических клеток, макрофагов и гранулоцитов головного отдела почек 8 видов рыб сем. карповых: плотвы *Rutilus rutilus* (L.), язя *Leuciscus idus* (L.), жереха *Aspius aspius* (L.), леща *Abramis brama* (L.), синца *Abramis ballerus* (L.), густеры *Blicca bjoerkna* (L.), карася *Carassius carassius* (L.), чехони *Pelecus cultratus* (L.). Для исследования иммунокомпетентных клеток выбран головной отдел почек, так как у костистых

рыб это один из основных органов, где происходит лимфо- и гранулопозез, сходный функционально, по некоторым данным, с костным мозгом млекопитающих (Cannon 1951; Zapata, 1979).

Фиксацию и последующую обработку материала проводили по методике описанной нами ранее (Балабанова, Заботкина, 1988). Окрашенные и отконтрастированные уранил-ацетатом и цитратом свинца срезы просматривали в электронном микроскопе JEM-100C при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Результаты и обсуждение

Центральная клетка иммунной системы всех позвоночных животных — лимфоцит (Cooper, 1980; Петров, 1983). Лимфоциты рыб ряд авторов (Хамидов и др., 1972; Barber et al., 1981; Breazile et al., 1982) разделяют на малые и большие, хотя они, по-видимому, представляют собой различные функциональные состояния клеток одной популяции и отличить их бывает трудно (Ellis, 1977; Roubal, 1986).

Одной из отличительных черт малых лимфоцитов являются малые размеры: у млекопитающих 7—8 мкм (Ham, Cogmask, 1983), у рыб 3—5 мкм (Cannon et al., 1980, Breazile et al., 1982). Из всех изученных нами клеток рыб размеры малых лимфоцитов были наименьшими (см. таблицу). Наиболее крупными они были у обыкновенного карася *C. carassius*. Основную часть клетки малых лимфоцитов занимает ядро, содержащее большое количество конденсированного гетерохроматина. Цитоплазма представлена узким кольцом, из органоидов в ней есть свободные рибосомы, несколько крупных митохондрий и гранулы типа лизосом (рис. 1, а).

Большие лимфоциты отличаются от малых большими размерами, у млекопитающих около 12 мкм (Ham, Cogmask, 1983), у рыб до 8 мкм (Barber et al., 1981). Наиболее крупными являются большие лимфоциты карася (см. таблицу). У больших лимфоцитов рыб меньшее, чем у малых, ядерно-цитоплазматическое отношение и менее плотные скопления гетерохроматина в ядре (рис. 1, б).

У всех исследованных видов рыб плазматические клетки имеют эксцентрично расположенное ядро, большая часть гетерохроматина сконцентрирована по его периферии. Почти вся цитоплазма клеток заполнена гранулярным эндоплазматическим ретикуломом — *гэр* (рис. 1, в). У разных видов рыб эти клетки несколько различаются размерами (см. таблицу).

Макрофаги — наиболее крупные клетки из всех исследованных (см. таблицу). Ядро расположено эксцентрично, гетерохроматин в нем слабо конденсирован, хорошо выражено ядрышко. В цитоплазме содержится фагоцитированный материал, часто целые разрушающиеся клетки и электронно-плотные гранулы типа лизосом (рис. 1, г).

Описанные выше типы клеток имеют сходное тонкое строение у изученных нами и у других видов рыб — карпа, угря *Anguilla anguilla* (L.), пескаря, камбалы *Pleuronectes platessa* (L.), ледяной рыбы *Chaenoccephalus aceratus* Lönnberg, канального сомика *Ictalurus punctatus* (Хамидов и др., 1972; Ferguson, 1976; Kreutzmann, 1977; Cannon et al., 1980; Barber et al., 1981; Zapata, 1981), а также млекопитающих (Терентьева, Шишканова, 1972; Ham, Cogmask, 1983). Полного соответствия гранулоцитов разных видов рыб и млекопитающих нет. Прежде всего отмечается различие в количестве типов гранулоцитов. У карпа при электронномикроскопическом исследовании отмечают 3 типа гранулоцитов, по аналогии с млекопитающими они названы нейтрофилами, эозинофилами и базофилами (Хамидов и др., 1972; Балабанова, Заботкина, 1988; Bielek, 1980; Cenini, 1984). У других костистых рыб могут быть 2 типа гранулоцитов, как, например, у ледяной рыбы (Barber et al., 1981), или даже 1 тип, как у камбалы (Ferguson, 1976) и кошачьего сомика (Cannon et al., 1980). У всех представленных в данной работе видов рыб было обнаружено 2 типа гранулоцитов — гранулоциты I и II типов.

Гранулоциты I типа исследованных видов рыб соответствуют по тонкому строению нейтрофилам карпа, незначительно различаясь размерами (см. таблицу).

Размеры иммунокомпетентных клеток у разных видов карповых рыб, мкм

Вид	Лимфоциты		Макро-фаги	Плазма- тические клетки	Гранулоциты			
	малые	большие			I типа		II типа	
					клетка	гранула	клетка	гранула
Плотва	4.15±0.38×	5.06±0.32×	10.35±1.18×	5.87±1.14×	7.53±0.86×	0.45±0.03×	7.44±0.97×	0.83±0.07×
	3.01±0.21	3.73±0.32	6.10±2.0	3.70±0.42	4.09±0.87	0.15±0.02	5.43±0.31	0.62±0.06
Язь	3.83±0.29×	5.10±0.33×	9.61±1.9×	6.21±0.94×	6.60±0.30×	0.38±0.02	7.01±0.60	0.86±0.08×
	2.78±0.15	3.49±0.79	6.90±2.10	4.16±0.21	4.53±0.47	0.13±0.004	4.87±0.64	0.63±0.07
Жерех	3.92±0.18×	4.8±0.32×	9.63±0.85×	5.48±0.65×	6.42±0.36×	0.42±0.03×	6.86±0.41×	0.89±0.04×
	2.84±0.18	3.50±0.19	4.89±0.94	4.54±0.36	4.71±0.23	0.12±0.009	5.13±0.42	0.69±0.04
Лещ	3.85±0.24×	4.97±0.25×	11.01±1.46×	7.08±1.08×	7.02±0.56×	0.37±0.01×	8.06±0.77×	0.82±0.07×
	2.61±0.16	3.55±0.25	7.89±1.65	4.76±0.76	4.50±0.48	0.16±0.01	5.44±0.44	0.59±0.06
Синец	3.83±0.25×	4.77±0.14×	10.84±0.90×	5.86±0.85×	6.33±0.51×	0.39±0.03×	6.73±0.53×	0.61±0.06×
	2.86±0.30	3.42±0.66	7.10±0.99	4.23±0.35	4.51±0.30	0.16±0.01	5.05±0.30	0.47±0.02
Густера	3.55±0.24×	4.88±0.58×	10.60±1.04×	6.58±1.05×	6.96±0.36	0.33±0.02×	6.68±0.39×	0.92±0.08×
	2.76±0.38	3.78±0.98	5.69±1.08	4.37±0.66×	4.39±0.36	0.14±0.01	4.77±0.29	0.52±0.03
Карась	4.73±0.33×	6.88±0.72×	11.63±1.40×	8.68±1.15×	8.53±0.55×	0.38±0.02×	7.80±0.59×	0.92±0.21×
	3.41±0.29	4.12±0.58	7.22±1.32	4.54±0.40	4.96±0.25	0.28±0.01	5.78±0.54	0.60±0.11
Чехонь	4.20±0.21×	4.95±0.55×	8.98±1.31×	6.88±0.60×	7.09±0.96×	0.41±0.02	7.49±0.52×	0.66±0.08×
	2.86±0.16×	3.29±0.54	5.97±0.57	4.16±0.47	4.71±0.39	0.15±0.01	5.46±0.40	0.48±0.04

Клетки имеют эксцентрично расположенное ядро, гетерохроматин в котором сконцентрирован по периферии, его скопления наблюдались по всей кариоплазме. Форма ядра самая разнообразная. У большинства видов рыб (язь, лещ, плотва, синец, карась) ядро чаще всего бобовидное (рис. 2, а, б, в). У жереха встречались трехлопастные ядра (рис. 2, г). У густеры ядра округлые, с небольшими выемками (рис. 2, е).

Почти вся цитоплазма гранулоцита заполнена специфическими гранулами. Гранулы у всех видов рыб, кроме карася, удлинённые в большей или меньшей степени, длина превышает ширину в 2.5—3.5 раза (см. таблицу). Как и гранулы нейтрофилов карпа, они имеют палочковидное включение, состоящее из чередующихся темных и светлых полос (рис. 2, а', б', в', г'). Гранулы гранулоцита I типа карася отличаются от вышеописанных прежде всего по форме: они округлые. Кроме того, в них наблюдались включения 2 типов: продолговатые, по тонкому строению сходные с включениями у других видов карповых рыб, и круглые, с гомогенным электронно-плотным содержимым (рис. 2, д').

В отличие от карпа все 8 видов имеют только один тип гранулоцитов, специфические гранулы которых крупных размеров и округлой формы (рис. 2, ж). Содержимое гранул почти однородно по электронной плотности (рис. 2, ж'). Размеры гранул несколько меньше у синца и чехони, чем у остальных видов рыб (см. таблицу).

Заключение

Изучение ультраструктуры иммунокомпетентных клеток некоторых видов рыб сем. карповых показало, что основные клетки иммунной системы рыб — лимфоциты, плазматические клетки, а также макрофаги не имеют каких-либо видовых особенностей в тонком строении, незначительно различаясь лишь размерами. Не отличается их строение и от соответствующих клеток млекопитающих. Это можно объяснить, предположив, что клетки этих типов морфологически и функционально сформированы. В отличие от них гранулоциты рыб, вероятнее всего, — несформировавшиеся до конца типы клеток, которые претерпевают в процессе формирования и морфологические, и функциональные изменения. На это указывает морфологическое разнообразие этих клеток у разных видов рыб: неодинаковое количество типов гранулоцитов, некоторые различия в строении гранул нейтрофилов, наличие у карпа гранулоцитов с эозинофильными и базофильными гранулами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. Ультраструктура клеток иммунной системы карпа *Cyprinus carpio* L. в норме и при иммунизации // Цитология. 1988. Т. 30, № 6.
- Маянский А.Н., Маянский Д.Н. Очерки о нейтрофиле и макрофаге. Новосибирск, 1983.
- Петров Р.В. Иммунология. М., 1983.
- Терентьева Э.И., Шишканова З.Г. Атлас ультраструктуры клеток кроветворной ткани. М., 1972.
- Хамидов Д.Х., Турдыев А.А., Нишанбаев К.Н. и др. Ультраструктура клеток крови зеркального карпа // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии 1972. Т. 63, вып. 10.
- Barber D.L., Westerman J.E.M., White M.G. The blood cells of the Antarctic icefish *Chaenocephalus aceratus* Lönnberg: light and electron microscopic observations // J. Fish Biol. 1981. Vol. 19, N 1.
- Bielek E. Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Blutzellen der Teleostier. 3. Granulocyten // Zool. Jahrb. Abt. 1980. Bd 103, H. 1.
- Breazile J.E., Mass H.J., Wollscheid J., Zinn Z.Z. A light and electron microscopic study of the leukocytes of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) // Zbl. Veterinärmed. C. 1982. Vol. 11, N 2.
- Cannon M.S., Mollenhauer H.H., Eurell T.E. et al. An ultrastructural study of the leucocytes of the channel catfish, *Ictalurus punctatus* // J. Morphol. 1980. Vol. 164.
- Catton W.T. Blood formation in certain teleost fishes // Blood. 1951. Vol. 6, N 1.
- Cenini P. The ultrastructure of leucocytes in carp (*Cyprinus carpio*) // J. Zool. 1984. Vol. 204, part 4.
- (Cooper E.) Купер Э. Сравнительная иммунология. М., 1980.
- Ellis A.E. The leucocytes of fish: a review // J. Fish Biol. 1977. Vol. 11, N 5.

- Ferguson H.W.* The ultrastructure of plaice (*Pleuronectes platessa*) leucocytes // *J. Fish Biol.* 1976. Vol. 8, N 2.
- Fänge R.* Lymphomieloid tissues in fishes // *Vid. medd. Dan. naturhist. foren.* 1984. Vol. 145.
- Fujumaki Y., Igoda M.* Fine-structural study of leucocytes in the goldfish, *Carassius auratus* // *J. Fish Biol.* 1990. Vol. 36, N 6.
- (*Ham A., Cormack D.*) *Хэм А., Кормак Д.* Гистология. М., 1983.
- Kreutzmann H.L.* Untersuchungen zur morphologie des Blutes von europäischen Aal (*Anguilla anguilla*). II. Untersuchungen sur granulopoese // *Folia haematol.* 1977. Bd 103, H. 5.
- Roubal F.R.* Blood and other possible inflammatory cells in the sparid *Acanthopagrus australis* (Gunther) // *J. Fish Biol.* 1986. Vol. 28, N 5.
- Weinreb E.L.* Studies on the fine structure of teleost blood cells // *Anat. Rec.* 1963. Vol. 147.
- Zapata A.* Ultrastructural study of the teleost fish kidney // *Develop. Comp. Immunol.* 1979. Vol. 3, N 1.
- Zapata A.* Lymphoid organs of teleost fish. II. Ultrastructure of renal lymphoid tissue of *Rutilus rutilus* and *Gobio gobio* // *Develop. Comp. Immunol.* 1981. Vol. 5, N 4.

УДК 597 : 504.4.054

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ, АЛЮМИНИЯ И НЕФТЕПРОДУКТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ И РЫБАХ БАСЕЙНА РЕКИ ПЕЧОРЫ

© 1997 А.А. Лукин, В.А. Даувальтер

*Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН,
184200, Мурманская область, г. Апатиты, ул. Ферсмана, 14*

Установлено увеличение содержания свинца и кадмия в донных отложениях р. Печоры в период индустриального развития региона. Отмечена положительная корреляционная связь между концентрациями свинца в донных отложениях и мышечной ткани сиговых рыб. Заливы нижнего течения р. Печоры являются аккумулятивными зонами токсичных соединений, в том числе и нефтепродуктов. Выявлена прямая зависимость между содержанием природных углеводородов (пристан) в рыбах и нефтепродуктов, привнесенных извне.

Ключевые слова: тяжелые металлы, нефтепродукты, донные отложения, рыбы.

Increasing lead and cadmium contents in sediments of the Pechora River during industrial activities of the region were established. Positive correlation relationship between Pb concentrations in sediments and whitefish muscles was noticed. Bays of lower reaches of the Pechora River are accumulating zones of toxicants, including petroleum hydrocarbons. Direct relationship between contents of natural hydrocarbons (pristan) in fish and petroleum hydrocarbons brought from without was found.

Key words: heavy metals, petroleum hydrocarbons, sediments, fish.

Введение

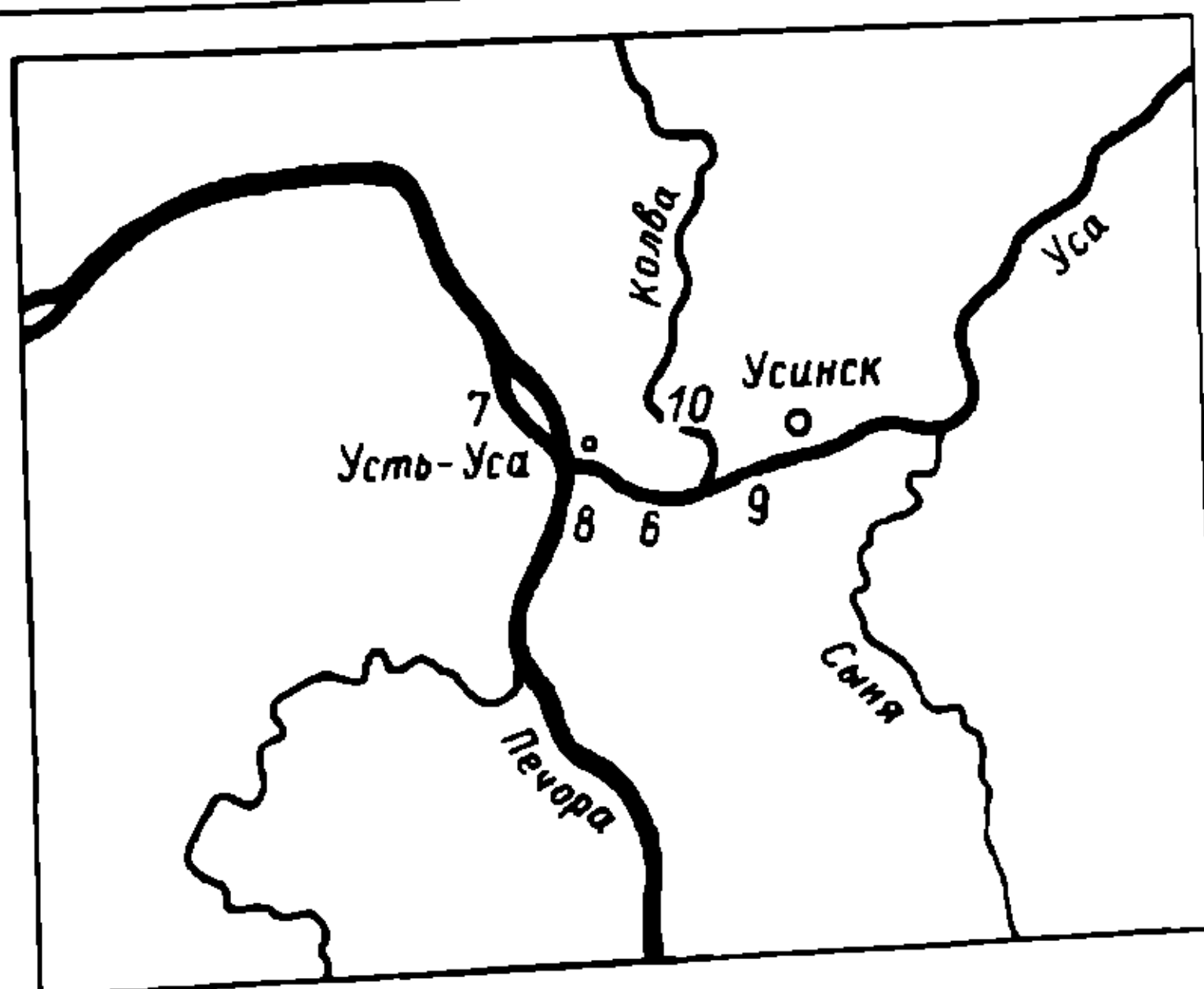
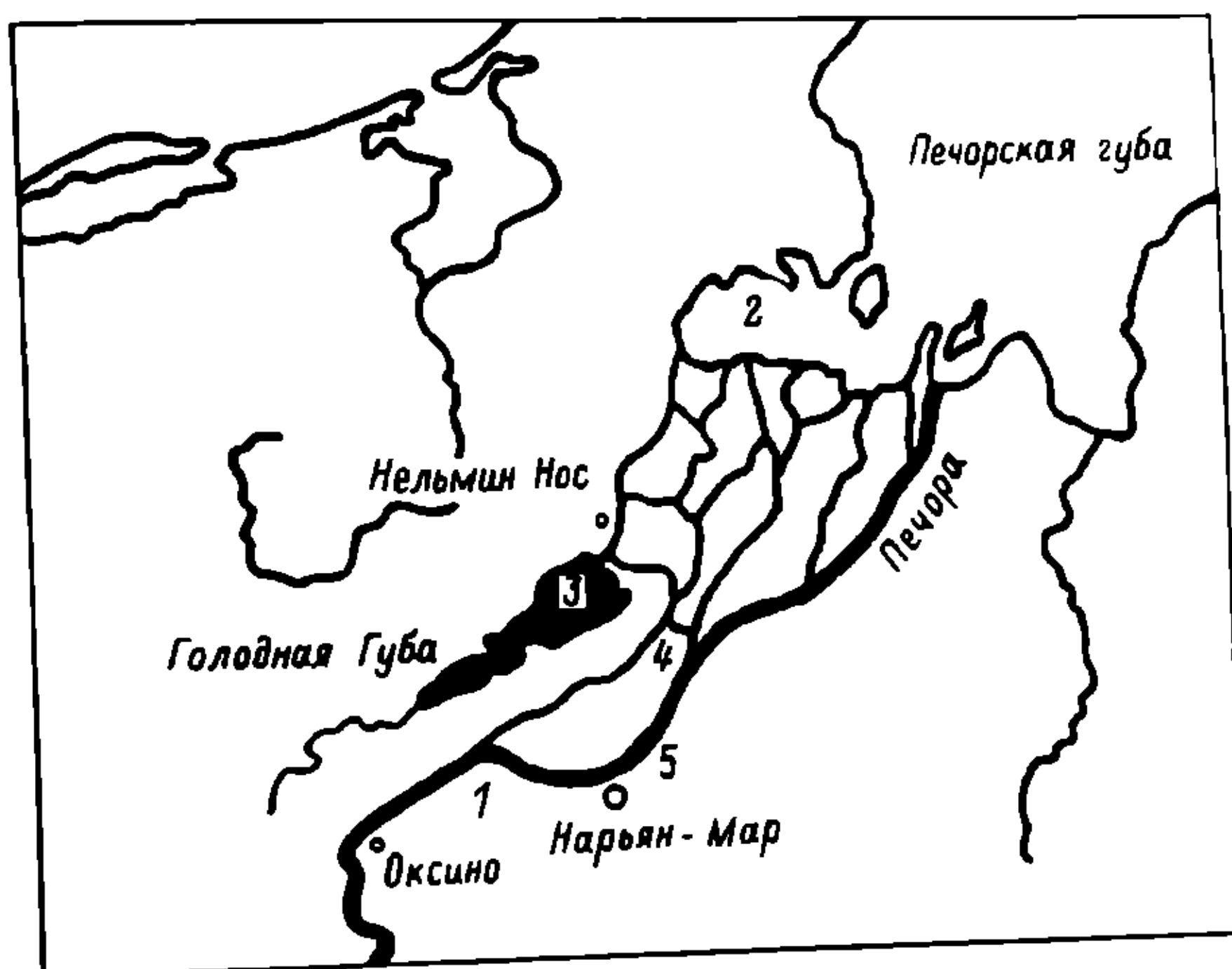
Интенсивное развитие нефтяных промыслов на востоке северо-западной части России привело к созданию развитой инфраструктуры, связанной с нефтяной промышленностью. При этом антропогенная нагрузка на экосистемы, в том числе и на водные, резко возросла. Одним из центров «экологического неблагополучия» в этом регионе является р. Печора и ее бассейн. Загрязнение р. Печоры и ее притоков началось уже в 60-е годы. В середине 60-х годов в приток Печоры р. Ижму и ее приток р. Ухту сбрасывали более 20 тыс. м³/сут сточных вод нефтеперерабатывающего завода. На некоторых участках этих притоков исчезли даже туводные рыбы. Сильно загрязнены нефтепродуктами и другие притоки Печоры — реки Нибель, Вой-Вож, Ярега (Влияние сточных..., 1967). В р. Воркуту и ее притоки в 1965—1966 гг. сбрасывалось более 130 тыс. м³/сут неочищенных промышленных и хозяйственно-бытовых сточных вод, в реки Большую Инту и Угольную попадало 25 тыс. м³/сут неочищенных сточных вод. Уже в конце 60-х годов эти реки практически выбыли из числа рыбохозяйственных водоемов (Влияние сточных..., 1967). Ситуация в бассейне р. Печоры не только не улучшилась в настоящее время, но еще и усугубилась тем, что через р. Печору и ее притоки проложено множество нефтепроводов, аварии на которых — явление не столь редкое. Наиболее крупная авария произошла в 1994 г. на р. Хараяхе. По системе р. Колва—р. Уса огромное количество сырой нефти поступило в р. Печору (по предварительным оценкам от 100 до 200 тыс. т). Подобную аварию можно расценивать как крупную экологическую катастрофу. Кроме нефтяного загрязнения р. Печора и ее притоки в течение длительного периода загрязняются сульфатами, взвешенными веществами, тяжелыми металлами, флотореагентами множества предприятий, расположенных на территории ее водосбора.

Цель данной работы — выявить закономерности распределения ряда тяжелых металлов (ТМ), алюминия и нефтепродуктов (НП) в донных отложениях (ДО) и организме рыб в условиях промышленного загрязнения.

Материал и методика

Экспедиционные работы в бассейне р. Печоры были начаты в июле и продолжены в сентябре—октябре 1995 г. В летний сезон исследовали нижнее течение р. Печоры на участке от г. Нарьян-Мара до губы Коровинской включительно. Общая протяженность маршрута составила более 120 км (см. рисунок). В осенний период работы проводили в верхнем течении р. Нижней Печоры, на ее крупнейшем правом притоке р. Усе—р. Колве (см. рисунок) в районе с. Колва. Объектами исследований были вода, ДО, рыбы.

Пробы воды отбирали стандартными методами в поверхностном и придонном горизонтах. Аналитическая программа включала измерения рН, электропроводности, щелочности, сульфатов, основных ионов, ТМ, НП.



Карта-схема точек отбора проб в районах исследований.

ДО отбирали в июле 1995 г. на 3 станциях (2, 3, 4) и в октябре 1995 г. на 1 станции (10) отборником открытого гравитационного типа, разработанного Скогхеймом (Skogheim, 1979). Колонки ДО разделяли на слои по 1 см. Длина колонок со станций 2, 3, 4 и 10 была различной — 13, 10, 5 и 22 см соответственно. Методика подготовки проб к анализу и сам анализ описаны ранее (Даувальтер, 1994). Для оценки загрязнения бассейна р. Печоры НП пробы поверхностных слоев ДО со станций 2—7 и 9—10 были отобраны дночерпателем Экмана.

Рыбу отлавливали ставными жаберными (длина от 30 до 50 см, высота от 1.7 до 2 м, ячея от 40 до 55 мм), плавными (длина 150 м, ячея 40 мм) сетями и неводом. У рыб определяли размерно-массовые показатели, пол, стадию зрелости гонад, жирность, наполнение желудка и содержание ТМ в органах и тканях. Для анализа ТМ отбирали по 5 экз. рыб с одинаковыми размерно-массовыми характеристиками. Содержание металлов в рыбах и ДО определяли методом атомной адсорбции (Perkin-Elmer 460). Концентрацию металлов пересчитывали на сухую массу. НП в ДО и рыбе определяли на инфракрасном спектрометре, модель G-180 фирмы «Янако», Япония (Определение нефтепродуктов..., 1977; Методические указания..., 1979).

Результаты

Тяжелые металлы и нефтепродукты в донных отложениях. Фоновые значения ТМ в ДО бассейна р. Печоры отличаются и по станциям, и от средних концентраций пресноводных акваторий Скандинавии и Кольского полуострова (табл. 1). Средние фоновые концентрации Ni, Cu, Co и Zn в бассейне р. Печоры меньше, чем в скандинавских и кольских пресноводных системах, Pb занимает среднее положение, а Cd — значительно больше, что, вероятно, связано с геохимическими особенностями ландшафтов и разнообразием геохимии коренных и четвертичных пород.

Для валового определения содержания НП донные отложения отбирали дночерпателем Экмана, поэтому, к сожалению, мы не имеем возможности проанализировать фоновые концентрации в ДО системы р. Печоры. Расчетное среднее значение фоновых концентраций НП, по литературным данным, равно 20 мкг/г сухой массы (табл. 2).

В результате проведенных исследований было отмечено накопление ряда ТМ в ДО р. Печоры. Содержание ТМ (Ni, Cu, Co, Zn, Cd, Pb) в поверхностных слоях ДО системы р. Печоры в 0.7—2.5 раз превышало фоновые значения в самых глубоких частях колонок. Следует отметить увеличение концентраций Pb в поверхностных ДО на всех станциях, что, вероятно, связано с поступлением Pb

Таблица 1

Средние фоновые концентрации (X) тяжелых металлов (мкг/г сухой массы), стандартные отклонения (σ_n) и доиндустриальные значения (C_n^i) в донных отложениях озер Скандинавии (Håkanson, 1980), Кольского полуострова (Даувальтер, 1994б) и бассейна р. Печоры

Элемент	Земная кора (Виноградов, 1962; Bowen, 1966)	Скандинавские озера			Озера Кольского полуострова			Бассейн р. Печоры		
		X	σ_n	C_n^i	X	σ_n	C_n^i	X	σ_n	C_n^i
Ni	2—70	49.7	20.5	75	34.5	23.6	60	30.8	18.2	50
Cu	4—50	28.7	12.5	50	45.3	39.6	85	4.7	3.2	8
Co	0.1—20	18.5	10.9	30	15.6	13.0	30	12.9	5.0	20
Zn	15—100	110.6	55.3	175	108.2	79.6	190	58.8	37.8	100
Cd	0.035—0.3	0.58	0.41	1.00	0.83	0.80	1.60	1.5	1.0	2.5
Pb	7—20	34.9	32.9	70	6.7	8.0	15	17.3	8.6	25

**Общие фоновые концентрации нефтепродуктов в донных отложениях
различных типов водных экосистем**

Таблица 2

Номер станции	Тип водных экосистем	Глубина, см	Концентрация, мкг/г сухой массы	Литературный источник
1	Морские илы	—	10—200	Кравченко, Бибицков, 1988
2	Зал. Галифакс	20—50	18	Gearing et al., 1991
3	Мексиканский залив	Поверхность	20	Gearing et al., 1976; Kennicutt et al., 1987
4	Шотландский шельф и открытый океан	»	1—5	Farrington, Tripp, 1977; Keizer et al., 1978; Boehm, 1984
5	Оз. Вашингтон, США	30—90	20—40	Wakeham, Farrington, 1980
6	Оз. Цюрих, Швейцария	40—100	10—25	То же

в составе шахтных вод угольных месторождений с верховий р. Усы. Появление Рb в ДО также связано с поступлением с территории водосборного бассейна, где существуют геологические источники его происхождения, и выпадением его из атмосферы. Рост аккумуляции Рb может быть вызван также общим увеличением загрязнения Рb в атмосфере северного полушария (Norton et al., 1990).

Исследования распределения концентраций НП в поверхностных слоях ДО системы р. Печоры показали широкий диапазон значений (табл. 3). На загрязненной территории (нижнее течение р. Печоры, приустьевой участок р. Усы (ст. 6, 7, 9, 10)) отмечены чрезвычайно низкие концентрации НП, которые значительно ниже принятого нами среднего фоновых значения для ДО. Только на ст. 6 концентрация была равна фоновым значениям. На р. Печоре (ст. 2—5) наблюдалось высокое содержание НП. ДО в нижнем течении р. Печоры и приустьевых участках акватории р. Усы (ст. 6, 7, 9, 10) представлены песком и заиленным песком. Течение на этих участках рек достигает 0.5 м/с, что способствует сносу НП из этих районов и аккумуляции их в более спокойных, застойных акваториях р. Печоры (ст. 2—5), где скорости снижаются до нескольких сантиметров в секунду или наблюдается только ветровое течение. ДО на ст. 2 и 3 представлены тонкозернистыми илами, которые являются прекрасными адсорбентами загрязняющих веществ. На этих станциях зафиксировано максимальное содержание НП, способное привести к катастрофическим экологическим нарушениям. По результатам исследований западных ученых (Olsen et al., 1982), концентрации НП в ДО водных экосистем, превышающие 500 мкг/г, могут вызвать серьезные экологические нарушения.

Таблица 3

**Концентрация нефтепродуктов в поверхностных слоях донных отложений
на различных станциях бассейна р. Печоры**

Номер станции	Место отбора проб	Концентрация, мкг/г сухой массы
2	Р. Печора, губа Коровинская	1000
3	Р. Печора, губа Голодная	1250
4	Р. Печора, Месино	360
5	Р. Печора, около г. Нарьян-Мара	74
6	Р. Уса, 15 км от с. Усть-Уса вверх по течению	21
7	Р. Печора, 3 км от с. Усть-Уса вниз по течению	8
9	Р. Колва, около с. Парма	5
10	Р. Колва, около с. Колва	3

**Содержание металлов в тканях и органах рыб бассейна р. Печоры и контрольных озер
Кольского полуострова (мкг/г сухой массы)**

Ткани и органы рыб	Cu	Ni	Co	Zn	Mn	Al	Sr	Pb	Cr	Cd
Чир										
Печень	102	1	0.5	166	7.6	13.5	3.2	2.2	0.5	0.7
Мышцы	1.3	1	0.5	19	1.3	12	8.4	3.7	1.1	0.3
Жабры	3	1.8	1.3	357	20	109	190	8.8	5.1	0.6
Почка	6.1	1.7	1.3	160	2.9	51	10	3.5	1	1.4
Скелет	2.1	3.4	3.1	61	43	15	621	16	9.3	0.8
Сиг										
Печень	14.1	4.8	0.4	226.9	9.1	6.5	0.5	—	—	0.8
Мышцы	0.7	1.74	0	18.8	0.64	2.3	0	—	—	0
Жабры	2.5	10.7	0.6	208.1	50.9	177	51.2	—	—	0.08
Почка	7.3	10.9	1.5	224.4	2	14.3	1.3	—	—	1.53
Скелет	4.3	12.5	0	142	58.6	10.8	175.6	—	—	0.02
Сиг (контроль)										
Печень	57.9	1.3	1.5	310.8	4.6	80.0	0.2	—	—	—
Жабры	8.5	2.9	2.3	332.5	28.0	3.5	66	—	—	—
Почка	23.1	1.9	2.1	168.6	4.0	10.0	1.0	—	—	—

Тяжелые металлы и алюминий в рыбах. Содержание ТМ и Al в органах и тканях рыб определялось нами у чиров р. Печоры и сегов р. Усы, как у типичных представителей рыб-бентофагов, в наибольшей степени аккумулирующих ТМ.

Цинк в организме рыб р. Печоры накапливается в наибольшем количестве, несмотря на его относительно низкое содержание в воде (табл. 4). Концентрации Zn в органах и тканях печорских, усинских рыб и рыб контрольных районов Кольского полуострова были практически одинаковыми (табл. 4).

Никель. В связи с отсутствием контроля по р. Печоре мы можем сравнить содержание Ni в рыбах из р. Печоры и из озер Кольского полуострова, где он является приоритетным загрязнителем ряда водоемов. Накопление Ni в органах и тканях сига из р. Усы было выше, чем в таковых из контрольных озер Кольского полуострова (табл. 4).

Медь. Cu в органах и тканях печорских и усинских рыб содержалась в равных или несколько меньших концентрациях, чем в рыбах Кольского полуострова (табл. 4).

Марганец. По литературным данным (Грушко, 1979), Mn малотоксичен для водных организмов и его содержание, как правило, специфично для каждого водоема (Лукин, Кашулин, 1991). Его содержание в органах и тканях сига р. Усы значительно выше, чем в таковых чира из губы Коровинской, за исключением мышечной ткани, где Mn превалирует в мышцах чира (табл. 4).

Стронций. Повышенное содержание Sr отмечено нами в скелете и жабрах чира. Содержание Sr в органах печорского сига и сига из оз. Имандра (Кольский полуостров) (Кудрявцева, Моисеенко, 1988) сопоставимо (табл. 4).

Кобальт. Содержание Co в органах и тканях сига р. Усы можно охарактеризовать как чрезвычайно низкое (табл. 4). В несколько больших количествах Co обнаружен в органах чира.

Кадмий. Возможно, в ближайшем будущем Cd вместе с Pb и Hg образует «большую тройку» микроэлементов, представляющих наибольшую опасность для окружающей среды (Brooks, 1982). Содержание Cd в печени и почке печорского

Таблица 5

Содержание нефтепродуктов в организме рыб бассейна р. Печоры

Район	Вид	Концентрация, мкг/г сухой массы	Пристан, %
Губа Коровинская	Чир	23	86.7
Губа Коровинская	Сиг	16	63.0
Губа Голодная	Язь	72	74.7
Р. Уса, о-в Ды-Бож	»	73	42.0
Р. Уса, о-в Ды-Бож	Плотва	37	55.0
Р. Уса, о-в Ды-Бож	Сиг	18	23.0
Верховье р. Печоры	Язь	21	46.0
Р. Колва	»	15	28.0

чира и усинского сига сходно, а в мышцах, жабрах и скелете большое содержание Cd наблюдается у чиры (табл. 4).

Алюминий. Анализ содержания Al в органах и тканях рыб показывает, что уровни накопления металла наиболее высоки в жабрах и колеблются от 177 мкг/г сухой массы у усинского сига до 109 мкг/г сухой массы у чиры р. Печоры. Эти значения сопоставимы с концентрациями Al в жабрах рыб из кислых озер и могут являться причиной их морфологических изменений. В остальных органах содержание Al значительно варьирует и концентрации его у чиры выше, чем у сига (табл. 4), что может быть связано с более высоким содержанием Al в нижнем течении р. Печоры (от 3 до 9 ПДК).

Нефтепродукты в рыбах. Содержание НП в печорских и усинских рыбах довольно низкое и сопоставимо в дельте реки и в районе аварии. Наиболее высокие концентрации НП характерны для представителей карповых — язя, что объясняется оседлым образом жизни. В то же время в районе с. Колва нами выловлены язи, содержащие наименьшее количество НП. Низкие концентрации НП обнаружены в чире и сиге (табл. 5). Определенный интерес в данном случае представляет анализ содержания пристана в организме рыб. Пристан — углеводород природного происхождения, поэтому его содержание по отношению к другим НП может свидетельствовать о привнесении дополнительного количества углеводородов антропогенного происхождения. Наибольшее количество пристана содержится в чире (губа Коровинская) и язе (губа Голодная). Содержание пристана в рыбе из р. Усы значительно ниже — 42—46 % (табл. 5) и наименьшее — у сига из района о-ва Ды-Бож и язя р. Колвы, что предполагает воздействие других НП на организм рыб.

Обсуждение

Для оценки загрязнения пресноводных экосистем токсичными веществами мы определили коэффициент загрязнения (C_i^i) согласно методике, предложенной Хокансоном (Håkanson, 1980), как отношение концентрации вещества (ТМ, НП) в поверхностном слое к доиндустриальному фоновому значению (см. табл. 1). Использовали следующую классификацию: $C_i^i < 1$ — низкий коэффициент загрязнения, $1 \leq C_i^i < 3$ — умеренный, $3 \leq C_i^i < 6$ — значительный, $C_i^i \geq 6$ — высокий коэффициент загрязнения.

Степень загрязнения (C_d) рассчитывали как сумму всех C_i^i для данной акватории. При характеристике C_d придерживались классификации, предложенной Хокансоном (Håkanson, 1980) для 7 загрязняющих веществ: $C_d < 7$ — низкая степень загрязнения, $7 \leq C_d < 14$ — умеренная, $14 \leq C_d < 28$ — значительная, $C_d \geq 28$ — высокая степень загрязнения, свидетельствующая о серьезном антропогенном загрязнении.

**Значения коэффициентов (C_i) и степени (C_d) загрязнения
донных отложений бассейна р. Печоры
тяжелыми металлами и нефтепродуктами**

Стан- ция	C_i							C_d
	Ni	Cu	Co	Zn	Cd	Pb	Нефте- продукты	
2	1.1	1.0	1.0	1.0	1.2	1.3	50.0	56.7
3	1.0	1.4	1.2	1.0	1.2	1.3	62.5	69.6
4	0.5	2.5	1.0	0.7	1.0	1.0	18.0	24.7
5	—	—	—	—	—	—	3.7	—
6	—	—	—	—	—	—	1.1	—
7	—	—	—	—	—	—	0.4	—
8	—	—	—	—	—	—	0.3	—
10	1.5	1.0	1.4	1.7	1.0	1.7	0.2	8.4

На наш взгляд, для характеристики экологического состояния бассейна р. Печоры данный подход наиболее приемлем и позволяет представить характер загрязнения адекватным и стандартным для всех исследованных акваторий способом.

Значения C_i и C_d для ДО исследуемых акваторий указаны в табл. 6. Высокие показатели C_d имеют ДО низовьев р. Печоры (ст. 2, 3). Наибольший вклад в них вносят НП. По мере продвижения вверх по течению р. Печоры величины C_d снижаются. ДО устьевое участка р. Усы загрязнены в основном ТМ и имеют умеренное значение C_d . Значения C_i для НП экспоненциально снижаются от устья до верхнего течения р. Печоры (табл. 6).

Для количественного выражения потенциального экологического риска данного загрязняющего вещества на данной акватории мы определяли коэффициент риска (Eg^i) как произведение коэффициента токсичности (Tg^i) для вещества на C_i^i . Значение Tg^i для каждого вещества выведены Хокансоном (Häkanson, 1980) и равны $40 \cdot \sqrt{BPI/5}$ для НП, $30 \cdot \sqrt{5/BPI}$ для Cd, $5 \cdot \sqrt{BPI}$ для Co, Pb, Ni и Cu, $1 \cdot \sqrt{5/BPI}$ для Zn. Биопродуктивность (BPI) акватории определяли по предложенной Хокансоном (Häkanson, 1980) зависимости BPI акватории от содержания общего фосфора ($P_{общ.}$) в воде, который используется как показатель трофического уровня озера (Wetzel, 1975).

Для характеристики коэффициента риска использовали следующую классификацию, исходя из нормативного значения $BPI = 5.0$: $Eg^i < 40$ — низкий потенциальный экологический риск, $40 \leq Eg^i < 80$ — умеренный, $80 \leq Eg^i < 160$ — значительный, $160 < Eg^i < 320$ — высокий, $Eg^i \geq 320$ — очень высокий потенциальный экологический риск.

Индекс потенциального экологического риска (RI) рассчитывали как сумму Eg^i . Для описания значений RI применяли следующую классификацию: $RI < 150$ — низкий экологический риск, $150 \leq RI < 300$ — умеренный, $300 \leq RI < 600$ — значительный, $RI > 600$ — высокий экологический риск.

Потенциальный экологический риск загрязнения озер может быть описан этим количественным способом так же, как коэффициент загрязнения и степень загрязнения. Значения Eg и RI для исследуемых акваторий р. Печоры указаны в табл. 7.

Высокие значения RI имеют акватории устья и нижнего течения р. Печоры (ст. 2, 3, 4). Наибольшая доля в этих величинах принадлежит НП, которые здесь характеризуются очень высокими показателями Eg . Все ТМ на этом участке, включая и такой токсичный элемент как Cd, имеют низкие величины Eg . Верхнее течение р. Печоры в месте впадения р. Усы характеризуется низкими значениями

Таблица 7

Значения биопродуктивности (BPI), коэффициента (Er) и индекса (RI) экологического риска, создаваемого тяжелыми металлами и нефтепродуктами, накопленными в донных отложениях бассейна р. Печоры

Стан- ция	BPI	Er							RI
		Ni	Cu	Co	Zn	Cd	Pb	Нефте- продукты	
2	7.2	4.6	4.2	4.3	0.9	30.9	5.3	2880.0	2930.2
3	5.9	4.6	6.5	5.3	0.9	33.1	6.1	2950.0	3006.7
4	5.8	2.3	11.6	4.6	0.6	27.9	4.6	835.2	886.9
10	5.8	7.1	4.6	6.5	1.5	27.9	7.7	7.0	62.4

RI. Er для НП здесь сравним с Er для ТМ, наибольшее значение Er имеет Cd, но и оно оценивается как низкое.

Установлен ряд закономерностей в распределении и накоплении ТМ и АІ в рыбах. Наиболее активно аккумулируют их функционально важные органы (печень, почка и жабры). Наименьшее количество ТМ и АІ зарегистрировано в мышцах. Концентрации Zn в органах и тканях рыб оказались самыми высокими по сравнению с другими металлами (исключение составляет скелет, где приоритет принадлежит Sr). Однако эти значения соответствуют данным, полученным для рыб Кольского полуострова из незагрязненных районов. В жабрах рыб установлено высокое содержание АІ, что связано с повышенным содержанием металла в воде. В почке и жабрах усинского сига отмечена повышенная концентрация Ni, сопоставимая с таковой рыб Кольского полуострова в районах загрязнения, однако его содержание в исследованных грунтах и рыбах не является приоритетным. В мышечной ткани чира обнаружено высокое содержание Pb, хорошо коррелирующее с его накоплением в поверхностных слоях ДО.

Содержание НП у всех исследованных рыб было низким. Это объясняется высокой скоростью выведения НП из организма рыб. Известно, что выведение большинства углеводородов из организма ракообразных и рыб происходит в течение 2 нед (Petroleum in the Marine..., 1975). Доказательством того, что организм рыб из рек Усы и Колвы испытывал воздействие НП, является низкое содержание пристана в рыбах. Концентрации пристана могут являться хорошим индикатором, свидетельствующим о воздействии нефтяного загрязнения на гидробионтов по прошествии достаточно длительного времени (1.0—1.5 года).

Выводы

Р. Печора в период индустриального развития испытывает интенсивное загрязнение, которое связано не только со стоками промышленных предприятий, но и с авариями на нефтепроводах и аэротехногенным переносом.

Концентрация ТМ в поверхностных ДО увеличилась по сравнению с фоновой в 0.7—2.5 раза (Ni, Cu, Co, Zn, Cd, Pb) и наиболее высока для Pb.

Подтверждается закономерность распределения загрязнения в речных системах от верхнего течения к нижнему. Наиболее низкая концентрация НП в ДО отмечена в р. Колве (район аварии). Установлена интенсивная аккумуляция НП в дельте р. Печоры и губе Голодной.

Выявлено высокое содержание АІ в жабрах и Pb в мышечной ткани печорских и усинских рыб, которое коррелирует с повышенным содержанием АІ в воде, а Pb — в ДО.

Установлено, что содержание пристана в рыбах может являться хорошим индикатором нефтяного загрязнения.

Авторы благодарят Т.И. Моисеенко за консультации в период проведения исследований, Ю.С. Решетникова за поддержку и своевременную информацию о появлении нового журнала и рецензента за отзыв и полезные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Влияние сточных вод и лесосплава на рыбохозяйственные водоемы и ущерб, наносимый загрязнением рыбной промышленности СССР* // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1967. Т. 66.
- Грушко Я.М.* Вредные неорганические соединения в промышленных сточных водах. Л., 1979.
- (Даувальтер В.) Dauvalter V.* Heavy metals in lake sediments of the Kola peninsula, Russia // *Sci. Total Environ.* 1994a. Vol. 158.
- Даувальтер В.А.* Закономерности распределения концентраций тяжелых металлов в донных отложениях в условиях загрязнения и закисления озер (на примере Кольского Севера): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. СПб., 1994б.
- Кравченко Е.В., Бибичков А.Г.* Нефтепродукты в современных морских отложениях как экологический индикатор при дампинге // Гос. проектно-изыскат. ин-т и НИИ мор. транспорта. М., 1988. Деп. в В/О «Мортех-информреклама» 17.10.88, № 917-мф 88.
- Кудрявцева Л.П., Моисеенко Т.И.* Закономерности распределения тяжелых металлов в органах и тканях сига из различных водоемов Кольского Севера // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского Севера. Апатиты, 1988.
- Лукин А.А., Кашулин Н.А.* Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии (результаты исследований за 1990 год). Апатиты, 1991.
- Методические указания по определению загрязняющих веществ в морских донных отложениях.* М., 1979. № 43.
- Определение нефтепродуктов в воде и донных отложениях. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши.* Л., 1977.
- Boehm P.D.* Aspects of the saturated hydrocarbon geochemistry of recent sediments in the Georges Bank region // *Org. Geochem.* 1984. N 7.
- (Brooks R.R.) Брукс Р.Р.* Загрязнение микроэлементами // Химия окружающей среды. М., 1982.
- Farrington J.W., Tripp B.W.* Hydrocarbons in western North Atlantic surface sediments // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1977. N 41.
- Gearing J.N., Buckley D.E., Smith J.* Hydrocarbon and metal contents in a sediment core from Halifax Harbour: a chronology of contamination // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. N 48.
- Gearing P., Gearing J.N., Lytle T.F., Lytle J.S.* Hydrocarbons in northeast Gulf of Mexico shelf sediments: a preliminary survey // *Geochim. et cosmochim. acta.* 1976. N 40.
- Håkanson L.* An ecological risk index for aquatic pollution control — a sedimentological approach // *Water Res.* 1980. N 14.
- Keizer P.D., Dale J., Gordon D.C.* Hydrocarbons in surficial sediments from the Scotian Shelf // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1978. N 42.
- Kennicutt M.C., Sericano J.L., Wade T.L., Alcazar F., Brooks J.M.* High molecular weight hydrocarbons in Gulf of Mexico continental slope sediments // *Deep-See Res.* 1987. N 34.
- Norton S.A., Dillon P.J., Evans R.D., Mierle G., Kahl J.S.* The history of atmospheric deposition of Cd, Hg and Pb in North America: Evidence from lake and peat bog sediments // *Sources, Deposition and Canopy Interactions, Acidic Precipitation.* New York, 1990. Vol. 3.
- Olsen S., Pilson M.E.G., Oviatt C.A., Gearing J.N.* Ecological consequences of low, sustained concentrations of petroleum hydrocarbons in temperate estuaries // *Univ. Rhode Island Pub.* 9/82 1M URI. 1982.
- Petroleum in the Marine Environment.* Washington, D.C., 1975.
- Skogheim O.K.* Rapport fra Arungenprosjektet // *As-NLH.* 1979. Nr. 2.
- Wakeham S.G., Farrington J.W.* Hydrocarbons in contemporary aquatic sediments // *Contaminants and sediments.* Michigan, 1980. Vol. 1.
- Wetzel R.G.* Limnology. Philadelphia, 1975.

УДК 574.5 : 591.5

ЗАВИСИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ ЗАКИСЛЕНИЯ ОТ ПРИРОДНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ВОДНОГО ОБЪЕКТА (НА ПРИМЕРЕ МАЛЫХ ОЗЕР СЕВЕРНОЙ ФИНЛЯДИИ)

© 1997 В.А. Яковлев

*Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН,
184200, Мурманская обл., г. Апатиты, ул. Ферсмана, 14*

На основе изучения состояния 217 малых озер на территории Финской Лалландии анализируется роль природных особенностей озер, их притоков и местообитания для биологических последствий закисления. На видовое разнообразие, относительную численность и биомассу чувствительных к закислению групп (бокоплавов, брюхоногих моллюсков, поденок и веснянок) наряду с антропогенным закислением, обусловленным атмосферным выпадением соединений серы и других кислотообразующих веществ, негативно влияет природное закисление органическими веществами, поступающими в озеро из окружающих заболоченных территорий. Наибольшее подавление биоты обнаружено в горных ландшафтах — в антропогенно закисленных малых бессточных и головных озерах с прозрачной водой, а также в лесных гумифицированных озерах с коричневой водой. В зависимости от типа озера (бессточные—головные—проточные), а также местообитания (зона литорали—место истока ручья из озера—ручей), роль гидрохимических показателей закисления (рН, щелочность, Са, Mg, Al) закономерно снижается, а значение особенностей биотопа (скорость течения воды, субстрат, макрофиты и мхи, ширина ручья и др.) — возрастает.

Ключевые слова: закисление, зообентос, озера, ручьи, антропогенные и природные факторы. Северная Финляндия.

The influence of the environmental variables on the biological effects of acidification in 217 small mountain and forest lakes in northern Finland was studied in 1993—1994. The study demonstrates that anthropogenic (minerogenic), as well as natural (organic) acidification are important ecological factors for species diversity, relative abundance and biomass of the selected as the acid-sensitive invertebrates (gammarids, gastropods, mayflies and stoneflies). The most prominent negative responses in biota were found in clear water and brown water lakes, represented small closed or headwater lake types, and in small outlet-streams. In dependence on lake type: from closed—headwater—drainage lakes, as well as biotope characteristics: lake shore—outlet—outlet streams, the role of acidity (pH, alkalinity, Ca, Mg, Al, water color, TOC, COD) for biota declines, and vs. environmental variables (water velocity, dominant substrate, aquatic macrophytes and mosses, stream size etc.) are of prime importance in structuring the acid-sensitive animal communities.

Key words: acidification, zoobenthos, lakes, stream, anthropogenic and natural factors, Northern Finland.

Введение

На примере экспериментально закисленных озер (Schindler, 1987; Webster et al., 1993), озер и ручьев с низким рН (Otto, Svensson, 1983) показано, что изменения в биоте зависят не только от величины рН, но и от множества других изменений абиотических и биотических факторов. Фауна закисленных полигумозных водоемов на северо-западе России также характеризуется специфическим обедненным составом гидробионтов (Салазкин, 1976).

В то же время остаются недостаточно изученными вопросы влияния антропогенного и природного закисления на видовой состав и количественные показатели наиболее чувствительных к снижению рН гидробионтов — бокоплавов, моллюсков, поденок и веснянок. Нами проведен анализ большого фактического материала, собранного на обширной территории, и дана сравнительная оценка зависимости биологических показателей от природных факторов в системе водосбор озера—озеро—местообитание.

Северные районы Финской Лапландии представлены горными возвышенностями с максимальной высотой чуть более 1 км (рис. 1). Центральная и южная части территории заняты северным хвойным лесом и болотами. В соответствии с гидрологическими картами 112 из 217 обследованных озер являются проточными (табл. 1). Однако из-за чрезвычайно сухого лета в 1993—1994 гг. уровень воды в озерах упал на 1 м и более. Многие головные и проточные озера были изолированы друг от друга и стали временно бессточными. Только 73 озера из 112 оставались проточными во время отбора проб. Величина рН воды в 217 озерах варьировала в пределах 4.7—8.5. Около 35 % озер имели рН ниже 6.4, менее 10 % озер — ниже 5.4.

Минимальные значения щелочности и рН были в бессточных и головных озерах (табл. 2). Рельефные и другие физико-географические особенности водосборных бассейнов обусловили закономерное возрастание содержания органического вещества, биогенов и цветности воды с севера на юг. Максимальное содержание алюминия отмечено в северных районах, а также в бессточных и головных озерах. Среди сильно закисленных озер были как антропогенно закисленные горные и тундровые озера с прозрачной водой, так и преимущественно природно закисленные лесные озера с коричневой водой (Kortelainen, Saukkonen, 1995; Mannio, Vuorenpaа, 1995).

Исследования проводили в августе—октябре 1993—1994 гг. Каждое озеро обследовали один раз. При наличии притоков отбирали 4 качественные пробы: в литорали озера (ст. 1), в истоке ручья из озера (ст. 2), в 100—200 м ниже истока ручья из озера (ст. 3), в 10—50 м выше устья впадающего в озеро ручья (ст. 4). Отбор проб зообентоса выполняли с помощью ручного сачка (размер ячеек 0.5 мм, рамки 260×360 мм) на глубине 0.2—1.5 м в соответствии со стандартом Suomen Standardisoimisliito (1992). Фиксацию организмов осуществляли 70%-ным спиртом. Одновременно отбирали пробы воды из озера. Название видов давали по Иллиес (Illies, 1978). Биомассу рассчитывали по сырой массе. В статистической обработке использовали величины, полученные при логарифмическом преобразовании параметров, за исключением рН, щелочности, некоторых гидрологических и других характеристик биотопа, а также числа видов. Анализировали относительные значения количественных показателей систематических групп.

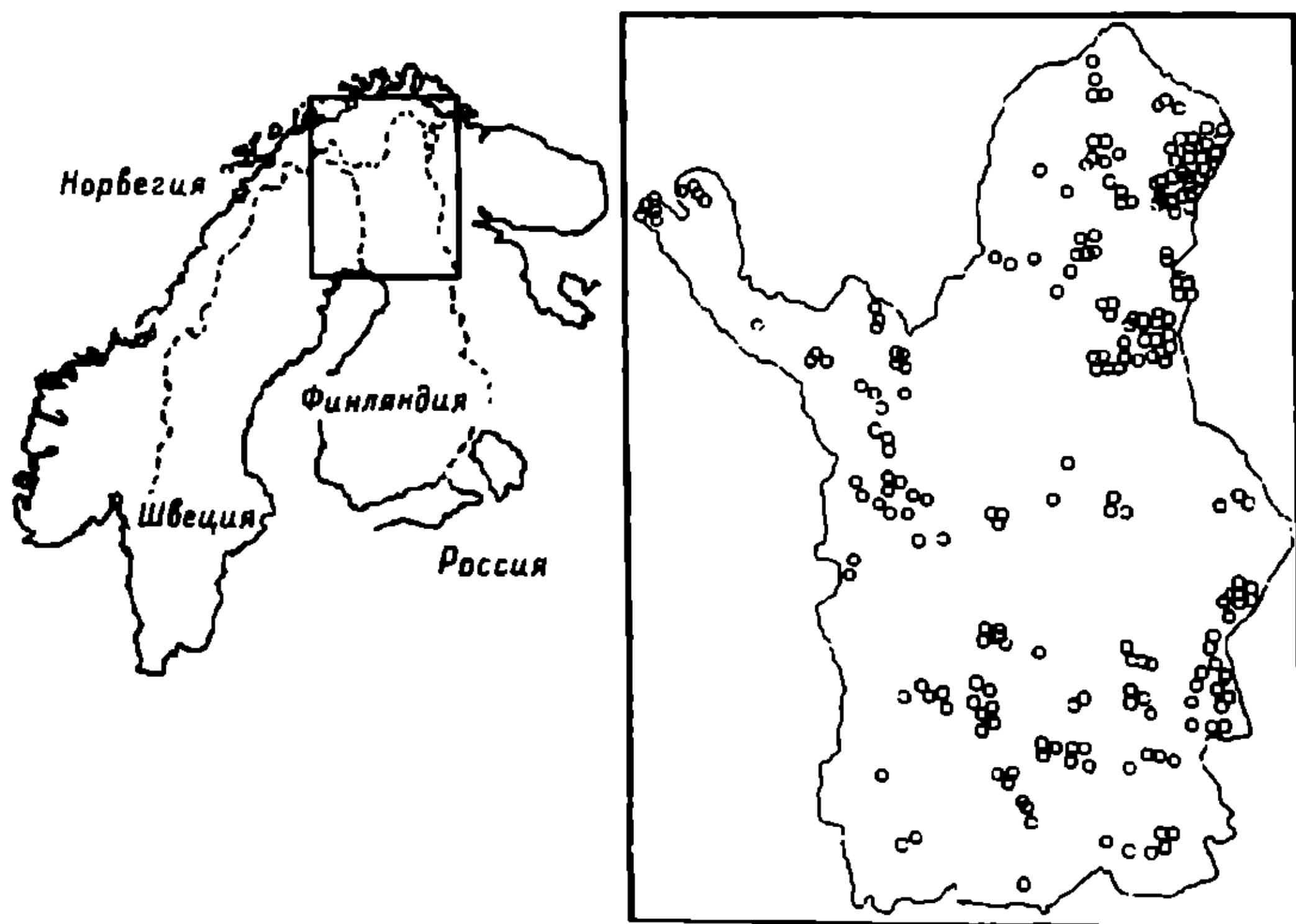


Рис.1. Схема расположения обследованных озер на территории Финской Лапландии.

Таблица 1

Основные абиотические показатели, включенные в статистическую обработку (показатели с префиксом L преобразованы $\ln + 1$. Высота (В), концентрация алюминия (Al), железа (Fe), азота ($N_{\text{общ.}}$) и цветность воды (ЦВ) — \ln преобразованы)

Показатель	Число категорий, единица измерений	Примечание
Гидрологический тип озера (Т1) по географической карте 1 : 50 000	3	1 — закрытое озеро (поступающий и вытекающий ручьи отсутствуют или поступающий ручей имеется, вытекающий ручей отсутствует); 2 — головное (поступающий ручей отсутствует, вытекающий ручей имеется), 3 — проточное (поступающий и вытекающий ручьи имеются)
Гидрологический тип озера (Т2) во время отбора проб*	3	То же
Высота озера над уровнем моря (LB)	м	По географической карте 1 : 50 000
Расположение в цепи озер в водосборном бассейне (ОП) (число озер выше этого озера)	O—N	То же
Площадь озера (LSO)	км ²	» »
Длина береговой линии (ЛДБ)	км	» »
Доминирующий субстрат (ДС)	1—6	1 — торфянистый ил, 2 — ил или глина, 3 — песок, 4 — гравий, 5 — галька, 6 — глыбы, коренные породы
Площадь покрытия дна макрофитами (МАК) на месте отбора пробы*	1—5, %	1 — <10, 2 — <25, 3 — <50, 4 — <75, 5 — >75
Площадь покрытия дна мхами (МОХ) на месте отбора пробы*	1—5, %	1 — <10, 2 — <25, 3 — <50, 4 — <75, 5 — >75
Скорость течения воды (СТ) на месте отбора пробы*	1—5, см/с	1 — течения нет (ориентировочно < 5), 2 — очень слабое (<10), 3 — слабое (<20), 4 — среднее (<50), 5 — сильное течение (>50)
Средняя ширина ручья (ШР)	1—5, м	1 — <0.5, 2 — <1.0, 3 — 2.0, 4 — <4.0, 5 — >4.0
Средняя глубина воды (ГВ) на месте отбора пробы*	1—4, м	1 — <0.3, 2 — <0.5, 3 — 1.0, 4 — >1.0
Щелочность (ЩЕЛ)**	ммоль/л	ALK—NTG
pH		pH—L25
Общий органический углерод (ЛОУ)	мг/л	COR—TIR
Окисляемость перманганатная (ЛПО)	мг O ₂ /л	CODMN—NT
Цветность воды (ЛЦВ)	мг Pt/л	CNR—NC
LFe	мкг/л	FE—NST
LAl	мкг/л	Al—NG
LCa	мг/л	CA—NF
LMg	мг/л	MG—NF
LN _{общ.}	мкг/л	NTOT—NA
LP _{общ.}	мкг/л	PTOT—NS

* Данные получены во время отбора пробы путем визуального наблюдения.

** Гидрохимические данные предоставлены Лапландским центром окружающей среды (Рованиemi, Финляндия).

Медянки некоторых показателей трех групп озер, выделенных в соответствии с их гидрологическими типами

Показатель	Бессточное		Головное		Проточное	
	T1	T2	T1	T2	T1	T2
	n = 37	n = 68	n = 68	n = 45	n = 112	n = 73
Высота над уровнем моря, м	315	338	339	472	330	460
Площадь озера, км ²	0.09	0.15	0.19	0.57	0.09	0.16
Длина береговой линии, км	1.8	1.7	2.3	5.5	1.4	2.8
Доминирующий субстрат	5.5	3.5	3.5	5.5	5.0	3.5
Покрытие дна макрофитами	1	1	1	1	1.5	1
Покрытие дна мхом или водорослями	1	1	1	1	2	1
Щелочность, ммоль/л	0.02	0.23	0.12	0.06	0.22	0.08
pH	6.0	7.4	7.2	6.5	7.4	6.6
Al, мкг/л	26	37	39	19	17	21
Fe, мкг/л	32	61	37	16	76	27
Цветность воды, мг Pt/л	5	14	14	10	13	12
Окисляемость перманганатная, мг O ₂ /л	1.8	4.8	5.5	2.4	3.6	3.3
N _{общ.} , мкг/л	190	341	257	167	225	191
Ca, мг/л	0.39	3.48	3.15	0.98	3.51	1.09
Mg, мг/л	0.25	0.88	0.54	0.36	0.77	0.45

Примечание. n — количество наблюдений.

Результаты

Всего в обследованных озерах обнаружено 11 видов брюхоногих моллюсков (Valvatidae — 4, Limnaeidae — 2, Planorbidae — 5), один вид бокоплавов (*Gammarus lacustris*), 27 видов поденок и 23 — веснянок. Наиболее обычны виды моллюсков *Gyraulus albus*, *Limnaea peregra*. Брюхоногие (*Bathytrophalus contortus*, *Valvata piscinalis*, *V. sibirica* и др.) встречались гораздо реже. Бокоплав отсутствовал в высокогорных районах, а также в закисленных бессточных лесных озерах. Наряду с повсеместно распространенными поденками сем. Leptophlebitidae чаще других обнаруживались *Caenis horaria*, *Heptagenia fuscogrisea*, *Baetis rhodani*, веснянки *Diura nanseni*, *Nemoura* spp., *Isoperla* spp., *Leuctra* spp., *Taeniopteryx nebulosa*.

Наиболее чувствительными к снижению pH воды были бокоплав, брюхоногие моллюски *Limnaea*, *Valvatidae*, нимфы поденок (за исключением Leptophlebitidae) и веснянок (за исключением *Nemoura* spp.). Бокоплав не отмечался в воде с pH ниже 6.9. Из брюхоногих моллюсков только *Gyraulus albus* встречался при pH ниже 6.0 (рис. 2). Количество видов поденок и веснянок также закономерно уменьшалось по мере снижения pH. Несколько видов из сем. Leptophlebitidae и Nemouridae представляли фауну поденок и веснянок при pH ниже 5.5. Поденки *Caenis rivulorum*, *Baetis muticus*, *Metretopus borealis*, *Ephemera vulgata*, *Baetis digitata* не встречались при pH ниже 6.8. Обычный в Фенноскандии вид *B. rhodani* обнаруживался при pH 6.1 и выше. Ручейники *Notidobia ciliaris*, *Bereodes minutus*, *Ceraclea annulicornis* также оказались чувствительными к закислению. Напротив, личинки хирономид, олигохеты Lumbriculidae, моллюски *Pisidium* spp., гидракарины, жуки Dytiscidae, клопы Corixidae, поденки Leptophlebitidae, веснянки *Nemoura*, ручейники (Phryganeidae, Limnephilidae, *Cyrnus flavidus*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Neureclepsis bimaculata*, *Plectrochemia conspersa*) встречались повсеместно в больших количествах в закисленных озерах и ручьях. В лесных озерах и

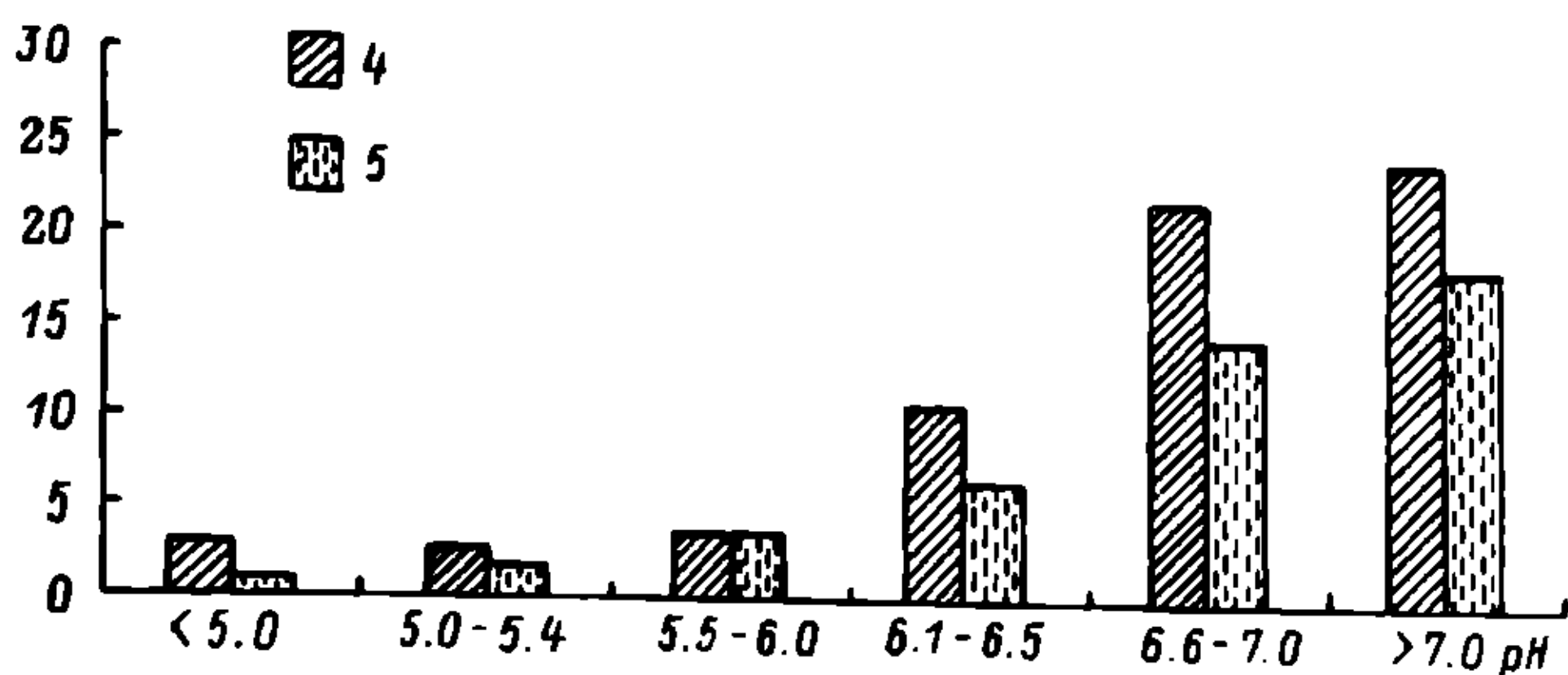
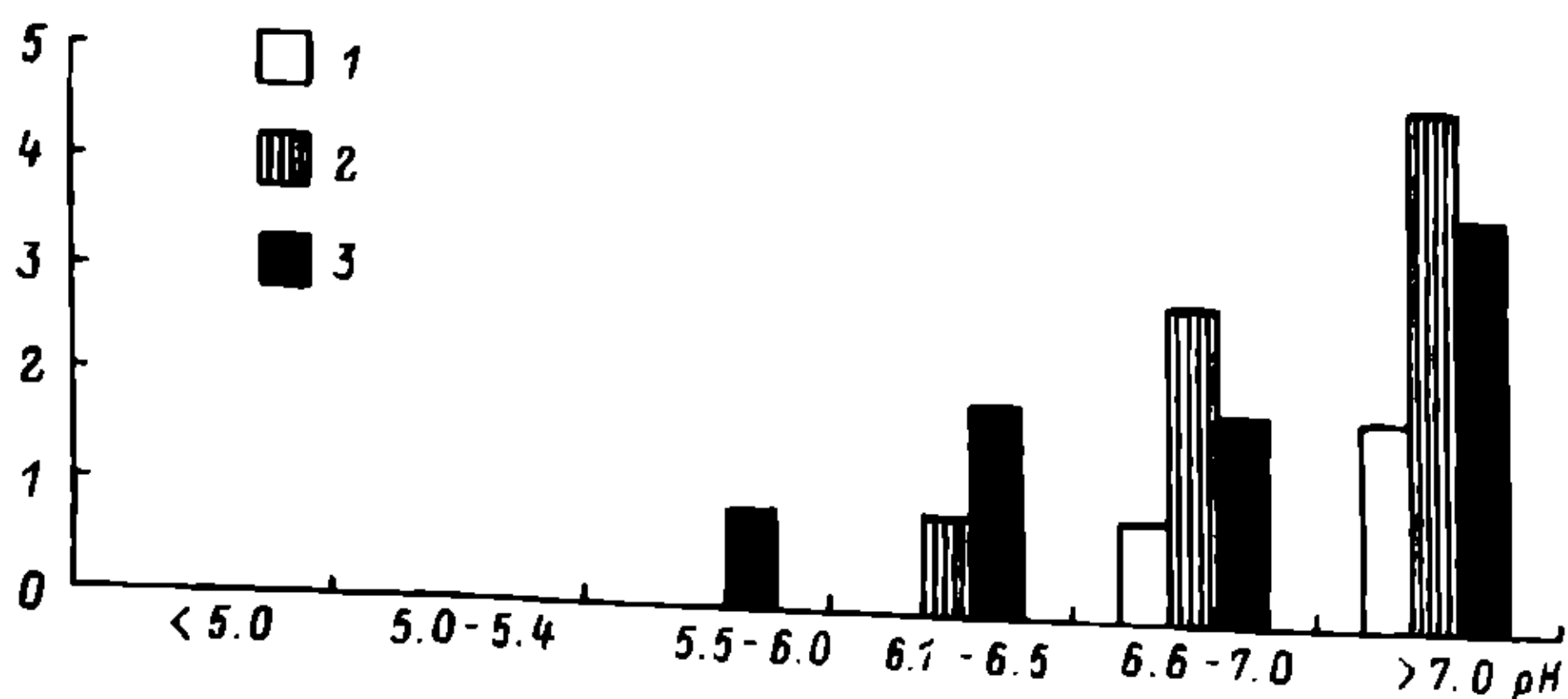


Рис. 2. Количество видов (по оси ординат) брюхоногих моллюсков, поденок (без учета Leptophlebiidae) и веснянок, выявленных в воде с различным уровнем pH.

1 — Lymnaeidae, 2 — Valvatidae, 3 — Planorbidae, 4 — Ephemeroptera, 5 — Plecoptera.

ручьях с коричневатой водой к вышеотмеченным гидробионтам добавлялись водяные ослики *Asellus aquaticus*, личинки стрекоз, вислоккрылок *Sialis* spp.

Гидрологический тип озера. В бессточных и головных озерах наиболее высокие коэффициенты корреляции были обнаружены между видовым разнообразием, относительной численностью, биомассой рассматриваемых групп и гидрохимическими показателями закисления вод (табл. 3). В проточных озерах, характеризующихся чаще всего более высоким значением pH воды, показатели степени закисления для донных животных (за исключением наиболее чувствительного к низкому pH бокоплава) были второстепенными, а наиболее значимыми оказались размеры озера, тип доминирующего субстрата, степень развития макрофитов. Коэффициенты корреляции между количественными показателями самого чувствительного к закислению беспозвоночного животного — бокоплава и величинами pH, ЩЕЛ, Са, Mg были высокими во всех типах озер. Максимальные значения коэффициентов отмечены в бессточных озерах. Коэффициент корреляции между относительной численностью бокоплава и щелочностью воды составлял в бессточных, головных и проточных озерах на момент отбора пробы соответственно 0.885, 0.732 и 0.389. Для веснянок, которые были наиболее устойчивыми среди рассматриваемых групп зообентоса к снижению pH, кроме pH, ЩЕЛ, Са, Mg важную роль играли содержание в воде биогенов ($N_{обш.}$), железа, степень покрытия дна мхами, гидрологический тип озера во время отбора пробы. Моллюски также имели тесную связь с размерами озера (ДБ, SO) и типом субстрата. Связь с концентрацией алюминия в воде была отрицательной для всех групп зообентоса во всех типах озер.

Таблица 3

Пять наиболее значимых абiotических параметров, ранжированных по величине коэффициента корреляции с биологическими показателями

Группа зообентоса	Ст. 1 (n = 217)	Ст. 2 (n = 143)	Ст. 3 (n = 139)
Количество видов			
Gastropoda	pH > ДБ > T2 > SO > Ca**	СТ > pH > Ca > ОП > SO***	СТ > pH > Ca > ДС > Al***
Ephemeroptera ¹	Ca > pH > SO > T2 > Mg**	СТ > pH > ОП > ДС > Ca**	pH > СТ > Ca > ШР > ЩЕЛ***
Plecoptera	T2 > T1 > SO > ДБ > ДС*	СТ > ДС > МОХ > МАК > N _{общ.} > Fe**	СТ > ДС > МОХ > N _{общ.} > МАК***
Относительная численность, %			
Gastropoda	Ca > pH > T2 > ДБ > ДС**	Ca > pH > СТ > ДС > МОХ***	ЩЕЛ > Ca > pH > ШР > СТ**
Gammarus lacustris	ЩЕЛ > Mg > pH > Al > T1*	Mg > ЩЕЛ > Ca > pH > Al***	ЩЕЛ > Mg > Ca > pH > QY**
Ephemeroptera ¹	pH > Ca > T1 > T2 > ДБ**	ЩЕЛ > Mg > Ca > pH > Al**	СТ > ОП > ДС > P _{общ.} > N _{общ.} **
Plecoptera	T2 > N _{общ.} > ДС*	СТ > ДС > МОХ > N _{общ.} > МАК***	
Относительная биомасса, %			
Gastropoda	pH > T2 > ДС > Ca > T1*	pH > Ca > Al > МОХ > Mg**	СТ > ЩЕЛ > pH > Ca > ШР**
Gammarus lacustris	ЩЕЛ > Mg > Ca > pH > Al***	Mg > ЩЕЛ > Ca > pH > Al***	Mg > ЩЕЛ > Ca > pH > ШР**
Ephemeroptera ¹	ОП > ДБ > SO > T2*	pH > Al > Ca > T1*	pH > Mg > Al > СТ > ЩЕЛ**
Plecoptera		СТ > ДС > МОХ > N _{общ.} > МАК**	СТ > ДС > P _{общ.} > МОХ > N _{общ.} **

Примечание. ¹ Ephemeroptera даны без учета Leptophlebiidae. ² Все коэффициенты корреляции не достоверные, P > 0.05. *, **, *** — последний наименьший коэффициент имеет соответственно P < 0.05, P < 0.01, P < 0.001. Подчеркнуты параметры с отрицательным коэффициентом корреляции. n — число наблюдений.

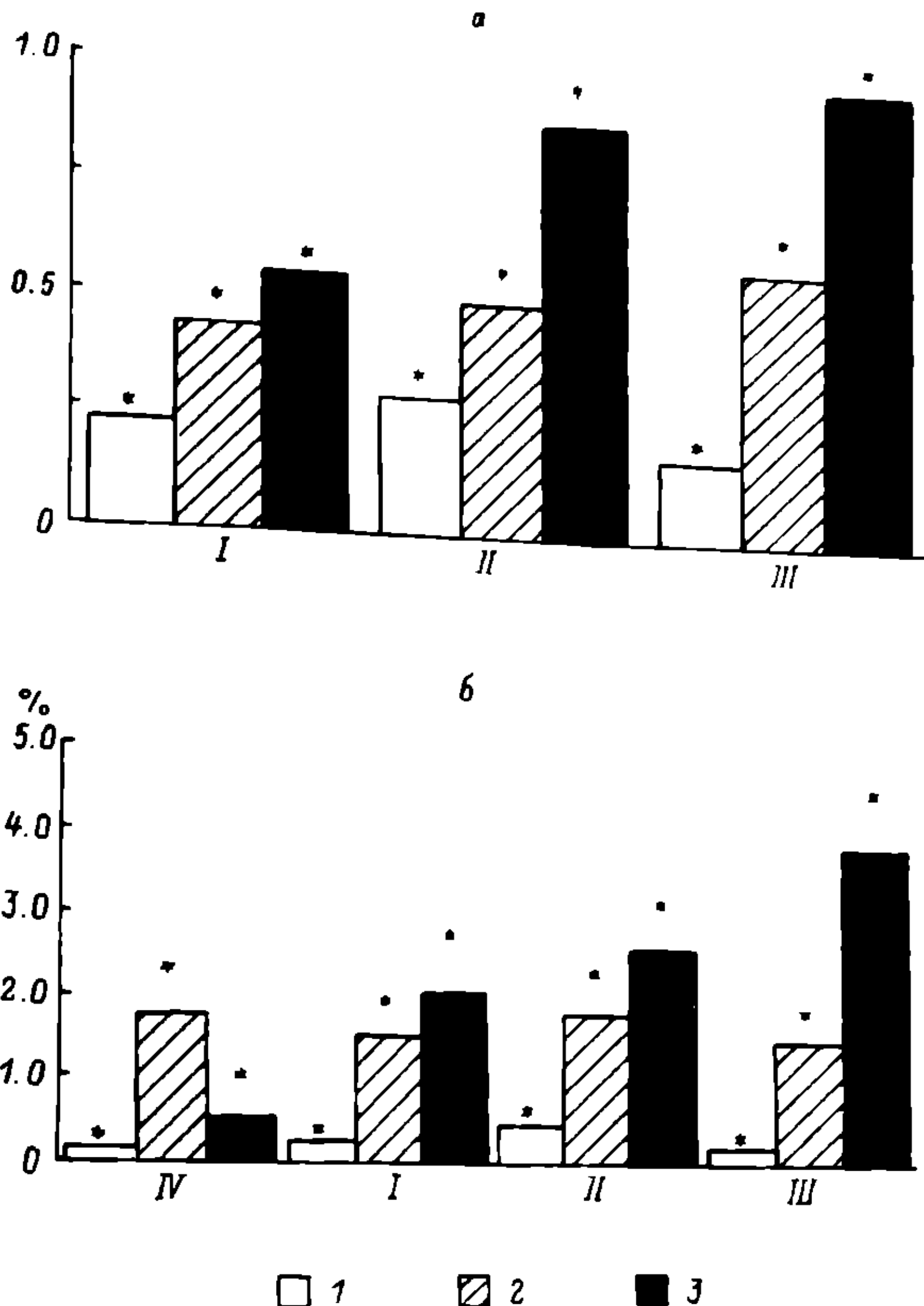


Рис. 3. Среднее количество видов (а) и относительная численность (б, % на одну пробу).
 I — Gastropoda, II — Ephemeroptera (без учета Leptophlebiidae), III — Plecoptera, IV — Gammarus lacustris (Amphipoda) в зоне литорали озер (1), в истоке ручья из озера (2) и в ручьях (3).
 * — стандартная ошибка средних.

Особенности биотопа. Прибрежная зона озера, место истока из него ручья и ручей характеризуются различным комплексом донной фауны, неодинаковым вкладом рассматриваемых нами систематических групп в количественные показатели зообентоса. Среднее количество видов (на одну пробу) моллюсков, и особенно поденок и веснянок, выше в вытекающих из озера ручьях (рис. 3, ст. 3). Доля бокоплава в общей численности зообентоса значительно выше в истоке ручья из озера. Поденки *Leptophlebiidae* и веснянки *Nemoura* spp. являются единственными представителями фауны этих групп на илистых грунтах лесных озер и образуют нередко значительные скопления (ст. 1).

Выявились различия в корреляционных связях между биологическими показателями и абиотическими параметрами в зависимости от места обитания организмов (табл. 4). Например, на ст. 1 наиболее значимые положительные коэффициенты корреляции отмечены с большей частью абиотических параметров, характеризующих как степень закисленности озера (рН, ЩЕЛ, Са), так и, косвенно, способность озера и его водосборного бассейна нейтрализовать поступающие в водную систему кислотообразующие вещества (Т2, Т1, ПО, ДБ, SO).

Таблица 4

Три наиболее значимых параметра литоральной зоны озер различных гидрологических типов, ранжированных по величине коэффициента корреляции с биологическими показателями

Группа зообентоса	Бессточное		Головное		Проточное	
	T1 (n = 37)	T2 (n = 68)	T1 (n = 68)	T2 (n = 45)	T1 (n = 112)	T2 (n = 73)
Количество видов						
Gastropoda	pH > ДБ > Ca**	pH > ДБ > SO*	pH > Ca*	Ca*	Al > SO*	SO*
Ephemeroptera ¹	Нет	Mg > Ca > ЩЕЛ*	Нет	Нет	МАК > pH > Ca*	МАК > pH*
Plecoptera	ЩЕЛ > Ca > Mg***	Al > ДБ > В*	Al > T2*	Al*	ДС > SO > В*	SO > ДС > ДБ*
Относительная численность, %						
Gastropoda	ДБ > ЩЕЛ > Ca**	ДБ > SO > pH*	Нет	Нет	ДС*	SO*
Gammarus lacustris	— ²	ЩЕЛ > Mg > Ca***	ЩЕЛ > Mg > Ca***	ЩЕЛ > Mg > Ca***	ЩЕЛ > К > Ca***	ЩЕЛ > Ca > Al**
Ephemeroptera ¹	Нет	Ca > Mg*	Нет	Нет	pH*	ДС*
Plecoptera	ЩЕЛ > Ca > Mg***	Al > ДБ > В*	В*	МОХ*	ДС > Fe > N _{обм.} **	ДС > Fe*
Относительная биомасса, %						
Gastropoda	Ca > ЩЕЛ > pH**	pH > Ca > ДБ*	pH > Ca*	Ca*	Al*	Нет
Gammarus lacustris	— ²	ЩЕЛ > Mg > Ca***	ЩЕЛ > Mg > Ca***	Mg > ЩЕЛ > Ca***	ЩЕЛ > Ca > Mg***	ЩЕЛ > Ca > pH**
Ephemeroptera ¹	Нет	Нет	SO > ДБ*	Нет	ОП*	ОП > ДС**
Plecoptera	ЩЕЛ**	Нет	МОХ*	МОХ*	ДС > В > Ca*	В > ДС*

Примечание. ¹ Еphemeroptera даны без учета Leptorhlebidae. ² Бокоплавы не были обнаружены в бессточных озерах. *Нет* — коэффициенты корреляции не достоверные. **, *** — последний наименьший коэффициент имеет соответственно P < 0.05, P < 0.01, P < 0.001. Подчеркнуты показатели с отрицательным коэффициентом корреляции n — число наблюдений.

По сравнению с прибрежной зоной озера на ст. 2 и 3 более значимы для биоты, особенно для веснянок, особенности биотопа (СТ, ДС и др.). Для веснянок скорость течения воды, содержание в воде биогенных элементов ($N_{\text{ам}}$ и $P_{\text{ам}}$), химические показатели закисления вод. Однако только для веснянок макрофиты в ручьях и на месте выхода ручья оказались неблагоприятным фактором — коэффициент корреляции между ними был отрицательным ($P < 0.05$). Все другие группы донных животных показали более слабую зависимость от типа грунта и растительности.

Обсуждение

Антропогенное закисление пресноводных экосистем представляет одну из наиболее актуальных экологических проблем в странах Скандинавии и Кольского полуострова. Наши результаты подтвердили данные других исследований (Engblom, Lingdell, 1984), что ракообразные (бокоплав, брюхоногие моллюски и нимфы поденок, в меньшей степени нимфы веснянок) являются наиболее чувствительными к снижению pH группами бентических организмов — они первыми исчезают из водного объекта при его закислении. Причем наиболее яркие изменения в биоте при закислении наблюдаются в литоральной зоне малых озер и в небольших ручьях. Все негативные биологические явления представляют результат специфической чувствительности вышеуказанных групп биоты к непосредственному токсическому действию ионов H^+ и Al при низких pH (Rosemond et al., 1992), а также следствие влияния большого набора вторичных факторов, сопутствующих закислению — абиотических и биотических. Однако природные особенности водного объекта и биотопа существенно изменяют биологические последствия закисления.

Токсический фактор при низких pH. Как ионы H^+ , так и растворенные ионы алюминия, являются высокотоксичными для водной биоты (Hall et al., 1987; Navas et al., 1995). Подавление биоты (уменьшение видового разнообразия при низких pH) было отмечено нашими предыдущими исследованиями на Кольском полуострове и в северо-восточной Норвегии (Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1995). Токсичность алюминия могут уменьшить различные органические вещества, образуя с этим металлом биологически безвредные соединения (Burton, Allan, 1986). Как показывают многочисленные исследования (например, Dickson, 1978), а также наши данные, содержание его в воде резко увеличивается по мере снижения величины pH ($r = -0.461$, $P = 0.000$). Все группы зообентоса, за исключением веснянок, характеризуются отрицательной связью с алюминием. Наиболее тесная отрицательная корреляционная связь существует между концентрацией алюминия и бокоплавами из литорали и истока ручья ($P < 0.001$). Эти данные согласуются с тем, что бокоплавы, моллюски и поденки наиболее остро реагируют на возрастание концентрации алюминия в воде с низким pH (Cook, Hupéy, 1984).

Гидрологический тип озера. Наиболее чувствительными к антропогенному закислению являются малые бессточные и головные озера (Mannio, Vuorinen, 1995; McNicol et al., 1995). Обусловленное низкими величинами pH качественное обеднение и снижение доли чувствительных к закислению видов было ярко выражено в большей части (более 60 %) обследованных бессточных и головных озер. В крупных проточных озерах, обладающих значительным потенциалом нейтрализующей способности к действию кислотообразующих веществ, подобные негативные биологические явления отмечаются при более высокой кислотной нагрузке. Несмотря на то что оба типа озер тесно связаны с большинством гидрохимических показателей, коэффициенты корреляции для Т2 были более значимыми, чем для Т1. Это может свидетельствовать о важности для химического состава вод малых озер реального гидрологического режима на момент отбора проб.

Коэффициенты корреляции показателей биоты с характеристиками окружающей среды в озерах гидрологических типов достоверно не различались. Однако для бессточных и головных озер гидрологического типа Т2 были характерны более высокие коэффициенты корреляции биологических показателей с рН, концентрацией алюминия и цветностью воды, чем для таких же озер типа Т1.

Значимость для донных сообществ морфометрических характеристик озера, типа субстрата, площади покрытия дна макрофитами, скорости течения воды закономерно возрастает от бессточных и головных озер к проточным. Это объясняется тем, что в бессточных и головных озерах доминируют факторы, связанные с закислением водных экосистем (ЩЕЛ, рН, Са, Mg и Al), они определяют состав и структуру сообществ беспозвоночных организмов (Nottis, Georges, 1992; Malmqvist, Mäki, 1994).

Природное закисление. Гуминовые соединения и другие органические вещества при существующей нагрузке кислотообразующих веществ антропогенного происхождения пока еще являются одним из основных факторов закисления вод в Финляндии (Peuga, Sevola, 1992; Kortelainen, Saukkonen, 1995). Положительная связь рН с концентрацией SO_4^{2-} в воде 217 обследованных нами озер ($r = +0.429$; $P = 0.000$) также может свидетельствовать, что атмосферные выпадения соединений серы не являются основным фактором закисления водных экосистем на территории Северной Финляндии. Это также подтверждается обратной зависимостью рН воды от цветности ($r = -0.213$; $P < 0.001$) и перманганатной окисляемости ($r = -0.214$). Видимо, роль соединений серы в снижении рН более значима для горных и тундровых озер с прозрачной водой. Однако не всегда при повышении степени гумификации происходит обеднение фауны. Отрицательное влияние этого фактора отмечается только в том случае, когда гумификация озер сопровождается снижением рН (Салазкин, 1976).

На примере малых лесных озер Финляндии установлено, что концентрация органического вещества обычно выше в бессточных и головных озерах, питающихся водой из окружающих их болот, чем в проточных (Kortelainen, Saukkonen, 1995). В нашем случае цветность воды, содержание железа имели положительную корреляцию с типом озера (в проточных озерах содержание их выше), с площадью озера и отрицательную — с высотой над уровнем моря ($P < 0.05$). Расхождения с данными финских исследователей, видимо, обусловлены тем, что их результаты в большей степени касаются южных — ровных лесных и болотистых массивов Финляндии, а наши данные относятся к северным областям. Различия в содержании органического вещества в северных озерах по сравнению с южными связаны с более холодным климатом и низкими темпами продуцирования органического вещества наземной растительностью. Фактор природного закисления мы косвенно оценивали через такие химические показатели, как ЦВ, Fe, ПО. Они имеют тесную положительную связь между собой и суммарным органическим углеродом (ОУ) и биогенами ($N_{\text{общ.}}$, $P_{\text{общ.}}$) в воде. Практически все рассматриваемые группы беспозвоночных животных обнаружили отрицательную корреляционную связь с этими химическими показателями. Вопросы сопряженного влияния природного и антропогенного закисления на водные организмы требуют дальнейших исследований.

Особенности биотопа. Население прибрежной зоны бессточных и головных озер качественно беднее, чем население участков, прилегающих к истоку ручья из озера, а также ручьев и проточных озер. Это связано, видимо, не только с естественным однообразием биотопов в бессточных и головных озерах, но прежде всего с низкими величинами рН.

Площадь озера и длина береговой линии имеют обратную зависимость от высоты над уровнем моря ($P < 0.05$) и положительную — от порядка озера (ОП; $P < 0.01$). Это вполне объясняется тем, что лесные низинные озера чаще всего морфологически более разнообразны, с изрезанной береговой линией, а также часто образуют сложные системы озер и водотоков. Все это способствует форми-

рованию разнообразных биотопов и, следовательно, высокому видовому разнообразию биоты проточных озер (Schewenneker, Hellenenthal, 1984).

Тип доминирующего субстрата, степень развития растительности в прибрежной зоне озера имеют особое значение для донных организмов. Разнообразная и количественно богатая фауна чаще всего обнаруживается на каменистых грунтах, покрытых мхами, и в зарослях макрофитов. Наибольшие коэффициенты корреляции с вышеуказанными факторами были обнаружены для видового разнообразия поденок, относительной численности моллюсков и поденок ($P < 0.05$). Напротив, относительная плотность и биомасса бокоплава были выше на илистых грунтах с зарослями макрофитов. Это согласуется с данными исследований о преимущественном обитании бокоплавов на богатых органическим детритом мягких илах (Wetzel, 1983).

Важными факторами для донных организмов в истоке ручья из озера являются также скорость течения, характер субстрата, тип и степень развития растительности. Причем скорость течения характеризовалась положительной связью практически со всеми биологическими показателями. Обращает внимание зависимость числа видов и обилия веснянок от типа растительности: положительная связь отмечена покрытием дна мхом и обратная — с макрофитами. Наиболее качественно и количественно богата донная фауна в истоке из озера ручья с каменистым грунтом, покрытым мхом или водорослями и с относительно высокой скоростью течения. Обильное развитие преимущественно фитофильной фауны отмечается чаще всего в зарослях макрофитов с низкими скоростями течения воды. Этому способствует богатая растительность, которая может служить убежищем для беспозвоночных, а также то, что pH там обычно выше, чем в открытой воде (Lazarek, 1987).

В горных ручьях с прозрачной водой и каменистым дном, покрытым мхами, обитают гидробионты, большая часть которых чувствительна к низким pH (Simmins, 1974; Killberg, 1993). Напротив, в лесных ручьях сформировался комплекс видов, сравнительно устойчивых к понижению pH. В целом наряду с химическим составом воды, высотным и широтным расположением, важными для донных организмов факторами являются скорость течения воды, тип субстрата, ширина и глубина ручья (Hynes, 1970). Однако все эти факторы, а также химический состав воды гораздо более изменчивы в ручьях, чем в озерах. Тип субстрата, степень развития мхов и скорость течения воды в ручьях характеризуются тесной положительной корреляционной связью между собой ($P = 0.000$), отрицательной — с макрофитами, гидрохимическими параметрами антропогенного и природного закисления вод, биогенными элементами, железом ($P < 0.01$). Ширина ручья, косвенно отражая размеры вышележащего озера и уровень расхода воды, является «положительным фактором» для устойчивости ручьевой биоты по отношению к негативному влиянию закисления.

Выявленные зависимости между биологическими показателями и природными характеристиками водных объектов и биотопов косвенно отражают складывающиеся также в условиях низких pH специфические пищевые и биологические взаимоотношения между водными организмами. Однако эти и ряд других важных экологических аспектов не рассматривались в данной работе.

Заключение

Атмосферное выпадение кислотообразующих веществ и природное закисление вод органическими кислотами, поступающими с болотистых территорий в озеро, являются важными факторами, влияющими на зообентос малых озер на территории Северной Финляндии. В то же время видовой состав, количественные показатели чувствительных к закислению гидробионтов зависят от множества других факторов среды, которые можно обозначить как природные особенности водосборного бассейна, гидрологический тип и морфологические особенности водного объекта

и конкретного биотопа. Основная группа факторов (рН, щелочность воды, кальций и магний), с которой тесно связаны биологические показатели, характеризует степень закисления, а также способность водосборного бассейна нейтрализовать атмосферные выпадения кислотообразующих веществ. Все они положительно коррелируют между собой. Вторая группа факторов отражает неблагоприятное влияние на бентос, характеризующее степень гумификации и трофности воды. В более экологически благополучных крупных проточных озерах с высоким рН и с прозрачной водой возрастает роль гидрологических, морфологических характеристик водного объекта и особенно биотопа.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Министерства окружающей среды Финляндии. Выражаю благодарность Кари Киннунену — директору Лапландского окружного центра природы (г. Рованиemi) за приглашение и организацию исследований, а также сотруднику центра Марти Салминен — за помощь в полевых работах, особую признательность — лаборанту Яковлевой Н.И.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- (Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.) Moiseenko T.I., Yakovlev V.A. Regional peculiarities of acid precipitation influence on the water ecosystem in the Kola North // *Effects of air pollution and acidification in combination with climatic factors on forests, soils, and waters in northern Fennoscandia*. Helsinki, 1990.
- Салзкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика. Л., 1976.
- Яковлев В.А. Современные направления формирования структуры сообществ фито- и зоопланктона внутренних вод на территории Кольского полуострова // *Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера*. Апатиты, 1995.
- Burton T.M., Allan J.W. Influence of pH, aluminium and organic matter on stream invertebrates // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43.
- Cook W., Huney J. The acute effects of aluminum and acidity upon nine stream insects // *Water. Res. Center, Res. Rep.* 46, Durham, NH., 1984.
- Cummins K.W. Structure and function of stream ecosystems // *BioScience*. 1974. Vol. 24.
- Dickson W. Some effects of the acidification on Swedish lakes // *Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1978. Vol. 20.
- Engblom E., Lindell P.E. The mapping of Short-Term Acidification with the Help of Biological pH Indicators // *Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*. 1984. Bd 61.
- Hall R., Driscoll C.T., Likens G. Importance of hydrogen ions and aluminium in regulating the structure and function of stream ecosystems: An experimental test // *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 18.
- Havas M., Rosseland B.O. Response of zooplankton, benthos, and fishes to acidification: an overview // *Water, Air and Soil Pollut.* 1995. Vol. 85, N 1.
- Hynes H.B.N. *The Ecology of Running Waters*. Liverpool, 1970.
- Illies J. *Limnofauna Europea*. 2. Auflage. Stuttgart, 1978.
- Killberg A. Benthic macroinvertebrate community structure in 20 streams of varying pH and humic content // *AMBIO*. 1993. Vol. 22.
- Kortelainen P., Saukkonen S. Organic vs. minerogenic acidity in headwater streams in Finland // *Water, Air and Soil Pollut.* 1995. Vol. 85.
- Lazarek S. Germination ecology and deterioration of *Lobelia dortmanna* L. Seeds and seeding in acidified lakes // *Ecophysiology of Acid Stress in Aquatic Organisms* // *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* 1987. Vol. 117.
- Malmer B., Mäki M. Benthic macroinvertebrate assemblages in north Swedish streams: environmental relationships // *Ecography*. 1994. Vol. 17.
- Mannio J., Vuorenmaa J. Regional monitoring of lake acidification in Finland // *Water, Air and Soil Pollut.* 1995. Vol. 85.
- McNicol D.K., Bendell B.E., Mallory M. Evaluating macroinvertebrate responses to recovery from acidification in small lakes in Ontario, Canada // *Water, Air and Soil Pollut.* 1995. Vol. 85.
- Norris N.R., Georges A. Analysis and interpretation of benthic macroinvertebrate surveys // *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. New York, 1992.
- Ono C., Svensson B. Properties of acid brown water streams in South Sweden // *Arch. Hydrobiol.* 1983. Vol. 99.
- Peura P., Sevala P. Acidification mosaic of small lakes. A study on 81 lakes in the Kvarken, Gulf of Bothnia (Finland and Sweden) // *Aqua Fenn.* 1992. Vol. 22.
- Rosemond A.D., Reice S.R., Elwood J.W., Mulholland P.J. The effects of stream acidity on benthic invertebrate communities in the south-eastern United States // *Freshwater Biol.* 1992. Vol. 27.
- Schewenneker B.W., Hellenthal R.A. Sampling considerations in using stream insects for monitoring water quality // *Environ. Entomol.* 1984. Vol. 13.

Schindler D.W. Experimental perturbations of whole lakes as a test of hypotheses concerning ecosystem structure and function // *Oikos*. 1987. Vol. 57.

Suomen Standardisointiliitto SFS 5730. Vesitutkimukset. Pehmeiden pohjien pohjaeläimistö. Vesi- ja ympäristöhallitus, 1992.

Webster K.E., Frost T.M., Watras C.J. et al. Complex biological responses to the experimental acidification of Little Rock Lake, Wisconsin, USA // *AMBIO*. 1993. Vol. 22.

Wetzel R.G. Limnology. Philadelphia; New York, 1983.

Краткие сообщения

УДК 582.26 + 581.9

**МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
(CENTROPHYCEAE) ОЗЕРА МИЧИГАН**

© 1997 С.И. Генкал, Г.И. Поповская

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н;
Институт геохимии им. А.П. Виноградова Сибирского отделения РАН,
664033, Иркутск-336, ул. Лермонтова, д. 289, кв. 36*

На основе электронно-микроскопического изучения фитопланктона оз. Мичиган приводятся краткие описания новых для флоры озера представителей диатомовых водорослей (Centrophyceae).

Ключевые слова: фитопланктон, диатомовые водоросли, электронная микроскопия, оз. Мичиган.

On the basis of electronmicroscopic investigations of phytoplankton in Michigan a brief description of new for the lake flora representatives of diatoms (Centrophyceae) are given.

Key words: phytoplankton, diatom algae, electron microscopy, Lake Michigan.

Введение

Оз. Мичиган входит в состав Лаврентийских Больших озер. В отличие от других больших озер мира Лаврентийские озера имеют небольшой возраст и в современных очертаниях существуют всего несколько тысяч лет (Hough, 1958). В связи с этим Большие озера не имели времени для создания уникальной эндемичной флоры (Hustedt, 1945), имеющейся в более древних озерах. По мнению Штормера (Stoermer, 1978), местную флористическую формацию в Лаврентийских Больших озерах можно рассматривать как находящуюся в стадии формирования, уникальную и не имеющую аналогов в мире, поэтому понятен интерес к ее изучению. Согласно списку диатомовых водорослей (checklist) для Лаврентийских Больших озер, флора Bacillariophyta весьма разнообразна, а из представителей Centrophyceae приводится более 100 таксонов (Stoermer, Kreis, 1978). В одной из последних работ, посвященных оз. Мичиган, указывается, что первое место в видовом разнообразии принадлежит диатомовым, число видов которых в 1983—1984 гг. составляло 166—168. На долю центрических приходилось более 50 видов (Makarewicz, 1988). Позднее, по результатам изучения материалов из озера с помощью световой и электронной микроскопии, был описан новый для науки таксон из рода *Stephanodiscus* (Stoermer et al., 1988).

Материал и методика

Площадь водной поверхности оз. Мичиган составляет 58 тыс. км², средняя глубина 84 м, максимальная 281 м. По объему (4.87 тыс. км³) оно занимает второе место среди Больших озер (Stoermer, 1978). В июле 1989 г. Г.И. Поповской были отобраны поверхностные пробы фитопланктона в зал. Гренбей, устье р. Милуоки и в пелагиали северных участков озера у г. Милуоки. Подготовку водорослей для электронной микроскопии осуществляли по известной методике (Балонов, 1975). Материалы изучали в трансмиссионном (H-300) и сканирующем (JSM-25S) электронных микроскопах.

Результаты и обсуждение

С помощью методов электронной микроскопии мы выявили 6 новых для флоры этого озера таксонов Centrophyceae, вегетирующих и во внутренних водоемах России. Их краткие описания и оригинальные микрофотографии приводятся ниже.

Stephanodiscus invisitatus Hohn et Hellerman (Hohn, Hellerman, 1963: 277, figs. 1, 7). Створка диаметром 13.1 мкм, штрихов 14 в 10 мкм, краевые выросты с опорами на 4—5-м ребре (рис. 1, а). В России имеет широкое распространение. Встречается в озерах, водохранилищах, реках и вегетирует даже в Каспийском море (Козыренко и др., 1992), обнаружен также и в оз. Байкал (Генкал, Поповская, 1987).

Stephanodiscus makarovaе Genkal (Генкал, 1978: 13—14, табл. I, 3—6, II, 1—6). Створки диаметром 5.7—6.6 мкм, штрихов 18—22 в 10 мкм, краевые выросты с опорами на 4—6-м ребре (рис. 1, б, в). В России имеет широкое распространение. Встречается в озерах, водохранилищах и реках (Козыренко и др., 1992). Обнаружен в оз. Байкал (Генкал, Поповская, 1987).

Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin (Генкал, Кузьмин, 1978: 1310, рис. 2, 1—8). Створки диаметром 6.3—7.7 мкм, штрихов 16—18 в 10 мкм (рис. 1, г). В России имеет широкое распространение. Встречается в озерах, в том числе и в оз. Байкал, водохранилищах и реках (Генкал, Поповская, 1987; Козыренко и др., 1992).

Stephanodiscus vestibulis Håkansson, Theriot et Stoermer (Håkansson et al., 1986: 504—505, figs. 1—12). Створки диаметром 10—11.3 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм, краевые выросты с опорами на 2—3-м ребре (рис. 1, д; 2, а). Эта водоросль была описана из эвтрофного водоема Северной Америки и близка по морфологии к *S. triporus*.

Cyclotella meduanae Germ. (Germain, 1981: 36, pl. 8, fig. 28; pl. 154, figs. 4, 4a). Створки диаметром 5.1—10 мкм, штрихов 7—14 в 10 мкм, краевые выросты с опорами на 2—3-м ребре (рис. 2, б, г). Вегетирует в волжских и Киевском водохранилищах, реках Иркут, Обь, Дунай (Генкал, 1990; Щербак и др., 1992).

Actinocyclus variabilis (Makar.) Makar. (Макарова, 1959: 85, рис. 7—11). Створки диаметром 15—34 мкм, щелевидных выростов на створке 4—6 (рис. 2, д, е). Встречается в планктоне Каспийского и Азовского морей, водохранилищ Волги (Генкал и др., 1992).

Заключение

Электронно-микроскопическое изучение фитопланктона оз. Мичиган позволило расширить список Bacillariophyta за счет представителей Centrophyceae, большинство из которых встречается и во внутренних водоемах России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
- Генкал С.И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 1978. Т. 15.
- Генкал С.И. Особенности морфологии панциря нового для флоры СССР представителя рода *Cyclotella* (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 89.
- Генкал С.И., Королева Н.Л., Попченко И.И., Буркова Т.Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 94.
- Генкал С.И., Кузьмин Г.В. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9.
- Генкал С.И., Поповская Г.И. Новые данные к флоре центральных диатомей озера Байкал // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1987. № 73.
- Козыренко Т.Ф., Хурсевич Г.К., Логинова Л.П., Генкал С.И., Шешукова-Порецкая В.С. *Stephanodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2, вып. 2.

- Макарова И.В. Новые представители рода *Thalassiosira* из Каспийского моря // Ботан. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1959. Т. 12.
- Щербак В.И., Генкал С.И., Майстрова Н.В. Центрические диатомовые водоросли в фитопланктоне Киевского и Каневского водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 93.
- Håkansson H., Theriot E.C., Stoermer E.F. Morphology and taxonomy of *Stephanodiscus vestibulis* sp. nov. (Bacillariophyta) // Nord j. Bot. 1986. Vol. 6, N 4.
- Germain H. Flore des Diatomées eaux douces et Saumâtres. Paris, 1981.
- Hohn M.N., Hellerman J. The taxonomy and structure of diatom population from three North American rivers using three sampling methods // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1963. Vol. 87.
- Hough J.L. Geology of the Great Lakes. Urbana, 1958.
- Hustedt F. Diatomeen aus Seen und Quellgebeiten der Balkanhalbinsel // Arch. Hydrobiol. 1945. Bd 40.
- Makarewicz J.C. Phytoplankton and zooplankton in Lake Erie, Lake Huron and Lake Michigan: 1984 // GLNPO Report N 3. 1988.
- Stoermer E.F. Phytoplankton assemblages as indicators of water quality in the Laurentian Great Lakes // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97, N 1.
- Stoermer E.F., Håkansson H., Theriot E.C. Morphology and taxonomy *Stephanodiscus conspicueporus* sp. nov. (Bacillariophyceae) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1988. Vol. 107, N 1.
- Stoermer E.F., Kreis R.G. Preliminary checklist of diatoms (Bacillariophyta) from the Laurentian Great Lakes // J. Great Lakes Res. 1978. Vol. 4, N 2.

УДК 574.5.087 + 504.4.064.36

ВЛИЯНИЕ СТОЧНЫХ ВОД РЫБИНСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО УЗЛА НА КАЧЕСТВО ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД

© 1997 Б.А. Флеров, Е.Д. Волков, А.А. Воронин,
В.В. Конов, О.В. Папушкина

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н;
Отдел здравоохранения Рыбинского муниципального округа, 152000, г. Рыбинск, ул. Рабочая, 1

Приведены данные за 1993—1995 гг. по токсикологическому мониторингу сточных вод с биологических очистных сооружений, коммунально-промышленных стоков и поверхностных вод г. Рыбинска. Показана высокая токсичность всех сточных вод, поступающих с биологических очистных сооружений. Выявлено уменьшение количества токсичных проб коммунально-промышленных стоков и проб воды из естественных водоемов в 1994 г., которое связано с общим спадом промышленного производства в городе. Однако в 1995 г. экологическая ситуация ухудшилась: количество токсичных проб увеличилось во всех точках их отбора.

Ключевые слова: качество вод, биотестирование, сточная вода.

Data on toxicological monitoring of wastes from biological purification plants municipal-industrial sewages and surface waters of Rybinsk city are presented for 1993—1995. High toxicity of sewages from biological purification plants is shown. In 1994 a decrease in a number of toxic samples of municipal-industrial sewages and water samples from natural waterbodies associated with a total depression of industrial production was registered. In 1995 the ecological situation deteriorated: a number of toxic samples increased at all sampling stations.

Key words: water quality, biotesting, sewages.

Одной из основных задач мониторинга поверхностных вод является не только получение оперативной информации, но и прогнозирование состояния поверхностных вод в результате тех или иных антропогенных воздействий. Эта задача особенно актуальна для крупных промышленных центров, где необходимо предвидеть последствия изменений характера и уровня промышленного производства на состояние окружающей среды.

В данной статье приводятся результаты экотоксикологического мониторинга поверхностных вод на территории Рыбинского промышленного узла. Эта работа является одним из разделов муниципальной программы «Экологический мониторинг города Рыбинска». Наблюдения за качеством поверхностных и сточных вод на территории города в течение 3 лет позволяют не только оценить состояние поверхностных вод, но и сделать определенные выводы и прогнозы.

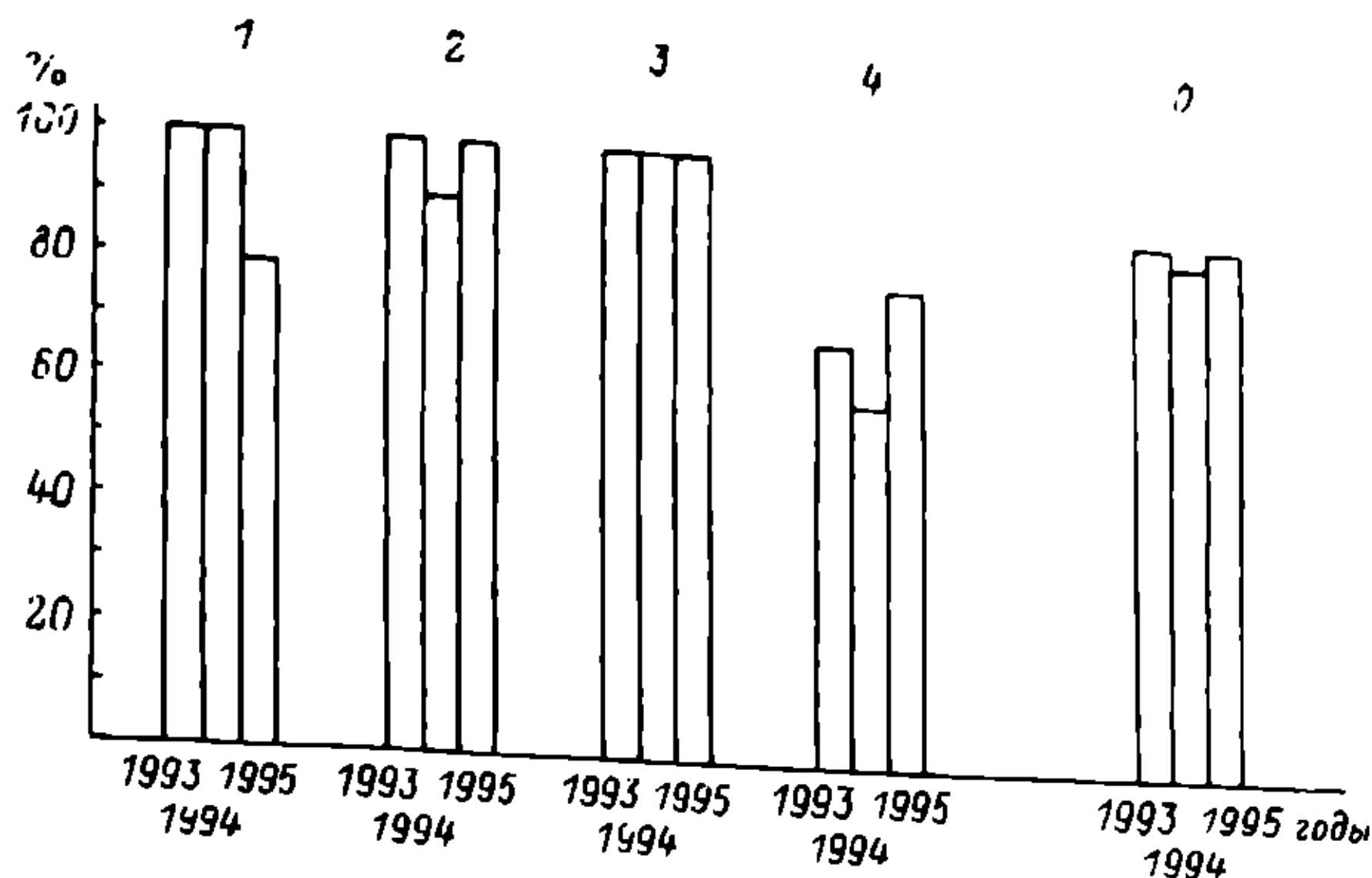


Рис. 1. Количество проб (%) сточной воды с очистных сооружений, в которых выявлена острая токсичность. Очистные сооружения биологического типа: 1 — АО «Рыбинсккабель», 2 — АООТ «ВМЗ», 3 — городские, 4 — АО «Слип»; 5 — все очистные сооружения.

На протяжении 3 лет на территории города пробы воды отбирали в 18 точках. Из них 4 — стоки с наиболее крупных очистных сооружений биологического типа, 5 — естественные водоемы и 9 — основные выпуски коммунально-промышленных сточных вод. Токсичность определяли методами биотестирования с использованием в качестве тест-объектов цериодафний. Острую токсичность воды выявляли по гибели или иммобилизации 50 % и более животных за 48 ч, а хроническую — по гибели более 20 % цериодафний за 7 сут или достоверному снижению плодовитости по сравнению с контролем (Методическое руководство..., 1991). Биотестирование проводили в лабораторных условиях при температуре 22—25 °С. В качестве контроля использовали очищенную водопроводную воду.

Биологические очистные сооружения. По результатам биотестирования в 1993—1995 гг. только 11—13 % сточных вод, прошедших через биологические очистные сооружения, не проявляли острой токсичности (рис. 1). Наиболее крупными и «показательными» являются городские очистные сооружения, в которые поступает значительная часть промышленных и бытовых стоков города. В этих очистных сооружениях наблюдается наиболее неблагоприятная картина — во всех пробах выявлена острая токсичность. В 1994 г. (по сравнению с 1993 г.) в 2 очистных сооружениях количество проб, где была выявлена острая токсичность, уменьшилось и в 2 других осталось без изменения. В 1995 г. (по сравнению с 1994 г.) количество таких проб, напротив, увеличилось в 2 очистных сооружениях, в 1 — уменьшилось и еще в 1 — не изменилось. Показательно, что эти негативные изменения в 1995 г. наблюдались на фоне продолжающегося спада промышленного производства. На основании полученных данных можно заключить, что в очистных сооружениях биологического типа не обеспечивается необходимая очистка сточных вод даже при низком уровне промышленного производства.

Основные коммунально-промышленные стоки. По результатам биотестирования в наиболее крупных стоках в 1994 г. (по сравнению с 1993 г.) количество проб, в которых выявлялась острая токсичность, во всех точках отбора проб значительно уменьшилось (только в 5-й токсичность не изменилась) (рис. 2). Это объясняется снижением общего уровня промышленного производства в 1994 г. В 1995 г. отмечено снижение количества токсичных проб только в 3 точках (5, 8, 9-й). В одной точке (12-й) количество таких проб не изменилось, а в остальных наблюдалось значительное увеличение проб с острой токсичностью. При сравнении проб всех коммунально-промышленных стоков видно, что в 1995 г. на фоне

снижения уровня промышленного производства и уменьшения объема стоков увеличивается количество проб с острой токсичностью:

Год	Общее количество проб, шт.	Количество проб с острой токсичностью	
		шт.	%
1993	103	52	49
1994	93	26	28
1995	85	32	38

Наиболее токсичными (с учетом степени разбавления до исчезновения токсичности) являются стоки АО «Рыбинскабель», АО «Рыбинские моторы» и хозяйственные стоки (рис. 2).

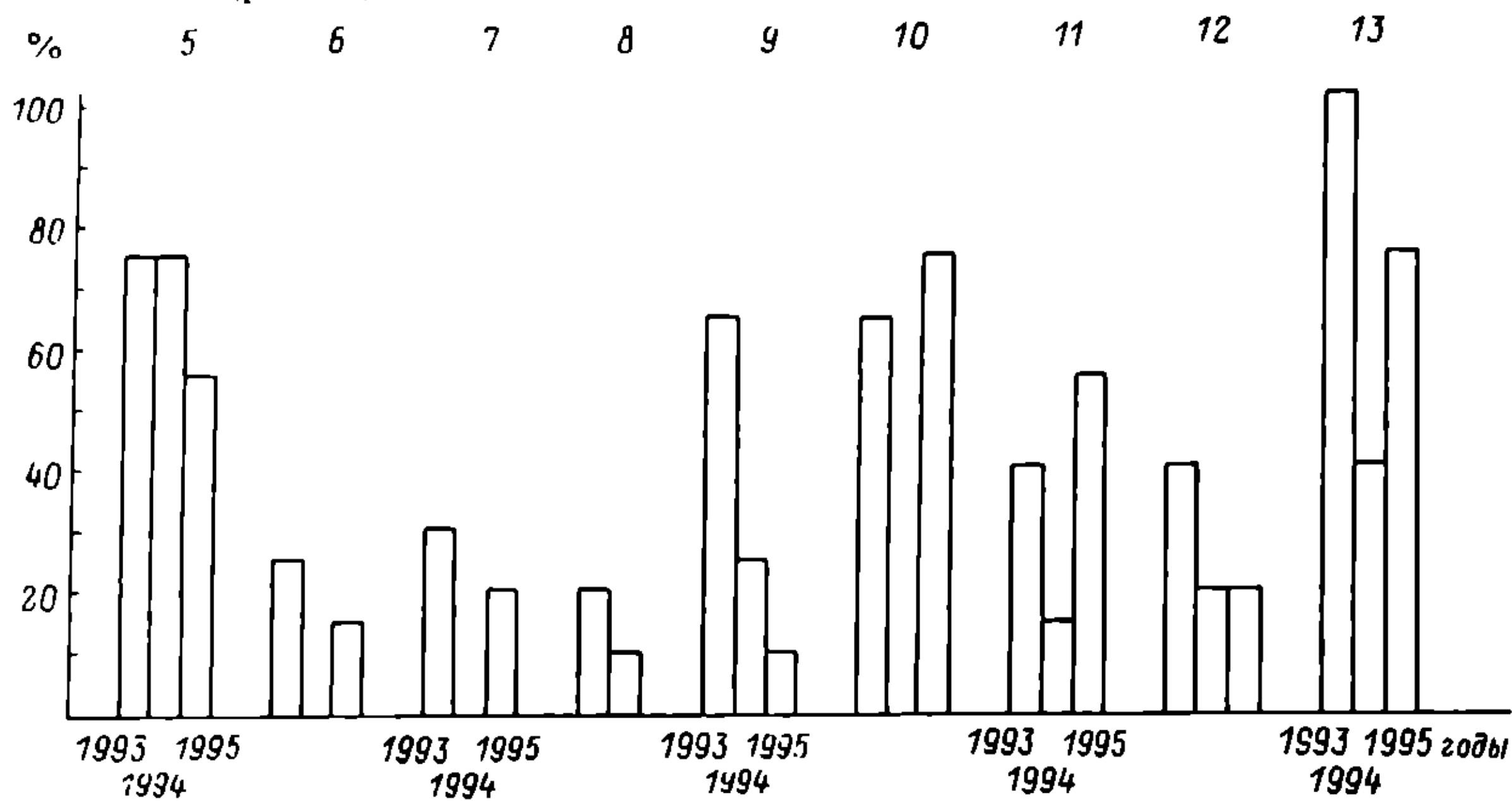


Рис. 2. Количество проб (%) коммунально-промышленных сточных вод, в которых выявлена острая токсичность.

Пункты отбора проб: 5 — промышленные сточные воды АО «Рыбинскабель», 6—8 — промышленные стоки № 2—4 АООТ «Волжский машиностроительный завод», 9 — ливневый сток Рыбинского завода приборостроения, 10 — сток № 1 АО «Рыбинские моторы», 11 — сток № 2 АО «Рыбинские моторы», 12 — ливневый сток АО «Магма» и хозяйственные стоки района Ягутка, 13 — хозяйственно-бытовые стоки.

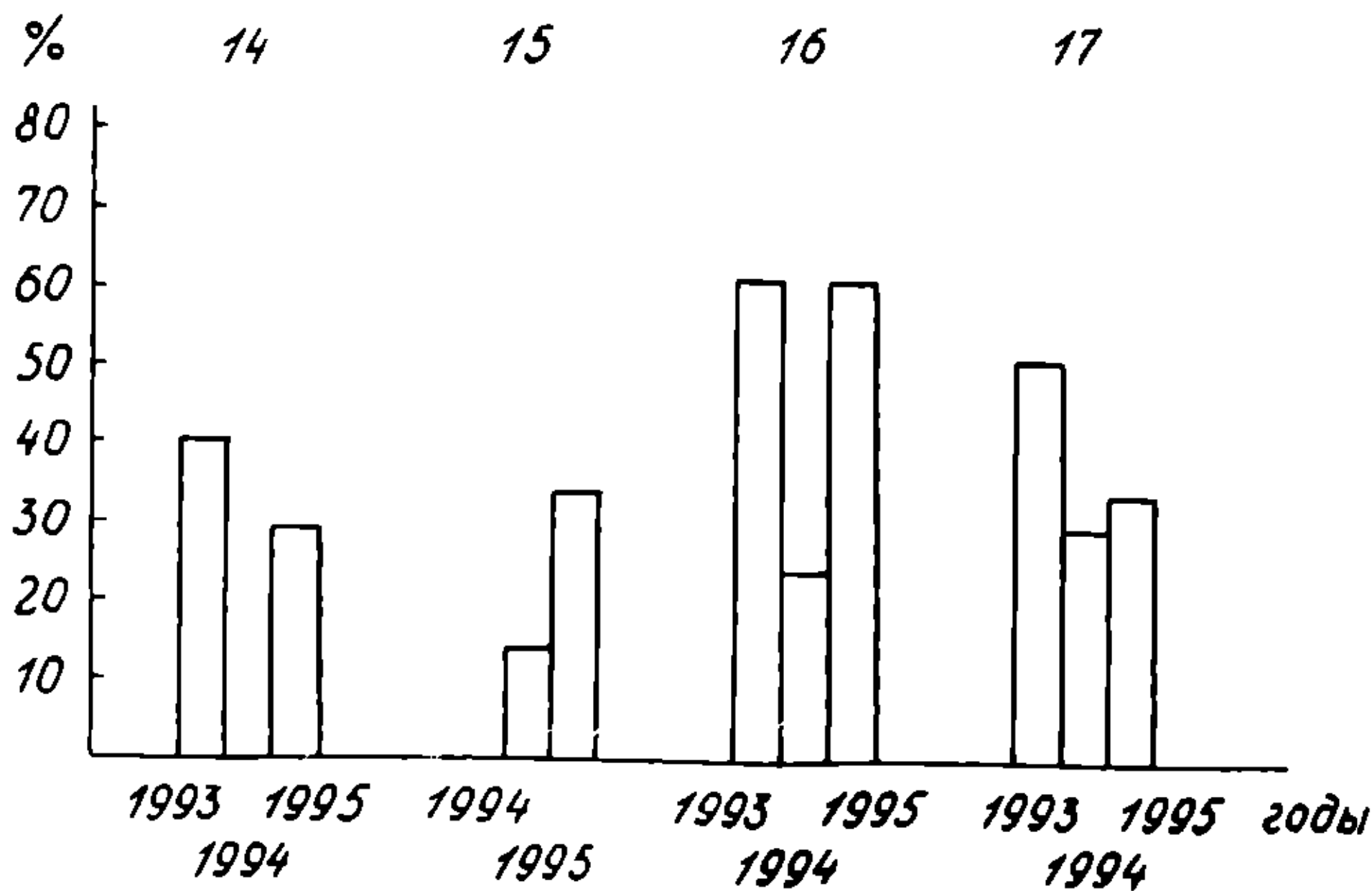


Рис. 3. Количество проб (%) воды естественных водоемов, в которых выявлена хроническая или острая токсичность.

Пункты отбора проб: 14 — р. Коровка (выше черты города), 15 — р. Коровка (устье), 16 — ручей Дреслянка (устье), 17 — р. Черемуха (устье).

Естественные водоемы. Программой «Экологический мониторинг города Рыбинска» предусматривается оценка степени воздействия промышленной и коммунальной деятельности города на естественные водоемы. Общую оценку качества воды естественных водоемов по результатам биотестирования проводили с учетом проб как с острой, так и хронической токсичностью. В 1994 г. (по сравнению с 1993 г.) наблюдалось уменьшение количества проб с острой и хронической токсичностью (по точке 15-й данные за 1993 г. отсутствуют) (рис. 3). В 1995 г. количество таких проб увеличилось во всех точках отбора проб.

Полученные данные свидетельствуют, что в г. Рыбинске на фоне снижения уровня промышленного производства не наблюдается естественного адекватного улучшения экологической обстановки. Из этого следует, что увеличение или даже стабилизация уровня промышленного производства приведет к значительному ухудшению качества воды в естественных водоемах в черте города. По всей вероятности, и малые водоемы будут деградировать до уровня сточных канав. Оздоровление экологической обстановки возможно только в результате разработки и реализации природоохранных мероприятий по реконструкции очистных сооружений, ликвидации стоков, поступающих в естественные водоемы без очистки, и защите малых водоемов в черте города от деградации. С учетом неблагоприятного гидрологического режима в 1996 г. можно прогнозировать, что качество воды природных водоемов в черте города будет ухудшаться и водоемы в летний период не могут быть использованы для рекреационных и хозяйственно-бытовых целей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Методическое руководство по биотестированию воды РД 118-02-90. М., 1991.

Некролог

ВАЛЕРИЯ МИХАЙЛОВНА КАТАНСКАЯ

Закончился земной путь старейшего русского гидробиолога Валерии Михайловны Катанской (Машатиной) (3 марта 1910 г.—28 января 1996 г.).

Валерия Михайловна родилась в г. Талдоме Тверской губернии в семье служащего. В 1929 г. поступила в Ленинградский университет на биологическое отделение физико-математического факультета, который окончила в 1935 г. по специальности геоботаника. Еще студенткой в 1933 г. она поступила на Бородинскую биологическую станцию ЛГУ, где до эвакуации (1941 г.) работала научным сотрудником. Одновременно заведовала библиотекой и музеем станции. Находясь в эвакуации на Урале в пос. Шаля (Екатеринбургская обл.), работала в различных учреждениях, в том числе преподавателем средней школы. Возвратившись в марте 1945 г. в Ленинград, Валерия Михайловна продолжала свою научную деятельность в Ботаническом институте АН СССР, а в октябре того же года вновь перешла на Бородинскую биологическую станцию. С марта 1946 г. она работала младшим научным сотрудником Байкальской биологической станции. В октябре 1948 г. ее перевели на Лимнологическую станцию Пуннус-Ярви (Карельский перешеек) младшим научным сотрудником. В сентябре 1953 г. Валерия Михайловна была зачислена в штат Лаборатории озераведения АН СССР (позднее Институт озераведения), где и проработала до выхода на пенсию в 1985 г.

Научные интересы Валерии Михайловны были связаны с экологической группой сосудистых водных и прибрежно-водных растений. В выборе объекта исследований, определивших ее дальнейшую жизнь в науке, сыграл ряд обстоятельств. Прежде всего это первые самостоятельные шаги на Бородинской биологической станции в Южной Карелии, расположенной на Кончезерской группе озер с интересной и разнообразной гидрофильной флорой и растительностью. Немаловажное значение имела среда, окружение, направившие интересы молодой исследовательницы на изучение именно этой экологической группы. Особую роль сыграл профессор А.П. Шенников, известный геоботаник, сам непосредственно не занимавшийся водными растениями, но понимавший важность и необходимость их изучения. В своем отзыве на ее дипломную работу «Фенологические стационарные наблюдения над водной растительностью Пертозера и методике их постановки» он отметил: «...то, что сделано — так ново, такие открывает перспективы дальнейшей работы, так вооружает методикой исследования, что нельзя не поздравить фитоценологию с интересной и важной работой, а автора — с отлично выполненным дипломным исследованием и сочинением». Эта работа в 1933 г. была опубликована в «Ученых записках ЛГУ». Наконец, на первые работы Валерии Михайловны оказали традиции в изучении водных растений, заложенные Б.А. Федченко и А.Ф. Флеровым и подхваченные в 30-е и последующие годы не только Валерией Михайловной, но и другими исследователями — В.Н. Черновым, К.В. Доброхотовой, Г.К. Лепиловой, Н.К. Дексбах.

Валерия Михайловна — автор более 100 работ. Ее научные интересы были очень широки, но они четко разделяются на 3 основных направления. Первое из них, ботанико-географическое, отражено в обстоятельно написанных очерках флоры и растительности водоемов разных географических районов и зон Совет-

ского Союза: Карелии, Казахстана и Средней Азии, центральных и северных районов России, тундровой зоны. Современным исследователям они дают богатый и исчерпывающий материал о региональных отличиях растительного покрова вод и прибрежий, а также информацию о его сукцессиях.

Второе направление связано с экологией гидрофильных растений и больше отвечает тематике гидробиологических учреждений, в стенах которых Валерии Михайловне пришлось работать. Прежде всего это продукционная роль водной растительности. Полученные ею результаты были использованы при хозяйственном освоении водоемов, оценке кормовых ресурсов охотничьепромысловых угодий, составлении генеральной схемы промышленного освоения зарослей водной растительности и т. д. Научный и практический интерес представляют материалы по ценотической структуре и флористическому составу водной растительности разных регионов и природных зон, динамике растительного покрова водоемов. Собранный ею огромный фактический материал представляет большую ценность для классификации озер по характеру населяющей их растительности, что является одним из элементов общей комплексной типизации озер. Валерия Михайловна разрабатывала вопросы прогнозирования и регулирования зарастания водохранилищ-охладителей. Логическим продолжением данной тематики было ее деятельное участие в организации и проведении 1-й и 2-й Всесоюзных конференций по высшей водной и прибрежно-водной растительности (Борок, 1977, 1988 гг.).

Наконец, направление методическое. Наиболее известные работы по этой теме — «Методика исследований высшей водной растительности» (1956), «Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения» (1981) широко используются специалистами и практиками. Работы основаны на общих подходах и принципах изучения растительного покрова и учитывают специфические особенности гидрофильного компонента флоры и растительности. В методических установках, особенно анализе и обобщении материалов, Валерия Михайловна исходила из традиционных установок отечественной фитоценологии, основанных на принципе доминантности. Однако в личных беседах она вполне допускала возможность использования других подходов, в частности основанных на флористических критериях.

Валерию Михайловну неизменно интересовали вопросы флористики, реализованные в обширном, собранном в экспедициях, гербарии (Сибирь, Дальний Восток, Алтай, Кавказ, Европейская Россия и другие районы). В 1987 г. часть сборов численностью более 5000 листов была передана в гербарий Института биологии внутренних вод (Борок, Ярославская обл.). Гербарий Валерии Михайловны содержит много редких, эндемичных и реликтовых видов. Она не раз высказывала сожаление, что не могла специально заниматься флористикой и систематикой этой экологической группы.

Валерия Михайловна была носительницей идей и представлений ленинградской школы геоботаников. Эта школа, как и соперничавшая с ней московская, в настоящее время стала достоянием истории. В то же время Валерия Михайловна представляла в высшей степени тип самобытного и оригинального ученого. Ее интересовали водные растения — группа, которую «маститые» исследователи обычно обходят вниманием из-за ограниченности разнообразия. Образно говоря, Валерия Михайловна отдала душу и сердце любимому делу, существенно расширив информационное поле по гидрофитам. Нельзя не отдать ей должное как самоотверженному исследователю-полевiku, работавшему, по существу, в одиночку. До района исследований она часто добиралась самостоятельно попутным транспортом и уже на месте нанимала лодку и рабочего. В столь непростых условиях она описывала и картировала растительность, собирала гербарий и другой материал. Последние экспедиции на озерах Воже и Лача она проводила, когда ей было уже более 70 лет.

В общении с коллегами и близкими по научным интересам людьми Валерия Михайловна была искренним и открытым человеком, готовым всегда дать дельный

совет или поделиться знаниями. Ее квартира в Санкт-Петербурге, уставленная книгами, картинами, антиквариатом, была всегда открыта для друзей. И сама Валерия Михайловна была энергичной, деловой, собранной. Ботаники неизменно относились к ней с большим уважением. Не раз бывали в гостях. И радушная хозяйка умела угостить чаем, согреть душу и сердце разговорами о бесконечно дорогом ей предмете — гидроботанике.

Последнее успокоение она обрела на Большеохтинском кладбище в Санкт-Петербурге.

Память о Валерии Михайловне Катанской навсегда сохранят те, кто с ней работал и был знаком.

А.И. Кузьмичев, И.А. Денисова, А.Н. Краснова, Л.И. Лисицына

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ

1. **В.И. Лукьяненко, В.И. Дубинин, А.Д. Сухопарова.** Влияние экстремальных условий приплотинной зоны реки на осетровых рыб. Рыбинск, 1990. Цена 60 руб.

Приведены результаты одного из звеньев многолетнего цикла исследований, посвященных влиянию экстремальных условий приплотинной зоны реки на состояние нерестовых контингентов популяций проходных рыб, в частности каспийских осетровых.

2. **В.И. Лукьяненко, П.В. Кулик.** Физиолого-биохимическая и рыбоводная характеристика разновозрастных производителей волго-каспийских осетровых рыб. Рыбинск, 1994. Цена 6370 руб.

3. **А.М. Уголев, В.В. Кузьмина.** Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеиздат. 1993. Цена 700 руб.

Рассмотрены современные концепции питания и пищеварения гетеротрофных организмов. Систематизированы сведения о полостном, внутриклеточном, мембранном и симбионтном пищеварении у рыб, а также индуцированном аутолизе их объектов питания. Продемонстрировано влияние абиотических и биотических факторов среды на процессы пищеварения у рыб. Описаны механизмы адаптаций ферментных систем пищеварительного тракта к природным факторам среды.

4. Л.И. Лисицына, В.Г. Папченков, В.И. Артеменко.
Флора водоемов волжского бассейна (определитель цветковых растений). СПб.: Гидрометеониздат, 1993. Цена 1500 руб.

В монографию включены водные и прибрежно-водные растения естественных водоемов и водотоков бассейна р. Волги. Даны ключи для определения семейств родов и видов растений. Для каждого вида указано его распространение в пределах региона, частота встречаемости, экологические, ценоотические и биологические особенности. Монография иллюстрирована оригинальными рисунками плодов, семян, околоцветников и других частей растений, важных при определении.

Книги можно приобрести наложенным платежом, обратившись по адресу:

152742, пос. Борок Ярославской области
Некоузского района,
Институт биологии внутренних вод РАН, библиотека

Редактор издательства Л.А. Бабушкина
Технический редактор Е.И. Егорова
Корректоры Н.И. Журавлева и И.А. Крайнева
Компьютерная верстка Т.Н. Поповой

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 24.09.97.
Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 8.8. Уч.-изд. л. 9.6. Тираж 600 экз. Тип. зак. № 253. С 172

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

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

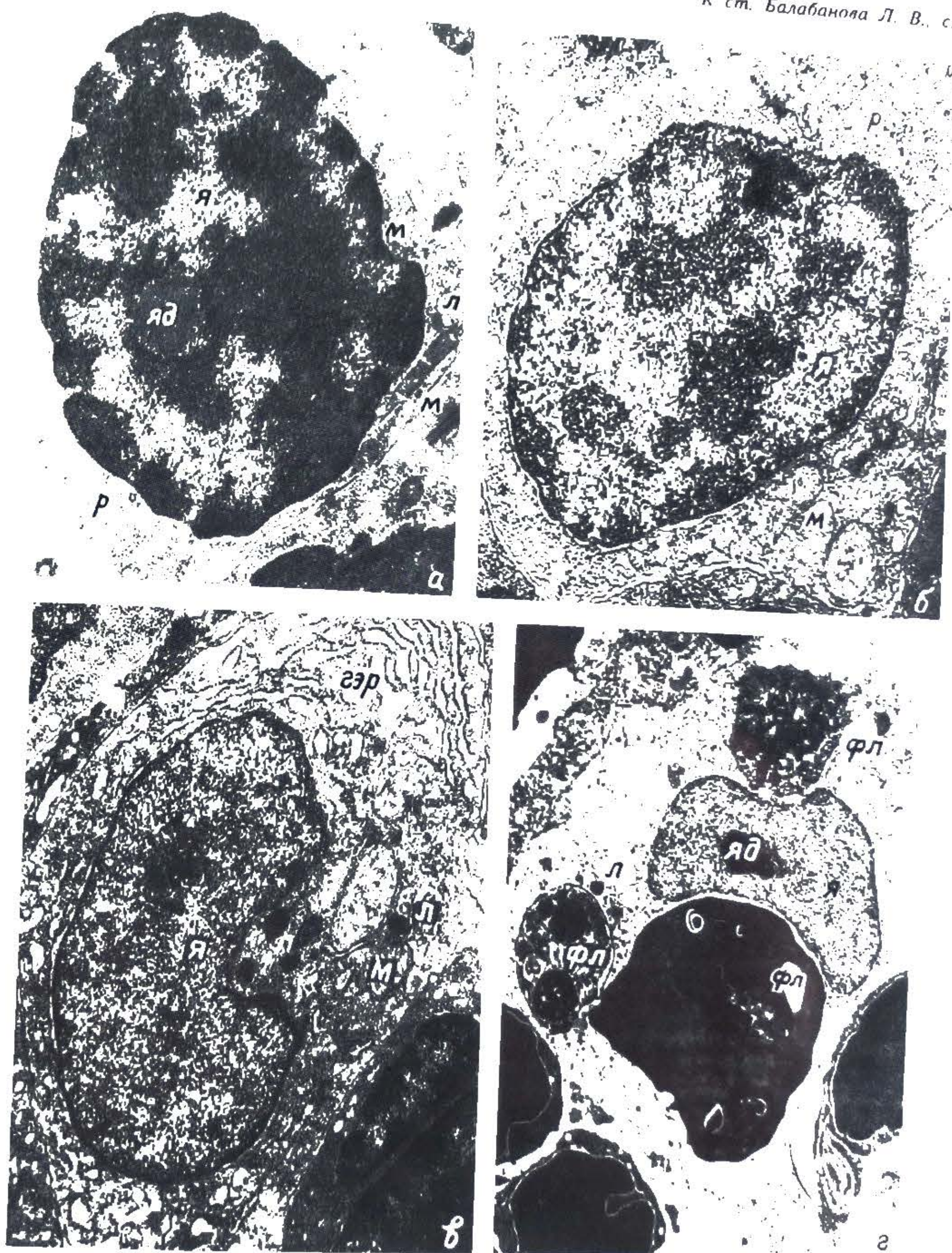


Рис. 1. Ультраструктура лимфоцитов, плазматической клетки и макрофага карповых рыб.
 а — малый лимфоцит карася, б — большой лимфоцит карася, в — плазматическая клетка густеры, г — макрофаг леща;
 гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, л — лизосома, м — митохондрия, р — рибосомы, фл — фаголизосома,
 я — ядро, яд — ядрышко.
 Увеличение: а — 13 000х; б, в — 8300х; г — 5000х.

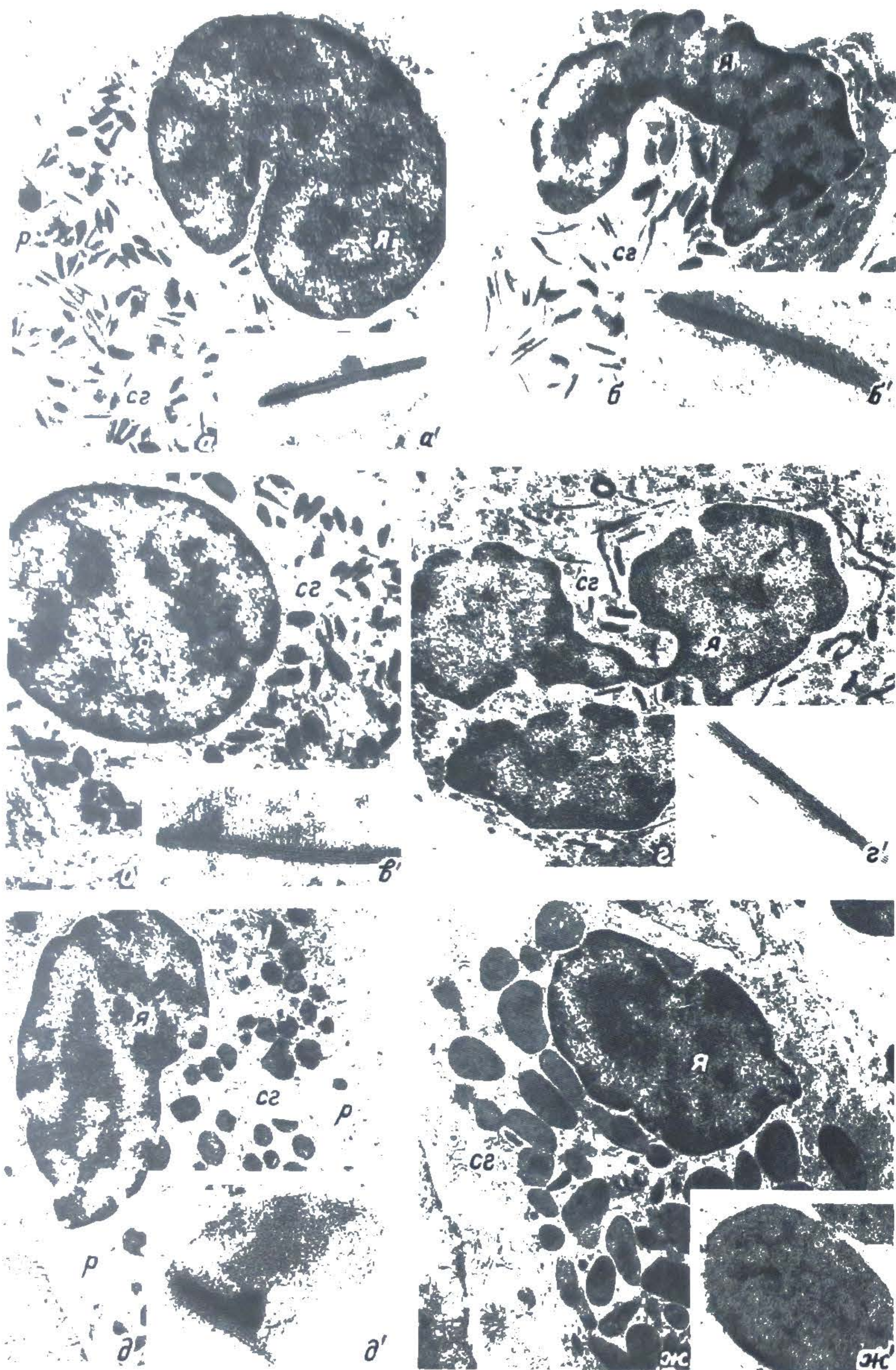


Рис. 2. Ультраструктура гранулоцитов карповых рыб.

а — гранулоцит I типа язя и его гранула (а'), б — гранулоцит I типа синца и его гранула (б'), в — гранулоцит I типа густеры и его гранула (в'), з — гранулоцит I типа жереха и его гранула (з'), д — гранулоцит I типа карася и его гранула (д'), ж — гранулоцит II типа леща и его гранула (ж'); сг — специфические гранулы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Увеличение: а—д — 8300×; а', в', з' — 33 000×; б', д' — 50 000×; ж — 6600×; ж' — 26 000×.

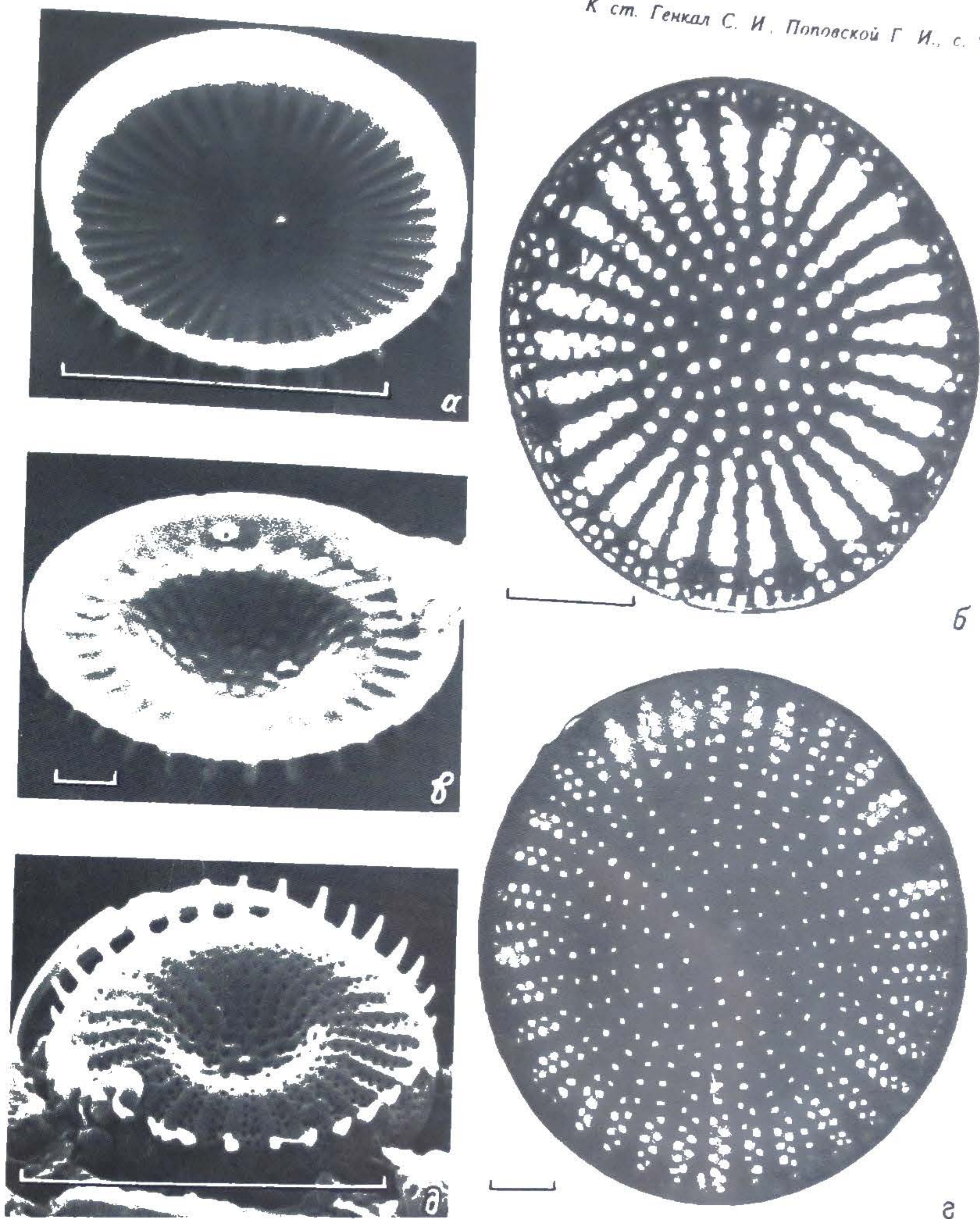


Рис. 1. Электронные микрофотографии диатомовых водорослей.

a — *Stephanodiscus invisitatus*, *б—в* — *S. makarovaе*, *г* — *S. triporus*, *д* — *S. vestibulis*; *a, в* — внутренняя поверхность створок, *б, г* — створки, *д* — внешняя поверхность створки; *a, в, д* — СЭМ, *б, г* — ТЭМ.
Масштаб соответствует 1 мкм (*б—г*) и 10 мкм (*a, д*).

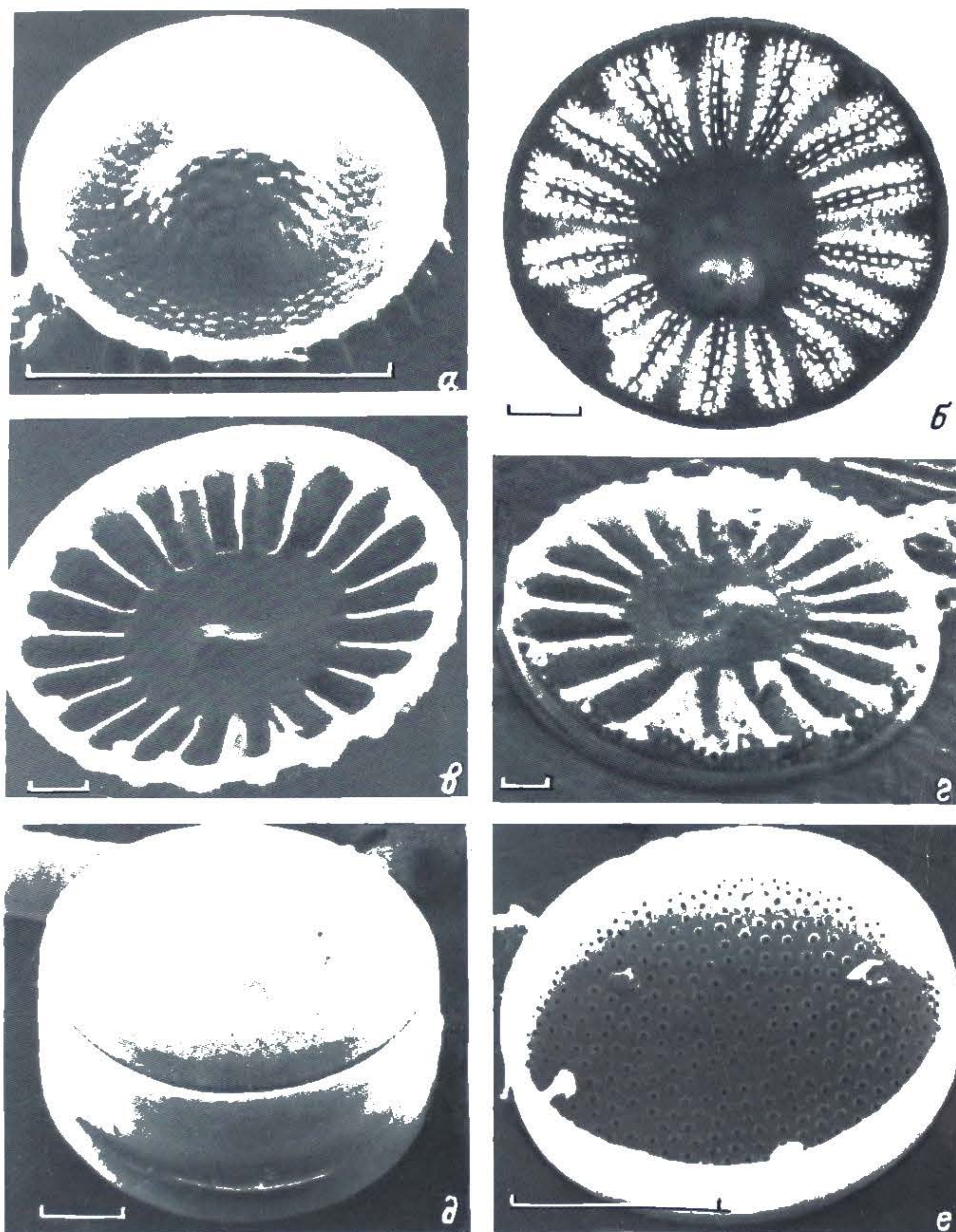


Рис. 2. Электронные микрофотографии диатомовых водорослей.

a — *Stephanodiscus vestibulis*, *б—г* — *Cyclotella meduanae*, *д—е* — *Actinocyclus variabilis*; *а, в, е* — внутренняя поверхность створок, *б* — створка, *г* — внешняя поверхность створки, *д* — внешняя поверхность панциря; *а, в—е* — СЭМ; *б* — ТЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм (*б—г*) и 10 мкм (*а, д, е*).