

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

№ 1

1996



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

BIOLOGY OF INLAND WATERS

Журнал учрежден в 1993 г.
Институтом биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанова
Российской академии наук

Гидробиологическим обществом
Российской академии наук

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

Свидетельство о регистрации
№ 01339 от 22.02.93

Главные редакторы:

А.Ф. АЛИМОВ
А.И. КОПЫЛОВ
Д.С. ПАВЛОВ

Редакционная коллегия:

А.В. Авакян, В.В. Бутыл, Я.Г. Девяткин,
Н.А. Зминова (исполнительный секретарь),
М.В. Иванова, Е.А. Криксунов,
Л.И. Кузнецов, Б.И. Куперман,
Ю.М. Лебедев, В.И. Лукьяненко,
Г.И. Маркевич, А.Г. Поддубный,
Кл.С. Решетникова, И.К. Ривьер,
Б.А. Флеров, В.Н. Чкавцев

Адрес редакции:

152742 БОРОК ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ
НЕКОУЗСКОГО РАЙОНА
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД РАН

The Journal was founded in 1993
I.D. Papantin 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»

Certificate
№ 01339 from 22.02.93

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.V. Ivanova, Ye.A. Kriksunov,
A.I. Kuzmichev, B.I. Kuperman,
Yu.M. Lebedev, V.I. Lukyanenko,
G.I. Markevich, A.G. Poddubny,
Yu.S. Reshetnikov, I.K. Rivier,
B.A. Flerov, V.N. Yakovlev

Address of Editorial Board:

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

СОДЕРЖАНИЕ

От редакции

Азмица А.Ф. О некоторых проблемах современной гидробиологии	7
Кузьмина В.В. Трофология рыб (физиологи-биохимические аспекты)	14
Гольд В.М., Шитрова Н.Ю., Попельнянский Я.А., Катинков В.И., Гавенский Н.А. Ассимиляционная активность хлорофилла (теоретические и методические аспекты)	24
Коричнев Л.Г. Влияние азотности вод на планктонные диатомовые водоросли в слабо-минерализованных лесных озерах Северо-Запада России	35
Косыгин Д.Б., Намсеров Б.Б. Интенсивность разложения целлюлозы в эвтропных отложениях Рыбинского водохранилища	43
Вехов Н.В. Фауна, специфика распространения и биотопического распределения голых хаброног (Apoelgasa) и шнителей (Nothelgasa) в горно-таежных водоемах Чукотки	48
Земляков П.И., Шмелев А.Я. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Усть-Темского государственного водохранилища	54
Жохан А.Б., Пугачев М.Н. Изменение видового состава и численности некоторых геланинтов рыб в Рыбинском водохранилище за 50 лет	62
Титов А.В. Состояние донной фауны озерных рыб трематодой <i>Somadoia is-sioretensis</i> в условиях промышленного водоканализма	73
Биланов А.Н., Филатов Е.А. Состояние сообщества бонных организмов Верхней Волги (территория Ярославской области)	79
Ковалева Н.И., Калько В.В. Состояние динамика и биотопическая изменчивость литидного скелета моллюсков	85

Краткие сообщения

Гонимал С.И., Елизарова В.А. <i>Actinocyclus variabilis</i> (Makag.) Makag. — новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище	92
Григорьев А.К. Определение мутуальности гидравлического удара микрочерным методом при исследовании эвтрофитов <i>Salastium angulale angulale</i> L. (Cephalopoda)	94
Приписка для авторов	97

CONTENTS

Editorial	5
Allmov A.F. On some problems of modern hydrobiology	7
Kuzmina V.V. Fish trophology (physiologo-biochemical aspects)	14
Gold V.M., Shatrov I.Yu., Popelnetsky V.A., Kolmakov V.I., Gaevsky N.A. Assimilatory activity of chlorophyll (theoretical and methodological aspects)	24
Korneva L.G. Effect of water acidity on plankton diatoms in weakly mineralized forest lakes of the north-western Russia	33
Kosolapov D.V., Namsaraev B.B. Cellulose decay intensity in the bottom sediments of the Rybinsk reservoir	43
Vekhov N.V. Fauna, specificity of distribution and biotopic distribution of Anostraca and Notostraca in mountaineous-tundra waterbodies of the Chukotka.	48
Zelentsov N.I., Shilova A.I. Fauna of chironomids (Diptera, Chironomidae) in the Ust'-Lena Natinal Reserve	54
Zhokhov A.Ye., Pugacheva M.N. Changes in specific composition and abundance of some fish helminths in the Rybinsk reservoir for the last 50 years.	62
Tyutin A.V. Seasonal dynamics of perches infection by trematodes <i>Bunodera luciopercae</i> in the Rybinsk reservoir.	73
Bakanov A.I., Flerov B.A. State of bottom organisms communities in the Upper Volga (territory of the Yaroslavl region)	79
Komova N.I., Khalko V.V. Seasonal dynamics and biotopic variability of lipid composition of bream juveniles	85
 <i>Brief Communications</i>	
Genkal S.I., Yelizarova V.A. <i>Actinocyclus variabilis</i> (Makar.) Makar. — a new representative of Bacillariophyta in the Rybinsk reservoir	92
Grishanin A.K. Determination of mutagenic effect of hydraulic impact by micronuclear method when investigating erythrocytes of <i>Carassius auratus auratus</i> L.(Cyprinidae)	94
Instructions to Authors	97

Уважаемые коллеги!

С 1958 г. Институт биологии внутренних вод им.И.Д.Папанина Российской академии наук издавал информационный бюллетень «Биология внутренних вод» (до 1962 г. — «Бюллетень Института биологии водохранилищ»). В бюллетене публиковалась информация о результатах проводимых гидробиологических, токсикологических, эколого-физиологических исследований, характеристики современного экологического состояния водоемов. Информационный бюллетень имел хорошую репутацию в СССР и за рубежом и использовался ИБВВ РАН для обмена научной информацией с зарубежными коллегами из 30 стран мира. Вместе с тем информационный характер издания определял малый объем принимаемых статей (не более 6 страниц). До недавнего времени существовала возможность публиковать проблемные и методологические, узко специальные гидробиологические статьи, результаты исследований системного характера в «Гидробиологическом журнале» (Киев). После распада СССР такая возможность практически исчезла, и возникла проблема публикации результатов гидробиологических исследований в России.

Для преодоления этих трудностей Институт биологии внутренних вод им.И.Д.Папанина РАН, Российское гидробиологическое общество Российской академии наук учредили журнал «Биология внутренних вод». Идея создания журнала была энергично поддержана Научным советом по проблемам гидробиологии и ихтиологии Российской академии наук, оказавшим учредителям большую организационную помощь.

Актуальность изучения внутренних водоемов и насущные потребности российских гидробиологов в публикации результатов своих исследований позволяют учредителям надеяться на успех журнала.

Предполагаемая периодичность журнала — 3 номера в год, объем — 8 п.л., распространение — по заявкам, направляемым в библиотеку ИБВВ РАН.

Приглашаем Вас к сотрудничеству!

Редколлегия журнала «Биология внутренних вод»

УДК 574.5 (28)

О НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМАХ СОВРЕМЕННОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

© 1996 А.Ф.Алимов

*Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург,
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1*

Рассмотрено современное состояние гидробиологии. Показано значение продукционной гидробиологии. Обоснована необходимость и возможность разработки теории функционирования водных экосистем, намечены основные пути исследований. Обращено внимание на слабую изученность потоков вещества, по сравнению с потоками энергии, и почти полное отсутствие сведений по потокам информации в водных экосистемах. Последние могут иметь в ряде случаев решающее значение в функционировании экосистем. Намечен один из возможных путей количественного выражения потоков информации.

Ключевые слова: функционирование водных экосистем, потоки энергии, вещества, информации.

The current status of hydrobiology is considered. The importance of production hydrobiology is shown. The necessity and possibility of development of aquatic system functioning theory are substantiated and main ways of research are outlined. Attention is drawn to the insufficient knowledge of matter flows as compared to that of energy flows and to the nearly total lack of evidence on information flows in aquatic ecosystems. The latter may be of crucial importance in ecosystem functioning in a number of cases. One of the possible ways of quantitative expression of information flows is proposed.

Key words: functioning of aquatic ecosystems, flows of energy, matter, information.

Гидробиология как экологическая наука в своем развитии за достаточно короткое время прошла путь от описательной науки до науки, исследующей процессы, протекающие в водных экосистемах, использующей количественные данные и применяющей количественные методы, включая математическое моделирование. Мощным толчком к развитию гидробиологии послужило применение балансового подхода и энергетического принципа в продукционно-биологических исследованиях водных экосистем и их элементов.

При этом большое внимание было уделено эколого-физиологическим исследованиям гидробионтов. В результате были получены важнейшие закономерности, позволившие разработать основы теории биологической продуктивности водоемов и была создана продукционная гидробиология, основные положения которой имеют общеэкологическое значение. Именно в пределах продукционной гидробиологии оценена роль популяций отдельных гидробионтов и их сообществ в общих процессах круговорота веществ и трансформации энергии в водных экосистемах, а также взаимосвязи структурных и функциональных характеристик экосистем. Одно из важнейших достижений продукционной гидробиологии — определение в общих чертах и количественное выражение основных потоков энергии и скоростей ее трансформации в экосистемах водоемов и водотоков различного типа. Вместе с тем изучение основных потоков вещества и их структуры в водных экосистемах находится лишь в начале своего развития.

Используя положения продукционной гидробиологии, можно оценить продукционные показатели отдельных водоемов, количественно выразить генеральные связи и потоки энергии в экосистемах, представить в общих чертах направление возможных их изменений при загрязнении, ацидофикации или эвтрофировании водоемов или других случайных или целенаправленных антропогенных воздействиях. Основные теоретические разработки продукционной гидробиологии применяются для решения ряда теоретических и практических задач. Так, например, они позволили количест-

ленно выразить систему трофических связей и взаимоотношений в водных экосистемах, которая была использована для разработки метода биоманипуляций. Этот метод активно применяется для управления продукционными возможностями экосистем, получения наибольшей продукции на верхних трофических уровнях и при разработке мероприятий по восстановлению экосистем.

Развитие продукционной гидробиологии, как и всей гидробиологии, подошло к этапу, когда созрели предпосылки для разработки действенной теории функционирования экосистем, а значит реального прогнозирования их возможных изменений и условий оптимальной эксплуатации. Основные положения такой теории впервые были изложены автором ранее (Алимов, 1990).

Под функционированием экосистем понимается динамическое взаимодействие потоков энергии, вещества и информации, обеспечивающие стабильность экосистем в конкретных условиях. Экосистема поддерживает свою целостность благодаря многообразным взаимосвязям между ее компонентами, реализуемым через потоки энергии, вещества и информации. Количество этих потоков, как биотических, так и абиотических (даже если ориентироваться на те из них, по которым имеется количественная информация), достаточно велико.

Важнейшая характеристика экосистемы или составляющих ее элементов — структура, которая может быть выражена различными способами. Так, можно говорить о видовой, трофической структурах, структурах потоков и т.п. Со структурой связана степень сложности системы. В качестве меры сложности структуры системы наиболее часто используются информационные меры, с этой целью чаще всего применяют показатель Шеннона (индекс Шеннона). С его помощью оценивают разнообразие системы, в частности видовое разнообразие. Этот индекс был также успешно применен для описания структурной организации экосистем как сети потоков и сравнения их между собой (Денисенко и др., 1991).

Возрастание величины индекса Шеннона указывает на увеличение неопределенности и однородности структуры изучаемой системы. Наоборот, снижение его величины показывает, что структура становится менее однородной и возрастает доминирование ее отдельных элементов. Однородность структуры связана со степенью ее сложности: увеличение однородности говорит о возрастании сложности структуры и, наоборот, при снижении однородности структура системы упрощается.

Разнообразие системы, оцененное индексом Шеннона, функционально связано с изменением абиотических и биотических факторов среды. При загрязнении, эвтрофировании и ацидофикации водоемов разнообразие сообществ гидробионтов снижается, т.е. происходит упрощение их структуры (Алимов, 1989; Емельянов, 1994).

Между структурной характеристикой системы (разнообразие, рассчитанное по Шеннону) и ее функциональными характеристиками (соотношение между энергией, заключенной в продукции и рассеянной живыми организмами в процессах обмена), как это было показано на примере сообществ гидробионтов, имеется строгая зависимость, которая может быть описана экспоненциальным уравнением (Алимов, 1989). Это позволило предложить структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных и экосистем (Алимов, 1982; Емельянов, 1994). С увеличением сложности систем уменьшается доля энергии, заключенной в продукции, по отношению к рассеиваемой энергии, сокращается амплитуда сезонных колебаний функциональных характеристик. Структурные и функциональные характеристики сообществ изменяются под влиянием факторов среды. С помощью структурных и функциональных характеристик можно достаточно реально описать состояние системы, что создает предпосылки для прогнозирования ее состояния и возможных изменений под влиянием антропогенных воздействий. Последовательное применение такого подхода к изучению сообществ водных животных показало, что для получения большей продукции конкретной системы необходимо упростить ее структуру, увеличив величину отношения между скоростями продуцирования и рассеяния энергии в системе. Поддержание системы на таком желаемом уровне возможно только при условии поступления извне дополнительной энергии, направленной на совершение

работы, необходимой для поддержания новой структуры системы. Необходимость постоянной подкачки значительных количеств энергии в систему (например, внесение биогенов, проведение мелиоративных мероприятий, создание хозяйственной и социальной инфраструктуры и т.п.) для поддержания ее структурно-функционального равновесия в ряде случаев может оказаться неоправданно высокой ценой для получения желаемого результата. К сожалению, до сих пор эти воззрения не учитываются при принятии решений, результаты которых приведут к вполне конкретным воздействиям на экосистемы. Они выразятся в изменении их структурных и функциональных характеристик, переводе экосистемы в новое качественное и количественное состояние. Однако следует отметить, что пока не разработаны конкретные методы расчетов необходимой величины подкачиваемой дополнительной энергии. Возможность и один из путей разработки таких методов были продемонстрированы автором (Алимов, 1994), например, с использованием первой производной функциональной зависимости разнообразия сообществ гидробионтов и экосистем от такого обобщенного показателя как БПК воды. Это, конечно, можно рассматривать только как первый шаг, но, несомненно, исследования в этом направлении крайне необходимы и могут иметь важнейшее прикладное значение.

Вместе с тем можно представить себе увеличение продукции системы за счет усложнения ее структуры, но этот гипотетический путь может быть реализован скорее всего только за счет усложнения информационных, а не вещественно-энергетических связей. Однако пока таких примеров нет, как нет и теоретического обоснования реализации таких возможностей, что может быть связано в том числе с неразвитостью теории, особенно теории функционирования экосистем.

Как не удивительно, но по сравнению с изучением потоков энергии в значительно меньшей степени исследовались потоки вещества в экосистемах различных водоемов. Пожалуй, наибольшее количество работ посвящено изучению биогенных элементов, главным образом фосфора и азота. В результате количественно выражены скорости экскреции фосфора и азота гидробионтами как функция их размеров (Kuenzler, 1961; Johannes, 1964; Tatrai, 1982, 1987; FuKuhara, Yasuda, 1985, 1989; Гутельмахер, 1986, и др.), количественно оценено влияние зоопланктона, бентоса, рыб на цикл фосфора в озерных экосистемах (Anderson, 1988), роль бентосных организмов в удалении азота и фосфора из донных отложений (Мартынова, 1985), получена зависимость между потоками фосфора и биомассой животных (Жукова, Нагорская, 1994), изучена эволюция круговорота фосфора при эвтрофировании природных вод (Эволюция круговорота..., 1988). В первом приближении показано, что скорость экскреции азота и фосфора и скорость энергетического обмена у животных связаны строгой зависимостью (Гутельмахер, 1986). Это дает основание надеяться получить количественно выраженные взаимозависимости между потоками вещества и энергии в водных экосистемах. Однако генеральная схема потоков вещества в экосистемах водоемов и водотоков еще ждет своего выражения.

По мнению Одума (Odum, 1986), эколог, построивший схемы потоков вещества и энергии в экосистеме, понимает их несовершенство из-за отсутствия информационных связей. Известны примеры, когда малые по биомассе популяции, через которые протекает ничтожно малая часть энергии от трансформирующейся в экосистеме, оказывают сильнейшее влияние на величины и направленность потоков вещества и энергии (Odum, 1986). Таким образом, в основе внутренней структуры экосистем лежат вещественные, энергетические и информационные связи. Последние играют главенствующую, организующую роль, и эти связи между популяциями отдельных видов, относящихся к одному или разным функциональным блокам, а также информационные связи с неживыми частями системы составляют ту информационную сеть, которая и определяет все внутренние процессы (Ивашов, 1991). Поэтому исследования информационных связей и потоков информации и их связей с вещественно-энергетическими потоками необходимы для понимания механизма функционирования экосистем.

Носителями информации могут выступать все известные для биологических

объектов каналы связи: химические (метаболиты, аттрактанты и др.), оптически (зрительный образ, фотопериод), механические колебания среды обитания, электромагнитные волны (Зеликман, 1977).

При изучении информационных связей и потоков информации в экосистемах необходимо принимать во внимание, что первичную информацию принимают популяции отдельных видов.

Имеется ряд успешных исследований, в которых определялись направления и способы передачи информации организмами и популяциями (Хайлов, 1971, 1974; Шварц и др., 1976). В этом плане интересны работы по изучению взаимного поведения хищников и их жертв: радиус реакции хищника на жертву и жертвы на хищника, удачность атак хищников и способность жертвы избегать их и т.д.

Информационные связи и потоки информации в экосистемах столь многочисленны и сложны, что для их определения, изучения и количественного выражения необходимо выполнить огромный объем работ, направление и методы которых еще не вполне ясны и пока трудно определяемы. Можно говорить лишь об общем направлении исследований и о понимании их необходимости. Следует, вероятно, согласиться с Алексеевым (1990), что такой объем работ сопоставим разве что с расшифровкой генетического кода и выполнение его может быть отнесено уже к достижениям XXI века. Однако именно сейчас следует начинать исследования в этом направлении.

Информацию в экологии чаще всего сводят к разнообразию, благодаря чему в экологических исследованиях получил широкое применение индекс Шеннона. Однако из такого понимания информации трудно получить представление о структуре и количественно выразить потоки информации. Для понимания и оценки информационных процессов в экосистемах информацию следует рассматривать как некую характеристику внутренней организации системы, которая проявляется при взаимодействии объектов и процессов в виде сигналов.

В последнее время появились представления о том, что потоки информации в экосистемах могут быть определены по потокам фосфора (Покаржевский, 1991; Покаржевский, Криволуцкий, 1992). Такая возможность связана с тем, что при отщеплении фосфат-иона от макроэргической связи происходит не только передача энергии, но и передача информации объемом в 1 бит. Последовательность реакций — это канал связи, а отщепление фосфат-иона — сигнал в 1 бит, передающийся по этому каналу. Поэтому с точки зрения указанных авторов, такой подход позволяет подойти к измерению потока информации в биологических системах и в экосистемах через поток фосфат-ионов в системе, проходящий через живые организмы, так как только они передают и воспринимают информацию. Такой подход, несомненно, дает возможность оценить запасы информации в организмах, популяциях, сообществах организмов, экосистемах. При этом, конечно, не все информационные потоки могут быть сведены только к потокам фосфора, так как кроме энергетических сигналов организмы и их популяции обмениваются массой других сигналов, несущих информацию. В то же время рассматриваемый подход к определению потоков информации может оказаться полезным для оценки соотношения между потоками информации и энергии.

Для того чтобы через поток фосфат-иона рассчитать запас информации в конкретном организме, необходимо определить в нем количество фосфора. Содержание фосфора в телах гидробионтов составляет определенную долю от их массы. Например, для донных животных содержание фосфора изменяется от 0.27 % (моллюски с раковиной), 0.62 (без раковины) до 1.23 % от сухой массы их тела (другие животные) (Мартынова, 1985; Machenthup, 1977; FuKuhara, Yasuda, 1985). Зная атомный вес фосфора и его содержание в теле организмов, нетрудно рассчитать количество молей фосфора, поскольку каждый моль фосфора, проходящий через живые организмы, несет количество информации в битах, соответствующее числу Авагадро ($6.023 \cdot 10^{23}$). Умножив количество молей на это число, получаем запас информации в конкретном организме в битах. Приняв во внимание скорость обра-

Потоки информации (P) и энергии (A_b), траты на обмен животными (R_b), индекс разнообразия (H) в сообществах донных животных

Водоем или водоток	Н, бит	I _p	I _E	P	A _b	R _b
		бит/(м ² сезон)			ккал/(м ² сезон)	
Р.Ижора						
ст. 1	2.23	5.1	21.0	26.1	184.4	160.2
ст. 2	1.41	152.0	208.9	361.4	2373.7	1549.2
ст. 3	2.52	5	16.7	27.1	160.3	67.0
ст. 4	2.03	10.4	7.2	10.1	50.9	36.4
Оз.Шучье, 1981 г.	3.22	8.0	13.5	21.4	64.6	31.2
Оз.Б.Окуненок:						
1986 г.	3.18	8.8	3.5	12.3	22.0	37.0
1987 г.	3.63	10.5	11.7	22.3	100.0	46.0
1988 г.	4.12	0.2				
Оз.Арахлей	—		2.0	2.3	8.5	7.3

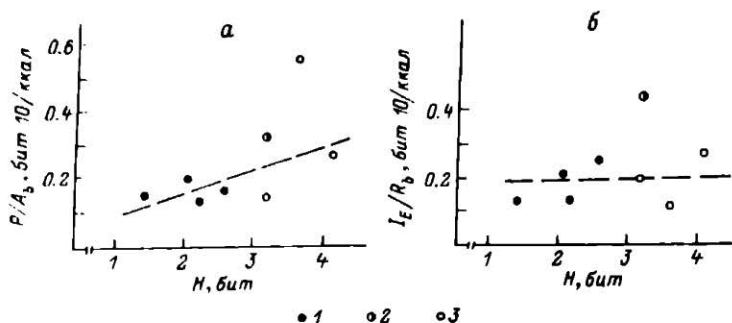
Примечание. Остальные обозначения в тексте.

щения биомассы (P/B-коэффициент) за определенный отрезок времени, нетрудно определить количество информации в продуцируемом организмами органическом веществе. Одновременно с процессами накопления фосфора в биомассе или продукции происходит экскреция фосфора организмами. В минерализованном ими органическом веществе также содержится соответствующее количество информации. Информация, содержащаяся в продуцируемом сообществами животных органическом веществе, будет передаваться на следующий трофический уровень при потреблении животных хищниками более высокого уровня (например, потребление рыбами количества органических веществ, равных продукции сообществ животных планктона или бентоса). Информация, содержащаяся в экскретируемом животными органическом веществе, будет поступать к продуцентам. Таким образом, образуются потоки информации.

Рассмотрим возможность реализации изложенного подхода на примере сообществ донных животных. Известно, что скорость экскреции фосфора водными животными (E) связана с их сухой массой (W), и эта связь описывается уравнениями степенной функции (FuKuchara, Yasuda, 1985, 1989; Гутельмахер, 1986): $E = aw^b$. Рассчитав информацию, содержащуюся в продуцируемом органическом веществе («информация в продукции») ($I_p = I_b \cdot P/B$) и в экскретируемом веществе («информация в экскреции», I_E), можно по аналогии с потоком энергии в первом приближении определить поток информации: $P = I_p + I_E$.

Проведем расчет на примере сообщества донных животных из оз.Большой Окуненок (Ленинградская обл.) в 1986 г. (Биотические взаимоотношения..., 1993). Средняя численность животных бентоса за вегетационный сезон была 1637 экз./м², биомасса — 1.24 ккал/м². В биомассе содержалось 0.04 моля фосфора или $0.04 \cdot 6.023 \cdot 10^{23} = 0.241 \cdot 10^{23} = I_b$, бит/(м²·сезон) («информация в биомассе»). Средняя масса животных в сообществе не превышала 0.08 мг сухой массы. Поскольку величина P/B-коэффициента для сообщества донных животных в озере составила в этом году 5.64 за сезон, «информация в продукции» сообщества $I_p = 0.241 \cdot 10^{23} \cdot 5.64 = 1.36 \cdot 10^{23}$ бит/(м²·сезон). Для расчета информации в экскретируемом веществе использованы уравнения связи экскреции и сухой массы животных, средняя за сезон численность животных в сообществе и средняя температура: $I_E = 1.71 \cdot 10^{23}$ бит/(м²·сезон). Поэтому поток информации в сообществе донных животных, рассчитанный через поток фосфат-ионов, составляет $3.1 \cdot 10^{23}$ бит/(м²·сезон).

Аналогичные расчеты были выполнены для сообществ донных животных на станциях р. Ижоры (Ленинградская обл.), подверженных загрязнению разной степени



Связь отношения потока информации (P , бит · 10^{23}) к потоку энергии (A_3 , ккал) (а) и отношения информации в экскреции (I_E , бит · 10^{23}) к тратам на обмен животными сообщества (R_3 , ккал) (б) с величиной индекса разнообразия Шеннона (H , бит).

1 — р.Ижора, 2 — оз.Щучье, 3 — оз.Б.Окуновок. Остальные обозначения в тексте.

(Алимов, Финогенова, 1976), оз.Щучье в Бурятии (Исследование взаимосвязи..., 1986), используемого как маточный водоем для пеляди, мезотрофного забайкальского оз.Арахлей (Биологическая продуктивность..., 1987), и оз.Б.Окуновок, различавшиеся в разные годы разным количеством рыбы (см.таблицу, рисунок).

В изученных сообществах соотношение между количеством информации в экскреции и энергетическими тратами на обмен у животных не зависело от степени сложности структурной организации сообществ животных, оцененной индексом разнообразия Шеннона (H). Величина этого отношения менялась незакономерно и составляла в среднем $0.18 \cdot 10^{23}$ бит/ккал. С другой стороны, в более сложно организованных сообществах донных животных (характеризуются более высокими значениями индекса H) поток информации возрастал с большей скоростью по сравнению с потоком энергии. Это хорошо подтверждает известное положение о том, что усложнение организации биологических систем сопровождается возрастанием информационных связей.

Приведенные материалы и их анализ, конечно же, не описывают все возможные потоки информации в сложных биологических системах. Для многих из них еще предстоит выявить способы и методы выражения, что особенно относится к количественному выражению сигнальной информации.

Не претендуя на полноту анализа информационных потоков в сообществах гидробионтов, можно сказать, что намечается некий путь исследований потоков информации в сообществах гидробионтов и экологических системах водоемов различного типа. Это, несомненно, трудный путь, но за ним будущее и движение по нему следует начинать уже сегодня.

Выражаю искреннюю признательность А.А.Умнову за ценные советы и замечания, сделанные при подготовке рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-21223).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р. Изучение роли информационных связей в биологических системах надорганизменного уровня // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов: Тр. IV Поволж. конф. Казань, 9—15 апреля 1990. г. Казань, 1990. Т. 1.
- Алимов А.Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // Экология. 1982. № 3.
- Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989.
- Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, № 6.

- Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55, № 3.
- Алимов А.Ф., Фионогорова Н.П. Количественная оценка роли сообществ донных животных в процессах самоочищения пресноводных водоемов // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976.
- Биологическая продуктивность озера Арахлей (Забайкалье). Новосибирск, 1987.
- Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. СПб., 1993.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л., 1986.
- Денисенко Е.А., Свирижев Ю.М., Бровкин В.А. Информационные меры как метод сравнительного анализа агроэкосистем // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52, № 5.
- Емельянов И.Г. Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114, вып. 3.
- Жукова И.В., Нагорская Л.Л. Роль биотической компоненты в потоке фосфора из донных отложений в воду // Докл. АН Беларуси. 1994. Т. 38, № 2.
- Зеликман Э.А. Нейтрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных // Биология океана. М., 1977. Т. 2.
- Иванов А.В. Биогеоэкологические системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52, № 1.
- Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. Л., 1986.
- Мартынова М.В. Роль некоторых бентосных организмов в удалении соединений азота и фосфора из донных отложений (обзор) // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 6.
- Покаряевский А.Д. Информация в экосистемах, как ее измерить // Биондикация и биомониторинг. М., 1991.
- Покаряевский А.Д., Кривоуцкий Д.А. Запасы и потоки информации в экосистемах лесостепной дубравы и луговой степи: значение фосфора // ДАН. 1992. Т. 326, № 6.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971.
- Хайлов К.М. Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах. Киев, 1974.
- Шварц С.С., Пасколова О.А., Добрынская А.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяции водных животных и химическая экология. М., 1976.
- Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод. Л., 1988.
- Anderson G., Graneli W., Stenson J. The influence of animals on phosphorus cycling in lake ecosystems // Hydrobiologia. 1988. Vol. 170.
- Fukuhara H., Yasuda K. Phosphorus excretion by some zoobenthos in a eutrophic freshwater lake and its temperature dependence // Jap. J. Limnol. 1985. Vol. 46, N 4.
- Fukuhara H., Yasuda K. Ammonia excretion by some freshwater zoobenthos from eutrophic lake // Hydrobiologia. 1989. Vol. 173, N 1.
- Johannes R.F. Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regulation // Science. 1964. Vol. 146, N 3646.
- Kuenzler E.J. Phosphorus budget of a mussel population // Limnol. Oceanogr. 1961. Vol. 6, N 3.
- (Machenthun K.M.) Макхентун К.М. Эвтрофикация и биологические сообщества // Фосфор в окружающей среде. М., 1977.
- (Odum E.) Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1.
- Tatrai I. Oxygen consumption and ammonia excretion of herbivorous chironomid larvae in lake Balaton // Hydrobiologia. 1982. Vol. 96, N 2.
- Tatrai I. The role of fish and benthos in the nitrogen budget of lake Balaton // Arch. Hydrobiol. 1987. Vol. 110, N 2.

УДК 591.132.05, 591.53 : 597

ТРОФОЛОГИЯ РЫБ (ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ)

© 1996 В.В.Кузьмина

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

Дана современная схема начальных этапов ассимиляции пищи у рыб, включающая 5 типов пищеварения. Обсуждается роль экзоферментов в адаптациях пищеварительной системы рыб. Описаны механизмы биоценологических адаптаций и их роль в процессах экзотрофии.

Ключевые слова: трофология, пищеварение, транспорт, пищеварительные гидролазы, экзоферменты, биоценологические адаптации, механизмы адаптаций.

A modern scheme of initial stages of food assimilation in fish including 5 types of digestion is shown. The role of exogenous enzymes in adaptation of fish digestive system is discussed. The mechanisms of biocenotic adaptations and their role in the exotrophy are described.

Key words: trophology, digestion, transport, digestive hydrolases, exoferments, biocenotic adaptations, mechanisms of adaptations.

Как известно, поиск пищи является главной побудительной причиной активности различных животных. В многочисленных трофологических исследованиях показано, что численность и распределение различных популяций животных, в том числе и рыб, в значительной мере зависят от количества, качества и доступности объектов питания (Odum, 1975; Ricklefs, 1979; Whittaker, 1980). Традиционно термином трофология обозначался раздел биологии, описывающий лишь закономерности питания (Зернов, 1934). Однако разработка теории адекватного питания привела к существенному расширению значения этого термина (Уголев, 1980, 1985, 1991). В настоящее время трофология рассматривается как междисциплинарная наука, изучающая все аспекты питания на разных уровнях организации жизни. Анализ микроскопических и планетарных процессов в пределах одной науки обусловлен единством механизмов экзотрофии — взаимосвязанной системы процессов, обеспечивающих поглощение, деструктурирование объектов питания и последующее поступление питательных веществ во внутреннюю среду организма животных, приводящих к трансформации и переносу вещества с одного трофического уровня на другой в многоуровневой системе трофических связей (Уголев, 1985).

Типы пищеварения. Пищеварение, обеспечивающее начальные этапы ассимиляции пищи, занимает центральное место в процессах экзотрофии. До последнего времени было известно три основных типа пищеварения у рыб — полостное, внутриклеточное и мембранное, реализующиеся при помощи ферментных систем пищеварительного тракта организма-ассимилятора. Макромолекулы и надмолекулярные агрегации разрушаются в пищеварительных полостях за счет полостного пищеварения ферментами, секретируемыми в полость желудка и кишечника, — главным образом пепсином, трипсином, химотрипсином, α -амилазой, липазой (Barrington, 1957; Phillips, 1969; Karoor et al., 1975; Fange, Grove, 1979; Уголев, Кузьмина, 1993а, и др.). Фрагменты макромолекул и пищевые субстраты с низкой молекулярной массой (различные олигомеры), продвигаясь к стенке кишечника с потоком воды и солей, попадают в зону щеточной каймы энтероцитов, где протекают процессы мембранного пищеварения. В реализации этих процессов участвуют 2 группы ферментов: 1) адсорбированные из полости кишечника и локализованные на структурах глико-

каликса вышеназванные полостные гидролазы, 2) собственно кишечные гидролазы (эстеразы, сахараза, мальтазы, пептидазы, щелочная фосфатаза и др.). Первые осуществляют промежуточные, вторые — заключительные этапы гидролиза пищевых субстратов (Берман, Саленице, 1966; Пегель и др., 1971; Егорова и др., 1974; Кузьмина, 1978, 1987, 1991; Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б, 1994). Некоторая часть нутриентов гидролизуются внутри энтероцитов за счет внутриклеточного пищеварения (Noaillac-Depeyre, Gas, 1973; Kapoor et al., 1975; Watanabe, 1982; McLean, Ash, 1987; Georgopoulou et al., 1985; Govoni et al., 1986; Vernier, 1989). Различают макромолекулярный тип внутриклеточного пищеварения, при котором разрушаются главным образом белки, и микромолекулярный, связанный преимущественно с гидролизом дипептидов (Уголев, Кузьмина, 1993а). Роль внутриклеточного пищеварения наиболее высока у личинок рыб (Govoni et al., 1986). Эти данные свидетельствуют о том, что у рыб, как и у других позвоночных животных, деградация пищевых субстратов реализуется при помощи 3 классических типов пищеварения. Вместе с тем при исследовании млекопитающих была установлена важная роль микрофлоры и индуцированного аутолиза в системе гидролитических процессов (Уголев, 1980, 1985, 1991).

В последние годы при изучении процессов пищеварения у рыб также большое внимание уделяется ферментам кишечной микрофлоры и экзоферментам, привносимым в пищеварительные полости с пищей. Важная роль микрофлоры заключается не только в разрушении легко гидролизующихся пищевых субстратов, так называемых первичных нутриентов, но и в деградации компонентов пищи (лигнин, пектин, целлюлоза, хитин и другие), не гидролизующихся ферментными системами рыб, в результате чего создается вторичный поток нутриентов (Sugita et al., 1981; Kamei et al., 1985; Lindsay, Cooday, 1985; Rimmer, Wiebe, 1987; Лубянскене и др., 1989; Шивокене, 1989; Уголев, Кузьмина, 1993а). Видовой состав и численность микрофлоры в кишечнике рыб могут значительно различаться в зависимости от вида, сезона, интенсивности питания и других факторов, однако, как правило, доминируют (70 % от общей численности) виды рода *Pseudomonas* (Лубянскене и др., 1989). Численность «протейных» и «амилитических» бактерий в значительной мере зависит от вида рыб (максимум у растительноядных — $\approx 1.3 \times 10^{12}$ кл./г), возраста, периода годового цикла и экологических особенностей водоема (Лубянскене и др., 1989). Помимо этих гидролаз микрофлора продуцирует хитиназу (Goodrich, Morita, 1977; Danulat, Kausch, 1984), целлюлазу (Stickney, Shumway, 1974) и другие ферменты, многие из которых не синтезируются позвоночными животными (Лубянскене и др., 1989; Уголев, Кузьмина, 1993а). Дегполимеризация компонентов пищи ферментами микрофлоры описывается в настоящее время как симбиотное пищеварение (Уголев, 1991). Сходство многих характеристик микрофлоры пищеварительного тракта у высших позвоночных животных и рыб (Лубянскене и др., 1989; Шивокене, 1989) дает основание считать, что в процессах трансформации различных компонентов пищи у рыб важную роль играет симбиотное пищеварение (Уголев, Кузьмина, 1993а).

Роль ферментов объектов питания долгое время оставалась спорной (Dabrowski, Glogowski, 1977; Lauff, Hofer, 1984; Ильина, Турецкий, 1987). По-видимому, это связано с тем, что в указанных работах исследовались главным образом трипсиноподобные ферменты. Изучение активности более широкого спектра гидролаз у значительно различающихся по таксономии гидробионтов свидетельствует о наличии достаточно высокого уровня ферментативной активности у потенциальных кормовых объектов рыб. Так, активность пепсина, трипсина и химотрипсина выявлена в икре и у личинок рыб различных видов, причем у особей, находящихся на ранних этапах развития уровень ферментативной активности достаточно лабилен (Dabrowski, 1982; Тимейко, 1982; Lauff, Hofer, 1984; Плотников, Проскураков, 1984; Ильина, Турецкий, 1987). Значительные различия в активности кислых и щелочных протенназ наблюдаются и у половозрелых рыб (Barrington, 1957; Кузьмина, 1978; Fange, Grove, 1979; Уголев, Кузьмина, 1993а).

Уровень и соотношение активности кислотных и щелочных протеиназ у разных видов беспозвоночных животных различны. У олигохет *Tubifex* sp. активность щелочных протеиназ в 4 раза выше, чем кислотных, у артемии *Artemia salina*, напротив, активность кислотных протеиназ почти в 2 раза выше, чем щелочных. У циклопов *Cyclops sternius*, поденок *Ephemeroptera* и ручейника *Limnophilus flavicornus* активность тех и других достаточно высока (Dabrowski, Glogowski, 1977). Помимо указанных протеиназ в икре и тканях личинок рыб выявлена активность катепсина В и D (Немова, Зекина, 1981; Немова и др., 1983; Немова, Сидоров, 1984). Установлено, что активность катепсина связана преимущественно с лизосомами. При этом активность катепсина D и других лизосомальных гидролаз (β -глюкозидаза, кислая фосфатаза, ДНКазы и РНКазы) зависит не только от тканеспецифичности, но и от функционального состояния рыб (Крупнова, 1986; Высоцкая, Крупнова, 1987).

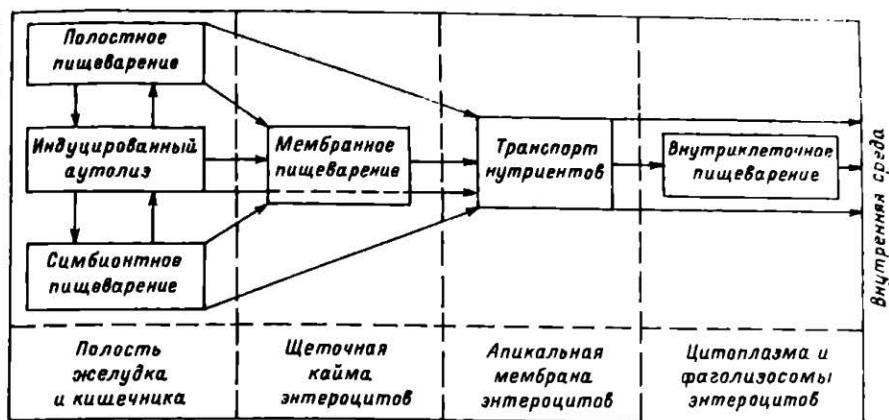
При исследовании активности лизосомальных ферментов у некоторых беспозвоночных, в частности у артемии, выявлена значительная активность кислой фосфатазы, β -глюкозидазы, а также ДНКазы и РНКазы (Высоцкая, Лялькин, 1983). В последние годы большое внимание уделяется исследованию характеристик нейтральных протеиназ, в частности калпаинов I и II, в различных органах и тканях рыб (Makinodan et al., 1984; Немова и др., 1990а, 1990б).

При исследовании потенциальных кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища и близлежащих водоемов, относящихся к типам *Annelida*, *Arthropoda* и *Mollusca*, установлен достаточно высокий уровень общей амилалитической активности, сопоставимый с таковым консументов, и в 10—20 раз более низкий уровень активности протеиназ (Кузьмина, Перевозчикова, 1989; Кузьмина, 1990). При этом уровень активности карбогидраз у бентических форм, особенно у моллюсков, значительно выше, чем в пробах зоопланктона, уровень активности протеиназ, напротив, выше в пробах зоопланктона. Эти данные были получены при исследовании натуральных субстратов — полисахарида крахмала и белка казеина. В то же время не исключено, что, несмотря на широкую специфичность гидролаз, протеиназы беспозвоночных животных отличаются от одноименных ферментов рыб. Это предположение подтверждается сведениями о разной электрофоретической подвижности трипсиноподобных ферментов рыб и зоопланктона (Ильина, Турецкий, 1987).

Данные, касающиеся активности различных гидролаз в организме потенциальных кормовых объектов рыб исключительно важны для анализируемой проблемы, так как эти ферменты могут вовлекаться в процессы индуцированного аутолиза (Уголев, 1980, 1985). Действительно, было показано, что в кислой среде при отсутствии субстратов анализируемых реакций активность ферментов в гомогенатах исследуемых объектов питания рыб значительно увеличивается. Активность протеиназ независимо от вида гидробионтов (представители типов *Annelida*, *Mollusca*, *Arthropoda*, *Vertebrata*) увеличивается в большей степени, чем активность карбогидраз (Уголев, Кузьмина, 1988; Кузьмина, 1993). Одновременно увеличивается количество конечных продуктов гидролиза белков и углеводов — аминокислот и гексоз (Уголев, Кузьмина, 1988). Эти данные свидетельствуют о важной роли в процессах пищеварения у рыб, как и у высших позвоночных животных, индуцированного аутолиза.

Таким образом, в процессах деградации пищи у рыб помимо 3 основных типов пищеварения принимают участие механизмы, не рассматривавшиеся до недавнего времени. Исследования последних лет показали, что реальные процессы, протекающие в желудочно-кишечном тракте рыб, значительно сложнее, чем предполагалось ранее, и включают 5 типов пищеварения (полостное, мембранное, внутриклеточное, симбионтное и индуцированный аутолиз), которые тесно взаимосвязаны между собой (см. рисунок). При этом многие важные характеристики ферментов рыб, их объектов питания и микрофлоры достаточно близки (Лубянскене и др., 1989; Уголев, Кузьмина, 1993а).

Транспорт нутриентов. Следующим звеном экзотрофии является транспорт нутриентов во внутреннюю среду организма, при котором некоторая часть пищевых субстратов сразу переносится через апикальную мембрану кишечного эпителия.



Современная схема пищеварения у рыб.

Однако основное количество нутриентов поступает после ферментативной обработки в полости (полостное и симбионтное пищеварение, индуцированный аутолиз) или на структурах щеточной каймы энтероцитов (мембранное пищеварение). Известно 2 основных типа транспорта нутриентов — макро- и микромолекулярный. Макромолекулярный транспорт обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через кишечный эпителий по межклеточным каналам и щелям, а также путем эндоцитоза. Однако у рыб, как и у других позвоночных животных, доминирует микромолекулярный транспорт, обеспечивающий перенос во внутреннюю среду мономеров и олигомеров с небольшой молекулярной массой (Уголев, Кузьмина, 1993а). Для рыб описаны все 3 известных в настоящее время механизма микромолекулярного транспорта — пассивная, облегченная диффузия и активный транспорт (Smith, 1983; Fegatariis, Ahearn, 1984; Уголев и др., 1989, и др.). Однако в отличие от высших позвоночных животных у рыб преобладают процессы простой и облегченной диффузии (Кузьмина, Извекова, 1988; Уголев и др., 1989; Голованова, 1991, и др.). В ряде работ установлена возможность сопряжения процессов пищеварения и транспорта у рыб, так называемый пищеварительно-транспортный конвейер, когда транспорт мономеров, образующихся в зоне апикальной мембраны энтероцитов из димеров имеет преимущество перед транспортом готовых мономеров (Уголев и др., 1989). Как и в случае пищеварительных процессов, основные закономерности транспорта нутриентов у рыб близки таковым у других животных, вместе с тем существуют особенности, обусловленные филогенией и экологией, в ряде случаев имеющие адаптивный характер.

Адаптации пищеварительной системы рыб к характеру питания. Как известно, характер питания определяется возможностью консументов потреблять кормовые объекты и в наибольшей степени зависит от спектра и интенсивности питания. В многочисленных работах установлена зависимость между спектром питания, биохимическим составом пищи, а также соотношением активности протеиназ и карбогидраз: у хищников выше активность ферментов, разрушающих белки, у «мирных» животных — углеводы (Barrington, 1957; Phillips, 1969; Karoor et al., 1975; Fange, Grove, 1979; Уголев, Кузьмина, 1993а). Кроме того, было показано, что в пределах одной экологической и таксономической группы рыб, например у бентофагов из сем. карповых (Cyprinidae), активность карбогидраз в значительной мере зависит от концентрации углеводов в тканях жертвы. Наблюдаемые перестройки возникают не только в процессе филогенеза, но и в ходе онтогенеза рыб (Кузьмина, 1981; Уголев, Кузьмина, 1993а, 1994). Важно отметить, что степень адаптированности ферментативно-транспортных процессов у рыб, значительно различающихся по характеру

питания (щука — типичный хищник, лещ — типичный бентофаг), снижается по мере уменьшения сложности молекулярного состава компонентов пищи. Так, различия в соотношении интенсивности транспорта продуктов гидролиза трипептида у щуки и леща выше, чем таковых дипептида, в то время как различия в интенсивности транспорта глицина (готового мономера) отсутствуют (Уголев и др., 1989).

Интенсивность питания рыб зависит не только от состояния кормовой базы, но и от температуры окружающей среды. Важную роль в процессах экзотрофии рыб играют температурно-зависимые перестройки состава клеточных мембран, а также кинетических характеристик пищеварительных ферментов и транспортных систем энтероцитов. В ряде работ установлено изменение жирно-кислотного состава липидов слизистой оболочки кишечника рыб при понижении температуры в эксперименте (Kemp, Smith, 1970) и естественных условиях (Кузьмина и др., 1982, 1984). При этом значительно увеличивается относительное количество ненасыщенных, особенно полиеновых, жирных кислот и жирных кислот ω^3 типа, позволяющих поддерживать жидкокристаллическое состояние мембран (Кузьмина и др., 1982, 1984; Уголев, Кузьмина, 1993а). Это обстоятельство исключительно важно для функционирования щеточно-каемных ферментов, обеспечивающих процессы мембранного пищеварения, так как часть из них является интегральными, часть — периферическими гликопротеидами, вмонтированными в липидный матрикс мембран и тесно связанными с транспортными системами (Уголев, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993а, и др.). Адаптивные изменения кинетических характеристик полостных и мембранных ферментов подробно описаны нами ранее (Кузьмина, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б). Отметим лишь, что у рыб, питающихся при низкой температуре, как правило, ферменты менее термостабильны, температурный оптимум находится при более низкой температуре, а относительная активность ферментов в зоне физиологических и низких температур, напротив, выше, чем у рыб, прекращающих активно питаться при температуре 5—7 °С. Кроме того, для ферментов холодолюбивых рыб продемонстрированы меньшие величины энергии активации, а в ряде случаев и констант Михаэлиса, свидетельствующие о большей эффективности гидролиза пищевых субстратов в зоне низких температур. Важно отметить разное влияние температуры на константы Михаэлиса разноименных ферментов рыб. Так, если величины K_m щелочной фосфатазы у всех исследованных видов рыб независимы от их экологии и в природе, и в эксперименте при низких температурах ниже, чем при высоких, то значение констант Михаэлиса сахаразы, напротив, выше. Последнее может рассматриваться как адаптация к потреблению большого количества углеводов растительного происхождения (Уголев, Кузьмина, 1994). Сопоставление различных характеристик ферментов у рыб, питающихся при разных температурах, свидетельствует о том, что, как правило, наиболее эффективные характеристики наблюдаются в период наиболее интенсивного питания (Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б). Транспортные системы рыб также во многих случаях демонстрируют значительную адаптированность к низкой температуре, выражающуюся в минимизации различий в скорости транспорта мономеров (гексозы, аминокислоты) при оптимальной для вида и низкой температурах (Кузьмина, Неваленный, 1986; Уголев, Кузьмина, 1993а). Эта же закономерность подтверждена при изучении влияния температуры в природе и в эксперименте на аккумуляцию мономеров, образующихся из поли- и димеров (Уголев и др., 1990). Сходные видовые адаптации пищеварительно-транспортных систем наиболее ярко проявляются у рыб, входящих по типу питания в одну экологическую группу (Кузьмина, 1981, 1985; Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б, 1994).

Таким образом, пищеварительно-транспортные системы рыб достаточно хорошо адаптированы к составу пищи и температурным условиям среды обитания рыб. При этом наиболее значительные адаптивные перестройки характерны для ферментов, обеспечивающих начальные этапы гидролиза биополимеров — пепсин в цепи протеаз, α -амилаза в цепи карбогидраз (Уголев, Кузьмина, 1993а, 1993б, 1994).

Биоэкологические аспекты адаптаций ферментных систем. Поскольку суммарная активность экзоферментов зависит от структуры биоценозов и физико-химиче-

ских особенностей водоемов, было высказано предположение о том, что вклад ферментов жертвы и микрофлоры можно рассматривать в качестве экологической компоненты (Кузьмина, 1991), влияющей на скорость гидролитических процессов не в меньшей степени, чем абиотические факторы среды. Этот вывод подтверждается различиями, выявленными при оценке вклада ферментов потенциальной жертвы в процессы пищеварения рыб из разных водоемов за счет механизма индуцированного аутолиза. В частности, в экспериментах *in vitro* уровень общей протеолитической активности личинок хирономид *Chironomus plumosus* из мелких эвтрофных водоемов в процессе многочасовой экспозиции при низких значениях pH и в отсутствие субстрата реакции может увеличиваться за счет высвобождения лизосомальных гидролаз в 20—30 раз (Уголев, Кузьмина, 1988). В то же время у личинок хирономид из Рыбинского водохранилища максимальный прирост активности протеаз в процессе экспозиции препаратов колеблется в пределах 5—10-кратного увеличения (Кузьмина, 1993). Наблюдаемые различия могут быть обусловлены не только меньшим уровнем ферментативной активности у обитателей водохранилища, но и меньшей активностью микробиальных сообществ, привносимых в гастроэнтеральную среду вместе с объектами питания. Установлено, что степень увеличения ферментативной активности зависит от таксономических особенностей жертвы, микрофлоры, ионного состава, pH среды, температуры и, возможно, других, неконтролируемых факторов (Кузьмина, 1993, Уголев, Кузьмина, 1993а). Поскольку постлетальные изменения в тканях жертвы имеют универсальный характер и сопровождаются изменением значений pH, ясно, что явления, описываемые как индуцированный аутолиз, характерны для всех таксономических групп животных. Однако наибольшее значение они приобретают в том случае, когда консумент обладает желудком с ярко выраженной кислотообразующей функцией, поскольку ионы водорода индуцируют включение лизосомальных гидролаз в процессы аутодеградации жертвы (Уголев, 1980, 1985).

Также важно, что кормовые объекты, относящиеся к разным таксономическим группам, различаются по уровню активности протеаз и карбогидраз. Последнее, по всей вероятности, обусловлено различиями в структуре белковых и углеводных компонентов тканей различных гидробионтов. У рыб доминируют высокомолекулярные белки, у большинства беспозвоночных животных — низкомолекулярные белки, пептиды и аминокислоты (Кузьмина и др., 1990). У представителей бентоса по сравнению с пелагическими формами большую роль в метаболизме играют углеводные компоненты (Hochachka, Somero, 1973; Горомосова, Шапиро, 1984), а следовательно, и вовлекаемые в промежуточный обмен карбогидразы. Вышесказанное приводит к различному вкладу экзогенных ферментов в процессы пищеварения у рыб разных экологических групп. Карбогидразы в большем количестве привносятся в гастроэнтеральную среду бентофагов, протеазы — хищников. Необходимо подчеркнуть, что источником экзоферментов объектов питания являются не только ферменты пищеварительного тракта, но и многочисленные гидролазы других органов и тканей, участвующие в процессах аутодеградации. При этом особую роль играют упоминавшиеся ранее пептидазы, кислые и нейтральные протеиназы, в частности катепсины и калпаины. Важно и то обстоятельство, что характеристики гидролаз и других макромолекул (липиды, углеводы), способных влиять на ферментативную активность рыб и их объектов питания, в результате параллельной эволюции оказываются сходными (Кузьмина, Неваленный, 1986; Кузьмина, 1991). Также важны адаптации микрофлоры пищеварительного тракта к характеру питания рыб. На примере всеядного карпа и растительноядного белого толстолобика показано, что у первого вида выше относительное содержание протеолитических бактерий (% от числа гетеротрофов), а у второго — содержание амилотических и целлюлозоразрушающих бактерий. При этом количество протеолитических бактерий при использовании высокобелковых кормов увеличивается (Баздеркина, 1992). Кроме того, показано, что и численность, и активность протеолитических и амилотических бактерий, будучи непостоянными на протяжении годового цикла рыб, достигают максимума в период их наиболее активного питания (Лубянскене и др., 1989; Баздеркина, 1992). Приве-

ленные данные свидетельствуют о том, что у рыб, как и у других животных, микрофлора пищеварительного тракта играет исключительно важную роль не только в деполимеризации и трансформации первичной пищи, но и в адаптациях к характеру питания.

Механизмы биоценоотических адаптаций. Ранее нами подчеркивалось, что «адаптация — это спонтанно возникающая в процессе эволюции и закрепляющаяся путем естественного отбора совокупность реакций живых систем на всех уровнях их организации, способствующая поддержанию устойчивости макросистем при изменении условий их функционирования» (Уголев, Кузьмина, 1993а). Принцип иерархичности, лежащий в основе этого определения, предполагает соподчиненность адаптивных перестроек, происходящих на разных уровнях организации биоценозов — на уровне взаимодействия входящих в него видов, на уровне отдельных организмов, органов, тканей и составляющих их молекул. Следовательно, сложные формы адаптаций, в том числе физиологические и биоценоотические, базируются на 3 основных типах биохимических адаптаций: 1) изменении типа макромолекул, 2) изменении концентрации макромолекул, 3) адаптивной регуляции функций макромолекул (Hochachka, Somero, 1973). Физиологические адаптации включают приспособленность к условиям функционирования систем (начиная с элементарных), способных выполнять физиологические функции. В простейшем виде это совокупность молекул типа белков, входящих в состав пищеварительно-транспортного эргома — «пермеома», осуществляющего деполимеризацию и транспорт продуктов гидролиза пищевых субстратов (Уголев, 1985). Наиболее сложной формой физиологических адаптаций на организменном уровне являются гомеостатические адаптации, которые в случае трофологии направлены на поддержание изменяющихся потребностей организма в питательных веществах (Уголев, Кузьмина, 1993а). Биоценоотические адаптации процессов экзотрофии у рыб, включающие все формы биохимических и физиологических адаптаций, в том числе и поведенческих, базируются на следующих механизмах: 1) выработавшиеся в процессе эволюции генотипически обусловленные адаптации ферментных систем рыб разных таксономических групп к спектру питания и биохимическому составу кормовых объектов, 2) закрепившиеся в процессе эволюции генотипически обусловленные адаптации ферментных систем потенциальных объектов питания рыб к биохимическому составу и особенностям метаболизма собственного организма, 3) способность ферментных систем жертвы за счет индуцированного аутолиза участвовать в деполимеризации собственных структур, 4) адаптации микробиальных сообществ и других симбионтов пищеварительной системы к питанию рыб, 5) влияние биохимических компонентов тканей жертвы на пищеварительные гидролазы консументов: а — прямое влияние низкомолекулярных соединений, не являющихся субстратом анализируемых реакций, на регуляторные центры пищеварительных гидролаз, б — эффекты, обусловленные адсорбцией ферментов на высокомолекулярных соединениях, в частности на целлюлозе, 6) опосредованное влияние абиотических факторов среды на характеристики процесса гидролиза биополимеров в пищеварительном тракте рыб, обусловленное прямым воздействием на каталитические и регуляторные центры ферментов их объектов питания, 7) изменение состава липидных и углеводных компонентов секретов, а также плазматических мембран тканей рыб и их объектов питания, под влиянием абиотических факторов среды, 8) изменение солевого состава тканей и минерального обмена трофических партнеров под влиянием абиотических факторов среды, 9) сходство биохимического состава и структуры элементарных функциональных блоков, обеспечивающих процессы деполимеризации жертвы, 10) морфофункциональные приспособления пищеварительной, двигательной и сенсорных систем консументов, 11) сложившееся в процессе эволюции соответствие пищевого поведения рыб и различных форм поведения их объектов питания.

В заключение необходимо отметить следующее. Анализ закономерностей пищеварения у рыб с позиций современной трофологии позволяет заменить 3-звенную схему пищеварения у рыб (полостное пищеварение → мембранное пищева-

не → всасывание) на 6-звенную, включающую помимо всасывания (транспорта) 5-е звено взаимосвязанных между собой типов пищеварения. Однако только 3 из них реализуются ферментными системами рыб, в то время как 2 других — ферментными системами микрофлоры и объектов питания. Вопрос о роли ферментов кормовых объектов анализировался нами ранее (Кузьмина, 1990, 1991; Уголев, Кузьмина, 1993а). При этом подчеркивалось, что индуцированный аутолиз должен рассматриваться в качестве одного из факторов эволюции пищеварительной функции, выступающего в роли консервативного, стабилизирующего систему механизма. Сопоставление приведенных в этой работе данных о ферментативной активности объектов питания и микрофлоры свидетельствует о том, что симбионтное пищеварение играет аналогичную роль в системе пищеварительных процессов у рыб. Более того, учитывая, что микроорганизмы появились раньше рыб и других гидробионтов, можно считать, что симбионтное пищеварение является более древним механизмом и сопутствует самым примитивным формам пищеварительного процесса у многоклеточных организмов, в частности у предшественников рыб. Однако экзоферменты важны не только в качестве стабилизирующего пищеварительную функцию механизма, но и в качестве элементов, значительно снижающих энергетическую стоимость процессов пищеварения.

Кроме того, ферменты микрофлоры важны в качестве поставщика веществ, которые не могли бы быть утилизированы из-за отсутствия у рыб соответствующих гидролаз. Как известно, в результате деятельности кишечной и привносимой с пищей микрофлоры создается вторичный поток нутриентов, который не только расширяет структурное разнообразие пищевых субстратов, но и предоставляет многие жизненно важные компоненты (витамины, незаменимые аминокислоты и др.). Эти обстоятельства важно учитывать при анализе трофических взаимоотношений рыб из естественных водоемов и при создании аквакультуры. Вместе с тем наличие симбионтного пищеварения и индуцированного аутолиза представляет значительный интерес для анализа адаптаций на более высоком, чем организменный, уровне. Действительно, корректное рассмотрение гомеостатических адаптаций, направленных на удовлетворение потребностей рыб в питательных веществах, невозможно без учета биохимических и физиологических адаптаций у трофических партнеров, а также оценки роли экзоферментов в деградации жертвы и создании вторичного потока нутриентов. Однако для решения этой проблемы, а также глубокого анализа биоценологических адаптаций требуются дополнительные исследования, учитывающие положения современной трофологии.

Таким образом, пищеварение, занимающее центральное место в сложном процессе экзотрофии, реализуется у рыб при помощи 5 взаимосвязанных механизмов, 2 из которых осуществляются ферментами микрофлоры и объектов питания. Последние могут рассматриваться в качестве экологической компоненты, играющей важную роль в увеличении интенсивности процессов пищеварения у рыб и тем самым ускорении круговорота веществ в водоеме. Эффективность указанных процессов увеличивается благодаря существованию биоценологических адаптаций, базирующихся на целом ряде физиолого-биохимических адаптаций, совокупность которых способствует поддержанию устойчивости трофических цепей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баздеркина С.А. Эколого-физиологическая характеристика микрофлоры пищеварительной системы карповых рыб при выращивании на теплых водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук Борок, 1992. 17 с.
- Берман Ш.А., Саленице И.К. Пристеночное пищеварение у рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1966. Т. 6, вып. 4.
- Висоцкая Р.У., Крупнова М.Ю. Лизосомальные ферменты у карпов, по-разному перенесших зимовку // *Биохимия молодых рыб в зимовальный период*. Петрозаводск, 1987.
- Висоцкая Р.У., Лялкин В.С. Изменение активности лизосомальных ферментов в процессе развития *Artemia salina* под влиянием постоянного магнитного поля // *Сравнительная биохимия водных животных*. Петрозаводск, 1983.
- Голованова И.Л. Некоторые характеристики транспорта углеводов в кишечнике рыб-бентофагов на примере леща и карпа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 23 с.

- Горюхов С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. М., 1984
- Егорова В.В., Иезутова Н.Н., Тимофеева Н.М. и др. Некоторые температурные характеристики температурных адаптаций ферментов, обеспечивающих мембранное пищеварение у пойкилотермных гомойотермных животных // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1974. Т. 10, № 3.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. М.: Л., 1934.
- Ильина И.Д., Турецкий В.И. Развитие пищеварительной функции у рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 2: вып. 5.
- Крупнова М.Ю. Лизосомальные ферменты рыб при различных типах голодания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1986.
- Кузьмина В.В. Мембранное пищеварение у круплоротых и рыб // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 4
- Кузьмина В.В. Нутритивные адаптации ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение пресноводных костистых рыб // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 2.
- Кузьмина В.В. Температурные адаптации ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение пресноводных костистых рыб // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6.
- Кузьмина В.В. Регуляторные свойства ферментов, обеспечивающих мембранное пищеварение у рыб // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 6.
- Кузьмина В.В. Биосинтетические аспекты физиологии питания рыб // Экология. 1990. № 5.
- Кузьмина В.В. Особенности эволюции пищеварительно-транспортных функций у рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1991. Т. 27, № 2.
- Кузьмина В.В. Роль индуцированного аутолиза в процессах пищеварения животных (на примере рыб) // Физиол. журн. 1993. Т. 79, № 6.
- Кузьмина В.В., Изаскова Г.И. Механизм транспорта углеводов в кишечнике пресноводных костистых рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 79.
- Кузьмина В.В., Латов В.К., Пасконова Е.А. Молекулярно-массовые характеристики белковых компонентов некоторых кормовых объектов рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 88.
- Кузьмина В.В., Неваляев А.Н. Температурные адаптации // Руководство по физиологии. Экологическая физиология. Л., 1986.
- Кузьмина В.В., Перевозчикова О.Б. Роль экзоферментов в процессах пищеварения рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 80.
- Кузьмина В.В., Помазанская Л.Ф., Забелинский С.А., Пустовой В.К. Жирнокислотный состав слизи кишечника пресноводных рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 26, № 6.
- Кузьмина В.В., Помазанская Л.Ф., Забелинский С.А., Пустовой В.К. Особенности жирнокислотного состава слизи кишечника рыб в летний период // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 5.
- Лубянский В.Н., Вербицкий Ю.Я., Янкович К.К. и др. Облигатный симбиоз микрофлоры пищеварительного тракта и организма. Вильнюс, 1989.
- Немова Н.Н., Зекина Л.М. Изменение активности катепсина В и D в эмбриональном развитии радужной форели // Сравнительные аспекты биохимии рыб и некоторых других животных. Петрозаводск, 1981.
- Немова Н.Н., Сидоров В.С. Лизосомальные протеиназы в эмбриогенезе лосося *Salmo salar* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 6.
- Немова Н.Н., Григорьева Л.И., Мосолов В.В. и др. Кальций-активируемые нейтральные протеиназы в эмбриогенезе пресноводного лосося // Экологическая биохимия рыб. Ярославль, 1990а.
- Немова Н.Н., Зекина Л.М., Мигаловский И.П., Сорокин В.П. Катепсины В и D в икре сига в эмбриогенезе // Сравнительная биохимия водных животных. Петрозаводск, 1983.
- Немова Н.Н., Сидоров В.С., Крупнова М.Ю. и др. Активность внутриклеточных протеиназ и фракционный состав водорастворимых белков в мышцах осетра в норме и при расслоении // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск, 1990б.
- Пегель В.А., Реморов В.А., Антипин А.С., Новак В.А. Исследование пристеночного и полостного пищеварения в кишечнике разных видов пресноводных рыб // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1971. Т. 94, № 10.
- Плотников Г.К., Проскуряков М.Т. Пищеварительные ферменты осетровых рыб на ранних стадиях онтогенеза // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1984. Т. 20, № 1.
- Тимейко В.Н. Изменение активности кислых протеиназ в зародыше и желтке икрицы семги в процессе эмбрионально-личиночного развития // Экологическая физиология и биохимия рыб. Севастополь, 1982. Т. 3.
- Уголев А.М. Трофология — новая междисциплинарная наука // Вестн. АН СССР. 1980. № 1.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985.
- Уголев А.М. Теория адекватного питания и трофология. СПб., 1991.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Роль процессов индуцированного аутолиза в пищеварении гидробионтов // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1988. Т. 24, № 5.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993а.
- (Уголев А.М., Кузьмина В.В.) Ugolev A.M., Kuzmina V.V. Membrane hydrolases of fish enterocytes. Temperature adaptation // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1993b. Vol. 106, № 2.
- (Уголев А.М., Кузьмина В.В.) Ugolev A.M., Kuzmina V.V. Fish enterocyte hydrolases. Nutrition adaptation // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1994. Vol. 107, № 1.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В., Роцина Г.М. и др. Характеристика мембранного гидролиза и транспорта у рыб // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. № 3.

- Уголев А.М., Кузьмина В.В., Рощина Г.М. и др. Влияние температуры на мембранный гидролиз и транспорт у рыб // Изв. АН СССР. 1990. № 1.
- Шивакене Я.С. Симбионтное пищеварение у гидробионтов и насекомых. Вильнюс: Мокслас. 1989.
- Barrington E.J.W. The alimentary canal and digestion // The physiology of fishes. New York, 1957. Vol. 1.
- Dabrowski K. Proteolytic enzyme activity decline in starving alevins and larvae // Env. Biol. Fish. 1982. Vol. 7, N 1.
- Dabrowski K., Glogowski J. The role of exogenic proteolytic enzyme in digestion processes in fish // Hydrobiologia. 1977. Vol. 54.
- Danulat E., Kaush H. Chitinase activity in the digestive tract of the cod, *Gadus morhua* // J. Fish Biol. 1984. Vol. 24, N 2.
- Fänge R., Grove D. Digestion // Fish physiology. New York, 1979. Vol. 8.
- Ferraris R.P., Ahearn G.A. Sugar and amino acids transport in fish intestine // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1984. Vol. 77, N 3.
- Georgopoulou U., Sire M.F., Vernier J.M. Macromolecular absorption of proteins by epithelial cells of the posterior intestinal segment and their intracellular digestion in the rainbow trout // Biol. Cell. 1985. Vol. 53, N 3.
- Goodrich T.D., Morita R.Y. Incidence and estimation of chitinase activity associated with marine fish and other estuarine samples // Mar. Biol. 1977. Vol. 41, N 4.
- Govoni J.J., Bochlert G.W., Watanabe Y. The physiology of digestion in fish larvae // Env. Biol. Fish. 1986. Vol. 1, N 1—3.
- Hochachka P.W., Somero G.N. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia etc., 1973.
- Kamei Y., Sakata T., Kakimoto D. Microflora in the alimentary tract of Tilapia; characterization and distribution of anaerobic bacteria // J. Cen. Appl. Microbiol. 1985. Vol. 31, N 2.
- Kapoor B.G., Smith H., Verighina I.A. The alimentary canal and digestion in teleosts // Advances in marine biology. New York, 1975. Vol. 13.
- Kemp P., Smith M.W. Effect of temperature acclimatization on the fatty acid composition of goldfish lipids // Biochem. J. 1970. Vol. 117, N 1.
- Lauff M., Hofer P. Proteolytic enzymes in fishes development and the importance of dietary enzymes // Aquaculture. 1984. Vol. 37, N 4.
- Lindsay G.J., Gooday G.W. Chitinolytic enzymes and the bacterial microflora in the digestive tract of cod, *Gadus morhua* // J. Fish Biol. 1985. Vol. 26, N 3.
- Makinodan J., Tojohara H., Ikeda S. Comparison of muscle proteinase activity among fish species // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1984. Vol. 79, N 2.
- McLean E., Ash R. Intact protein (antigen) absorption in fishes; mechanism and physiological significance // J. Fish Biol. 1987. Vol. 31, Suppl. A.
- Noaillac-Depeyre J., Gas N. Mise en evidence d'une zone adapte au transport des ions dans l'intestin de la carpe commune (*Cyprinus carpio* L.) // Compt. rend. Seances Acad. Sci. Paris. 1973. T. 276 A, N 4.
- (Odum E.P.). Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Phillips A.M. Nutrition, digestion and energy utilization // Fish Physiology. New York; London, 1969. Vol. 1.
- (Ricklefs R.E.) Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979.
- Rimmer D.W., Wiebe W.J. Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes // J. Fish Biol. 1987. Vol. 31, N 2.
- Smith M.W. Membrane transport in fish intestine // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1983. Vol. 75, N 3.
- Stickney R.R., Shumway S. Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes // J. Fish Biol. 1974. Vol. 6.
- Sugita H., Kotashi T., Enomoto A. et al. Microflora of alimentary tract in marine teleosts // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1981. Vol. 47, N 4.
- Vernier J.M. Intestine ultrastructure in relation with lipid and protein absorption in teleost fish // Arch. Physiol. Biochem. 1989. Vol. 97, N 5.
- Watanabe Y. Intracellular digestion of horseradish peroxidase by the intestinal cells of teleost larvae and juveniles // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1982. Vol. 48, N 1.
- (Whittaker R.) Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.

УДК 581.3

АССИМИЛЯЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХЛОРОФИЛЛА (ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ)

© 1996 В.М.Гольд, И.Ю.Шатров, В.А.Попельницкий, В.И.Колмаков,
Н.А.Гаевский

Красноярский государственный университет,
660041, Красноярск, пр.Свободный, 79

Проведены исследования по экологической физиологии водорослей в связи с их адаптацией к световым условиям. Установлено, что ассимиляционная активность (АЧ) и энергетическая эффективность хлорофилла (АЧ:І) зависят от таксономической структуры фитопланктона и интенсивности света (І). Энергетическая эффективность хлорофилла при доминировании синезеленых существенно ниже, чем при доминировании диатомовых водорослей. В смешанных популяциях наблюдаются эффекты стимулирования. Для оперативной оценки суточной продуктивности рекомендуется использование отношения САЧ:Σ ФАР за сутки.

Ключевые слова: хлорофилл, первичная продукция, интенсивность света.

Researches on algae ecological physiology in view of their adaptation to light conditions have been conducted. The assimilation activity (AA) and power efficiency (AA : I) of chlorophyll depend on the taxonomic structure of phytoplankton and light intensity (I). The relation AA : I is essentially lower at domination of blue-greens than of diatoms. In mixed populations the effects of stimulation are observed. It is recommended to use the AA : ΣPhAR ratio per day for operative evaluation of daily phytoplankton productivity.

Key words: chlorophyll, primary production, light intensity.

Введение

Изучение связи содержания хлорофилла «а» с интенсивностью фотосинтеза фитопланктона и эффективностью утилизации солнечной энергии имеет большое значение для разработки теоретических основ энергетики функционирования водных экосистем и представляет практический интерес в плане поиска новых, либо модернизации уже известных методов оценки первичной продукции. Среди последних особое место занимает хлорофилловый метод (Хромов, Семин, 1975; Федоров, 1979), базирующийся на реализации общих закономерностей связи содержания хлорофилла «а» с интенсивностью фотосинтеза (Бульон, 1979, 1983; Ковалевская, 1979; Паутова, Давыдова, 1983). Характер связи, как правило, описывается уравнением линейной регрессии:

$$A = a + AЧ (САЧ) \cdot C_{\text{хл.}}, \quad (1)$$

где А — интенсивность фотосинтеза или суточная первичная продукция в мг на 1 м³ или 1 м², АЧ или САЧ — удельная фотосинтетическая активность единицы хлорофилла «а» за 1 ч (АЧ) или за сутки (САЧ), С_{хл.} — содержание хлорофилла «а» в 1 м³ или под 1 м² водной поверхности. Свободный член уравнения «а», строго говоря, не имеет биологического смысла и отражает ошибку метода, поскольку трудно предполагать наличие фотосинтеза при отсутствии хлорофилла «а». Параметры уравнения 1 (а, АЧ или САЧ) используются как константные величины, полученные при статистической обработке результатов исследований, проведенных ранее. Независимой переменной величиной в уравнении является С_{хл.}, которую и требуется измерить (рассчитать).

Преимущество хлорофиллового метода определения фотосинтетической актив-

ности фитопланктона заключается в том, что при использовании современной методической базы (методы контактного и дистанционного зондирования и др.) искомая величина ($C_{кл.}$) измеряется с высокой точностью и оперативностью. Это дает возможность проводить обследования больших акваторий в сжатые сроки.

Однако данный метод имеет ряд недостатков, снижающих его объективность. Основным из них является низкая точность, связанная с тем, что АЧ или САЧ — не константные величины и могут колебаться в больших пределах, вплоть до порядков (Паутова и др., 1983). Анализ возможных причин показывает, что наряду с другими весьма существенным может быть отсутствие поправок на специфику таксономической структуры водорослей и интенсивность света. Теоретически, несмотря на разброс литературных данных (Михеева, 1970; Glooschenko et al., 1974; Пырина, Елизарова, 1975; Паутова и др., 1983), можно ожидать, что удельная фотосинтетическая активность хлорофилла «а» у различных групп водорослей в силу особенностей организации фотосинтетического аппарата и экологической физиологии должна быть различной. Вполне естественно, что фотосинтетическая активность хлорофилла «а» зависит от уровня обеспеченности световой энергией и условий ее распределения по горизонтантам.

При разработке оперативных методов помимо относительно частных методических вопросов возникает и более общая методологическая проблема, связанная с переходом от точечных в пространстве и во времени измерений параметров к глобальным оценкам. Иными словами, чем быстрее и в меньших объемах пробы определяются $C_{кл.}$, таксономическая структура фитопланктона и интенсивность фотосинтеза (при флуоресцентных методах диагностики эта процедура занимает 5—10 мин при объеме 10 мл), тем труднее осуществляется переход к показателям первичной продукции за сутки, месяц, год без потерь в оперативности.

В задачу наших исследований входило: определить степень зависимости АЧ или САЧ от таксономической структуры фитопланктона, выявить влияние на них интенсивности света или ее интегральных показателей, и, наконец, попытаться найти приемлемые условия перехода от точечных измерений концентрации хлорофилла «а» и интенсивности фотосинтеза к показателям первичной продукции за более длительные отрезки времени на больших акваториях.

Материал и методика исследований

Объектом исследований служил фитопланктон прибрежных вод коралловых рифов и островов Республики Сейшельские острова, Красноярского и Кантатского водохранилищ Красноярского края. Подобная география опытных полигонов обеспечивает наибольшую объективность общих выводов.

Исследования по экологической физиологии фитопланктона тропической зоны проводили во время 15-го рейса научно-исследовательского судна «Академик Несмеянов» в январе—марте 1990 г. Пробы отбирали с определенных горизонтов с помощью батометров, либо водолазным способом. На внутренних водоемах Красноярского края работы начаты с 1982 г. Более конкретные периоды указаны в таблицах.

Основным инструментом исследований служила флуоресцентная система диагностики фитопланктона (Гольд и др., 1984, 1989), позволяющая одновременно рассчитывать общую и дифференцированную по таксону концентрацию хлорофилла «а» и интенсивность фотосинтеза. Спектрофотометрическое определение суммарного содержания хлорофилла «а» (SCOR UNESCO, 1966; Федоров, 1979) использовали периодически для коррекции констант, по которым рассчитывали соответствующий показатель, полученный флуоресцентным методом. В ряде экспериментов параллельно с флуоресцентным анализом определение интенсивности фотосинтеза осуществлялось в скляночной модификации с измерением кислорода электрохимическим методом (Попельницкий, 1989). Интенсивность света ($Вт/м^2$) регистрировали погружаемым пиранометром с использованием фильтра КС-19. Суточные значения всех параметров оценивали как площадь графика зависимости показателя от времени

суток. Среднюю концентрацию хлорофилла «а» рассчитывали по измерениям в течение суток. Статистическую обработку проводили на IBM совместимых персональных компьютерах с использованием электронных таблиц и статистического пакета «Statgraf».

Результаты исследований и их обсуждение

Для наиболее корректного решения вопроса о степени зависимости ассимиляционной активности хлорофилла от таксономической структуры фитопланктона было бы целесообразно воспользоваться прямыми методами дифференцированной оценки интенсивности фотосинтеза *in situ*. К сожалению, подобные методы все еще находятся в стадии разработки (Попельницкий, 1989). В работе был использован другой подход — необходимые процессы и характеристики изучали на станциях при различной степени доминирования какой-либо таксономической группы водорослей. Степень доминирования оценивали по вкладу каждой группы в общее содержание хлорофилла «а» (%) (Гольд и др., 1989). Результаты исследований, проведенных в июле-августе 1990 г. на Красноярском водохранилище, подтверждают высказанное ранее предположение о зависимости удельной фотосинтетической активности хлорофилла «а» от таксономической структуры фитопланктона (табл. 1).

В фотической зоне (до 2.5 S, где S — прозрачность по диску Секки) при доминировании синезеленых водорослей значение АЧ, рассчитанное на квадратный метр водной поверхности, в 1.81 раза ниже, чем при доминировании диатомовых. В смешанных популяциях, без явного доминирования какого-либо отдела, АЧ достигает максимальных значений и составляет 25.66 мг О₂/(мг хл.ч). По сравнению с аналогичным показателем при доминировании диатомовых водорослей различия недостоверны. Однако зарегистрированный феномен заслуживает особого внимания. В смешанных популяциях по сравнению с вариантом явного доминирования диатомовых водорослей увеличивается доля синезеленых (по хлорофиллу «а» до 40 %),

Таблица 1

Удельная фотосинтетическая активность хлорофилла «а»
при различной таксономической структуре фитопланктона
Красноярского водохранилища

Доминирующие группы*	Число станций	АЧ (под 1 м ² , мгО ₂ /(мг хл.ч)) (M±m)	АЧ: I ₀ (M±m)
Фотическая зона (до 2.5S)			
Синезеленые, 90 (диатомовые, 9.8)	20	11.43±2.28	16.94±1.94
Диатомовые, 83 (синезеленые, 6.9)	14	20.65±4.51	24.17±5.56
Равнозначное распределение (синезеленые, 44 диатомовые, 54)	28	25.66±4.53	33.06±6.11
В столбе воды (до дна)			
Синезеленые, 90	20	4.83±1.12	7.22±1.11
Диатомовые, 83	14	15.64±3.02	18.06±3.89
Равнозначное распределение	28	15.17±2.18	19.17±2.78

* Степень доминирования групп по вкладу в общее содержание хлорофилла «а», %.

для которых АЧ ниже. Следовательно, в смешанных популяциях можно было бы ожидать снижения удельной фотосинтетической активности, чего не наблюдается.

Во всех экспериментах регистрируется увеличение данного параметра. Отсюда можно предположить, что в таксономически неоднородных сообществах имеет место взаимная или односторонняя стимуляция фотосинтеза различных таксономических групп. Причины данного феномена неясны. Возможно, они связаны с какими-то изометаболитами водорослей. При включении группы синезеленых водорослей это могут быть азотсодержащие вещества, накапливаемые за счет азотфиксирующей функции.

На величину АЧ кроме таксономической структуры сообщества фитопланктона, по-видимому, оказывают влияние интенсивность света, падающего на поверхность (I_0), и ее распределение по горизонтам. При учете энергетической эффективности единицы хлорофилла «а» ($AЧ : I$) преимущество сообщества с преобладанием диатомовых водорослей по сравнению с представленными синезелеными сохраняется, однако величина отмеченных для АЧ различий уменьшается и в ряде случаев оказывается недостоверной.

Таксономические различия становятся более существенными, если АЧ рассчитывается под 1 м^2 на весь столб воды (условно фотическая и нефотическая зоны). Включение в расчеты нефотической зоны вполне оправданно. Во-первых, деление всей толщи воды на две зоны по условиям освещенности в определенной степени условно. Чаще всего, и в наших расчетах в частности, уровень компенсационной точки оценивается в $2.5 S$. Однако для многих водорослей компенсационная точка может быть гораздо ниже (при меньших интенсивностях света). Во-вторых, в глубоководных водоемах в нефотическом слое локализуется большое количество водорослей. При низкой концентрации (в 1 м^3) общее количество их под 1 м^2 может быть даже больше, чем в фотической зоне. В определенных условиях они быстро перемешиваются в верхние слои и принимают активное участие в процессах первичного продуцирования. Поэтому водоросли, находящиеся в момент определения в нефотической зоне, нельзя не учитывать при оценке удельной активности хлорофилла в целом по водоему.

Проведенный анализ показывает, что величина АЧ, рассчитанная на весь столб воды, по сравнению с фотической зоной существенно снижается (табл.1). Однако отмеченный эффект неодинаков и зависит от таксономической структуры фитопланктона. По нашим наблюдениям, АЧ снижается в 2.37 и 1.32 раза при доминировании синезеленых и диатомовых соответственно. Аналогичные изменения происходят и при расчетах энергетической эффективности единицы хлорофилла «а» ($AЧ : I$). Преимущество экосистем с доминированием диатомовых водорослей вполне очевидно. Относительно слабые изменения АЧ при переходе от фотической зоны к показателям всего столба воды, зарегистрированные при доминировании диатомовых водорослей, и высокий уровень усвоения света, вероятно, связаны с особенностями их физиологии и гидрологического режима водоема. Данную группу водорослей вряд ли можно отнести к индифферентным по отношению к интенсивности света (Reynolds, 1984). Если судить по световым кривым вариабельной флуоресценции, отражающей потенциальную возможность фотосинтетического аппарата, то диатомовые водоросли отличаются высокой фоточувствительностью с низким уровнем компенсационного пункта и высоким эффектом фотоингибирования. Поэтому при высоких интенсивностях света они «занимают» более глубокие горизонты, часто ниже $2.5 S$. Мигрируя за счет активного или пассивного механизма, в нижних слоях фотической зоны они имеют КПД фотосинтеза выше, чем в верхних слоях. Иллюстрацией могут служить результаты оценки АЧ и энергетической эффективности хлорофилла ($AЧ : I$) диатомовых и пиррофитовых водорослей в прибрежной зоне коралловых рифов Сейшельских островов (табл.2). Вполне очевидно, что с глубиной АЧ падает, однако энергетическая эффективность хлорофилла или КПД из расчета на поступающую энергию увеличивается.

Известно, что в верхних слоях водоросли испытывают фотоингибирование. Переходя в зону оптимума и ниже, где ощущается дефицит света (нефотическая зона),

Таблица 2

Вертикальное распределение ассимиляционной активности (в расчете на 1 м³) и энергетической эффективности хлорофилла (фитопланктон прибрежной зоны коралловых рифов Сейшельских островов)

Глубина, м	Число наблюдений	АЧ, мгО ₂ /(мг хл.ч)	АЧ : I _{гор} *
0	30	22.50±3.13	36.39±3.61
5	16	13.10±2.25	41.94±4.17
10	17	11.95±2.22	44.72±3.89
15	11	11.94±1.98	50.28±6.94
20	18	9.08±1.63	40.28±3.89
30	9	4.35±1.04	48.06±8.06
40	3	4.25±1.01	76.39±3.89
50	4	1.26±0.40	61.39±13.61

* Интенсивность света (МДж/(м²·ч)) на соответствующем горизонте.

водоросли, вероятно, «освобождают» фотосинтетический аппарат от избытка продуктов фотосинтеза, накопление которых по законам сенсорной регуляции и является одной из причин эффектов фотоингибирования. Таким образом, «циркуляция» диатомовых водорослей из фотической зоны в нефотическую и наоборот при высоком уровне освещенности будет стимулировать КПД фотосинтеза. АЧ при доминировании диатомовых (под 1 м²) во всем столбе воды по сравнению с АЧ для фотической зоны падает, но не столь существенно, как в случае доминирования синезеленых водорослей.

Усиление этого эффекта в случае преобладания синезеленых, по-видимому, связано с особенностью их вертикального распределения, при которой большая часть клеток сконцентрирована у поверхности. В результате самозатенения (Reynolds, 1984) уменьшается толщина фотического слоя и значительная часть водорослей оказывается за его пределами, где при недостатке света возможен переход к гетеротрофному типу питания. Фотосинтетический аппарат при этом потенциально активен, но не реализуется в условиях светового голодания. Кроме этого, синезеленые водоросли ограничены в механизмах вертикальной миграции.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что в естественных условиях наблюдается преимущество диатомовых водорослей как по удельной активности хлорофилла (АЧ), так и по его энергетической эффективности (АЧ : I). Результаты по оценке АЧ несколько противоречат литературным данным, согласно которым достоверные различия между двумя рассматриваемыми группами водорослей по характеристикам продукционной способности либо отсутствуют (Михеева, 1970; Пырина, Елизарова, 1975; Паутова и др., 1983), либо фиксируется преимущество синезеленых (Glooschenko et al., 1974). Отмеченные противоречия могут быть связаны как с различием в методических подходах оценки первичной продукции, так и с морфофизиологическими вариациями доминирующих видов в пределах одной таксономической группы, рассмотрение которых выходит за рамки данной статьи.

Для определения общих закономерностей влияния интенсивности света на ассимиляционную активность и энергетическую эффективность хлорофилла «а» (АЧ : I) исследования целесообразно проводить при относительно стабильном в течение эксперимента качественном составе фитопланктона в условиях контроля его вертикальной суточной динамики. Большой интерес представляет суточная динамика АЧ и АЧ : I в связи с проблемой фотоингибирования.

Как показали наши исследования, проведенные в открытых системах (без использования замкнутых склянок) в водах коралловых рифов Сейшельских островов (табл. 3), а также на Красноморском водохранилище (табл. 4), суточный ход величины АЧ в расчете на 1 м² не позволяет однозначно установить наличие эффекта фотоингибирования. Эффекты фотоингибирования четко проявляются при оценке дневной

Таблица 3

Дневная динамика ассимиляционной активности (в расчете на 1 м^2) и удельной энергетической эффективности хлорофилла «а» шельфа Сейшельских островов

Остров	АЧ, $\text{мг O}_2/(\text{мг хл.ч})$			АЧ : I		
	8 ч	13 ч	18 ч	8 ч	13 ч	18 ч
Маэ	1.67	18.40	5.4	24.72	17.60	32.22
Праслен	—	15.90	13.73	—	13.33	16.67
Ла-Диг	3.82	11.63	15.88	27.78	13.61	24.17
Африкан	15.39	19.30	15.68	25.28	24.17	26.94
Сен-Жозеф	0.94	5.88	9.91	12.59	6.94	9.72
Де-Рош	11.93	13.55	18.72	16.11	13.06	30.56
Альдабра	1.13	10.00	11.03	18.61	15.00	13.06
Космоledo	9.43	13.80	33.06	26.94	12.22	29.17
Провиденс	13.66	25.66	25.20	23.33	27.50	22.50
Фаркуар	6.15	6.49	8.03	21.94	8.06	20.28
Козтиви	5.50	18.83	3.05	26.67	21.11	40.28
Среднее ($M \pm m$)	6.96 ± 1.69	14.49 ± 1.79	14.60 ± 2.61	22.39 ± 1.61	15.68 ± 1.93	24.14 ± 2.70

* Интенсивность света ФАР ($\text{МДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$) на поверхности воды.

динамики энергетической эффективности хлорофилла. Отношение АЧ : I в полдень существенно ниже (табл. 3).

Однако снижение энергетической эффективности, вероятно, существенно меньше, чем увеличение общей интенсивности фотосинтеза за счет повышения интенсивности света. Эффект хорошо известен для фитоценозов высших растений, когда световое насыщение или даже фотоингибирование, регистрируемое на уровне определенных листьев, при переходе на фитоценоз (на 1 м^2 поверхности) практически отсутствует.

Таким образом, удельная фотосинтетическая активность хлорофилла (АЧ) существенно зависит не только от качественного состава фитопланктона, но и от интенсивности света. Однако характер действия последней довольно сложен: с одной стороны, увеличение интенсивности света повышает интенсивность фотосинтеза и АЧ при расчетах на весь столб воды, с другой — может вызывать фотоингибирование, снижая эффективность утилизации солнечной энергии. Такой характер действия

Таблица 4

Дневная динамика показателей фотосинтезирующей системы фитопланктона в Красноярском водохранилище (A , $\text{мг O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$; $C_{\text{хл.}}$, мг/м^3)

Номер станции, год исследований	Утро			Полдень			Вечер		
	A	$C_{\text{хл.}}$	AЧ	A	$C_{\text{хл.}}$	AЧ	A	$C_{\text{хл.}}$	AЧ
26, 1982	35.6	30.7	1.16	82.5	29.2	2.83	32.5	15.7	2.07
36, 1982	1305.6	826.3	1.58	1306.3	262.8	4.97	545.6	308.3	1.77
56, 1982	123.7	18.1	6.58	218.7	13.2	15.72	335.6	37.3	8.99
64, 1982	278.1	89.1	3.12	208.7	28.3	7.37	407.5	101.8	4.00
26, 1983	136.9	27.8	4.92	33.1	3.0	11.08	176.9	32.0	5.52
36, 1983	154.4	16.6	9.31	264.4	9.7	27.29	113.1	12.8	8.81
45, 1983	489.4	221.4	2.21	71.9	16.2	4.43	100.0	34.5	2.90
56, 1983	58.7	7.6	7.77	50.0	7.0	7.10	423.7	97.9	4.33
38, 1985	275.0	39.7	6.92	209.4	7.6	27.50	195.5	26.9	7.33
Среднее ($M \pm m$)	—	—	4.87 ± 0.93	—	—	12.03 ± 2.99	—	—	5.08 ± 0.87

интенсивности света подтверждается кривой распределения частоты встречаемости параметра $AЧ : I_0$, на которой четко регистрируются два максимума: один в области значений 9.72—13.61, второй — 23.33—27.50.

Поэтому введение поправки на освещенность по принципу линейной регрессии

$$(AЧ : I_0) \cdot I_0^{(ex)}, \quad (2)$$

где I_0 — интенсивность света на поверхности при расчете $AЧ$, $I_0^{(ex)}$ — интенсивность света на поверхности в конкретном эксперименте по определению интенсивности фотосинтеза, практически не повышает точности хлорофиллового метода. Относительная ошибка при использовании $AЧ$ или $AЧ : I$ сохраняется.

Как уже отмечалось, при изучении водных экосистем большое значение имеет решение вопросов корректности перехода от точечных измерений интенсивности фотосинтеза к показателям продуктивности за более длительный отрезок времени на больших акваториях. Прежде всего это касается суточной продукции. Анализ полученных результатов (табл. 4) показывает, что значительные колебания интенсивности фотосинтеза в течение суток по каждой конкретной станции происходят чаще всего за счет колебаний концентрации хлорофилла «а» и интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР). Первое в большей степени определяется горизонтальными перемещениями «пятен» фитопланктона, чем процессами деления и отмирания клеток. Отсюда можно предположить, что при необходимости оценки продуктивности водоема в целом или отдельных его крупных районов достаточным условием может быть определение средней концентрации хлорофилла «а» по выбранным точкам, независимо от времени сбора информации в течение суток. При использовании современных контактных и дистанционных методов такой прием не снижает уровня оперативности. Колебания ФАР можно нивелировать за счет оценки общего притока энергии за сутки с помощью автоматической регистрации или дискретных измерений (табл. 5, 6).

Расчеты показывают, что несмотря на значительные разбросы $AЧ$, $AЧ : I_0$ по отдельным станциям, в среднем отношение $САЧ : \Sigma \text{ ФАР}$ остается довольно стабильным: для фитопланктона шельфа коралловых рифов — 17.76 ± 1.53 , для фитопланктона Красноярского водохранилища — 14.24 ± 2.71 . Различия по водоемам недостоверны, несмотря на своеобразие гидрохимического, гидрофизического и гидробиологического режимов. Для Кантатского водохранилища данный показатель ниже примерно в 2 раза. Возможно, это связано со спецификой таксономической струк-

Таблица 5

Суточная ассимиляционная активность и энергетическая эффективность хлорофилла «а» фитопланктона шельфа Сейшельских островов

Остров	Фотосинтез, мг O_2 / (м ² ·сут)	Среднее содержание хлорофилла, мг/м ²	$\Sigma \text{ ФАР}$, МДж/м ²	$САЧ$, мг O_2 /мг хл.	$САЧ / \Sigma \text{ ФАР}$
Маэ	562.5	5.13	6.64	109.6	16.50
Праслен	200.3	1.85	6.83	108.3	15.86
Ла-Диг	860.0	6.66	7.30	129.1	17.67
Африкан	236.7	1.56	5.60	151.7	27.08
Сен-Жозеф	927.6	15.90	6.90	58.3	8.44
Де-Рош	591.2	4.46	6.83	132.6	19.42
Альдабра	197.1	2.80	6.13	70.4	11.49
Космоledo	470.8	3.20	8.37	147.1	17.57
Провиденс	530.5	2.75	7.89	183.1	23.21
Фаркуар	1400.0	15.50	4.31	90.3	20.58
Козтивин	64.0	0.75	4.86	85.3	17.56
Среднее ($M \pm m$)	549.2 ± 118.7	5.51 ± 1.60	6.52 ± 0.36	115.1 ± 11.4	17.76 ± 1.53

Таблица 6

**Показатели фотосинтетической активности фитопланктона
в Красноярском и Кантатском водохранилищах Красноярского края**

Номер станции, время исследований	САЧ, мг O_2 /мг хл.	Σ ФАР, МДж/м ²	САЧ : Σ ФАР
Красноярское водохранилище			
26, 1982	48.0	2.97	16.14
36, 1982	66.33	3.97	16.71
58, 1982	260.82	10.80	24.15
64, 1982	89.97	9.75	9.23
26, 1983	65.34	11.33	5.77
36, 1983	424.10	13.74	30.86
45, 1983	60.36	4.55	13.26
56, 1983	113.82	11.29	10.08
38, 1983	271.37	18.49	14.68
Среднее	155.57	8.73	14.24 \pm 2.71
Кантатское водохранилище			
4, 12 VII 1991	60.79	11.21	5.42
4, 23 VII 1991	19.49	2.54	7.67
4, 2 VIII 1991	38.71	3.87	9.99
4, 12 VIII 1991	96.09	11.22	8.56
Среднее	53.77	7.62	8.04 \pm 1.55

туры водорослей. В Красноярском водохранилище доминируют диатомовые водоросли, близкие по строению фотосинтетического аппарата и экологической физиологии к диатомовым и пиррофитовым водорослям исследуемых районов Индийского океана. В Кантатском водохранилище наблюдается явное доминирование группы синезеленых, у которых энергетическая эффективность усвоения падающей солнечной энергии на единицу хлорофилла «а» ниже (табл. 6).

В этом плане обращает на себя внимание тот факт, что даже в пределах одного водоема показатель АЧ : I_0 при переходе состояния фитопланктона от доминирования диатомовых к доминированию синезеленых изменяется примерно в 2 раза.

Заключение

Таким образом, АЧ и энергетическая эффективность хлорофилла (АЧ : I) зависят от таксономической структуры фитопланктона и интенсивности света. Отношение АЧ : I_0 (на 1 м²) при доминировании синезеленых существенно ниже, чем при доминировании диатомовых водорослей. В смешанных популяциях наблюдаются эффекты стимулирования (одностороннее действие или взаимодействие). Влияние интенсивности света на энергетические показатели имеет сложный характер, связанный с реализацией двух механизмов — повышением интенсивности фотосинтеза (без полуденной депрессии) и снижением КПД за счет фотоингибирования (минимум в полдень), поэтому использование линейной регрессии для поправок на интенсивность света не повышает точности хлорофиллового метода. Для оперативной оценки суточной продуктивности рекомендуется использование отношения САЧ : Σ ФАР в сутки. Показатель отличается большой стабильностью и имеет таксономическую специфичность: диатомовые водоросли более «экономичны», чем синезеленые.

Работа выполнена при финансовой поддержке Красноярского краевого фонда науки, грант 1F0166 и 4F0225.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бульон В.В. Первичная продукция планктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
- Гольд В.М., Гаевский Н.А., Белоног Н.П. и др. Методические рекомендации по дистанционным методам контроля качества поверхностных вод суши. Экспрессное флуориметрическое определение концентрации хлорофилла «а» и фотосинтетической активности фитопланктона. Л., 1989.
- Гольд В.М., Гаевский Н.А., Григорьев Ю.С. и др. Теоретические основы и методы изучения флуоресценции хлорофилла «а». Красноярск, 1984.
- Ковалевская Р.З. Ассимиляционные числа пресноводного планктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970.
- Паутова В.Н., Давыдова И.К. Зависимость первичной продукции от содержания хлорофилла «а» в оз. Байкал и Ангарских водохранилищах // Первичная продукция в Братском водохранилище. М., 1983.
- Паутова В.Н., Измestyeva Л.Р., Давыдова И.К., Крашук Л.С. Суточные ассимиляционные числа фитопланктона в Братском водохранилище // Первичная продукция в Братском водохранилище. М., 1983.
- Попельницкий В.А. Вариабельная флуоресценция и фотосинтез фитопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1989. 24 с.
- Пырина И.Л., Елизарова В.А. Содержание хлорофилла в фитопланктоне некоторых пресных водоемов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его продуктивности. М., 1979.
- Хромов В.М., Семин Ю.С. Методы определения первичной продукции водоемов. М., 1975.
- Glooschenko W.A., Moore S.E., Munawar M., Vollenweider R.A. Primary production in lakes Ontario and Erie: a comparative study // J. Fish. Res. Board Can. 1974. Vol. 31, N 3.
- Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, 1984.
- SCOR UNESCO. Determination of photosynthetic pigments in seawater // Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966. N 1.

УДК 574.583 (28) : 581

**ВЛИЯНИЕ АЦИДНОСТИ НА ПЛАНКТОННЫЕ ДИАТОМОВЫЕ
ВОДОРΟΣЛИ В СЛАБОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ ЛЕСНЫХ ОЗЕРАХ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**

© 1996 Л.Г.Корнева

*Институт биологии внутренних вод им.И.Д.Паланина РАН,
152742, пос.Борок, Ярославская область, Некоузский район*

Установлено, что разнообразие, обилие и структура сообщества планктонных диатомовых водорослей в мелководных слабоминерализованных лесных озерах с разным уровнем трофии, цветности и кислотности в первую очередь зависят от величины pH. Трансформация в сообществах диатомовых наступала при $\text{pH} < 6.0$. Наиболее адекватным отражением средневегетационных значений pH было соотношение видов в сообществе.

Ключевые слова: ацидификация, озера, фитопланктон, диатомовые водоросли.

It is was found that diversity, abundance and structure of diatom communities in weakly mineralized forest lakes of different trophy level, color and acidification were primarily dependant on pH values. Diatom communities transformation occurred at $\text{pH} < 6.0$. The average annual pH values are the most adequate reflected in the community species relationship.

Key words: acidification, lakes, phytoplankton, diatom algae.

Введение

Феномен увеличения закисления пресных вод полномасштабно начал изучаться в 70-е годы. Впервые это явление зарегистрировано в странах северной Европы (Швеция, Норвегия) и Северной Америки (США, Канада) (Surface Water..., 1988). Установлена прямая связь между скоростью закисления водных объектов и атмосферными выпадениями, содержащими кислотообразующие вещества, формирующиеся в результате интенсификации топливно-энергетической и обрабатывающей промышленности. Признано, что $\text{pH} 5.6$ является границей необратимой трансформации биоты водных экосистем, хотя признаки ее изменений начинают наблюдаться уже при $\text{pH} 6.5$ (Израэль и др., 1989). Одним из основополагающих показателей степени закисления вод является структура сообществ диатомовых водорослей. Это широко используется в палеолимонологических исследованиях для реконструкции величин pH по диатомовым, извлеченным из осадка (Charles et al., 1989). Основой индикации по pH показателю является система Хустедта (Hustedt, 1939), которая предусматривает строгое соотношение между распределением экологических категорий водорослей и pH воды: алкалибиоты присутствуют при $\text{pH} > 7$, алкалифилы — при pH около 7 с широким распространением при $\text{pH} > 7$, индифференты — одинаково при $\text{pH} < 7$ и при $\text{pH} > 7$, ацидофилы — при pH около 7 с широким распространением при $\text{pH} < 7$, ацидобиоты — при $\text{pH} < 7$ с широким распространением при $\text{pH} = 5.5$ и ниже. Список индикаторных таксонов Хустедта по-прежнему продолжает совершенствоваться (Foged, 1960; Порк, 1970; Van Dam, 1988; Round, 1990, и др.). Поэтому принадлежность отдельных видов диатомовых к той или иной экологической категории можно оценивать исходя из имеющихся литературных данных или частотного распределения встречаемости таксонов в водоемах с широким диапазоном величин pH, расположенных в пределах отдельного географического региона, как, например, было сделано для озер горного массива Адирондак (США) (Charles, 1985). Граница

pH, при которой происходит редукция сообществ диатомовых, по данным различных авторов (Almer et al., 1974; Charles, 1985, 1989; Davis, Anderson, 1985; Dixit et al., 1988), может варьировать в пределах pH 6.0—5.5 и требует дальнейших уточнений. Цель данной работы — оценить степень влияния кислотности вод на состав сообществ современных планктонных диатомовых, определить величины pH, при которых происходит их трансформация в условиях водоемов, расположенных на осадочных породах.

Материал и методы

Изучали состав диатомовых водорослей 7 небольших мелководных слабоминерализованных лесных озер, расположенных на территории Государственного Дарвинского заповедника (Вологодская обл., северное побережье Рыбинского водохранилища). Озера различали по степени ацидификации, гумификации и уровню трофии вод (табл. 1). Фитопланктон собирали на станциях, расположенных в центре каждого озера ежемесячно с февраля по октябрь 1989 г. и с января по сентябрь 1990 г. Пробы отбирали батометром Руттнера из всего столба воды, затем концентрировали поочередно на мембранные фильтры № 6 и № 5 и консервировали фиксатором, приготовленным на основе раствора Люголя (Методика изучения..., 1975). Численность и биомассу диатомовых учитывали счетно-объемным методом (Корнева, 1993) в камере «Учинская» объемом 0.01 мл. Таксономический состав диатомовых определяли главным образом в световом микроскопе МББ-1А в постоянных препаратах с применением анилиноформальдегидной смолы (Эльяшев, 1957). Панцири диатомовых для микроскопирования обрабатывали по методике подготовки диатомовых к электронной микроскопии (Методика изучения..., 1975). Флористическое сходство озер оценивали по индексу Серенсена (Sørensen, 1948), по величинам которого

Таблица 1

Лимнологическая характеристика озер Дарвинского заповедника
(по: Структура и функционирование..., 1994)

Характеристика	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожн
Площадь, км ²	1.60	0.05	0.20	0.005	0.02	0.20	2.00
Максимальная глубина, м	2.00	2.00	1.50	2.00	4.00	2.00	3.00
Прозрачность, м	0.40	0.30	0.60	1.30	2.40	1.30	1.90
Цветность, град.	131.00	400.00	187.00	119.00	21.00	43.00	22.00
pH	7.30	6.60	4.50	4.50	4.80	4.40	4.40
P _{общ.} , мкг/л	69.00	94.00	49.00	33.00	59.00	33.00	38.00
N _{общ.} , мг/л	1.62	1.14	0.77	0.71	0.49	0.39	0.34
NO ₃ ⁻ , мг/л	0.03	0.04	0.07	0.038	0.084	0.025	0.067
NH ₄ ⁺ , мг/л	0.24	0.31	0.10	0.112	0.125	0.040	0.060
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	8.00	7.35	1.39	2.95	1.49	1.60	0.89
PO ₄ ²⁺ : P _{общ.}	17.00	36.00	24.00	42.00	42.00	37.00	37.00
POB, мг/л	24.80	46.80	25.80	18.20	8.50	9.60	6.10
SO ₄ ²⁻ , мг/л	4.30	1.40	5.10	4.50	5.60	6.90	8.90
Fe _{общ.} , мг/л	1.40	2.20	0.55	0.31	0.13	0.22	0.20
Ca ²⁺ + Mg ²⁺ , мг/л	9.80	10.80	2.70	1.80	1.90	2.90	1.60
K ²⁺ + Na ²⁺	0.10	0.14	0.51	0.31	0.50	0.30	0.50
Са ²⁺ + Mg ²⁺							
Хлорофилл «а», мкг/л	33.00	28.00	5.70	5.00	1.80	2.20	2.10

построена дендрограмма методом Андреева (Андреев, 1980). Для классификации озер применяли метод главных компонент (Kim et al., 1989), где в качестве переменных использовали как наличие всех обнаруженных таксонов диатомовых, так и набор индикаторных видов, выделяемых Хустедтом (Hustedt, 1939).

Результаты и обсуждение

В исследованных озерах общее число таксонов диатомовых рангом ниже рода было невысоким и варьировало от 13 до 44 (табл.2). Полный список диатомовых представлен в предыдущей публикации (Корнева, 1994). По мере падения pH общее число таксонов диатомовых снижалось. Особенно резко уменьшалось количество центрических (в 2.6—13 раз) по сравнению с пенистыми (в 1.5—3.4 раза).

Соотношение числа центрических (Ц) и пенистых (П) (индекс Нигарда (Nygaard, 1955)) значительно коррелировало как с величиной pH:

$$\text{Ц} : \text{П} = -0.12 + 0.07 \text{ pH} \quad (r = 0.79, F = 8.29, P < 0.03),$$

так и с содержанием хлорофилла «а»:

$$\text{Ц} : \text{П} = 0.15 + 0.1 \text{ хл. «а»} \quad (r = 0.74, F = 6.11, P < 0.05).$$

Из общего ряда величин этого показателя выделялось Ц : П, рассчитанное для олиготрофного оз. Мотыкино, где индекс Нигарда (0.30) близок к таковому для эвтрофных озер Хотавец (0.38) и Кривое (0.29). Диапазон колебания индекса в мезотрофных (0.07—0.17) и олиготрофных (0.15—0.3) озерах перекрывался. Это лишний раз подтверждает след за Нигардом (Nygaard, 1955), что использование Ц : П не пригодно для индикации переходных стадий трофики и показательно только для крайних типов вод — олиготрофных и эвтрофных. Однако из наших результатов очевидно, что границей между олиготрофией и эвтрофией является величина Ц : П, равная 0.3, а не 0.2, как предлагал Нигард (Nygaard, 1955).

С увеличением кислотности вод увеличивалось относительное число диатомовых (олигосапробы, ацидофилы и ацидобийонты) с узким диапазоном толерантности (рис. 1, а—б).

В систематическом отношении стенобийонты были представлены главным образом пенистыми, обитателями бентоса и литорали. Присутствие последних в планктоне светловодных озер с прозрачностью до дна вполне объяснимо, поскольку световые условия и небольшие глубины могут способствовать обильному развитию микрофитобентоса и фитоперифитона. Гипотетически увеличение участия непланктонных форм водорослей в толще воды позволяет думать не об олиготрофизации вод в

Таблица 2

Соотношение различных таксономических и экологических групп диатомовых водорослей в озерах

Группа диатомовых	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожнв
Центрические (Ц)	12.00	5.00	5.00	1.00	3.00	3.00	5.00
Пенистые (П)	32.00	17.00	29.00	15.00	10.00	20.00	22.00
Ц : П	0.38	0.29	0.17	0.07	0.30	0.15	0.23
Общее число	44.00	22.00	34.00	16.00	13.00	23.00	27.00
Планктонные (Пл)	17.00	7.00	7.00	3.00	5.00	4.00	6.00
Бентосные (Б) + + Литоральные (Л)	27.00	15.00	27.00	13.00	8.00	19.00	21.00
Б + Л : Пл	1.60	2.10	3.80	4.30	1.60	4.80	3.50
Олигосапробные, %	24.00	50.00	54.00	69.00	41.00	67.00	56.00
Ацидобийонты, %	0.00	12.00	11.00	21.00	18.00	17.00	16.00
Ацидофилы, %	8.00	31.00	31.00	43.00	35.00	33.00	31.00

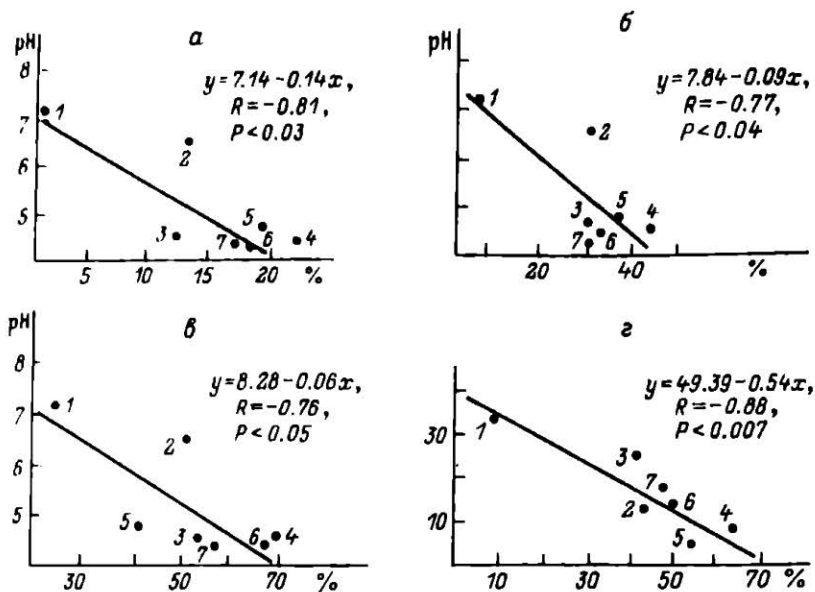


Рис. 1. Связь относительного количества стенобионтов с pH воды и общим числом видов диатомовых. Озера: 1 — Хотавец, 2 — Кривое, 3 — Дубровское, 4 — Змеяное, 5 — Мотыкино, 6 — Темное, 7 — Дорожнев. По оси ординат: г — число видов; по оси абсцисс: а — ацидобионты, б — ацидофилы, в — олигосапробы, г — ацидофилы и ацидобионты.

результате ацидификации, а о перераспределении функциональной роли компонентов биоты в пределах одного трофического уровня. Придонные и литоральные формы водорослей в таких условиях могут быть дополнительными (а может быть даже основными) потребителями фосфора при отсутствии высшей водной растительности и слабо развитого планктона. Однако прямолинейного увеличения числа пенистых форм по мере снижения pH и трофии вод не происходило, так как количество пенистых форм в вологодских озерах отрицательно зависело от прозрачности воды (рис. 2, а) — фактора, связанного со световыми условиями в водоемах. Соотношение же Ц : П в зависимости от прозрачности описывалось обратной параболой (рис. 2, б). Положительная связь обнаружена между прозрачностью воды и Б + Л : П (рис. 2, в). При прозрачности воды более 1.3 м в мелководных олиготрофных светловодных озерах Мотыкино и Дорожнев наблюдалось световое угнетение пенистых и увеличение Ц : П выше 0.2, что характерно для эвтрофных вод с низкой прозрачностью (Nygaard, 1955). Возможно, этим может объясняться несоответствие величины индекса Нигарда с оценкой трофического статуса вод исследованных озер, так как среди них отсутствовал классический тип олиготрофного водоема с большой глубиной.

При нарастании степени кислотности озер снижалось не только разнообразие, но и обилие диатомовых водорослей. Достоверное снижение относительной биомассы диатомовых по t-критерию при $P < 0.1$ наблюдалось в диапазоне pH 6.0—5.5 (рис. 3), что соответствует литературным данным (Almer et al., 1974; Charles, 1985, 1989; Davis, Anderson, 1985; Dixit et al., 1988).

Коэффициент корреляции между средневзвешенным значением относительной биомассы диатомовых с pH, ранжированной через 0.5 ед., был невысоким. Это объясняется тем, что почти две трети показателей биомассы диатомовых в мезоацидных условиях приходилось на величины, не превышающие 20 %. При этом в отдельных случаях диатомовые составляли до 30—80 % от суммарной биомассы фитопланктона за счет крупных бентосных ацидофильных и ацидобионтных форм,

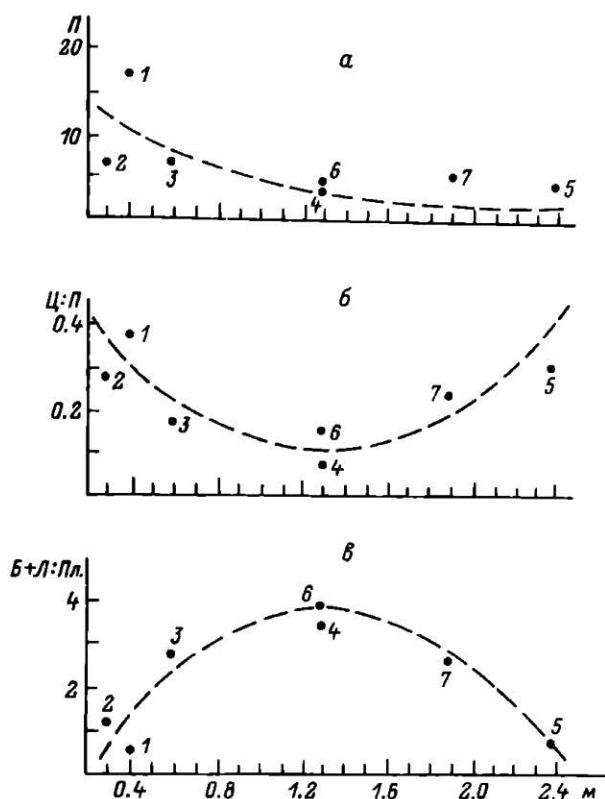


Рис.2. Связь таксономических (а—б) и экологических (в) групп диатомовых с прозрачностью воды (м).
Обозначения озер те же, что и на рис.1.

что увеличивало дисперсию показателя. Чтобы увеличить вклад средних значений обилия, абсолютные величины средневегетационной биомассы диатомовых были прологарифмированы. Между этими значениями и гидрохимическими показателями получены уравнения регрессии (табл. 3).

Ряд авторов (Grahn et al., 1974; Dillon et al., 1977) полагают, что снижение обилия и продуктивности планктонных сообществ в кислотных водоемах не зависит прямо от

Таблица 3

Показатели линейной регрессии ($\lg B = a + bx$) между биомассой ($\lg B$, мг/л) диатомовых и гидрохимическими параметрами

Параметры	a	b	r	F	P <
pH	-5.57	0.76	0.91	25.50	0.050
N _{обш.}	-3.83	2.12	0.89	19.65	0.007
P _{обш.}	-3.62	0.03	0.55	2.21	0.197
P _{мин.} : P _{обш.}	0.55	-0.08	-0.70	4.93	0.077
NH ₄ ⁺ : NO ₃ ⁻	-3.21	0.31	0.84	11.82	0.018
$\frac{K^{+} + Ca^{2+}}{Ca^{2+} + Mg^{2+}}$	-0.74	-4.25	-0.68	4.27	0.094
Fe _{обш.}	-2.91	1.02	0.74	5.96	0.059

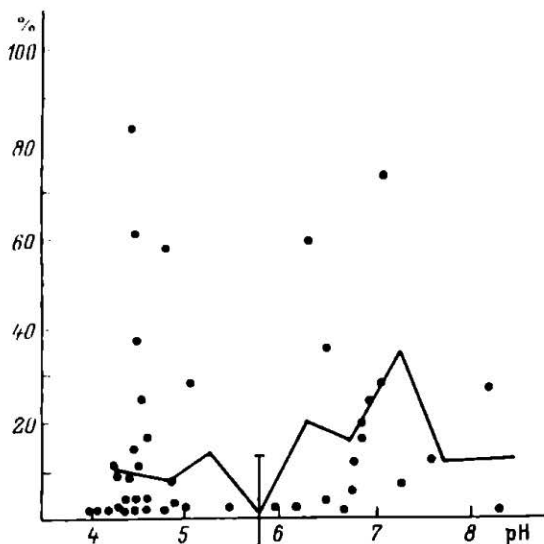


Рис.3. Связь относительной биомассы диатомовых с pH воды на основании отдельно взятых сроков наблюдений.

уменьшения величин pH, а связано со снижением количества питательных минеральных веществ и прежде всего фосфора. Однако во всех исследованных нами озерах величина общего фосфора была достаточно высокой (табл. 1). Подобные значения $P_{\text{общ.}}$ свойственны мезотрофным и эвтрофным водоемам (Vollenweider, 1979). Несотвественствие между обилием фитопланктона и $P_{\text{общ.}}$ может свидетельствовать о недоступности последнего для водорослей. Это подтвердилось обратной линейной зависимостью между $\lg B$ и соотношением минерального и общего фосфора (табл.3). В высокоцветных озерах, где основным источником ионов водорода являются гумусовые кислоты, фосфаты могут адсорбироваться гуминовыми коллоидами (Харкевич, 1958), что блокирует процесс их утилизации водорослями. В светловодных же озерах при $pH < 5.0$ увеличение сульфатов (табл.1) способствовало нарастанию концентрации растворенных катионов металлов, в том числе Al^{3+} , который может связываться с фосфатами с образованием малодоступных для водорослей солей. Способность Al^{3+} осаждать фосфор используется на практике для удаления последнего из сточных вод (Henderson-Sellers, Markland, 1990). Кроме того, со снижением pH возрастает токсичность металлов, что выражается в подавлении скорости поглощения биогенных элементов у водорослей (Husaini, Rai, 1992). Наряду со снижением биодоступности фосфора для фитопланктона его избыток в светлых олиготрофных озерах может использоваться бентосными и литоральными формами. Развитие диатомовых в большей степени контролировалось активностью свободных ионов водорода (величиной pH) и концентрацией $N_{\text{общ.}}$, о чем свидетельствуют самые высокие коэффициенты корреляции (табл. 3). Эти два параметра были тесно связаны ($r = 0.9$) между собой (Корнева, 1994). Известно, что поглощение отдельных компонентов общего азота (NO_3^- и NH_4^+) сопровождается изменением pH: если ассимилируется NO_3^- , среда становится щелочной, если поглощается NH_4^+ — кислой (Syrett, 1981). Поглощение NO_3^- энергетически тесно связано с фотосинтезом (Falkowski, Stone, 1975), величина которого снижалась в озерах по мере падения pH (Минеева, 1994). Увеличение концентрации H^+ могло также препятствовать ассимиляции NO_3^- (Syrett, 1981). Из этого следует, что в нейтральном и слабокислом озерах происходило преимущественное потребление водорослями ионов NO_3^- . Последние участвуют в синтезе белков,

в том числе нитратредуктазы, в присутствии которой идет превращение NO_3^- в NH_4^+ , необходимый для включения азота в клеточные органические соединения. В кислых же озерах — в основном поглощение NH_4^+ . Ингибирование транспорта NO_3^- связано прежде всего с подавлением активности нитратредуктазы. В свою очередь и нитратредуктаза не образуется, когда NH_4^+ является главным источником $\text{N}_{\text{общ.}}$. Таким образом, при ацидификации происходит нарушение цикла азота за счет подавления процесса нитрификации, протекающего в щелочной среде (Rudd et al., 1988). Результатом этого могло стать накопление нитратов по мере падения pH в озерах (табл. 1). Варьирование же общего азота практически повторяло изменение концентрации NH_4^+ :

$$\text{NH}_4^+ = 1.66 + 0.18 \text{ N}_{\text{общ.}} \quad (r = 0.82, F = 10.83, P < 0.02).$$

Поэтому соотношение $\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^-$ было положительно связано как с pH:

$$\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^- = -9.12 + 2.40 \text{ pH} \quad (r = 0.97, F = 75.37, P < 0.0003),$$

так и с показателем биопродуктивности озер: общим азотом ($\text{NH}_4^+ : \text{NO}_3^- = -1.34 + 6.05 \text{ N}_{\text{общ.}} \quad (r = 0.93, F = 31.57, P = 0.002)$) и биомассой диатомовых водорослей (табл. 3).

Необходимым микроэлементом для развития водорослей является железо, которое тесно сопряжено с окислительно-восстановительными реакциями, синтезом хлорофилла и входит в состав нитратредуктазы (Wetzel, 1983; South, Whittick, 1990). Обилие диатомовых положительно коррелировало с содержанием общего железа в озерах (табл. 3). В гуматных водах происходило ослабление действия железа, которое обычно связывается с органическим комплексом. Интенсивность окрашенности вод и является следствием степени концентрации этих комплексов (Wetzel, 1983). В светловодных же озерах, где железо становилось активнее и где преобладали диатомовые, предпочитающие кислые воды, поглощение Fe усиливалось, так как оно требуется им в большем количестве, чем для нейтрально-щелочных видов (Успенский, 1925).

Немаловажным фактором для роста водорослей является соотношение одновалентных и двухвалентных катионов (Pearsall, 1921), отвечающих за ионный транспорт, активность ферментов и осмотическую регуляцию. Биомасса диатомовых была обратно связана с этим соотношением (табл. 3), которое изменялось по мере снижения pH и трофии вод от 0.096 до 1.09. Песел (Pearsall, 1923) установил, что диатомовые доминируют в озерах, когда это отношение менее 0.5—1.5. Работы, выполненные на рыбоводных прудах в той же лаборатории, показали, что диатомеи могут доминировать, когда отношение варьирует от 0.027 до 1.2. Зафар (Zafar, 1959) предложил использовать этот показатель для типологии вод по уровню трофии: эвтрофные — менее 1.2, мезотрофные — 1.2—2.0 и олиготрофные — более 2.0. Для слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника это соотношение варьировало в пределах более низких величин: эвтрофные — 0.1—0.2, мезотрофные — 0.3—1.1, олиготрофные — 0.3—0.6 (табл. 1). В двух последних категориях значения перекрывались и изменялись в диапазоне 0.3—1.1. Исходя из наших данных, величина соотношения унивалентных и бивалентных катионов была меньше 0.3 в эвтрофных и больше 0.3 в олиготрофно-мезотрофных водах. При низких величинах этого соотношения воды обычно богаче по содержанию нитратов и силикатов. Поэтому диатомовые водоросли доминировали в фитопланктоне только в нейтральном, полигузмозном, эвтрофном оз. Хотавец (Корнева, 1994) при значении этого показателя около 0.1. В целом угнетенное развитие диатомовых в кислых озерах вызвано нарушением в их клетках транспортно-ионного обмена и подавлением поглощения ряда минеральных питательных веществ, обусловленных низким pH.

Из вышеизложенного следует, что основным фактором, регулирующим развитие диатомовых в исследованных озерах, независимо от их цветности и трофического типа, является величина pH и сопровождающие ее факторы. По мере снижения pH и соответственно обилия и разнообразия диатомовых увеличивалась степень флористического сходства озер (рис. 4, а). Очередность кластеризации озер полностью

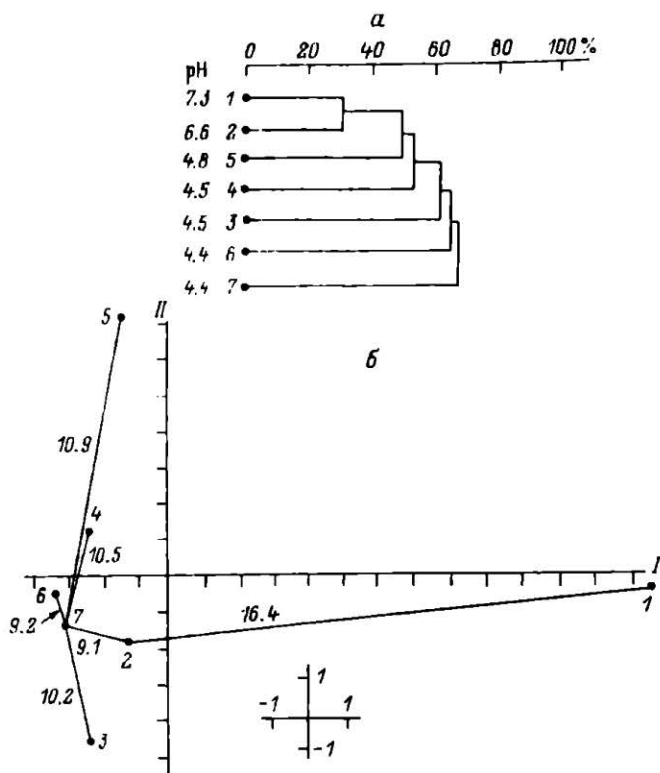


Рис. 4. Дендрограмма флористического сходства озер (а) и их распределение в пространстве первых двух главных компонент (б) с учетом всех обнаруженных таксонов диатомовых.

Обозначения озер те же, что и на рис.1.

совпадала с последовательностью снижения pH. Распределение озер в пространстве первых двух главных компонент, когда в качестве переменных использовались как 64 показательных таксона (Hustedt, 1939), так и их общее число (85), практически не различалось (рис.4,б).

В отдельные классы выделялись нейтральное эвтрофное оз.Хотавец и группа кислых озер. Подобное разграничение еще раз подчеркивает, что на формирование сообществ диатомовых оказывал воздействие главным образом фактор закисления. Изменения в составе диатомовых происходили уже в слабокислой среде при pH < 6, так как оз.Кривое, где преимущественно встречались величины pH около 6.0, располагалось ближе к группе мезоацидных озер. Это подтверждает наши результаты, полученные с помощью распределения относительной биомассы диатомовых вдоль градиента pH (рис.3). Резкое снижение альфа- и бета-разнообразия (Whittaker, 1980) диатомовых сообществ происходило также в слабокислой среде (табл.2, рис.4). По мере увеличения сходства состава диатомовых и падения бета-разнообразия со снижением pH росла конвергенция озер. Однако если число видов диатомовых (альфа-разнообразие) после резкого падения (в 2 раза) на ранних стадиях закисления затем флуктуировало в достаточно широком диапазоне (16—34) по градиенту pH, то степень сходства сообществ диатомовых увеличивалась постепенно (бета-разнообразие соответственно снижалось) по мере снижения pH в озерах. Это показывает, что структурные изменения в сообществах (соотношение различных таксонов) наиболее адекватно отражают величину pH в озерах. Подобное же мнение высказывал

Берге (Berge, 1976, 1979), который считал, что ацидификация первоначально приводит к количественным изменениям в сообществе, а затем — во флоре. В последнее автор вкладывал понятие о сокращении числа видов. Правомочность подобного утверждения подтверждается общими представлениями о соотношении и взаимодействии структурных и функциональных характеристик сообществ. Число видов, сосуществующих в любом водоеме (альфа-разнообразии), ограничено определенным экологическим пространством. Подобное ограничение становится менее очевидным (смаывается) вследствие горизонтального перемещения видов (бета-разнообразии) (Giller, 1988), т.е. при наличии одинакового числа видов могут существовать сообщества с разной таксономической структурой. Но эти перемещения не могут продолжаться бесконечно долго, они исчерпываются в экстремальных условиях, когда обостряется межвидовая конкуренция и ряд видов начинает исчезать, а остаются более адаптированные к изменившимся условиям с узкой экологической нишей. Подобные рассуждения хорошо иллюстрируются обратной связью между числом видов диатомовых и относительной значимостью стенобионтов (ацидофилов и ацидобионтов) (рис.1,2).

Заключение

При исследовании таксономического состава диатомовых в 7 разнотипных слабоминерализованных лесных озерах Дарвинского заповедника, различающихся по уровню трофии, цветности и pH воды, показано, что основным фактором, формирующим состав диатомовых в озерах, является активность среды. При увеличении кислотности вод происходило выравнивание таксономического спектра флор, что приводило к снижению альфа- и бета-разнообразия сообществ диатомовых водорослей и увеличению доли видов с узким диапазоном адаптации (стенобионтов). Деградация диатомовых в сообществах фитопланктона наблюдалась при $pH < 6.0$. Снижение pH наиболее адекватно отражало изменение в соотношении видов в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
 Изразль Ю.А., Назаров И.М., Прессман А.Я. и др. Кислотные дожди. М., 1989.
 Корнеев Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993.
 Корнеев Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб., 1994.
 Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
 Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб., 1994.
 Порк М.И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии // Учен. зап. Тартус. ун-та. 1970. Вып. 268.
 Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб., 1994.
 Успенский Е.Е. Железо как фактор распределения водорослей. М., 1925.
 Харкевич Н.С. Некоторые данные о влиянии гуминовых веществ на развитие фитопланктона // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1958. Вып. 13.
 Эльзашев А.А. О простом способе приготовления высокопреломляемой среды для диатомового анализа // Тр. НИИ геол. Арктики. 1957. № 4.
 Almer B., Dickson W., Ekstrom C. et al. Effects of acidification on Swedish lakes // Ambio. 1974. Vol. 1.
 Berge F. Kieselalger og pH in noen elver og innsjøer i Agder og Telemark. En sammenlikning mellom aorene 1949 og 1975 // SNSF prosjektet, IR 18/76, Ås-NLH. Norway, 1976.
 Berge F. Kieselalger og pH in noen innsjøer i Agder og Hordaland // SNSF prosjektet, IR 42/79, Ås-NLH. Norway, 1979.
 Charles D.F. Relationships between surface sediment assemblage and lake water characteristics in Adirondack lakes // Ecology. 1985. Vol. 66.
 Charles D.F., Batiarbee R.W., Renberg J. et al. Paleocological analysis of Lake acidification trends in North America and Europe Using Diatoms and Chrysophytes // Acid Precipitation. 4. Soil, Aquatic processes, and Lake acidification. 1989. N 4.

- Davis R.B., Anderson D.S. Methods of pH calibration of sedimentary diatom remains for reconstructing pH history of lakes // *Hydrobiology*. 1985. Vol. 120.
- Dillon P.J., Yan N.D., Schindler W.A., Conroy N. Acidic lakes in Ontario: characterization, extent, and responses to base and nutrient additions // *Ant.Min.Environ*. 1977.
- Dixit S., Dixit A., Evans R. Sedimentary diatom assemblages and their utility in computing diatom-inferred pH in Sudbury Ontario lakes // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 169, N 2.
- Falkowski P.G., Stone D.P. Nitrate uptake in marine phytoplankton: energy sources and the interaction with carbon fixation // *Mar.Biol.* 1975. Vol. 32.
- Foged N. Observations of the freshwater diatom flora in the neighbourhood of Fromsoin North Norway // *Acta borealia A*. 1960. N 16.
- (Giller P.) Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. Л., 1988.
- Grahn O., Hultberg H., Landner L. Oligotrophication — a Self — Accelerating Process in Lakes Subjected to Excessive Supply of Acid Substances // *Ambio*. 1974. Vol. 3(2).
- (Henderson-Sellers B., Markland H.R.) Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р. Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. Л., 1990.
- Husani Y., Rai L.C. PH dependent aluminium toxicity to *Nostoc linckia*: studies on phosphate uptake, alkaline and acid phosphatase activity, ATP content, photosynthesis and carbon fixation // *J.Plant Physiol*. 1992. Vol. 139, N 6.
- Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Jova, Bali und Sumatra // *Arch.Hydrobiol.Suppl.* 1939. Bd 16.
- (Kim J.O., Mueller C.W., Klecka W.R.) Ким Дж.О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989.
- Nygaard G. On the productivity of five Danish waters // *Verh. Int.Ver. theor. und angew. Limnol*. 1955. Bd 12.
- Pearsall W.H. A suggestion as to factors influencing the distribution of free-floating vegetation // *J.Ecol*. 1921. Vol. 9.
- Pearsall W.H. A theory of diatom periodicity // *J.Ecol*. 1923. Vol. 11(2).
- Round F.E. Diatom community — their response to changes in acidity // *Phil.Trans.Roy.Soc.London B*. 1990. Vol. 397, N 1240.
- Rudd J.W., Kelly C.A., Schindler D.W., Turner M.A. Distribution of the nitrogen cycle in acidified lakes // *Science*. 1988. Vol. 240.
- Sørensen T.A. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // *Kgl.Dan.Videnskab. selskab. biol.akr.* 1948. Vol. 5, N 4.
- (South R.G., Whittick A.) Сэйм Р., Уиттик А. Основы альгологии. М., 1990.
- Surface Water Acidification in the ECE Region — Regional acidification: current geographical extent of acidification in lakes, streams and reservoirs in the countries of the ECE region. Copenhagen, 1988. Vol. 14.
- Syrett P.J. Nitrogen metabolism of microalgae // *Can.Bull.Fish.Aquat.Sci.* 1981. Vol. 210.
- Van Dam H. Acidification of three morland pools in the Netherlands by acid precipitation and extreme drought over seven decades // *Freshwater Biol.* 1988. Vol. 20, N 2.
- Vollenweider R.A. Das Nährstoffbelastungsprozess stehender Gewässer and Tals-perren // *Ztschr. Wasser und Abwasser-Forsch.* 1979. Bd 12, N 2.
- Wetzel R.G. Limnology. Philadelphia; New York, 1983.
- (Whittaker R.) Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.
- Zafar A.R. Taxonomy of lakes // *Hydrobiologia*. 1959. Vol.13, N 3.

УДК 579.68 (285.2)

**ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ В ДОННЫХ
ОТЛОЖЕНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

© 1996 Д.Б.Косолапов, Б.Б.Намсараев

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанова РАН,
152742, пос.Борок, Ярославская область, Некоузский район
Бурятский институт биологии,
670042, Улан-Удэ, ул.Сахьяновой, 6*

В донных отложениях Рыбинского водохранилища при помощи радиоактивной целлюлозы определяли скорости деградации этого полисахарида и анализировали образующиеся при этом продукты. В различных типах грунтов интенсивность разложения целлюлозы была в пределах 2.42—19.3 мг/(кг·сут), достигая максимальных значений на ст.Наволоок, донные отложения которой характеризовались максимальным содержанием клетчатки. За время инкубации большая часть целлюлозы минерализовалась до углекислого газа, в составе которого выявлялось до 64 % радиоактивного углерода.

Ключевые слова: разложение целлюлозы, радиоизотопный метод, донные отложения.

The radioisotope technique was used to determine the rate of cellulose degradation and to identify the main products of this process in the bottom sediments of the Rybinsk reservoir. The rate of cellulose decomposition ranged from 2.42 to 19.3 mg per kg wet sediment per day, reaching maximum in peat silts. Carbon dioxide was a major product of cellulose degradation.

Key words: cellulose degradation, radioisotope technique, sediments.

Введение

В настоящее время имеется сравнительно мало данных о скоростях разложения высокомолекулярных полимерных соединений в пресных водоемах. Однако гидролиз полимеров является первоначальной стадией в многоступенчатом процессе аэробно-анаэробного распада органического вещества и регулирует скорость и направление всего процесса. К числу наиболее распространенных в природе полимеров относится целлюлоза — главный структурный компонент растительных клеток. Разложение этого полисахарида осуществляется почти исключительно за счет деятельности микроорганизмов, постепенно окисляющих целлюлозу до углекислого газа. Последний вновь усваивается растениями, и тем самым замыкается цикл углерода. Роль целлюлолитических грибов и бактерий тем более важна, что клетчатка вследствие своей кристаллической структуры и большого числа ферментов, участвующих в ее разложении, является одним из наиболее устойчивых к биодegradации природных органических соединений (Ljungdahl, Eriksson, 1985).

В пресных водоемах целлюлоза синтезируется макрофитами, фитопланктоном и микроорганизмами или поступает извне с терригенным стоком. В водной толще разлагается незначительная ее часть, основная же масса осаждается на поверхность донных отложений, где атакуется сложными и разнообразными целлюлазными ферментными системами микроорганизмов.

Ранее в грунтах Рыбинского водохранилища определяли содержание целлюлозы и численность разлагающих ее бактерий. Было показано, что количество жизнеспособных целлюлолитиков достигает сотен тысяч клеток в миллилитре влажного ила (Косолапов, 1995). Однако зная численность бактерий, не всегда точно можно определить масштабы осуществляемого ими процесса.

Для изучения скорости микробного разложения целлюлозы в водоемах использо-

вали различные методы, среди которых определение убыли целлюлозосодержащих субстратов, в т.ч. окрашенных, оценка целлюлазной активности, анализ изменения поглощения кислорода и ассимиляции углекислого газа при внесении клетчатки в пробу воды или ила, определение скорости накопления образующихся при распаде целлюлозы продуктов. Результаты, полученные с помощью различных методов, трудно сравнимы между собой. Мы для оценки интенсивности целлюлозоразрушения использовали радиоактивную целлюлозу. Кроме определения скорости процесса этот метод позволяет анализировать образующиеся продукты.

Целью настоящей работы было определение интенсивности разложения целлюлоты в донных осадках Рыбинского водохранилища и анализ образующихся при этом метаболитов.

Материал и методы

Образцы поверхностного (0—2 см) слоя грунтов отбирали при помощи дночерпателя Экмана-Берджи в июне и сентябре 1991 г. на 6 стандартных станциях водохранилища. Были получены следующие типы донных отложений: песчанистые, серые и торфянистые илы, пески и заиленные почвы. Значения Eh большинства грунтов были слабоположительными и находились в пределах -30 — $+265$ мВ. Величины pH осадков оказались близки к нейтральным — 6.7 — 7.4 . Плотность грунтов составляла 1.20 — 1.88 г/см³, влажность — 23.5 — 82.3 %. Температура поверхностных донных отложений находилась в пределах 10.5 — 15.2 °C. Содержание C_{org} колебалось от 1.3 % сухой массы в песчаных грунтах до 7.7 % в торфянистых илах. Более подробная характеристика донных осадков приводится в другой статье (Косолапов, Намсараев, 1995).

Посевы на питательные среды и эксперименты с грунтами проводили в течение нескольких часов после получения проб. Численность анаэробных целлюлолитических и метанообразующих бактерий определяли методом предельных разведений с использованием анаэробной техники на минеральной среде Пфеннига с добавками микроэлементов и витаминов. В качестве единственного источника углерода использовали целлюлозу, вносимую в виде фильтровальной бумаги. Посевы инкубировали при 28 °C в течение 1 — 2 мес. О развитии целлюлолитиков судили визуально по разложению полосок фильтровальной бумаги, метаногенов — по приросту концентрации метана, определяемого газохроматографически (Намсараев, 1984). Подсчет бактерий проводили по методу наиболее вероятных чисел.

Содержание целлюлозы в грунтах анализировали колориметрическим методом (Updegraff, 1969). Интенсивность ее разложения определяли с помощью равномерно меченой ^{14}C -целлюлозы, которую вносили в изолированные пробы ила. После инкубации в течение 3 — 5 сут при температуре *in situ* в темноте пробы фиксировали формалином. Радиоактивные продукты распада целлюлозы анализировали в лаборатории. Газообразные продукты отгоняли током воздуха из пробы грунта, подкисленной фосфорной кислотой до pH 2 — 3 . $^{14}CO_2$ улавливали поглотителем со сцинтилляционным коктейлем, содержащим фенилэтиламин. $^{14}CH_4$ сжигали до $^{14}CO_2$ при 700 °C в присутствии кобальтового катализатора и также улавливали фенилэтиламином. Водорастворимые органические вещества экстрагировали из пробы осадка водой. Летучие жирные кислоты отгоняли паром. Ту часть углерода целлюлозы, которая включилась в биомассу микроорганизмов, учитывали путем добавления 8 %-ного раствора муравьиной кислоты. Остаточную меченую целлюлозу растворяли в 72 %-ном растворе серной кислоты. Радиоактивность продуктов деградации целлюлозы определяли на жидкостном сцинтилляционном счетчике «Rackbeta» (Швеция) (Намсараев, Иванов, 1982).

Результаты и обсуждение

Поставщиками целлюлозы в водохранилище являются главным образом наземные растения и в меньшей степени — фитопланктон и макрофиты. Кроме того, до сих пор сохранилась какая-то часть клетчатки, оставшейся в больших количествах в составе древесной массы после заполнения чаши водохранилища. В изученных нами донных отложениях содержание целлюлозы находилось в пределах 0.13—0.51 г/кг сырого грунта (см.таблицу). Углерод целлюлозы составлял 0.52—2.06 % от C_{гр} грунтов. И в июне, и в сентябре максимальные количества целлюлозы были выявлены в донных осадках ст.Наволоч, хотя из-за пятнистости грунтового комплекса водохранилища в июне здесь был отобран торфянистый ил, а в сентябре — слабозаиленная почва с остатками растений. В первом случае концентрация целлюлозы была максимальной среди всех отобранных образцов грунтов и составляла 0.51 г/кг, во втором была также сравнительно высока — 0.33 г/кг. Осенью количество клетчатки в осадках водохранилища несколько понижалось, по-видимому, за счет интенсивного ее распада в летний период. Полученные нами величины содержания целлюлозы близки к таковым в донных осадках озер. Например, в грунтах оз. Черный Кичиер целлюлоза составляет 0.150—0.658 г/кг, Кузнечиха — 0.120—1.023, Мичиган — 0.092—0.570, Сионское — 2.88 г/кг (Луста, Намсараев, 1988; Намсараев, 1991).

В летне-осенний период в грунтах Рыбинского водохранилища интенсивность разложения целлюлозы колебалась от 2.42 до 19.3 мг/(кг-сут) (см.таблицу), т.е. за сутки разрушалось 1.1—6.8 % от ее содержания в донных осадках. Скорость разложения клетчатки, определяемая с использованием химически чистой ¹⁴C-цел-

Интенсивность разложения целлюлозы в донных отложениях Рыбинского водохранилища

Станция	Тип донных осадков	Целлюлоза, мг/кг	Численность		Интенсивность разложения целлюлозы мг/(кг·сут)	Скорость образования, мг C/(кг·сут)				
			целлюлолитиков	метаногенов		CH ₄	CO ₂	ВРВ	ЛЖК	микробной биомассы
			10 ³ кл./мл							
Июнь										
Коприно	Серый ил	260	—	—	8.35	0.00035	3.45	0.181	0.053	0.039
Молога	"	270	—	—	4.30	0.00108	1.54	0.257	0.031	0.084
Наволоч	Торфянистый ил	510	—	—	15.30	0	4.88	1.530	0.154	0.216
Измайлово	Песок с торфянистой крошкой	290	—	—	3.38	0	1.08	0.256	0.145	0.173
Средний Двор	Серый ил	260	—	—	4.89	0	1.99	0.143	0.024	0.041
Брейтово	Песчанистый серый ил	160	—	—	4.57	0	1.77	0.243	0.078	0.028
Сентябрь										
Коприно	Серый ил	130	1.3	0.6	4.61	0.009	1.57	0.390	0.047	0.095
Молога	"	150	12.5	2.0	10.20	0.019	4.28	0.211	0.038	0.058
Наволоч	Слабозаиленная почва	330	1.3	0.6	19.30	0.075	5.49	0.590	0.065	2.420
Измайлово	Песок с торфянистой крошкой	240	2.5	2.5	6.45	0.046	2.33	0.346	0.094	0.160
Средний Двор	Почва с наилком	230	2.0	2.0	2.42	0.038	0.42	0.510	0.075	0.101
Брейтово	Серый ил	190	2.5	2.0	5.20	0.022	1.38	0.237	0.058	0.665

люлозы, несколько выше скорости деградации природной целлюлозы, поскольку последняя часто бывает защищена лигнином и поэтому менее доступна микроорганизмам. Наивысшая интенсивность изучаемого процесса была обнаружена в грунтах ст.Наволоок, содержащих максимальные количества целлюлозы. С высокой скоростью деструкция целлюлозы происходила также в серых илах станций Коприно (июнь) и Молога (сентябрь).

Подробное изучение интенсивности целлюлозоразрушения в разнообразных водных экосистемах началось сравнительно недавно. Как правило, в водной толще озер распад целлюлозы наиболее активно происходит в зарослях макрофитов, фотической зоне и хемоклине. В донных отложениях скорость этого процесса гораздо выше, чем в воде, обычно достигает максимума в поверхностных горизонтах ила и уменьшается с глубиной. Основными факторами, регулирующими разложение целлюлозы, являются поступление субстрата — целлюлозы и температура. Кроме того, важное значение имеют окислительно-восстановительные условия, соленость, pH (Намсараев, 1991).

Анализируя литературные данные о скоростях разложения целлюлозы в различных водоемах, можно заметить, что разрушение целлюлозы в донных осадках Рыбинского водохранилища происходит с относительно высокой скоростью. Например, в озерах Черный Кичиер и Кузнечиха максимальная интенсивность этого процесса составляет 0.911 и 1.22 мг/(кг-сут) соответственно (Намсараев, 1991). В осадках Сионского озера, богатых целлюлозой (2.88 г/кг), в 1 кг ила за сутки разлагается всего 7.7 мг, или 0.27 % целлюлозы (Луста, Намсараев, 1988). В грунтах оз. Мичиган (США) скорость деградации целлюлозы также невелика — 0.387—5.12 мг/(кг-сут). Максимальная интенсивность этого процесса характерна для верхних горизонтов ила. Глубже 10—12 см она снижается в 10 и более раз, что связано с уменьшением содержания целлюлозы и численности целлюлолитических бактерий. За сутки в донных осадках этого озера разлагается 0.2—1.3 % клетчатки (Намсараев и др., 1994б). В вулканическом солоноватом оз. Грин (острова Кермадек, Тихий океан) содержание целлюлозы достигает 1.08 г/кг ила, численность анаэробных целлюлолитиков — 10^4 кл./мл, интенсивность распада целлюлозы — 23.5 мг/(кг-сут), что несколько выше, чем в грунтах Рыбинского водохранилища (Старынин и др., 1995). Высокая скорость этого процесса (25.6 мг/(кг-сут)) регистрируется также в подповерхностных горизонтах иловых отложений бухты Фролиха на севере Байкала (Намсараев и др., 1994а). В поверхностных горизонтах илов высокопродуктивных рыбоводных прудов, содержащих около 1.5 г/л целлюлозы, скорость разложения целлюлозы достигает еще большей величины — 33.6 мг/(л-сут), причем при экспозиции большая часть метки переходит во фракцию водорастворимых веществ (Михеев, 1990).

В процессе бактериального разложения целлюлозы образуются разнообразные продукты, в т.ч. CO_2 , H_2O , H_2 , сахара, спирты, низкомолекулярные органические кислоты, которые активно потребляются многочисленной сопутствующей микрофлорой. Применение ^{14}C -целлюлозы позволило идентифицировать некоторые образующиеся при ее распаде метаболиты и определить скорость их образования. За время инкубации большая часть метки во всех пробах осадков, за исключением одной (слабозаилненная почва на ст. Средний Двор в сентябре), переходила в состав углекислого газа. Образование основного метаболита коррелировало со скоростью разложения целлюлозы и достигало максимума (5.49 мг C/(кг-сут)) в наиболее богатых целлюлозой грунтах ст. Наволок. Во фракции водорастворимых веществ (ВРВ) выявлялось от 0.143 до 1.53 мг C. Значительную часть этой фракции занимали летучие жирные кислоты (ЛЖК), скорость образования которых находилась в пределах 0.024—0.154 мг C/(кг-сут). Она была сравнима, а в осадках некоторых станций даже превышала скорость синтеза ЛЖК из $\text{CO}_2 + \text{H}_2$, составляющую 0.01—0.389 мг C/(кг-сут). На построение клеточных структур микроорганизмы использовали 0.028—2.42 мг C/(кг-сут). Причем максимальная скорость включения радиоактивного углерода в микробную биомассу (на 1—2 порядка выше остальных) была обнаружена осенью в грунтах ст. Наволок при наивысшей интенсивности разложения целлюлозы.

В анаэробных условиях одним из конечных продуктов распада целлюлозы является метан. В наших опытах скорость его образования при использовании в качестве субстратов метаболитов разложения целлюлозы достигала 0.075 мг С/(кг-сут). При этом если в июне продукцию метана из ^{14}C -целлюлозы наблюдали только в 2 из 6 проб грунта, то в сентябре ее регистрировали на всех станциях. Осенью скорость перехода радиоактивного углерода целлюлозы в состав CH_4 увеличилась, и в осадках станций Наволок, Измайлово и Средний Двор она почти равнялась суммарной скорости метаногенеза из $\text{CO}_2 + \text{H}_2$, ацетата и формиата. О тесных трофических взаимоотношениях целлюлолитических и метаногенных микроорганизмов свидетельствует также хороший рост последних на средах, где единственным источником углерода была клетчатка (см. таблицу). В большинстве случаев на средах с фильтровальной бумагой развивалось больше метанообразующих бактерий, чем на средах с непосредственными предшественниками метана — ацетатом или формиатом. В половине проб грунта в присутствии целлюлозы численность метаногенов и целлюлолитиков была величиной одного порядка.

В целом в донных осадках различных станций было идентифицировано от 10 до 68 % углеродсодержащих продуктов распада целлюлозы, т.е. значительная часть метки переходит в соединения, которые нам не удалось проанализировать.

Заключение

Интенсивность процесса разложения целлюлозы в донных осадках водохранилища составляла 2.42-19.3 мг/(кг-сут), достигая максимальных значений в наиболее богатых целлюлозой грунтах ст.Наволоки. Основным метаболитом распада целлюлозы был углекислый газ, в состав которого за период инкубации переходило до 64% радиоактивной метки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Косолапов Д.Б. Численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в донных осадках Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ.бюл. СПб., 1995. № 98.
- Косолапов Д.Б., Намсараев Б.Б. Бактериальное образование метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1995. Т. 64, № 3.
- Луста К.А., Намсараев Б.Б. Целлюлолитические микробные ассоциации донных осадков пресного озера // Микробиология. 1988. Т. 57, № 5.
- Михеев П.В. Деструкционные процессы в донных отложениях интенсивно эксплуатируемых рыбных прудов: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. М., 1990. 26 с.
- Намсараев Б.Б. Распространение целлюлозоразлагающих микроорганизмов в донных осадках Индийского океана // Микробиология. 1984. Т. 53, № 6.
- Намсараев Б.Б. Геохимическая деятельность целлюлозоразлагающих бактерий в пресных и соленых водоемах // Успехи микробиологии. 1991. № 25.
- Намсараев Б.Б., Иванов М.В. Радиоизотопный метод определения интенсивности анаэробного разложения целлюлозы // Анаэробные микроорганизмы. Пушкино, 1982.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Дубинина Г.А. и др. Участие бактерий в процессах синтеза и деструкции органического вещества в микробных матах озера Байкал // Микробиология. 1994а. Т. 63, № 2.
- Намсараев Б.Б., Самаркин В.А., Нельсон К.И. и др. Микробиологические процессы круговорота углерода и серы в донных осадках озера Мичиган // Микробиология. 1994б. Т. 63, № 4.
- Старынин Д.А., Намсараев Б.Б., Бонч-Осмоловская Е.А. и др. Микробиологические процессы в донных осадках озера Грин острова Рауль (острова Кермадек, Тихий океан) // Микробиология. 1995. Т. 64, № 2.
- Ljungdahl L.G., Eriksson K. Ecology of microbial cellulose degradation // Adv. Microbial Ecology. 1985. Vol. 8.
- Updegraff D.M. Semimicrodetermination of cellulose in biological materials // Anal. Biochem. 1969. Vol. 32, N 3.

УДК 595.38

ФАУНА, СПЕЦИФИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ И БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГОЛЫХ ЖАБРОНОГОВ (ANOSTRACA) И ЩИТНЕЙ (NOTOSTRACA) В ГОРНО-ТУНДРОВЫХ ВОДОЕМАХ ЧУКОТКИ

© 1996 Н.В.Вехов

Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия Минкультуры РФ и РАН,
129366, Москва, ул.Космонавтов, д.2

Анализируется фауна и распространение по водоемам 6 видов голых жаброногов (*Polyartemia forcipata*, *Polyartemiella hazeni*, *Branchinecta tolli*, *B.paludosa*, *B.skorikowi*, *Drepanosurus rostratus*) и одного вида щитней (*Lepidurus arcticus*) в западной части некогда обширной Берингийской суши, соединявшей Евразию с Америкой. Для Чукотского автономного округа характерна самая богатая в Евразии фауна этих ракообразных, доминирование по встречаемости эндемика региона *Branchinecta tolli*, природная редкость биотопов с голыми жаброногами и арктическим щитнем, а в горно-тундровом ландшафте — приуроченность их биотопов только к полосам стока и водораздельным перевалам.

Ключевые слова: фауна, биология, щитни, жаброноги.

A review is presented of the fauna and distribution of 6 species of fairy shrimps (*Polyartemia forcipata*, *Polyartemiella hazeni*, *Branchinecta tolli*, *B.paludosa*, *B.skorikowi*, *Drepanosurus rostratus*) and one species of tadpole fairy (*Lepidurus arcticus*) in waterbodies of the western part of vast Bering land which used to connect Euroasia and America in old times. The Chukotka Peninsula is characterized by more rich fauna of these crustaceans in Eurasia, prevalence of endemic species of *Branchinecta tolli*, natural rarity of biotopes of fairy shrimps and arctic notostracans and in mountainous-tundra part their occurrence only at the bottoms of streams and watersheds.

Key words: fauna, biology, tadpole shrimp, fairy shrimp.

Введение

Берингийская суша — уникальная территория Северного полушария, где обитает много реликтовых видов и выявлены редкие для Евразийской области сообщества растений и животных, заслуживающие охраны (Леванидов, Леванидова, 1976; Леванидова, 1976; Леванидова, Жильцова, 1976; Морев, 1986; Старобогатов, 1986). Большая часть этой суши ныне занята морскими акваториями, а сохранившиеся окраинные участки (Чукотский полуостров, часть побережья Аляски, острова Алеутско-Командорской гряды и другие) до сих пор мало изучены. Поэтому в целях сохранения биологического разнообразия региона правительствами России и США принято решение о создании международной охраняемой территории «Берингийский Мост». Водные экосистемы — одни из природных объектов, информация по которым необходима для обоснования включения тех или иных точек остатков Берингийской суши в эту зону.

В 1991 г. автор принимал участие в экспедиционных исследованиях водных экосистем на востоке Чукотского полуострова, входивших составной частью программы изучения местных природных комплексов. В этих работах было уделено внимание голым жаброногам (Anostraca) и щитням (Notostraca). Учитывая, что в литературе недостаточно сведений об этих ракообразных в горно-тундровых водоемах Чукотского полуострова (Гурьева, 1976), автор рассматривает специфику заселения различных биотопов, влияние ряда абиотических факторов на этот процесс и частоту встречаемости голых жаброногов и щитней, особенности их биологии.

Материал и методика

Материал собран автором в середине июля-начале сентября 1991 г. на территории Чукотского автономного округа Магаданской обл.: в окрестностях пос. Лаврентия, в бассейнах нижнего и среднего течения р. Утавээм, среднего и нижнего течения р. Чегитун, на северо-востоке и севере Чукотского полуострова. Рачков отлавливали сачком по ранее опубликованным методикам (Вехов, 1989а, 1989б) и фиксировали формалином.

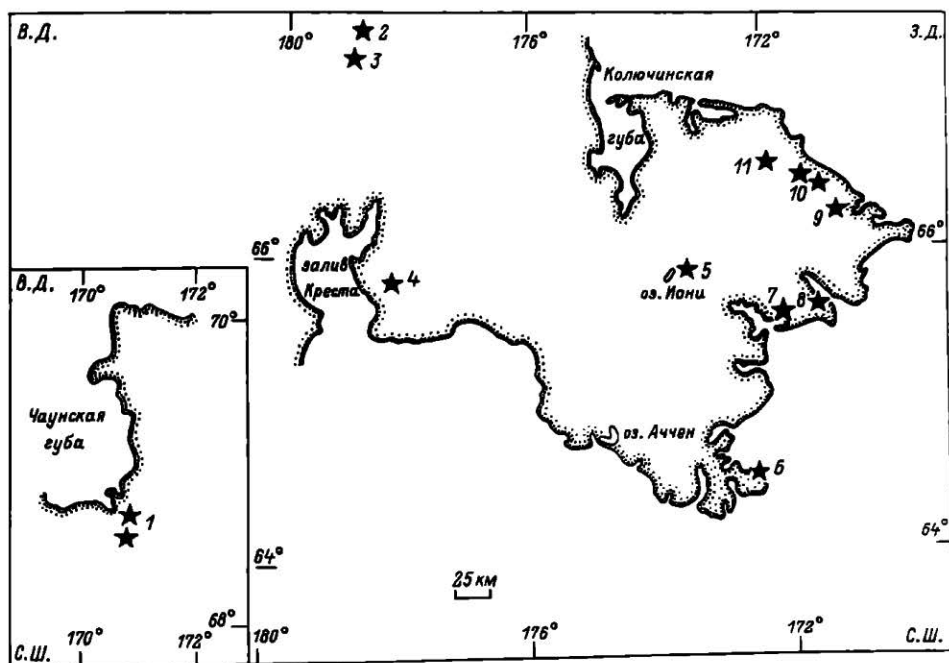
Кроме того, автором использованы результаты обработки проб с голыми жаброногами и щитками, собранных и любезно переданных Е.А. Макаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), и литературные сведения (Гурьева, 1976).

Точки сбора ракообразных и распространение отдельных видов приведены на рисунке.

Коллекционные сборы Н.В. Вехова и Е.А. Макаренко голых жаброногов и щитки с Чукотского полуострова переданы в Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Результаты

На рассматриваемой территории обитают 6 видов голых жаброногов — *Polyartemia forcipata* (S. Fischer, 1851), *Polyartemiella hazeni* (Murdoch, 1884), *Branchinecta*



Местонахождение Anostraca и Notostraca на Чукотском полуострове.

1 — побережье Чаунского залива, бассейн нижнего течения р. Пучеем; 2 — долина нижнего течения р. Амгуэм; 3 — долина р. Амгуэм, 103-й км и 107-й км шоссе Этьеквит-Иультин; 4 — среднее течение р. Сеутакан близ оз. Сеутакан; 5 — окрестности оз. Мони; 6 — окрестности Чаплинских ключей; 7 — побережье Мечигменского залива, долина р. Кюгрен; 8 — окрестности пос. Лаврентия; 9 — бассейн нижнего течения р. Утавээм, 10 — бассейн р. Чегитун, 11 — бассейн рек Гечмаккан и Путьвээм. *Polyartemia forcipata* — 1, 3, 4, 8–11, *Polyartemiella hazeni* — 7, *Branchinecta paludosa* — 1, 8–11, *Branchinecta tolli* — 4, 8–11, *Branchinecta skorikovi* — 7, 9, *Drepanosaurus rostratus* — 1, 3, *Lepidurus arcticus* — 2, 3, 5, 8, 9.

tolli (G.O.Sars, 1910), *B.paludosa* (O.F.Muller, 1788), *B.skorikowi* (Daday, 1910), *Drepanosurus rostratus* (Daday, 1910) и один вид щитней — *Lepidurus arcticus* (Kroyer, 1847).

В ходе проведенных автором исследований и обработки коллекционных проб выявлено 11 точек местонахождений этих ракообразных на Чукотском полуострове и прилегающих с запада районах материковой суши (см. рисунок).

Самым распространенным видом среди 7 отмечаемых в регионе листоногих является *Branchinecta tolli* — она встречается в 65 % обследованных водоемов со щитнями и голыми жаброногами. Более редки *Br. paludosa* (21 %) и *Polyartemia forcipata* (19 %). Остальные 4 вида (*Drepanosurus rostratus*, *Polyartemiella hazeni*, *Branchinecta skorikowi*, *Lepidurus arcticus*) — очень редкие, каждый из них обнаружен всего в 1.3—1.5 % биотопов. В большинстве обследованных водоемов (82 %), населенных *Anostraca* и *Notostraca*, встречается только по одному из 7 обнаруженных ракообразных. В 18 % водоемов присутствует одновременно 2 вида — *Polyartemia forcipata* и *Branchinecta paludosa* или *B.tolli* и *Polyartemia forcipata*. В одном водоеме Чукотского полуострова (в озере у устья р.Люгрен) обнаружены 2 очень редких в регионе вида — *Branchinecta skorikowi* и *Polyartemiella hazeni*.

Специфично распространение биотопов с *Anostraca* и *Notostraca* в водоемах запада бывшей Берингской суши. В горно-тундровом ландшафте и межгорных долинах рек региона голые жаброноги и арктический щитень — очень редкие водные беспозвоночные в мелких биотопах Чукотского полуострова. Они были найдены только в 12 % из них (всего автором было обследовано около 400 мелководных биотопов). Ракообразные населяют исключительно мелкие водоемы без рыбы глубиной 0.3—2.7 м: постоянные лужи в западинах и небольших углублениях, озера в полосах стока на горных склонах, в эрозионных оврагах и понижениях между моренными террасами, занятых нивальными, луговыми и ивняковыми ассоциациями.

В глубинных районах материковой суши Чукотского автономного округа большинство водоемов с *Anostraca* и арктическим щитнем расположены на горных склонах и водораздельных перевалах, где в отличие от равнинных, низменных и заболоченных участков вода не скапливается из-за хорошего дренажа и пересеченного рельефа и быстро стекает. Поэтому здесь крайне мало стоячих водоемов-биотопов этих ракообразных — в среднем от 0.1—0.3 до 2—3 на 1 км². Кроме того, на встречаемость *Anostraca* и арктического щитня в мелких водоемах влияет местоположение биотопа в рельефе. Основная их часть расположена в полосах стока, идущих от вершин до подножий горных склонов. В обследованных 45 полосах стока (каждая из них длиной 0.5—1.5 км и шириной 8—50 м) отмечено по 1—8 таких водоемов. Эти водоемы промываются весной, когда по полосам стока идет сброс талых вод с горных склонов и вершин. Одновременно подобные водоемы заносятся продуктами разрушения горных склонов (песком, суглинками, щебнем, валунами и т.д.).

На приморских участках (окрестности пос.Лаврентия и низовья р.Утавзэм) биотопы с *Anostraca* и арктическим щитнем расположены на уступообразно спускающихся к морю террасах, лежащих выше морской террасы.

В период исследований температура воды в водоемах с *Anostraca* и арктическим щитнем колебалась от 8.7 до 22.5 °C.

Большинство биотопов с *Anostraca* и арктическим щитнем заросло донными мхами (*Calliergon giganteum*, *Scorpidium scorpioides*, *Warnstorfia exannulata* и др.), покрывающими до 25—30 % поверхности дна, и цветковыми растениями (*Ranunculus pallasii*, *Carex aquatilis*, *Hippuris vulgaris*). Дно большинства водоемов представлено суглинками с песком, валунами и галькой, заиленными растительным детритом и торфяной крошкой, остатками разлагающейся прошлогодней растительности.

В водоемах Чукотского полуострова отмечено по одной генерации рачков каждого вида, самки откладывают только латентные яйца. Если у голых жаброногов популяции обоеполые, то у арктического щитня они представлены лишь гермафродитными

Длина половозрелых особей и плодовитость одной самки

Вид ракообразных	Длина тела, мм		Количество яиц у одной самки, шт.
	самки	самцы	
<i>Polyartemia forcipata</i>	13.5±4.6	12.1±3.6	41±24
<i>Branchinecta paludosa</i>	15.5±6.8	17.8±8.9	79±57
<i>Branchinecta tolli</i>	15.35±5.34	17.25±6.9	54±46
<i>Lepidurus arcticus</i> , гермафродитные популяции	17.1±5.8		3±2

особями. Размеры половозрелых особей и плодовитость самок некоторых видов ракообразных представлены в таблице.

Обсуждение

Все отмечаемые в водоемах западной части бывшей Берингийской суши *Anostraca* и *Notostraca* — характерные компоненты аборигенной фауны низших ракообразных. В целом фауна ракообразных рассматриваемых групп в данном регионе автохтонная. В нее входят представители разных фаунистических комплексов — циркумарктические *Branchinecta paludosa* и *Lepidurus arcticus* (29 %), североазиатская тундровая *Polyartemia forcipata* (14 %), эндемики севера Якутии и Чукотки *Drepanosaurus rostratus*, *Branchinecta tolli* и *B. skorikowi* (43 %), эндемик тундровой зоны Северной Америки *Polyartemiella hazeni* (14 %).

В фауне *Anostraca* и *Notostraca* Чукотского полуострова преобладают виды (57 %) в основном с амфиокеанскими ареалами или встречающиеся одновременно в пограничных с ней регионах (Восточная Сибирь и Аляска). Территория Чукотского полуострова по видовому разнообразию голых жаброногов сходна с арктическим побережьем Якутии (от левобережья р. Лены до устья р. Колымы) (Вехов, 1986) и отличается от других регионов тундровой зоны России (Кольский полуостров, равнинные тундры европейской части, север Западной Сибири), где число видов голых жаброногов в 2 раза меньше и встречаются только широко распространенные в Северной полярной области (Вехов, 1990 б). Вероятно, столь богатая и специфичная фауна обусловлена значительной изолированностью Чукотского полуострова в среднем плиоцене горными хребтами, а прилегающих с запада районов Якутии — иной геологической историей в четвертичном периоде (прежде всего отсутствием ширококомасштабных оледенений и трансгрессий холодных северных морей).

Присутствие *Polyartemiella hazeni*, ныне известной пока только на севере Северной Америки (Belk, 1975), видимо, можно объяснить тем, что ее местонахождение на Чукотском полуострове является остаточным, реликтовым, сохранившимся со времен существования единой Берингийской суши.

Отсутствие среди голых жаброногов и щитней в фауне Чукотского полуострова вселенцев из других природно-климатических зон, возможно, связано с тем, что здесь нет каналов проникновения мигрантов на полуостров — нет долин крупных рек, по которым в природе осуществляется их расселение на север Евразийской суши (Вехов, 1993; Вехов, Вехова, 1995). Чукотский полуостров изолирован на тысячи километров от известных в Евразии очагов видового разнообразия, а при отсутствии таких миграционных каналов, по которым в природе возможно расселение *Anostraca* и *Notostraca*, их появление на столь отдаленной территории мало вероятно.

Преобладание по встречаемости *Branchinecta tolli* — видимо, характерная черта тундр бывшей Берингийской суши, так как в других районах тундровой зоны обычны и чаще других в различных мелких водоемах отмечены *Polyartemia forcipata* и *Branchinecta paludosa*.

Одним из отличий биотопического распределения ракообразных по водоемам следует считать отсутствие этих животных в термокарстовых озерах, хотя в других регионах тундровой зоны Евразии подобные водоемы — типичные биотопы для *Anostraca* и арктического щитня (Вехов, 1986, 1987, 1990а; Вехов, Вехова, 1992). На Чукотском полуострове биотопы с *Anostraca* и *Notostraca* встречаются на сырых водоразделах, занятых осоковыми ассоциациями, и горных перевалах, среди щебнистых россыпей и разреженного растительного покрова. Эти рачки не обнаружены в поймах всех рек, заливаемых весной в паводок речными водами и сильно заболоченных. Видимо, подобное явление — следствие неблагоприятного влияния паводка, препятствующего выживанию популяций голых жаброногов и арктического щитня на полуострове.

Выявленная редкость *Anostraca* и арктического щитня в естественных водоемах полуострова — неординарное явление для тундр Евразии. В ранее обследованных автором районах тундровой зоны России (Большеземельская и Малоземельская тундры, Полярный Урал, север Якутии) частота встречаемости ракообразных в природных биотопах совершенно иная — на каждой из территорий они были отмечены в 50—95 % мелких водоемов и являлись неотъемлемыми компонентами сообществ водных беспозвоночных животных Субарктики (Вехов, 1986, 1987, 1990а, 1990б; Вехов, Вехова, 1992).

Возможно, такая редкость голых жаброногов и арктического щитня в водоемах Чукотского полуострова связана с крайне неблагоприятными условиями существования гидробионтов и выживания их популяций в водоемах в полосах стока. Потоками воды возможен вынос латентных яиц в весенний период из луж и озер и гибель самих биотопов из-за заноса грунтом. Вероятно, по этим же причинам листоногие раки обнаружены в постоянных лужах и небольших озерах только в верхней части полос стока на крутых горных склонах (более 25—45° и выше 100—150 м над ур.м.), где влияние указанных выше неблагоприятных факторов относительно невелико, и совсем отсутствует в средней и нижней их части, где влияние горного потока максимально. Только в полосах стока на относительно пологих горных склонах (10—30°) *Anostraca* и арктический щитень заселяют мелкие постоянные лужи и озера.

Выводы

Фауна голых жаброногов Чукотского полуострова (западных пределов некогда обширной Берингийской суши) — самая богатая среди других регионов тундровой зоны Евразии; здесь обитают 6 видов *Anostraca*.

По составу фауна *Anostraca* и *Notostraca* региона — автохтонная. Как и на территории арктической Якутии, она состоит только из видов северного (тундрового) фаунистического комплекса.

По встречаемости среди обитающих на Чукотском полуострове видов доминирует эндемик чукотско-североякутского региона — *Branchinecta tolli*.

Из-за горно-тундрового рельефа для внутренних ландшафтов полуострова характерна природная редкость биотопов *Anostraca* и *Notostraca*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н.В. *Anostraca* водоемов арктического побережья Якутии и южной части Новосибирских островов // Икhtiология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 4.

Вехов Н.В. Внутризональные особенности распространения и биологического распределения *Anostraca* и *Notostraca* в водоемах европейского сектора Арктики и Субарктики // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 74.

Вехов Н.В. Методические рекомендации по изучению биологии *Anostraca* (Crustacea, Branchiopoda) в мелких водоемах // Гидробиол. журн. 1989а. Т. 25, № 5.

Вехов Н.В. Программа и методика сбора информации по редким видам щитней и жаброногов, предлагаемым к включению в Красную книгу // Редкие и нуждающиеся в охране животные: Матер. к Красной книге. М., 1989б.

Вехов Н.В. Жаброноги (Anostraca) и шитни (Notostraca) мелких водоемов Усть-Ленского заповедника и прилегающих территорий // Изв.Сиб.отд-ния АН СССР. Сер.биол. наук. 1990а. Вып. 2.

Вехов Н.В. Фауна и распространение голых жаброногов (Anostraca) и шитней (Notostraca) в водоемах северной циркулярной области // Изв.Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. 1990б. Вып. 3.

(**Вехов Н.В.**) *Vekhoff N.V.* The fauna and zoogeography of fairy and tadpole shrimps of Russia and adjacent lands (Crustacea Anostraca, Notostraca) // *Arthropoda Selecta*. 1993. Vol. 2, N 3.

Вехов Н.В., Вехова Т.П. Фауна, биотопическое распределение и биология Anostraca и Notostraca (Crustacea, Branchiopoda) мелких водоемов горных ландшафтов севера Финноскандии, Кольского полуострова и Полярного Урала // Биология внутренних вод: Информ.бюл. СПб., 1992. N 93.

(**Вехов Н.В., Вехова Т.П.**) *Vekhoff N.V., Vekhova T.P.* The fairy and tadpole shrimps from the Moscow and adjacent areas of central Russia: fauna, ecology, biology and zoogeography (Crustacea Anostraca, Notostraca) // *Arthropoda Selecta*. 1995. Vol.4, N 2.

Гурьева Н.А. Низшие ракообразные и коловратки пресных водоемов Чукотского полуострова // Тр. Биол.-почв. ин-та СО ДВО АН СССР. 1976. Т. 36 (129).

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Первые итоги изучения флоры пресноводных беспозвоночных Чукотского полуострова // Тр. Биол.-почв. ин-та СО ДВО АН СССР. 1976. Т. 36 (129).

Леванидова И.М. Ephemeroptera и Trichoptera Чукотского полуострова // Тр.Биол.-почв. ин-та СО ДВО АН СССР. 1976. Т. 36 (129).

Леванидова И.М., Жильцова Л.А. Веснянки (Plecoptera) Чукотского полуострова // Тр.Биол.-почв. ин-та СО ДВО АН СССР. 1976. Т. 36 (129).

Морев А.П. Становление пресноводных фаунистических комплексов олигохет Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986.

Старобогатов Я.И. Плиоцен- и плейстоценовые связи, происхождение и зоогеография малакофауны Азиатской окраины Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986.

Belk D. Key to the Anostraca (fairy shrimps) of northern America // *Southwest.Natur.* 1975. Vol. 20, N 1.

УДК 599.771

**ФАУНА ХИРОНОМИД (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) УСТЬ-ЛЕНСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА**

© 1996 Н.И.Зеленцов, А.И.Шилова

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

Приведен аннотированный список видов хирономид, определенных преимущественно по имаго, включающий 125 видов из 6 подсемейств: Podonominae — 2 вида, Tanypodinae — 7, Prodiamesinae — 2, Diamesinae — 3, Orthocladiinae — 81, Chironominae — 30. Выявлен 1 новый род и несколько новых для науки видов. 109 видов впервые указаны для фауны заповедника, из них 65 — новые для фауны хирономид России.

Ключевые слова: хирономиды, фауна, Усть-Ленский заповедник, Заполярье, дельта р.Лены.

The annotated list of Chironomid species (identified on the imago basis) is given. The list includes 125 species from 6 Subfamilies: 2 species of Podonominae, 7 of Tanypodinae, 2 of Prodiamesinae, 3 of Diamesinae, 81 of Orthocladiinae, 30 of Chironominae. A new genus and several new for science species have been revealed. 109 species are for the first time mentioned for the fauna of the Ust'-Lensky National Reserve. Among them 65 species are new for the list of the chironomids fauna of Russia.

Key words: Chironomids, fauna, Ust'-Lensky reserve, polar regions, River Lena delta.

Введение

Усть-Ленский заповедник расположен в Заполярье, в дельте р.Лены (71.5—73.5° с.ш., 123—128° в.д.). Сведения по фауне хирономид этого района крайне скудны. Имеются три гидробиологические работы по бентосу (Урбан, 1949; Ларионова, 1968; Серкина, 1969). В них даны списки качественного состава хирономид по личинкам, большая часть которых определена до группы видов, рода или подсемейства. Всего в списках насчитывается 18—36 названий. В связи с инвентаризацией фауны беспозвоночных Усть-Ленского заповедника А.И.Цибульский обратился к нам с просьбой провести сбор и обработку хирономид. Эта тема вполне соответствовала тематике наших плановых исследований. Предполагалось проведение не менее 2—3 экспедиций. Изменение экономической ситуации в стране вынудило нас ограничиться сборами одного полевого сезона. Результаты обработки этого материала представлены в настоящей статье.

В работе использованы общепринятые обозначения: ♂♂ — самцы, ♀♀ — самки, L — личинка, P — куколка, I — имаго.

Материал и методика

Материал собран в июне-июле 1990 г. в 4 местах заповедника (кордон Белая скала, острова Тит-Ары, Тас-Ары, Дунай) и окрестностях пос.Тикси. Обследованы водоемы разного типа: озера, реки, ручьи и временные лужи. Преиминальные стадии собирали скребком, имаго — энтомологическим сачком. Обработано 35 проб, содержащих около 5000 особей хирономид разных стадий развития. Из личинок и куколок, собранных в природе, воспитано в индивидуальных садках до имаго 24 ♂♂ и 13 ♀♀. Для идентификации видов изготовлено более 2000 постоянных препаратов в жидкости Фора.

Результаты

СПИСОК ВИДОВ СИТРОНОМИДАЕ

Podonominae

1. *Trichotanypus posticalis* (Lundst.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀, VI—VII, кордон Белая скала, острова Тит-Ары, Тас-Ары, Дунай, окрестности пос.Тикси. 7 LPI ♂♂ выведены 24 VI—10 VII из личинок. Преимагинальные стадии в озерах и небольших стоячих водоемах на серых и темных илах. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

2. *Trichotanypus arctoalpinus* Makar. 5 ♂♂, 9—10 VII, о-в Дунай. Многочисленные личинки найдены там же в озерах, на серых илах с растительностью. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

Tanypodinae

3. *Conchapelopia viator* (Kieff.). 4 ♂♂, 20 VII, окрестности пос.Тикси, близ озера. Для фауны России указывается впервые.

4. *Derotanypus alaskensis* (Malloch.). 1 ♂, 20 VI, близ озера, окрестности пос.Тикси; 1 ♂, 27 VI, о-в Тит-Ары; 6 ♂♂, 6—7 VII, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

5. *Procladius (Holotanypus) barbatus* Br. 3 ♂♂, 27—29 VI, острова Тит-Ары и Тас-Ары. Для фауны России указывается впервые.

6. *P.(H.) crassinervis* G. 1 ♂, 27 VI, близ озера, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

7. *P.(H.) subletti* Roback. 1 LPI ♂ и 2 PI ♂♂ выведены 29 VI из личинок и куколок, собранных в озерах, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

8. *P.(H.) suecicus* Br. 3 ♂♂, 27 VI и 5 VII, у озер, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.

9. *Psectrotanypus varius* (Fabr.). 2 P собраны 26 VI в озере, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

Prodiamesinae

10. *Monodiamesa bathyphila* (Kieff.). 2 L, 28 VI, кордон Белая скала.

11. *Prodiamesa rufovittata* (G.). 15 ♂♂, 30 VI, у озера с песчаным дном близ р.Лены, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

Diamesinae

12. *Arctodiamesa appendiculata* (Lundst.). 3 ♂♂, 28 VI, у ручья, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

13. *Protanypus morio* Zett. 2 ♂♂, 27 VI, близ озера, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

14. *Pseudokiefferiella parva* (Edw.). 2 ♂♂, 30 VI, кордон Белая скала. Личинки в ручье на заиленном песке с зарослями осоки. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

Orthoclaadiinae

15. *Acricotopus lucens* (Zett.). 5 ♂♂, 9—10 VII, о-в Дунай. Там же 2 экзuvia куколок собраны с поверхности воды во временных лужах. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

16. *A. maritimus* Zelentsov. 15 ♂♂ и 2 ♀♀, 9 VII, о-в Дунай. 7 LPI ♂♂ выведены

из личинок, собранных во временной луже. Личинки и куколки найдены там же, в скоплениях нитчатых водорослей и на темном илу.

17. *Bryophaenocladus inconstans* Br. 2 ♂♂, 26 и 30 VI, у озерцов, о-в Тит-Ары и кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

18. *Chaetocladus dissipatus* (Edw.). 2 ♂♂, 28 и 29 VI, о-в Тит-Ары и кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

19. *Ch.festivus* (Holmgr.). 3 ♂♂, 27—28 VI, у ручья Арангастах, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

20. *Ch. conf. glacialis* (Lundst.). 4 ♂♂, 6—9 VII, у озерцов, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

21. *Ch.perennis* (Mg.). 9 ♂♂, 27 VI—4 VII, о-в Тит-Ары и кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

22. *Ch.piger* (G.). 1 ♂, 6 VII, у озерцов, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

23. *Ch.validus* Br. 12 ♂♂ и 2 ♀♀, 27 VI—9 VII, близ озер, кордон Белая скала, острова Тит-Ары и Дунай. 2 PP найдены 9 VII в озере, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

24. *Cricotopus (Cricotopus) gelidus* (Kieff.). 2 ♂♂, 4 VII, у озера близ р.Лены. Для фауны России указывается впервые.

25. *C.(C.) festivellus* (Kieff.). 1 ♂, 30 VI, исток ручья, впадающего в р.Бедер, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

26. *C.(C.) obnixus* (Walk.). 1 ♂, 29 VI, близ большого озера, о-в Тас-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

27. *C.(C.) conf. polaris* Kieff. 25 ♂♂, с 29 VI—9 VII, острова Тас-Ары и Дунай. Единичные личинки и куколки собраны в небольших лужах в те же сроки, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

28. *C.(C.) pulchripes* Vernal. 2 ♂♂, 29 VI, у большого озера, о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.

29. *C.(C.) conf. tibialis* (Mg.). 18 ♂♂, 20 VI—4 VII, окрестности пос.Тикси, кордон Белая скала и о-в Тас-Ары. Личинки и куколки в ручье в зарослях осоки и мха. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

30. *C.(Isocladus) arcuatus* Hirv. 6 ♂♂, 26—29 VI, кордон Белая скала и о-в Тас-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

31. *C.(I.) glacialis* Kieff. 2 ♂♂, 26 VI, близ р.Бедер, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

32. *C.(I.) laricomalis* Edw. 5 ♂♂, 29 VI—4 VII, у ручья близ р.Лены, кордон Белая скала и у озера, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

33. *C.(I.) obtusus* Hirv. 3 ♂♂, 28 VI, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

34. *C. (I.) ornatus* Mg. 2 ♂♂, 26 VI, у озера близ р.Бедер, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

35. *C. (I.) speciosus* Goetgh. 1 ♂, 26 VI, у большого озера, о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.

36. *Corynoneura scutellata* Winn. Единичные личинки, 6 VII, в лужах, в скоплениях нитчатых водорослей, о-в Дунай.

37. *Diplocladius cultriger* Kieff. 3 ♂♂, 27 VI, у озера, о-в Тит-Ары. Единичные личинки найдены в ручье в зарослях осоки и мха.

38. *Doncricotopus bicaudatus* Saether. 4 ♂♂, 20 VI, близ ручья, окрестности пос.Тикси. Для фауны России указывается впервые.

39. *Eukiefferiella brevicar* (Kieff.). 1 ♂, 20 VI, там же. Для фауны России указывается впервые.

40. *E.bövensis* Br. 2 ♂♂ и 3 ♀♀, 6—9 VII, о-в Дунай. 3 PP, в те же сроки, там же, в луже. Для фауны России указывается впервые.

41. *E.devonica* (Edw.). 2 PP, 7 VII, озерцо, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

42. *E. paucunca* (Saether). 10 ♂♂, 24—30 VI, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
43. *Heterotrissocladius changi* Saether. 4 ♂♂, 26—29 VI, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
44. *Hydrobaenus lapponicus* Br. 1 ♂, 9 VII, близ озера, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.
45. *H. lugubris* Fries. Единичные личинки, 27 VI, лужа, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
46. *H. pilipes* (Mall.). 2 ♂♂, 29 VI, у лужи близ р.Лены, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
47. *H. tumidistylus* Saether. 5 ♂♂, 9—12 VII, о-в Дунай. Там же, с поверхности воды в луже собраны 4 экзувия куколок. Для фауны России указывается впервые.
48. *Limnophyes anderseni* Saether. 6 ♂♂, 27 VI—5 VII, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.
49. *L. asquamatus* And. 2 ♂♂, 27 VI, 9 VII, острова Тит-Ары и Дунай. Для фауны России указывается впервые.
50. *L. brachytomus* Kieff. 7 ♂♂, 28 VI—5 VII, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
51. *L. eltoni* (Edw.). 2 ♂♂, 28 VI, близ ручья Арангастах, кордон Белая скала.
52. *L. globifer* Lundst. 1 ♂, 25 VI, у ручья, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
53. *L. minimus* (Mg.). 6 ♂♂, 27 VI—5 VII, о-в Тит-Ары и кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
54. *L. natalensis* (Kieff.). 3 ♂♂, 29 VI, 4 VII, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
55. *L. ninae* Saether. 6 ♂♂, 25 VI—5 VII, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.
56. *Metriocnemus hydropetricus* (Kieff.). 7 ♂♂, 28 VI—9 VII, у озер, кордон Белая скала и о-в Дунай. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
57. *M. fuscipes* (Mg.). 18 ♂♂, 25—29 VI, близ ручья, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары.
58. *M. obscuripes* (Holmg.). Многочисленные самцы, 24 VI—12 VII, кордон Белая скала и о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.
59. *M. tristellus* Edw. 2 ♂♂, 28 VI, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
60. *Nanocladius distinctus* (Mall.). 1 ♂, 26 VI, кордон Белая скала. 3 экзувия PP, там же, озеро близ р.Бедер. Для фауны России указывается впервые.
61. *Orthocladius (Orthocladius) dentifer* Br. 1 ♂, 6 VII, кордон Белая скала. 2 LPI ♂♂ выведены из личинок, обитающих в массе в ручье, в зарослях осоки и мха. Для фауны России указывается впервые.
62. *O. (O.) hellenthali* Soropis. 5 ♂♂, 1 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
63. *O. (Eudacryocladus) mixtus* (Holmg.). 1 ♂, 29 VI, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
64. *O. (O.) thienemanni* Kieff. Около 50 ♂♂ и ♀♀, 25 VI—4 VII, кордон Белая скала, острова Тит-Ары и Тас-Ары.
65. *O. (Pogonocladus) consobrinus* (Holmg.). 18 ♂♂ и 5 ♀♀, 27 VI—10 VII, острова Тит-Ары и Дунай. Единичные личинки и куколки найдены там же в лужах и озерах в зарослях растительности и скоплениях нитчатых водорослей. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.
66. *Paracladius quadrinodosus* Hirv. 10 ♂♂, 29 VI—5 VII, у озерцов, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.
67. *Parakiefferiella bathophila* (Kieff.). 1 ♂, 1 VI, близ ручья, кордон Белая скала. Единичные куколки собраны 6 VII, озеро, о-в Дунай. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

68. *P. nigra* Br. 3 ♂♂, 1 VII, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

69. *P. scandica* Br. 6 ♂♂, 26 VI—5 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Личинки и куколки найдены там же в ручье в зарослях осоки и мха. Для фауны России указывается впервые.

70. *P. (Rheosmittia) spinicornis* Br. 3 ♂♂, 1—4 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

71. *P. (R.) languida* Br. 6 ♂♂ и 2 ♀♀, 26 VI—4 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

72. *Paralimnophyes arcticus* Br. 2 ♂♂, 27 VI, близ озера, о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.

73. *Paraphaenocladus nasthecus* Saether. 14 ♂♂, 24 VI—5 VII, близ озер и ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

74. *Paratrissocladius excerptus* (Walk.). 3 ♂♂, 1 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

75. *Psectrocladius (Allopectrocladius) conf. obivus* (Walk.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀ собраны 4—9 VII, кордон Белая скала, острова Тит-Ары и Дунай. Преимагинальные стадии в лужах и озерах, в зарослях растительности и скоплениях нитчатых водорослей. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

76. *Psectrocladius (Psectrocladius) edwardsi* Br. 9 ♂♂ и 3 ♀♀, 29 VI—12 VII, кордон Белая скала, острова Тит-Ары и Дунай. 3 экзuvia PP найдены 12 VII, в озере, о-в Дунай.

77. *Ps. (Ps.) fennicus* Störr. 2 ♂♂, 1 и 5 VII, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

78. *Ps. (Ps.) socolovae* Zelent. et Makar. 2 ♂♂, 9 VII, близ луж, о-в Дунай. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

79. *Pseudosmittia recta* Edw. 3 ♂♂, 28 VI, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

80. *Rheocricotopus brunensis* (G.). 1 L, 4 VII, ручей, заросли осоки и мха, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

81. *R. effusioides* Saether. 3 ♂♂, 4 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

82. *R. foveatus* (Edw.). 12 ♂♂, 29 VI—4 VII, близ ручья, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

83. *Rheosmittia* sp. 4 ♂♂, 27 VI, близ ручья, кордон Белая скала.

84. *Krenosmittia halvorseni* Cranston et Saether. 1 ♂, 29 VI, лужа близ р. Лены, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

85. *Smittia aterima* (Mg.). Многочисленные ♂♂, 20—29 VI, у озер, окрестности пос. Тикси и кордон Белая скала. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

86. *S. aquatilis* G. 1 ♂, 20 VI, близ ручья, окрестности пос. Тикси. Для фауны России указывается впервые.

87. *S. edwardsi* G. 2 ♂, 24 VI, близ озера, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

88. *Synorthocladus semivirens* (Kieff.). 5 ♂♂, 29 VI—6 VII, близ озер, кордон Белая скала и о-в Дунай. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

89. *Trissocladius brevipalpis* Kieff. 4 LL, 27 VI, лужа, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р. Лены указывается впервые.

90. *Tvetenia paucinca* (Saether.). 3 ♂♂, 24 и 30 VI, близ ручья, кордон Белая скала и окрестности пос. Тикси. Для фауны России указывается впервые.

91. *T. verralli* (Edw.). 2 ♂♂, 24 VI, близ ручья, окрестности пос. Тикси. Для фауны России указывается впервые.

92. *Vivacricotopus ablusus* Schnell et Saether. 4 ♂♂, 27 VI—4 VII, кордон Белая скала, о-в Тит-Ары. 10 LPI ♂♂ и ♀♀ выведены из личинок и куколок. Преимагинальные стадии в ручьях, в зарослях растительности и на илах. Для фауны России указывается впервые.

93. *V. pilloculus* Cranston et Oliver. 10 ♂♂, 28 VI—5 VII, близ ручья, кордон Белая скала. 2 ♀♀, выведены из куколок, собранных в ручье, в зарослях растительности. Для фауны России указывается впервые.

94. *Zalutschia mucronata* (Br.). 1 ♂, 30 VI, близ озер, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

95. *Z. trigonacies* Saether. 19 ♂♂ и 2 ♀♀, 24—27 VI, у озер, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары. 2 PP, озероцо, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

Chironominae

Chironomini

96. *Chironomus*¹ *saxatilis* Wlker et al.² Многочисленные личинки, 24 VI—3 VII, озера, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

97. *Demicryptochironomus vulneratus* (Zett.). 2 ♂♂, 29 VI, близ озера, о-в Тас-Ары.

98. *Dicretodipes lobiger* (Kieff.). 2 ♂♂, 29 VI, близ озера, о-в Тас-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

99. *D. nervosus* (Staeg.). 8 ♂♂, 29 VI, близ озера, о-в Тас-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

100. *D. pulsus* (Walk.). 2 ♂♂, 26 VI, у озера близ р.Бедер, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

101. *Glyptotendipes paripes* Edw. 4 ♂♂, 29 VI, близ большого озера, о-в Тас-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

102. *Lipiniella prima* Shilova et al. Около 70 личинок, 30 VI, ручей у р.Бедер, кордон Белая скала.

103. *Parachironomus subalpinus* (G.). 3 ♂♂, 29 VI, близ озера, о-в Тас-Ары. Для фауны России указывается впервые.

104. *Paracladopelma nigrifula* (G.). 41 ♂♂, 26 VI—5 VII, близ озер, кордон Белая скала, острова Тит-Ары и Тас-Ары. Для фауны России указывается впервые.

105. *Polypedilum acutum* (Kieff.). 1 ♂, 30 VI, у озера близ р.Лены, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

106. *Robackia manifesta* Shilova sp.n. Более 50 ♂♂, 29 VI—1 VII, близ озер, кордон Белая скала и о-в Тас-Ары.

107. *Sergentia* conf. *longiventris* (K.). 9 ♂♂, 27 VI, о-в Тит-Ары. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

108. *S. conf. coracina* (Zett.). 8 ♂♂, 29 VI, у озера близ р.Лены, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

109. *Stictochironomus* sp.n. N 1. Многочисленные ♂♂ и ♀♀, 26 VI—1 VII, близ р.Лены, кордон Белая скала и о-в Тит-Ары.

110. *Stictochironomus* sp.n. N 2. Многочисленные ♂♂ и ♀♀, 29 VI—12 VII, кордон Белая скала и о-в Дунай. 2 L и 6 экзвивев PP, озеро с песчаным дном близ моря Лаптевых, о-в Дунай.

Tanytarsini

111. *Cladotanytarsus* sp.n. 1 ♂, 29 VI, у озера близ р.Лены, кордон Белая скала.

112. *Constempellina brevicosta* (Edw.). 4 ♂♂, 29 VI, о-в Тас-Ары. Там же в озере найдены многочисленные личинки в зарослях мха. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

113. *Corynocera oliveri* Lind. 56 ♂♂ и 6 ♀♀, 24 VI, близ озер, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

¹ Chironomus включает около 20 видов, из них около 90 % — новые для науки, материалы по этому роду будут опубликованы Н.А.Шобановым.

² Определен по кариотипу Н.А.Шобановым и Н.А.Петровой.

114. *Microsectra insignilobus* Kieff. 20 ♂♂, 27 VI, близ озер, о-в Тит-Ары. Для фауны России указывается впервые.

115. *M. tori* Sæwedal. 21 ♂♂, 27 VI—5 VII, близ озер, кордон Белая скала. Для фауны России указывается впервые.

116. *Paratanytarsus penicillatus* G. 31 ♂♂, 20 VI—10 VII, близ озер и р.Бедер, кордон Белая скала, острова Дунай и Тит-Ары, окрестности пос.Тикси. Многочисленные экзупии PP 9 VII, поверхность воды маленьких озерцов на о-ве Дунай. Для фауны России указывается впервые.

117. *P. kaszabi* Reiss. 3 ♂♂, 9 VII, близ маленьких озерцов, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

118. *P. setosimanus* G. 19 ♂♂, 6—7 VII, близ озерцов, о-в Дунай. Для фауны России указывается впервые.

119. *Paratanytarsus* sp. 7 ♂♂, 12 VII, у озера с песчаным дном, о-в Дунай.

120. *P. siderophila* (Zvereva). 12 LL, 1—9 VII, озера, кордон Белая скала и о-в Дунай. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

121. *Tanytarsus bathophilus* (Kieff.). 13 ♂♂, 26 VI—5 VII, у озера близ р.Лены. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

122. *T. gracilentus* (Holmg.). 13 ♂♂, 9—10 VII, близ озерцов, о-в Дунай. Ранее как *T.autumnalis* G. был известен из Свердловской обл.

123. *T. norvegicus* Kieff. 7 ♂♂, 29 VI, близ озер, кордон Белая скала и о-в Тас-Ары. Для фауны России указывается впервые.

124. *Tanytarsini* gen.nov., sp.n. 16 ♂♂, 10 VII, близ озерцов, о-в Дунай.

125. *Zavrelia pentatoma* Kieff. 3 ♂♂, 26—29 VI, у озера близ р.Бедер, кордон Белая скала. Для фауны дельты р.Лены указывается впервые.

Обсуждение

Впервые составленный аннотированный список видов хирономид Усть-Ленского государственного заповедника, включающий почти в 6 раз больше видов, чем было известно ранее для данного региона, позволяет значительно дополнить инвентарный список хирономид России: 65 видов — новые для фауны России и более 20 — новые для науки. Фундаментальные исследования фауны хирономид Дальнего Востока, включая Заполярье, Е.А.Макарченко (Макарченко, 1985) не затрагивают подсемейства Orthoclaadiinae и Chironominae, на долю которых приходится около 90 % видов хирономид Усть-Ленского заповедника. Новые для науки виды также относятся к этим подсемействам. Нами опубликованы диагнозы *Lipiniella prima* sp.n. (Shilova, Kerkis, Kiknadze, 1992; Шилова, Керкис, Кикнадзе, 1994) и *Acricotopus maritimus* sp.n. (Зеленцов, 1993). Описание других, новых для науки видов, и 1 рода находится в стадии подготовки.

Заключение

Выявлено 125 видов хирономид, 58 родов из 6 подсемейств: Podonominae — 2 вида, Tanypodinae — 7, Prodiamesinae — 2, Diamesinae — 3, Orthoclaadiinae — 81, Chironominae — 30. Установлен 1 новый род и более 20 новых для науки видов. Из них опубликовано описание *Acricotopus maritimus* Zelentsov и *Lipiniella prima* Shil. et al.; диагнозы *Robackia manifesta* sp.n., видов *Stictochironomus*, *Cladotanytarsus*, *Chironomus*, нового рода и вида из трибы Tanytarsini будут опубликованы позже. 109 видов впервые указаны для фауны хирономид заповедника, из них 65 — новые для фауны хирономид России.

К числу массовых относятся представители 15 родов: *Trichotanypus*, *Acricotopus*, *Metriocnemus*, *Orthocladus*, *Psectrocladius*, *Smittia*, *Chironomus*, *Corynocera*, *Robackia*, *Paracladopelma*, *Sergentia*, *Stictochironomus*, *Tanytarsus*, *Paratanytarsus*, *Microsectra*.

Около 60 % видов характерны для арктической и субарктической зон обитания, остальные — бореальные.

Авторы благодарны администрации Усть-Ленского государственного заповедника и особенно заместителю директора по науке А.И.Цибульскому за помощь при проведении экспедиции в труднодоступных местах заповедника и частичную оплату транспорта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленцов Н.И. Новый вид ортокладин рода *Acrictopus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Заполярья // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб., 1993.
- Ларионова А.М. Личинки хирономид озер Тит-Аринской группы и оз. Долган // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, № 3.
- Макаренченко Е.А. Хирономиды Дальнего Востока СССР. Подсемейства Podonominae, Diamesinae и Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae). Владивосток, 1985.
- Серкина Р.А. Планктон и бентос р. Лены и ее приморских участков // Тр. Якут. отд.-ния. Сиб. НИИ рыб. хоз-ва. Якутск, 1969. Вып. 3.
- Урбан В.В. Гидробиологические исследования в дельте р. Лены // Изв. ВНИОРХ. Л., 1949. Т. 29.
- (Шилова А.И., Керкис И.Е., Кикнадзе И.И.) Shilova A.I., Kerkis I.E., Kiknadze I.I. *Lipiniella prima* sp. nov. (Diptera, Chironomidae). Larva and karyotype // Neth. J. Aquat. ecol. 1992. Т. 26 (2—4).
- Шилова А.И., Керкис И.Е., Кикнадзе И.И. Новый вид рода *Lipiniella* (Diptera, Chironomidae) из Заполярья // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1994. № 96.

УДК 591.69.7

**ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ
ГЕЛЬМИНТОВ РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ЗА 50 ЛЕТ**

© 1996 А.Е.Жохов, М.Н.Пугачева

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

Анализируется современное состояние популяций 12 видов гельминтов рыб. К настоящему времени из фауны водохранилища исчезли трематоды *Allocreadium isoporum*, *Phyllodistomum folium* и скребни *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Pomphorhynchus laevis*. Часть видов стала очень редкой и малочисленной — трематоды *Azygia lucii*, скребни *Acanthocephalus lucii*, *A. anguillae*, *Neoechinorhynchus rutili*. Наоборот, трематода *Phyllodistomum angulatum* стала более многочисленной, чем была прежде. Обеднение паразитофауны сопровождалось появлением новых видов-вселенцев. У карповых рыб массовым паразитом стал *Aspidogaster limacoides*, у налимов и щуки появились цестоды *Eubothrium rugosum* и *Triaenophorus crassus*, обычным паразитом стала пиявка *Caspiobdella fadejewi*. Основная причина произошедших в паразитофауне перемен — изменение гидрологического режима реки.

Ключевые слова: паразитофауна рыб, водохранилище, изменение фауны.

The modern state of parasite fauna and abundance of populations of 12 species of fish helminths is analysed. By the present time the *Allocreadium isoporum*, *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Pomphorhynchus laevis*, *Phyllodistomum folium* have disappeared from the parasite fauna of the reservoir. Some species became rare: *Azygia lucii*, *Acanthocephalus lucii*, *A. anguillae*, *Neoechinorhynchus rutili*. On the contrary the number of *Phyllodistomum angulatum* has increased significantly in pike-perch and ruffe. The decrease in parasite fauna has been accompanied by spreading of new species. At present *Aspidogaster limacoides* in Cyprinids, *Eubothrium rugosum* and *Triaenophorus crassus* in burbot and pike are frequently observed. The leech *Caspiobdella fadejewi* is a common parasite now. The main reason for the changes in parasitic fauna is the change of the Volga hydrological regime.

Key words: parasite fauna of fish, reservoir, changes of fauna.

Введение

Рыбинское водохранилище расположено в зоне верхнего течения р.Волги. Для его создания в 1941 г. были перекрыты плотинами две большие реки — Волга и Шексна выше города Рыбинска. Заполнение водохранилища до проектного уровня было закончено в 1947 г. Водами этого водоема затоплены участки поймы трех больших рек: Волги, Шексны и Мологи.

С первых лет существования на водохранилище проводятся планомерные паразитологические и гидробиологические исследования, что позволяет проследить и понять закономерности формирования паразитофауны рыб и динамики численности отдельных видов. В данной работе анализируется изменение численности отдельных видов гельминтов рыб за 50 лет существования водохранилища. Это стало возможным благодаря сопоставлению данных, полученных ранее другими исследователями, и результатов последних лет. Такие сравнения не всегда корректны, поскольку в разных работах различается количество исследованных рыб, их возраст, сезон исследований. Тем не менее подобное сравнение позволяет достаточно точно установить общие направления и тенденции изменений, происходящих в составе фауны паразитов и численности их популяций.

Материал и методика

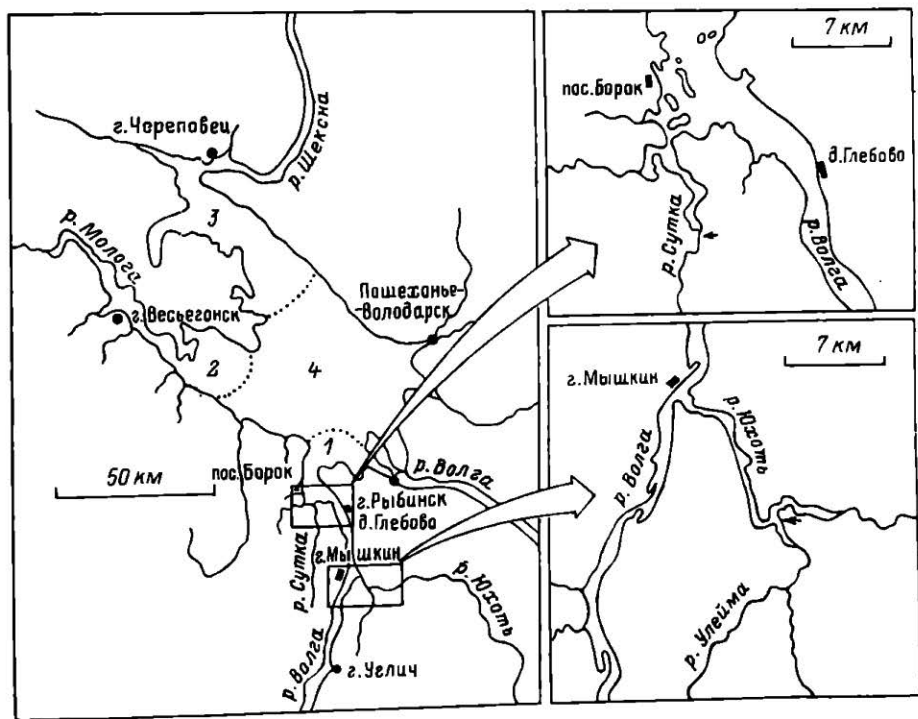
Материалом для данной работы послужили литературные данные, а также собственные результаты, полученные в период с 1988 по 1994 гг.

Паразитофауну рыб на месте будущего водохранилища впервые исследовал В.А.Догель (1940) еще в конце 1930-х годов. Материал собирали в устье р.Мологи. После создания водохранилища с 1942 по 1954 гг. изучение продолжил В.П.Столяров (1952, 1958). Работы проводили в 6 плесах водохранилища: Приплотинном, Центральном, Моложском, Весегонском, Череповецком и Пошехонно-Володарском. С целью изучения процесса формирования фауны паразитов рыб вновь созданного водохранилища В.П.Столяровым было вскрыто 3700 экз. 24 видов рыб.

Следующее фаунистическое исследование паразитов было проведено Н.А.Изюмовой в 1956—1957 гг. Паразитов собирали примерно в тех же участках, за исключением Пошехонно-Володарского плеса. Всего было вскрыто 558 экз. 10 видов рыб.

В дальнейшем эти исследования были прекращены, а проводимые работы носили в основном экологическую направленность. В период с 1988 по 1994 гг. нами было вскрыто около 4 тыс. экз. 9 видов рыб. Наиболее полно изучены паразиты карповых рыб. В настоящей работе приводятся данные весенне-летних (март—июнь) вскрытий рыб. Наиболее подробно был исследован Волжский плес водохранилища (см. рисунок). Данные таблиц 1—8 относятся именно к этому плесу.

Несмотря на достаточно подробную изученность паразитофауны рыб различных плесов Рыбинского водохранилища, самый верхний его участок — от с.Глебова до г.Углича — до сих пор остается неисследованным. На этом узком речном участке, имеющем протяженность около 60 км, сохранился режим проточности. Это предпо-



Карта-схема Рыбинского водохранилища и участка впадения в него рек Сутки и Юхоты.

Плеса водохранилища: 1 — Волжский, 2 — Моложский, 3 — Шекснинский, 4 — Главный; стрелки — места сбора данных на реках Сутке и Юхоте.

лагает существование здесь несколько иных паразитофауны и численности паразитов. По этой причине целесообразно проводить сравнение видового состава и численности паразитов в различных плесах водохранилища и его притоках — малых реках, в которых сохранились условия, существовавшие в Волге до ее зарегулирования.

С этой целью на р.Юхоти в мае и июле 1987 г. было вскрыто 104 экз. 8 видов рыб. Район исследования удален от места впадения реки в водохранилище примерно на 14 км. В мае и сентябре 1994 г. были вскрыты 56 шук из р.Сутки на участке, расположенном в 10 км вверх по течению от устья реки.

Результаты и обсуждение

Создание водохранилища на месте затопленных рек привело к значительному падению скоростей течения (местами вплоть до его полного прекращения) и заилению русел рек, ухудшению кислородного режима, образованию обширных мелководий. В результате изменились существовавшие здесь ранее биоценозы, сформировались новые сообщества с иной видовой структурой и численностью гидробионтов. Реофильные сообщества сменились на лимнофильные. Структурные изменения произошли во всех группах животных, в том числе и в сообществе паразитов, особенно развивающихся со сменой хозяев. Начальные этапы формирования паразитофауны рыб были подробно изучены В.П.Столяровым (1952, 1954, 1958, 1961). Процесс этот по отдельным группам гельминтов выглядел следующим образом.

Резкие изменения претерпела фауна трематод. В 1942 г. зараженность рыб многими видами (*Sphaerostomum bramae*, *Bunodera luciopercae*, *Asymphylogora imitans*, *Vucephalus polymorphus* и др.) была высокой и еще соответствовала прежнему уровню. Но с 1943 по 1947 гг. эти трематоды у рыб практически исчезли. Восстановление их численности началось в 1948 г. и уже с 1952 г. они были весьма обычными паразитами рыб. Столь значительное снижение их численности вызвала гибель моллюсков в первые годы существования водохранилища, когда его уровень постоянно повышался и затоплялись новые территории.

Численность большинства видов цестод в первые годы значительно снизилась, но уже через 3—4 года начала возрастать, что тесно связано с динамикой численности их промежуточных хозяев — планктонных рачков и олигохет. Быстрое восстановление численности цестод объясняется коротким периодом формирования сообществ зоопланктона. Карофиллидные цестоды в массе появились у рыб только через 5—7 лет, когда возросла численность олигохет.

Нематоды также испытали снижение численности, но в 50-х годах зараженность рыб ими возросла и появились новые виды, ранее здесь не отмечавшиеся.

Формирование фауны паразитов в водохранилище как искусственно созданном водоеме шло под воздействием естественных и, в большей степени, антропогенных факторов. Ниже рассматриваются динамика численности отдельных видов гельминтов и вызвавшие ее причины.

Изменение режима проточности привело к исчезновению в водохранилище трематоды *Allocreadium isoporum* — паразита карповых рыб. Этот вид по праву можно назвать реофильным, так как его промежуточный хозяин — моллюск *Cyclas rivicola* обитает только в проточных водоемах. Сборы из рек Сутки и Сити показали, что эти моллюски встречаются только на расстоянии 10—15 км вверх по течению от устья, т.е. выше зоны подпора водохранилища. Зараженность рыб *Allocreadium isoporum* с первых лет создания водохранилища постепенно снижалась. В последние годы в Волжском плесе эта трематода была найдена только у язя (табл. I). Все три зараженные рыбы были пойманы в устье р.Сутки. Вероятно, язи заразились трематодой в реке, куда они поднимаются летом для нагула. Причина исчезновения этой трематоды из водохранилища — изменение гидрологического режима Волги. Естественными «резерватами», где эти трематоды сохранились, являются участки рек, расположенные выше зоны подпора водохранилища. В р.Юхоти *A. isoporum* был найден у плотвы (21.4 %), леща (80 %) и уклей (100 %).

Таблица 1

Динамика зараженности рыб трематодой *Allocreadium isporum*

Год	Хозяин	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1938	Язь	—	—	33.3	1—350	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
1942	Голавль	—	—	6.6	2	Тот же
	Язь	15	2+—6+	60.0	19	Столяров, 1952
	Плотва	30	2+—7+	0	0	Тот же
	Золотой карась	15	3+—5+	40.0	9	*
1945	Плотва	15	—	0	0	Столяров, 1954
1947	Плотва	15	—	13.3	3	Тот же
1956—1957	Плотва	20	Промысловый	0	0	Изюмова, 1959
	Густера	15	Тот же	0	0	Тот же
1988—1993	Лещ	17	*	0	0	*
	Язь	307	1+—16+	0.98	2—30	Наши данные
	Плотва	453	1+—16+	0	0	Тот же
	Густера	210	1+—20+	0	0	*
	Лещ	558	1+—20+	0	0	*

Примечание. Здесь и в табл. 2—8 N — число исследованных рыб, E — зараженность, I — интенсивность инвазии (средняя или пределы).

Значительно изменилась за 50 лет численность другой трематоды — *Azygia lucii*, паразитирующей у хищных рыб (табл. 2). В период заполнения водохранилища (1945—1947 гг.) этот паразит у щуки практически не встречался. Численность трематоды восстановилась в 50-е годы. Затем, начиная с 70-х годов, прогрессивное снижение зараженности *A. lucii* наблюдалось у щуки и судака (Ройтман, Казаков, 1977). Причиной, вероятно, было небывало жаркое лето 1971 г. и особенно 1972 г. Низкий уровень подъема воды в водохранилище в эти годы привел к тому, что в летний период мелководья остались незалитыми. Такие условия, по-видимому, привели к массовой гибели моллюсков, инвазированных партенитами *A. lucii*, для которой моллюски семейств Lymnaeidae, Bulinidae, Planorbidae являются промежуточными хозяевами (Фролова, Щербина, 1975; Odening, 1974). В последние годы наметилась тенденция роста численности этой трематоды у щуки (табл. 2). В р. Юхоти

Таблица 2

Динамика зараженности щуки трематодой *Azygia lucii*

Год	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1938	—	—	13.2	1—2	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
1942	30	0+—6+	76.6	до 23	Столяров, 1952
1945	15	—	0	0	Столяров, 1954
1947	15	—	0	0	Тот же
1956—1957	15	Промысловый	46.2	4	Изюмова, 1959
1971	—	Тот же	34.8	—	Ройтман, Казаков, 1977
1972	—	*	12.0	—	Тот же
1973	—	*	5.6	—	*
1974	—	*	2.3	—	*
1988—1990	46	1+—13+	6.5	2—3	Наши данные
1991—1993	23	1+—13+	8.7	1	Тот же
1994	61	1+—13+	8.2	1—2	*
1994 (р. Сутка)	46	1+—4+	8.7	1—5	*

Динамика зараженности щуки трематодой *Phyllodistomum folium*

Год	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1938	—	—	20.0	1—117	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
1942	30	0+—6+	93.3	17.0	Столяров, 1952
1945	15	—	0	0	Столяров, 1954
1947	15	—	6.6	0.5	Тот же
1956—1957	15	Промысловый	13.3	30.0	Изюмова, 1959
1988—1993	69	1+—13+	0	0	Наши данные
1994	61	1+—13+	0	0	Тот же
1994 (р. Сутка)	46	1+—4+	35.6	1—193	»

летом 1987 г. *Azygia lucii* была обычным паразитом щуки, судака и окуня. Зараженность только щук-сеголеток достигала 33 %.

Численность другого паразита щуки — трематоды *Phyllodistomum folium* претерпела еще большие изменения (табл.3). Динамика зараженности щуки данным паразитом была такой же, как и *Azygia lucii*. Однако после некоторого подъема численности в 50-е годы *P.folium* у щук в водохранилище перестал встречаться. Причины, вызвавшие исчезновение *P.folium* у щук, остаются неясными. Известно, что промежуточным хозяином этой трематоды является моллюск *Dreissena polymorpha* (Синицын, 1905; Ляхнович и др., 1983). В Рыбинском водохранилище дрейссена появилась в 1954 г. (Поддубная, 1958). В настоящее время она в водохранилище многочисленна. Поскольку *P.folium* встречался у щук в Волге еще до зарегулирования (Догель, 1940), когда дрейссена здесь отсутствовала, можно думать, что промежуточным хозяином для нее могут служить и другие виды моллюсков, вероятнее всего из сем.Unionidae. Сейчас униониды в массе встречаются в устьях всех рек, впадающих в водохранилище. Таким образом, для осуществления жизненного цикла *Phyllodistomum folium* в водохранилище имеются все необходимые условия. Тем не менее этот паразит у щук здесь полностью отсутствует.

Одной из возможных причин этого, на наш взгляд, является острая межвидовая конкуренция, существующая между этой трематодой и миксоспоридией *Myxidium lieberkuhni*. В.К.Петрушевский (1955) на большом материале от щук из 22 водоемов установил, что у 96.3 % рыб эти паразиты встречаются раздельно и только у 3.7 % — совместно. Более того, в ряде водоемов у щук паразитирует только *M. lieberkuhni* при полном отсутствии *Phyllodistomum folium*. Но в этих же водоемах *P. folium* встречается у других видов рыб. Анализируя встречаемость этих паразитов у щук, В.К.Петрушевский (1955) приходит к выводу, что доминирующее положение среди них занимает *Myxidium lieberkuhni*. В Рыбинском водохранилище в настоящее время практически все щуки заражены этой миксоспоридией, тогда как в 1956—1957 гг. зараженность достигала только 26.6 % (Изюмова, 1959). В р.Охоть летом 1987 г.

Таблица 4

Динамика зараженности судака трематодой *Phyllodistomum angulatum*

Год	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1938	—	—	26.6	1—59	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
1942	15	2+—6+	40.0	8—14	Столяров, 1952
1945	15	—	0	0	Столяров, 1954
1947	15	—	0	0	Тот же
1956—1957	27	Промысловый	96.2	43—1010	Изюмова, 1959
1988—1991	48	2+—15+	100.0	7—1351	Наши данные

Динамика зараженности рыб скребнем *Neoechinorhynchus rutili*

Год	Хозяин	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1942	Язь	15	2+—6+	2.0	1—3	Столяров, 1952
	Налим	15	3+—6+	20.0	2—4	Тот же
1945	Язь	15	—	26.6	6	Столяров, 1954
1947	Язь	15	—	40.0	7	Тот же
	Плотва	15	—	40.0	3	»
1954	Синец	24	6+—8+	4.1	0.04	Ройтман, 1957
1956—1957	Лещ	17	Промысловый	17.6	1—12	Изюмова, 1959
	Синец	20	Тот же	5.0	1	Тот же
	Налим	18	»	5.5	1	»
1958	Синец	24	6+—8+	0	0	Изюмова, 1960
1988—1993	Плотва	453	1+—16+	0	0	Наши данные
	Язь	307	1+—16+	0.32	1	Тот же
	Окунь	660	1+—10+	0.15	1	»

зараженность шук-сеголеток трематодой достигала 69.2 %, а миксоспорицией — 25.4 %. В р.Сутке весной 1994 г. зараженность взрослых шук этими паразитами была соответственно 35.6 и 60 %.

Встречаемость *Phyllodistomum folium* в Рыбинском водохранилище у других рыб, в частности у карповых, требует тщательного изучения. Поэтому мы не будем касаться этого вопроса в данной статье.

Если *P. folium* у шук больше не встречается, то другая горгодеридная трематода — *P. angulatum*, паразитирующая у судака, стала во всех участках водохранилища более многочисленной (табл.4). Кроме судака *P. angulatum* часто встречается в водохранилище у ерша, берша и редко у налима. В 50-е годы численность этой трематоды резко возросла, о чем свидетельствует высокая интенсивность инвазии судаков. Сейчас зараженность судаков в возрасте от 3 до 12 лет достигает 100 % при еще большей интенсивности инвазии. У ерша *P. angulatum* занимает доминирующее положение по сравнению с *P. pseudofolium*.

Жизненный цикл *P. angulatum* протекает с участием моллюсков сем. Unionidae (Иванцов, Курандина, 1985). Увеличение зараженности рыб этим паразитом, возможно, вызвано повышением численности унионид в водохранилище.

За 50 лет значительные изменения произошли в фауне и численности скребней. В паразитофауну рыб водохранилища ранее входило 5 видов скребней: *Acanthocephalus lucii*, *A. anguillae*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Pomphorhynchus laevis* и *Pseudoechinorhynchus borealis*.

Последний из этих видов был найден В.П.Столяровым (1954) у окуня в Волжском плесе в 1945 (13.3 %) и в 1947 гг. (6.6 %). В последующие годы здесь этот паразит у рыб не отмечался. В других плесах зараженность окуня в 1948 г. составляла 10 %. Промежуточным хозяином *P. borealis* являются бокоплавы (Amphipoda) — *Rivulogammarus pulex*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* (Nybelin, 1923; Байер, Никольская, 1952; Штейн, 1962). Из представителей Amphipoda в водохранилище встречался только *Rivulogammarus lacustris*, который был редок и единичен среди остатков древесной растительности (Рыбинское водохранилище, 1972). После разрушения затопленных лесов бокоплавы исчезли. Вероятно, именно это явилось причиной выпадения *Pseudoechinorhynchus borealis* из фауны водохранилища.

Еще более редким, чем предыдущий вид, был *Pomphorhynchus laevis*. Этот скребень был найден Столяровым (1954) только в 1948 г. у налимов (по 1 экз.) в районе г.Весьегонска и в устье р.Согожи (Пошехоно-Володарский плес). Причины исчезновения этого вида те же, что и у *Pseudoechinorhynchus borealis*.

Скребень *Neoechinorhynchus rutili* был довольно обычным паразитом рыб в первые

Динамика зараженности рыб скребнем *Acanthocephalus lucii*

Год	Хозяин	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1942	Окунь	45	0+—6+	8.8	1—5	Столяров, 1952
	Щука	30	0+—6+	16.6	1—3	Тот же
1945	Окунь	15	—	6.6	—	Столяров, 1954
	Щука	15	—	6.6	0	Тот же
	Налим	15	—	6.6	—	»
	Язь	15	—	6.6	—	»
	Уклея	15	—	13.3	13	»
	Линь	15	—	13.3	4	»
1947	Окунь	15	—	40.0	3	»
	Щука	15	—	6.6	13	»
	Налим	15	—	26.6	8	»
	Язь	15	—	26.0	8	»
	Уклея	15	—	20.0	9	»
	Линь	15	—	26.6	3	»
	Лещ	15	—	6.6	—	»
	Ерш	15	—	40.0	2	»
1956—1957	Окунь	15	Промысловый	66.6	2—12	Исюмова, 1959
	Щука	15	Тот же	20.0	1—5	Тот же
	Налим	18	»	55.5	1—25	»
	Судак	27	»	3.7	2	»
	Ерш	15	»	13.3	2	»
1988—1993	Окунь	660	1+—10+	1.5	1—8	Наши данные
	Щука	69	1+—13+	1.4	1	Тот же
	Налим	41	3+—8+	0	0	»
	Судак	105	2+—15+	0.95	1	»
	Ерш	675	0+—6+	0.15	1	»

годы существования водохранилища (табл.5). Особенно высокой была зараженность язя и плотвы в 1947 г. В последующие годы произошло снижение зараженности рыб. Сейчас *N. rutili* встречается у 3 видов рыб, зараженность которых не превышает 1 %. Промежуточными хозяевами *N. rutili* являются ракушковые рачки (Ostracoda) родов *Candona*, *Cypria*, *Cyclocypris* и личинки вислоккрылок *Sialis* sp. (Walkey, 1967; Odening, 1969; Villot, 1985). Вислоккрылки в водохранилище не встречаются, тогда как рачки отряда Ostracoda представлены здесь 52 видами, из которых массовыми являются 7 — *Candona rostrata*, *C. candida*, *C. crispata*, *Cyclocypris laevis* и др. (Семенова, 1985). Несмотря на присутствие в водохранилище широкого круга промежуточных и окончательных хозяев, численность скребня продолжает оставаться крайне низкой. Причины этого остаются неясными.

Примерно аналогичным образом изменялась численность 2 других видов скребней — *Acanthocephalus lucii* и *Acanthocephalus anguillae*. В настоящее время зараженность хищных рыб *A. lucii* также низка (табл.6). Как и в прежние годы, наиболее зараженным является окунь.

Скребень *A. anguillae*, паразитирующий преимущественно у карповых рыб, в период с 1942 по 1947 г. из паразитофауны практически выпал (табл.7). В 50-е годы встречаемость его у рыб, особенно у окуня и налима, возросла. Сейчас *A. anguillae* обычен только у язя. Следует отметить, что если в 1956—1957 гг. этот вид скребня часто встречался как у карповых, так и хищных рыб, то в 1988—1993 гг. — только у карповых. За все время исследований только один экземпляр паразита был найден у судака.

Жизненный цикл обоих видов протекает с участием водяного ослика *Asellus aquaticus* (Isopoda). Этот рачок, обитавший в водохранилище на задержанных

Динамика зараженности рыб скребнем *Acanthocephalus anguillae*

Год	Хозяин	N, экз.	Возраст рыб, лет	E, %	I, экз.	Литературный источник
1938	Плотва	—	—	13.3	—	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
	Язь	—	—	40.0	1—7	Тот же
	Окунь	—	—	6.6	—	»
	Ерш	—	—	6.6	—	»
1942—1947	Плотва	15	2+—7+	0	0	Столяров, 1952, 1954
	Язь	15	1+—6+	0	0	Тот же
	Окунь	15	0+—6+	0	0	»
	Ерш	15	3+—5+	0	0	»
1956—1957	Плотва	20	Промысловый	5.0	1	Изюмова, 1959
	Окунь	15	Тот же	33.0	1—2	Тот же
	Ерш	15	»	0	0	»
	Налим	18	»	49.4	1—8	»
1988—1993	Густера	15	»	6.6	1	»
	Плотва	453	1+—16+	2.6	1—6	Наши данные
	Язь	307	1+—16+	19.9	1—26	Тот же
	Густера	210	1+—20+	0.48	1	»
	Лещ	558	1+—20+	0.72	1—2	»
	Судак	105	2+—15+	0.95	1	»

почвах, песках, среди остатков древесной растительности, в 1958—1961 гг. почти полностью выпал из состава донной фауны (Митропольский, 1963). Сейчас численность этих рачков в водохранилище очень низка, что вызвано продолжающимся процессом сокращения площадей дна, занятых грунтами с остатками древесной растительности и задернованных почв (Законнов, 1981). Именно этим можно объяснить снижение зараженности рыб данными видами скребней.

Процесс формирования паразитофауны рыб в водохранилище на более поздних этапах сопровождался появлением новых видов вселенцев, проникших сюда из Нижней Волги и водоемов Северо-Запада. К числу южных «иммигрантов» относятся *Aspidogaster limacoides* и пиявка *Caspiobdella fadjejewi*.

В Рыбинском водохранилище *Aspidogaster limacoides* впервые был обнаружен у леща в 1978 г. и у плотвы в 1980 г. (Ройтман и др., 1981). Появление у рыб этого паразита связано с проникновением в водохранилище моллюска *Dreissena polymorpha*, который является облигатным окончательным хозяином *Aspidogaster limacoides*. Рыбы заражаются им в результате питания дрейссеной и выполняют функцию постциклических дефинитивных хозяев для этого паразита. Дрейссена достигла в водохранилище массового развития в 60-е годы, что создало благоприятные условия для существования паразита. После того как в водохранилище возросла численность и биомасса дрейссены, крупные рыбы-бентофаги, особенно плотва, перешли на питание преимущественно этим моллюском. Это в свою очередь вызвало появление *A. limacoides* у рыб. В настоящее время аспидогастер инвазирует 4 вида карповых (табл.8). У плотвы (Жохов, Касьянов, 1994) и густеры он является доминирующим по численности кишечным паразитом.

Естественным ареалом пиявки *Caspiobdella fadjejewi* являются реки бассейна Черного и Азовского морей. После соединения рек Волги и Дона каналом она проникла в Волгоградское водохранилище. В Рыбинском водохранилище *C. fadjejewi* впервые была отмечена в 1977 г. (Эпштейн, Лапкина, 1980; Лапкина, Комов, 1983). Сейчас она инвазирует леща на 80—100 % при интенсивности инвазии до 300 экз. Происходит постепенное вытеснение этой пиявкой местного вида *Piscicola geometra*, встречающегося сейчас только на щуке и окуне.

Зараженность карповых рыб аспидогастером *Aspidogaster limacoides*

Хозяин	N, экз.	Возраст рыб, лет	E ± m, %	M, экз.	I, экз.
Плотва	355	3+—16+	69.8±2.7	15.3	1—353
Густера	122	1+—20+	78.7±7.4	9.7	1—73
Язь	91	5+—16+	65.9±5.0	29.2	1—235
Лещ	105	5+—20+	9.5±2.9	0.48	1—22

Примечание. E ± m — зараженность и ее ошибка, M — индекс обилия.

После создания Волго-Балтийской водной системы в Рыбинское водохранилище из Белого озера проникла цестода *Eubothrium rugosum* — специфичный паразит налима. Эта цестода появилась в водохранилище в 50-е годы и уже в 1956—1957 гг. зараженность налима в разных плесах достигала 70—100 % (Изымова, 1959). Сейчас в целом по водохранилищу налимы инвазированы этим паразитом на 100 %. Причина появления в водохранилище данной цестоды — изменение гидрологического режима и массовое развитие здесь копеоподитных рачков — ее промежуточных хозяев.

Из Белого озера вместе с белозерской ряпушкой (*Coregonus sardinella vessicus*) в водохранилище проникла другая цестода — *Triaenophorus crassus*, дефинитивным хозяином которой является щука. Ряпушка служит для этой цестоды дополнительным хозяином. Время появления *T. crassus* в водохранилище — примерно 60-е годы (Куперман, 1979). По численности у щуки она уступает аборигенному виду *T. nodulosus*.

Как следует из вышеизложенного материала, раньше других в водохранилище появились северные виды-вселенцы (*Eubothrium rugosum*, *Triaenophorus crassus*). Это вполне естественно, так как путь с севера до водохранилища значительно короче, чем с юга. К тому же распространение их шло по градиенту течения, а не против, как южных форм.

Таким образом, в процессе формирования паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища можно выделить 3 этапа. Первый этап — разрушение прежнего сообщества паразитов во вновь созданном водоеме. На данном этапе у паразитов со сложным циклом развития происходит катастрофическое снижение численности с последующим постепенным ее восстановлением. Популяции цестод быстрее возвращаются к исходному состоянию, чем популяции трематод. Восстановление популяций гельминтов идет параллельно процессу формирования сообщества животных лимнофильного типа. Продолжительность этого периода для Рыбинского водохранилища можно оценить в 7—10 лет.

Второй этап — стабилизация численности популяций паразитов. У различных видов численность стабилизируется на разном уровне. У одних видов она увеличивается (*Phyllodistomum angulatum*) и превышает исходный уровень. Другие виды становятся редкими, вплоть до полного исчезновения (*Allocreadium isoporum*, *Azygia lucii*, *Phyllodistomum folium*, *Pseudoechinorhynchus borealis*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Acanthocephalus anguillae*). Для одних видов этот процесс уже закончился, для других — еще продолжается.

Третий этап — появление видов-вселенцев. Иммигранты, проникающие в водохранилище естественным путем, появляются здесь только после завершения процесса формирования сообщества гидробионтов. Заселение водохранилища иммигрантами стало возможным только спустя 10-30 лет после его создания.

Заключение

Приведенный в работе анализ современного состояния популяций 12 аборигенных видов паразитов показывает, что большинство из них находится в водохранилище в угнетенном состоянии. О 2—3 видах можно говорить как о выпавших из фауны

водохранилища. Естественными «резерватами», в которых эти паразиты сохранились, являются малые реки — притоки водохранилища. Однако повторное обогащение паразитофауны водохранилища такими видами как *Pseudoechinorhynchus borealis* и *Allocreadium isoporum* невозможно, поскольку произошел разрыв их жизненных циклов — исчезли промежуточные хозяева. Возможен их временный занос в водохранилище без возникновения постоянных популяций. В этой связи очень актуальным представляется изучение паразитофауны рыб в малых реках, которое поможет полнее оценить характер и глубину произошедших в паразитофауне водохранилища изменений.

Выражаем благодарность Н.В.Касьяновой за предоставленный материал по размерно-возрастному соотношению рыб Рыбинского водохранилища.

Работа выполнена при поддержке Международного фонда «Культурная Инициатива» (программа «Биоразнообразие») и Государственной научно-технической программы «Биоразнообразие», грант № 186.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауэр О.Н., Никольская Н.П. Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сига // ДАН СССР. 1952. Т. 84, вып. 5.
- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т. 60.
- Догель В.А. Изучение паразитарных и бактериальных заболеваний рыб р.Волги // Фонды ВНИОРХ. Л., 1940.
- Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вopr. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 51.
- Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ.бюл. Л., 1981. № 51.
- Иванцев В.В., Курандина Д.П. Жизненный цикл *Phyllodistomum angulatum* (Trematoda, Gorgoderidae) // Вестн. зоологии. 1985. Т. 1.
- Изолюмова Н.А. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 2(5).
- Изолюмова Н.А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (Сообщение 3. Щука, синец, густера) // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1960. Вып. 3(6).
- Куперман Б.И. Экологический анализ цестод водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
- Ланкина Л.Н., Камов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в Волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т. 17, № 1.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Анципович Н.Н. Влияние подогрева воды на степень заражения *Dreissena polymorpha* личинками трематоды *Phyllodistomum folium* Olfers в оз. Лукомльское // Биология внутренних вод: Информ.бюл. Л., 1983. № 58.
- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1963. Вып. 5(8).
- Петрушевский Г.К. К вопросу о паразитоценозах у рыб // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 21.
- Поддубная Т.Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. // Тр. Биол. ст. «Борок». М.; Л., 1958. Вып. 3.
- Ройтман В.А. Сравнение паразитофауны синца (*Abramis ballerus* L.) и густеры (*Blicca bjoerkna* L.) Рыбинского водохранилища в зависимости от их образа жизни и характера питания // Тр. Моск. технолог. ин-та рыб. промышленности и хоз-ва. 1957. Вып. 8.
- Ройтман В.А., Казаков Б.Е. Некоторые вопросы изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // Цестоды и трематоды. М., 1977.
- Ройтман В.А., Воейков Ю.А., Спиринов С.А. Обнаружение *Aspidogaster limacoides* (Diesing, 1834) у рыб Рыбинского водохранилища // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 4.
- Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
- Семенова Л.М. Видовой состав и распределение ракушковых ракообразных (Ostracoda) в водохранилищах Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
- Синицын Д.Ф. Материалы по естественной истории трематод. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы // Университет. изв. Варшава, 1905.
- Столяров В.П. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1952. Т. 71, вып. 4.

- Столяров В.П. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1954. Т.72, вып.4.
- Столяров В.П. Формирование паразитической фауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // Тр. Ленингр. с.-х. ин-та. 1958. Вып.14.
- Столяров В.П. Закономерности и особенности формирования фауны паразитических рыб в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР // Зоол. журн. 1961. Т.40, вып.8.
- Фролова Е.Н., Щербина Т.В. Новый вид рода *Azygia* Looss, 1899 (Trematoda, Azygiidae) // Паразитология. 1975. Т.9, вып.6.
- Штейн Г.А. Реликтовые ракообразные как промежуточные хозяева патогенных паразитов рыб // Биология внутренних водоемов Прибалтики. Рига, 1962.
- Эпштейн В.М., Лапкина Л.Н. Новые сведения о биологии и географическом распространении *Caspiobdella fadjejewi* (Erstei) // 9-я конф. Украин. паразитол. о-ва : Тез. докл. Киев, 1980. Ч.5.
- Nybelin O. Zur postembrionalen Entwicklungsgeschichte der Acanthocephalen // Zool. Anz. 1923. Bd 58, N 1—2.
- Odening K. Obligate und additionalen Wirte der Helminthen // Angew. Parasitol. 1969. Bd 10. N. 1.
- Odening K. Zur Artfrage bei der Trematodengattung *Azygia* aus europäischen Hechten // Angew. Parasitol. 1974. 15 (1).
- Villot A. Sur l'état larvaire et l'hôte intermédiaire de l'*Echinorhynchus claviceps* Zeder // Zool. Anz. 1885. Bd 8.
- Walkey M. The ecology of *Neoechinorhynchus rutili* (Müller) // J. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 4.

УДК 576.895.122

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ОКУНЕВЫХ РЫБ ТРЕМАТОДОЙ *BUNODERA LUCIOPERCAE* В УСЛОВИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 1996 А.В.Тютин

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

Прослежена сезонная динамика зараженности окуня, ерша и судака трематодой *Bunodera luciopercae* в 1992—1994 гг. в условиях Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Встречаемость гельминтов близка к 100 % у всех 3 видов окуневых рыб. Отмечена стабилизация индекса обилия у ерша и молоди окуня в осенне-зимний период.

Ключевые слова: трематода, *Bunodera luciopercae*, сезонная динамика, встречаемость, индекс обилия.
The seasonal dynamics of infection of perch, ruff and sander by trematode *Bunodera luciopercae* was investigated in 1992-1994 in the Volga part of the Rybinsk reservoir. The prevalence of helminths in these percid fishes is approximately 100 %. The stabilisation of abundance index in ruff, yearlings and underyearlings of perch in autumn-winter period was registered.

Key words: trematode, *Bunodera luciopercae*, seasonal dynamics, prevalence, abundance index.

Введение

Трематода *Bunodera luciopercae* во взрослом состоянии — обычный паразит кишечника окуневых рыб. Отдельные сведения о ней содержатся в большинстве эколого-фаунистических работ. Было установлено, что срок пребывания марит одного поколения в рыбах из различных водоемов составляет немногим менее года (Chubb, 1979; Ройтман, Цейтлин, 1982; Pojmanska, 1984). Гораздо меньше известно о закономерностях сезонной цикличности изменений численности и распределении отдельных структурных группировок *B. luciopercae* по разным видам окончательных хозяев.

К сожалению, сезонную динамику численности этого вида гельминтов исследовали, как правило, на озерах и затрагивали преимущественно взрослую часть популяций основного хозяина трематоды — окуня (*Perca fluviatilis*) (Малахова, 1961; Wierzbicki, 1970; Scorping, 1981, и др.). Данные о зависимости степени инвазии рыб от их размера и возраста, приводимые некоторыми авторами без учета сезонных различий, противоречивы (Wootten, 1973; Пронин, Шиверская, 1982; Rahkonen et al., 1984).

Более точное представление о роли различных групп окончательных хозяев в жизненном цикле трематоды можно получить, рассмотрев сезонную зараженность хозяев, разделенных на экологические группы по преимущественному типу питания (Иешко, Голицына, 1984). По этому принципу построена наша работа, посвященная изучению сезонной динамики численности локальных гемипопуляций марит *Bunodera luciopercae* в окуне, ерше и судаке.

Необходимость проведения данного исследования вызвана также появлением сведений о наличии ряда особенностей в развитии гельминтов в условиях водохранилищ (Костарев, 1986), не отмеченных ранее (Wootten, 1973).

Материал и методика

В результате ежемесячных наблюдений в 1992—1994 гг. методом неполного гельминтологического вскрытия было исследовано 1585 экз. окуня, 716 экз. ерша, 127 экз. судака. Рыбу вылавливали преимущественно неводом в приустьевых участках притоков Волжского плеса Рыбинского водохранилища (реки Шумаровка, Сутка, Латка) и прилегающих к ним участках прибрежного мелководья.

Данные за весь период исследований сгруппированы по месяцам, так как существенных различий в зараженности рыб поколениями трематод 1992—1993 и 1993—1994 гг. не обнаружено. В работе использовали литературные данные о темпе роста и особенностях биологии окуневых рыб в условиях водохранилища (Иванова, 1965; Княшко, 1982). Проверку достоверности различий между выборками рыб проводили по критерию Стьюдента: для индекса обилия — с учетом неравенства дисперсий, для встречаемости — с учетом поправки Йейтса.

Результаты

Период, когда рыбы в водохранилище свободны от гельминтов, отсутствует. Появление молодых трематод в кишечниках рыб отмечено нами 17 июня, сразу после завершения элиминации половозрелых червей предыдущего поколения. Данные за июнь разделили на две части и рассмотрели отдельно встречаемость ювенильных и взрослых особей.

Сезонная динамика зараженности трематодой *B. luciopercae* разных групп рыб-хозяев имеет свои особенности. Жизненный цикл *B. luciopercae* помимо окончательных включает 2 промежуточных хозяев: моллюсков рода *Pisidium* и планктонных ракообразных. Поэтому особенности питания рыб имеют большое значение, определяя возможность заражения окончательных хозяев.

Наиболее интересен в этом отношении окунь, который в первые годы жизни потребляет преимущественно планктонных ракообразных и с возрастом постепенно переходит на питание бентосными организмами и рыбой. Зараженность молоди окуня в возрасте 0+, 1+ (длина тела до 110 мм) быстро нарастает в конце июня и в течение

Таблица 1

Сезонная динамика зараженности окуневых рыб планктобентофагов трематодой *Bunodera luciopercae*

Месяц	Ерш, L = 35—135, n = 716, N = 1972			Молодь окуня, L = 20—110, n = 1149, N = 8242		
	E ± s	M ± s	I	E ± s	M ± s	I
VI	19.5±6.2	0.4±0.1	1—4	50.6±4.0	2.9±0.4	1—34
VII	34.8±9.9	0.7±0.2	1—4	96.7±1.4	9.9±0.5	1—28
VIII	38.7±8.7	0.6±0.2	1—4	100.0	8.9±0.4	1—26
IX	63.0±9.3	2.7±0.9	1—22	100.0	10.9±0.50	2—28
X	66.7±9.6	2.7±0.8	1—18	99.0±0.9	9.3±0.5	1—22
XI	92.3±5.2	4.6±0.7	1—15	100.0	9.3±1.2	3—18
XII	86.4±5.2	4.0±0.5	1—12	92.3±5.2	7.2±1.3	1—27
I	86.4±5.2	3.8±0.5	1—13	—	—	—
II	82.3±2.6	3.9±0.2	1—19	80.0±8.0	6.8±1.4	1—23
III	83.1±4.3	2.7±0.3	1—9	94.2±2.3	7.7±0.8	1—36
IV	91.3±5.9	2.6±0.3	1—6	100.0	8.8±0.7	1—31
V	75.4±5.7	2.7±0.4	1—14	25.3±4.8	0.6±0.2	1—11
VI	42.9±5.4	0.9±0.2	1—9	2.6±1.8	0.03±0.02	1

Примечание. Здесь и далее в табл. 2, 3 E ± s — встречаемость и ее ошибка, %; M ± s — индекс обилия и его ошибка, экз.; I — интенсивность инвазии, min-max, экз.; L — длина тела рыб до конца чешуйного покрова, мм; n — количество исследованных рыб; N — количество найденных паразитов.

Сезонная динамика зараженности окуневых рыб-хищников трематодой *Bunodera luciopercae*

Месяц	Взрослый окунь, L = 111—340, n = 436, N = 12994			Судак, L = 35—820, n = 127, N = 8927		
	E ± s	M ± s	I	E ± s	M ± s	I
VI	60.9±10.2	2.9±1.0	1—21	14.3±9.4	1.5±1.4	2—19
VII	100.0	37.9±5.8	6—157	100.0	6.5±0.9	1—14
VIII	94.4±5.4	43.6±14.1	5—263	72.7±13.4	19.6±10.4	2—118
IX	84.6±5.8	12.5±3.2	1—96	81.8±11.6	50.9±29.3	7—336
X	86.4±7.3	17.8±6.4	2—117	86.7±8.80	35.7±11.4	2—172
XI	76.9±11.7	14.5±3.7	5—43	—	—	—
XII	100.0	47.9±13.3	2—166	—	—	—
I	100.0	43.8±8.4	2—154	100.0	170.7±51.6	2—510
II	93.0±3.9	27.3±9.8	1—406	100.0	274.6±52.3	14—513
III	95.8±2.9	28.9±5.2	8—209	100.0	139.4±63.7	1—612
IV	94.4±3.8	76.1±17.5	2—381	—	—	—
V	68.7±5.7	35.9±12.4	1—618	66.7±13.6	118.3±42.5	19—369
VI	22.4±6.0	1.0±0.7	1—36	55.0±11.1	3.8±2.4	1—48

2 нед достигает значений, близких к максимальным (табл. 1). Высокая встречаемость (практически 100 %) и индекс обилия сохраняются и в дальнейшем, даже после полного прекращения поступления метациркарки с зоопланктоном осенью.

Сезонная динамика зараженности ерша существенно не отличается от таковой молоди окуня, но значения встречаемости и индекса обилия растут медленнее из-за меньшей доли зоопланктона в рационе и достигают максимума только к концу осени (табл. 1). Сравнение этих 2 групп хозяев вполне допустимо, так как ерш длиной более 110 мм составляет только 3 % от числа исследованных. Характерной особенностью является то, что для *Bunodera luciopercae* из ершей процесс массовой элиминации половозрелых гельминтов сдвинут на начало июня, тогда как у остальных рыб-хозяев он начинается примерно двумя неделями раньше — в мае.

Особого рассмотрения заслуживают рыбы с преимущественно хищным типом питания, так как хищничество приводит к перераспределению трематод в популяциях рыб (табл. 2). Первые случаи каннибализма собственных сеголеток мы наблюдали у окуня с длиной тела 115 мм, а у рыб более 145 мм это явление становится обычным. Благодаря этому встречаемость гельминтов у взрослых окуней близка к 100 %, за исключением периода смены поколений (май—июнь).

Интенсивность инвазии взрослого окуня в отличие от таковой сеголеток и годовиков не имеет длительного периода стабилизации. После осеннего снижения, связанного с завершением летнего периода нагула рыб, происходит дальнейший рост индекса обилия. При этом его среднее значение в феврале-марте (28.1) недостоверно отличается по критерию Стьюдента ($P > 0.05$) от значения в декабре-январе (45.3), достоверно только повышение в апреле ($P < 0.02$).

Небольшой объем выборки не позволяет детально проследить сезонную динамику зараженности судака, который переходит на питание рыбой уже в первый год жизни. Однако в целом она сходна с наблюдаемой у взрослого окуня. Судак, как более крупный по размерам хищник, накапливает большее количество паразитов, чем окунь, поэтому индекс обилия у него в январе-марте как минимум в 3—4 раза выше. Его среднее значение в это время достоверно отличается от среднего в сентябре-октябре, т.е. как и у взрослого окуня рост зараженности продолжается зимой (табл. 3).

Сравнение более крупных выборок рыб по сезонам года подтверждает наличие общих закономерностей и у рыб, инвазирующихся через планктонных ракообразных (табл. 3). Молодь окуня и ерш имеют продолжительный период относительной

Достоверность сезонных различий встречаемости и индекса обилия трематоды
Bunodera lucio-percae

Месяц	n	E ± s	M ± s	n	E ± s	M ± s
Ерш				Молодой окунь		
VII—VIII	54	37.0±6.6	0.6±0.1	306	98.4±0.7	9.4±0.3
	P	<0.0001*	<0.0001*	P	>0.2	>0.05
IX—XI	77	74.0±5.0	3.4±0.5	294	99.7±0.3	10.3±0.3
	P	>0.05	>0.2	P	<0.001*	<0.01*
XII—II	303	83.5±2.1	3.9±0.2	51	86.3±4.8	7.0±0.9
	P	>0.5	<0.0001*	P	<0.05*	>0.2
III—IV	100	85.0±3.6	2.7±0.2	181	96.7±1.3	8.2±0.5
Взрослый окунь				Судак		
VII—VIII	47	97.9±2.1	40.1±6.4	—	—	—
	P	<0.02	<0.001*			
IX—XI	74	83.8±4.3	14.4±2.6	26	84.6±7.1	42.1±13.7
	P	<0.01*	<0.001*	—	—	—
XII—II	92	96.7±1.9	36.9±6.0	P	>0.05	<0.0001*
	P	>0.5	>0.2	—	—	—
III—IV	84	95.2±2.3	49.1±8.4	31	100.0	194.1±32.9

Примечание. P — уровень значимости. * Различия достоверны по критерию Стьюдента.

стабилизации зараженности, однако процессы иммиграции и элиминации гельминтов у окуней более динамичны.

Обсуждение

Проведенные нами исследования позволяют уточнить значение отдельных экологических групп окончательных хозяев в поддержании общей численности *B. lucio-percae* в условиях Рыбинского водохранилища. Особенностью водохранилища можно считать высокую степень зараженности окуневых рыб трематодой. Даже ерш имеет в условиях водохранилища индекс обилия, сравнимый со значениями для окуня того же размера, хотя его сезонные колебания происходят с некоторой задержкой. Это объясняется особенностями биологии ерша, типичного бентофага, ведущего придонный образ жизни. Ночной период активности делает его менее подверженным действию солнечной радиации и весеннего повышения температуры воды, а его нерест растянут во времени и завершается только в середине июня (Кияшко, 1982).

Наблюдаемая в условиях Рыбинского водохранилища зараженность молоди окуня, вероятно, близка к максимально возможной для этой группы хозяев. Особенно важно то, что она сохраняется на высоком уровне в течение нескольких месяцев. Это не совпадает с данными о почти полном освобождении осенью сеголеток окуня от *B. lucio-percae*, отмеченном в одном из озер Карелии (Иешко, Голицына, 1984). Однако по нашему мнению, этот факт, а также раннее появление (в июне) молодых червей в кишечниках рыб, не могут служить достаточным основанием для разделения бунодер, развивающихся в условиях водохранилищ, на «весеннюю» и «осеннюю» расы, как предлагает Г.Ф.Костарев (1986). По-видимому, в условиях Рыбинского водохранилища прижившиеся трематоды весьма устойчивы к воздействию внешних факторов и смертность высока только во время их иммиграции в хозяев.

Таким образом, можно предположить, что ерш и молодь окуня благодаря своей высокой численности и стабильно высокой зараженности играют основную роль в поддержании численности популяции бунодеры. Кроме того, они территориально

наиболее близки к популяциям первого промежуточного хозяина — моллюска *Pisidium amnicum*, обитающим в приустьевых участках притоков водохранилища и имеющим высокий процент заражения паренитами *Bunodera luciopercae* (Жохов, 1991).

Роль судака и взрослого окуня, источником инвазии которых является молодь окуневых рыб, по тем же причинам должна быть второстепенной. Сезонная динамика их зараженности близка к отмеченной у окуня в условиях озер Карелии (Малахова, 1961; Иешко, Голицына, 1984). Максимальные значения индекса обилия у хищников примерно совпадают с периодами наиболее активного питания ершом и молодь окуня, наблюдаемыми в июле—августе и марте—апреле (Иванова, 1965). Повышению у них интенсивности инвазии в конце лета, вероятно, способствуют сокращение площади высшей водной растительности, что делает молодь более доступной для хищников, а весной — вынос ее паводковыми водами из рек-притоков. Некоторое снижение зараженности хищников осенью, вероятно, вызвано элиминацией части гельминтов и связано с уменьшением пищевой активности рыб на фоне низкой по сравнению с зимой приживаемости трематод.

Заключение

Сезонная динамика численности трематод в Рыбинском водохранилище не имеет принципиальных отличий от описанной ранее для озерных биоценозов, хотя экстенсивность инвазии окуневых рыб достигает в водохранилище 100 %, а количество трематод у окуня и судака может превышать 600 экз. на одну рыбу.

Анализ зараженности отдельных групп рыб-хозяев подтверждает вывод о доминирующей роли окуня (*Perca fluviatilis*), как наиболее многочисленного и широко распространенного вида окуневых рыб, в качестве основного окончательного хозяина *Bunodera luciopercae* в водоемах Европы (Wootten, 1973; Rahkonen et al., 1984).

Отсутствие в условиях водохранилища выраженного снижения зараженности молоди окуня и ерша после завершения осенью инвазии через планктонных ракообразных свидетельствует о высокой стабильности паразито-хозяйинных отношений.

Широкому распространению *B. luciopercae* в окуневых рыбах Рыбинского водохранилища способствуют наличие большого количества рек-притоков и высокий процент заражения первых промежуточных хозяев — моллюсков *Pisidium amnicum* в их приустьевых участках (Жохов, 1991), менее подверженных колебанию уровня воды, чем прибрежное мелководье, и являющихся очагами инвазии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы «Биологическое разнообразие», грант 185.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жохов А.Е. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5.
- Иванова М.Н. Сезонные изменения в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Вopr. иктхологии. 1965. Т. 5, вып. 1(34).
- Иешко Е.П., Голицына Н.Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis* // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 5.
- Кляшко В.И. Экология и трофические связи ерша *Acerina cetinae* L. Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 25 с.
- Костарев Г.Ф. Цикличность развития паразитов рыб в водохранилищах Среднекамаского каскада // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 1.
- Малахова Р.П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озер Карелии (Кончезеро) // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1961. Вып. 30.
- Пронин Н.М., Шиверская О.Т. О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфическими паразитами при разной его численности // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982.
- Ройтман В.А., Цейтлин Д.Г. Очерк биологии некоторых гельминтов ассоциированных с окунем в озерных биоценозах // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982.
- Chubb J.C. Seasonal occurrence of Helminths in Freshwater Fish // Adv. Parasitol. 1979. Vol. 17.
- Pojmanska T. An analysis of seasonality of incidence and maturation of some fish parasites, with regard to thermal factor. III. *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) // Acta Parasitol. pol. 1984. Vol. 29, f. 33.

Rahkonen R., Valtonen E.T., Gibson D.I. Trematodes in northern Finland II: The occurrence of *Bunodera luciopercae* in three different waterbodies // *Bothnian Bay Reports*. 1984. Vol. 3.

Scorping A. Seasonal dynamics in abundance, development and pattern of infection of *Bunodera luciopercae* (Muller) in perch, *Perca fluviatilis* L. from an oligotrophic lake in Norway // *J.Fish Biol.* 1981. Vol. 18, N 4.

Wierzbicki K. The parasite fauna of the perch, *Perca fluviatilis* L., of Lake Dargin // *Acta Parasitol. pol.* 1970. Vol. 18.

Wootton R. Occurrence of *Bunodera luciopercae* (Digenea: Allocreadiidae) in fish from Hannangfield Reservoir, Essex // *J.Helminthol.* 1973. Vol. 47, part 4.

УДК 574.63 + 574.87

**СОСТОЯНИЕ СООБЩЕСТВ ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ
(ТЕРРИТОРИЯ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ)**

© 1996 А.И.Баканов, Б.А.Флеров

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

Оценено состояние сообществ донных животных в отдельных пунктах р.Волги в границах Ярославской обл. Установлена связь характеристик зообентоса с различными факторами среды. Тяжелые металлы, содержащиеся в донных отложениях, оказывают незначительное влияние на зообентос.

Ключевые слова: зообентос, факторы среды, тяжелые металлы.

Estimation of the bottom animal community condition at separate stations of River Volga within the Yaroslavl region boundary was made. The relationship between distribution and abundance of zoobenthos and different environmental factors was established. The effect of heavy metals in bottom sediments on zoobenthos was insignificant.

Key words: zoobenthos, environmental factors, heavy metals.

Введение

Состояние сообществ пресноводного бентоса зависит от многих абиотических факторов, среди которых важнейшими являются характер грунта, глубина, кислородный режим и трофические условия. Эти факторы взаимосвязаны. Доминирующие виды бентосных животных относятся к 2 трофическим группам: детритофагов-глодателей (олигохеты) и фитодедетритофагов-фильтраторов + собирателей (многие крупные хирономиды и моллюски). В бентосном сообществе Верхней Волги доминирующее положение занимают организмы, достаточно устойчивые к загрязнению нетоксичными органическими веществами. Но как в чистых (олиготрофных), так и загрязненных (гиперэвтрофных) водах состояние сообществ бентоса бывает неудовлетворительным. Максимальное развитие донных организмов отмечается в мезотрофных водах, где достаточно питательных веществ и удовлетворительный кислородный режим.

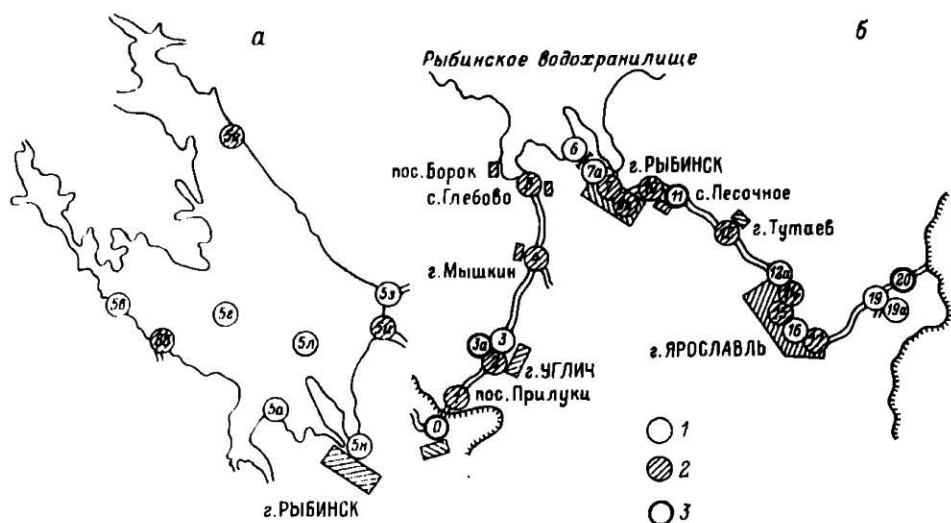
Загрязняющие вещества начинают лимитировать состояние популяции гидробионтов только при достаточно высокой концентрации. Все системы сапробности учитывают практически только нетоксичные органические загрязнения, которые влияют на организмы в первую очередь через изменение кислородного режима. Системы токсобности находятся еще в стадии начальных разработок.

Цель работы — оценить состояние бентоса на выбранных станциях и установить влияние абиотических факторов на это состояние.

Материал и методика

Во время проведения комплексной экспедиции по Верхней Волге в июне 1994 г. бентос собирали дночерпателем «ДАК-100» по две выемки грунта с каждой станции (см. рисунок). Грунт промывали через сито из мельничного газа № 17 и фиксировали 4 %-ным формалином (изучали организмы макрозообентоса и частично мейобентоса).

Для количественной характеристики состояния бентоса использовали следующие показатели: численность (N , экз./ m^2), биомассу (B , г/ m^2), число видов (S), видовое



Станции отбора проб на Рыбинском водохранилище (а) и Верхней Волге (б).

0 — г. Калазин, р. Жабия; 1 — пос. Прилуки; 2 — Верхний бьеф Угличской ГЭС; 3 — Нижний бьеф Угличской ГЭС; 3а — г. Углич, устье р. Корожечна; 4 — г. Мышкин, водозабор; 5 — с. Глебово; 5а — Шумаровский остров; 5б — устье р. Сить; 5в — пристань Первомайка; 5г — Центральный мыс Рыбинского водохранилища; 5е — пос. Маяса; 5ж — устье р. Согожи; 5и — устье р. Ухры; 5л — Рыбинское в-ше, буй П-4; 5н — Рыбинская ГЭС, водозабор; 6 — пос. Переборы, монумент; 7 — г. Рыбинск, водозабор, АО «Рыбинские моторы»; 7а — г. Рыбинск, водозабор, АО «Рыбинск-кабель»; 8а — устье р. Черемулки; 10 — г. Рыбинск, ниже городских очистных сооружений; 11 — с. Песочное; 12 — г. Тутаев, водозабор; 12а — г. Ярославль, р. Нора; 14 — г. Ярославль, сев. водозабор; 15 — г. Ярославль, центр. водозабор; 16 — г. Ярославль, устье р. Которосли; 17 — г. Ярославль, ниже городских очистных сооружений; 19 — пос. Некрасовское; 19а — устье Солоницы; 20 — пос. Красный Профинтерн. 1 — станция с хорошим состоянием бентоса; 2 — то же, с удовлетворительным; 3 — то же, с плохим.

разнообразие по Шеннону (Н, бит/ экз.), олигохетный индекс Пареле (ОИП), равный отношению численности олигохет-тубифицид к общей численности бентоса, средней сапробность (СС), рассчитываемую как средневзвешенную сапробность 3 первых доминирующих по численности видов бентосных организмов, комбинированный индекс состояния сообщества (КИСС) (Баканов, в печати).

Одновременно с отбором бентосных организмов собирали образцы донных отложений. Их гранулометрический анализ проводили по «Наставлению гидрометеорологическим станциям и постам» (1957) и по методике, исключающей кипячение пробы (Законнов, 1980).

Общее содержание органического вещества определяли методом прокалывания в муфельной печи при температуре 600 °С, общий углерод — методом сухого сжигания (Алекин и др., 1973), общий азот — микродиффузионным методом после сжигания по Кьельдалю (Трифонов, Калинина, 1973), общий фосфор — персульфатным методом (Бикбулатов, 1974). Металлы определяли атомно-абсорбционным методом на АОС-3. Токсичность водной вытяжки донных отложений устанавливали с помощью 7-суточного теста на *Ceriodaphnia affinis* (Методическое руководство..., 1991).

Результаты и обсуждение

Оценить состояние сообществ на отдельных станциях — значит расположить станции на определенной линейной шкале типа «хорошо — плохо». Чем выше значения численности, биомассы, числа видов, видового разнообразия и чем ниже значения индекса Пареле, средней сапробности и КИСС, приведенных в табл. 1, тем лучше состояние сообществ бентосных организмов.

Токсичность грунтов и количественная характеристика бентоса р. Волги
и Рыбинского водохранилища в летний период 1994 г.

Номер станции	T	N	B	S	ОИП	H	СС	КИСС	R	Доминирующие виды
0	6.9	5550	29.5	4	94.6	0.73	3.5	21.25	28	L.h., P.h., Ch.p.
1	6.8	2300	9.2	7	80.4	1.85	3.4	19.66	25	L.h., P.h., Ch.p.
2	3.7	4000	16.9	7	82.5	2.10	3.3	15.75	15	L.h., P.h., Ch.p.
3	2.9	2550	10.9	8	29.4	1.86	2.8	11.50	5	D.p., L.h., H.i.
3a	7.0	1600	7.8	5	81.2	1.29	3.4	23.90	29	L.h., Pol.n., I.n.
4	2.0	850	12.8	3	94.1	1.25	2.6	16.69	8	I.n., Pr.v.
5	5.9	2400	15.8	5	89.6	1.71	3.3	19.50	24	L.h., I.n., P.h.
5a	1.8	1600	4.9	7	21.9	1.84	2.6	13.31	8	G.f., I.n., Cl.sp.
5b	2.8	5250	13.0	9	81.9	1.75	3.4	17.31	20	L.h., P.h., I.n.
5в	3.0	3500	20.3	9	57.1	2.29	3.4	13.62	9	L.h., Cr.d., Ch.p.
5г	1.3	3100	9.2	6	85.5	2.05	2.6	12.47	7	S.h., I.n., L.h.
5е	3.7	3050	26.8	8	80.9	1.69	3.3	15.88	16	L.h., I.n., D.p.
5з	7.8	5000	15.3	6	96.0	0.97	3.4	20.75	27	L.h., P.h.,
5и	0.3	1150	5.0	5	67.7	1.68	3.2	20.00	26	L.h., D.p., I.n.
5л	7.3	6000	14.6	6	76.7	1.88	3.2	14.56	12	L.h., P.h., Esp.
5н	12.5	11850	55.3	17	67.5	2.41	3.2	8.88	1	L.h., P.h., D.p.
6	12.7	5050	54.9	9	66.3	2.16	3.6	13.81	10	L.h., Ch.p., P.h.,
7	3.5	1350	0.8	2	100	0.88	2.4	18.12	21	Pr.v., L.h.,
7a	0.3	1300	3.2	7	41.4	2.43	2.9	13.94	11	D.p., L.h., I.n.
8a	3.6	12650	0.5	1	100	0	2.0	14.94	14	Pr.v.
10	5.5	2950	0.2	2	98.3	0.12	2.0	16.28	17	Pr.v.
11	6.4	1250	1.7	6	84.0	1.48	3.3	23.31	30	L.h., Cr.d., Pel.f
12	1.2	500	0.1	2	90.0	0.47	2.0	14.56	12	Pr.v.
12a	—	3700	9.9	13	54.3	2.87	3.0	11.24	4	L.h., P.h., D.p.
14	5.0	600	0.1	1	100	0	2.0	19.09	23	Pr.v.
15	10.8	1650	0.2	2	97.0	0.20	2.0	16.78	19	Pr.v.
16	4.5	15600	46.4	6	74.6	1.84	3.1	12.44	6	L.h., P.h., Dr.p.
17	6.0	1900	3.1	6	73.7	2.35	2.9	14.69	13	I.n., L.h., Pr.v.
19	7.9	18900	10.2	6	98.9	0.46	2.0	10.44	2	Pr.v., Ps.b., I.n.
19a	5.4	4650	17.5	9	70.6	2.18	3.0	11.06	3	L.h., P.h., D.p.,
20	1.2	1400	2.6	4	92.9	0.92	3.4	25.94	31	L.h., I.n.

Примечание. T — токсичность (плодовитость цериодафний), виды: L.h. — *Limnodrilus hoffmeisteri*, P.h. — *Potamothrix hammoniensis*, Ch.p. — *Chironomus f.l. plumosus*, Ps.b. — *Psammocystides barbarus*, D.p. — *Dreissena polymorpha*, H.i. — *Hypania invidua*, Pol.n. — *Polypedium nubeculosum*, I.n. — *Isochaetides newaensis*, Pr.v. — *Propappus volki*, G.f. — *Gmelinoides fasciatus*, Cl.sp. — *Cladotanytarsus* sp., Pel.f. — *Pelosclex ferox*, S.h. — *Stylodrilus heringianus*, Cr.d. — *Cryptochironomus ex.gr. defectus*, E.sp. — *Euglesa* sp.

Если размах колебаний КИСС (8.88—25.94) разделить на 3 равных интервала (8.88—14.57—20.26—25.94) и считать, что станции, попавшие в первый интервал, характеризуются хорошим состоянием бентосных сообществ, во второй — удовлетворительным (средним), в третий интервал — неудовлетворительным (плохим), то хорошее состояние бентоса наблюдалось на станциях с рангами 1—12 (39 % станций), удовлетворительное — 13—26 (45 %) и плохое — 27—31 (16 %).

Для того чтобы объяснить причины того или иного состояния бентоса на конкретных станциях, подсчитаны коэффициенты ранговой корреляции по Спирмену (R) между основными характеристиками бентоса и факторами среды его обитания (табл.2).

Биомасса бентоса как величина, тесно связанная с потоком энергии через сообщества донных организмов, в меньшей степени подвержена случайным влияниям и более информативна, чем численность. Из 12 рассмотренных факторов биомасса бентоса не коррелировала только с 5: токсичностью, азотом, стронцием, свинцом и медью. Достоверная корреляция биомассы бентоса с биогенными элементами $C_{0.5}$ и $P_{0.5}$.

Корреляция между характеристиками бентоса и некоторыми абиотическими факторами

Показатель бентоса	Гл	Гр	Т	ОВ	Сов	Нов	Ров	Сг	Сг	Рб	Тi	Сu
N	0	0	0.42	0.54	0.47	0	0.41	0	0	0	0.40	0
B	0.45	-0.55	0	0.69	0.67	0	0.64	0.48	0	0	0.64	0
S	0	-0.51	0	0.40	0.41	0	0.57	0	0	0	0	0
H	0.47	0.43	0	0.40	0.38	0	0.54	0	0	0	0.39	0
ОИП	0	-0.64	0	0.58	0.56	0	0.49	0.50	0	0	0.57	0
СС	0	-0.80	0	0.62	0.65	0	0.63	0.49	0	0.47	0.63	0

Примечание. Гл — глубина, Гр — средний диаметр частиц грунта, Т — токсичность, ОВ — содержание органического вещества в грунте. Сов — то же, углерода, Нов — то же, азота, Ров — то же, фосфора. Приведены только достоверные при $\alpha = 0.05$ коэффициенты корреляции ($P > 0.38$).

но отсутствует с $N_{ов}$. Также достоверна корреляция с Сг и Тi. Токсичность водной вытяжки донных отложений коррелирует ($P = 0.46$) только с содержанием свинца в грунте.

Данные корреляционного анализа еще раз показывают, что состояние бентосных сообществ зависит от многих факторов, каждый из которых вносит сравнительно небольшой вклад. Максимальная корреляция наблюдалась с содержанием органического вещества в грунте и средним диаметром частиц.

Наилучшее состояние бентоса было зарегистрировано на ст.5н (ил на глубине 13 м). Здесь высокая численность (11850 экз./м²), максимальная биомасса организмов (55.3 г/м²) и максимальное число видов (17), что свидетельствует о хороших трофических условиях на станции. Кислородный режим удовлетворительный благодаря имеющейся проточности, но доминирование устойчивых к загрязнению видов олигохет и высокое значение средней сапробности (3.2) говорит о значительном нетоксичном органическом загрязнении.

Хорошее состояние бентоса было обнаружено на станциях 19 и 19а с глубинами 9 и 8 м и песчаным грунтом. Кислородный режим хороший. На ст.10 была отмечена максимальная численность животных (18 900 экз./м²): в основном это оксифильные, реофильные мелкие олигохеты *Propappus volki*. Здесь невысоки средняя сапробность (2.0) и видовое разнообразие (6). Обычно в таких условиях бентос бывает беден, но, очевидно, поступление с водой органических частиц, которое позволяет питаться мелким видам олигохет, приводит к формированию обильного бентосного сообщества. Влияние органических веществ здесь несомненно. На ст.19а положительное влияние на бентос оказывает поселившаяся дрейссена. Отфильтровывая частички детрита и микроводорослей, она образует агглютинаты, которые являются ценным кормом для многих донных беспозвоночных, образующих с дрейссеной консорции. Кроме того, друзья дрейссены — хорошее укрытие для беспозвоночных, защищающее их от выедания рыбами. Дрейссена также предпочитает участки с повышенным содержанием пищевых органических частиц.

Станции 19 и 19а резко различались по содержанию в донных отложениях хрома (0.3 и 300 мг/кг), меди (150 и 3), титана (30 и 100), тем самым подтверждая, что эти концентрации металлов не оказывают существенного влияния на бентос. Схожая ситуация наблюдалась на ст.16. Следовательно, небольшие и достаточно загрязненные речки вносят в р.Волгу повышенное содержание пищевой органики, которая благоприятно влияет на бентосные сообщества. Хорошее состояние бентоса было на станциях 5г, 5а и 5в.

Наихудшее состояние бентоса было отмечено на ст.20 (песок на глубине 6 м). Все использованные показатели бентоса и КИСС характеризовали его негативно. Это объясняется высокой проточностью, слабым поступлением пищевой органики и

высоким содержанием в грунте меди (200 мг/кг). Аналогичная ситуация наблюдалась и на ст.11. Неудовлетворительное состояние бентоса и на ст.3а. Отмечено повышенное содержание ряда тяжелых металлов, фосфора. Несмотря на малую глубину, на дне был песчанистый ил, т.е. происходило накопление органики. Доминировали устойчивые к загрязнению виды олигохет. Можно полагать, что здесь сказывалось влияние сильного антропогенного загрязнения. Несмотря на значительное обилие бентоса на ст.0 (глубина 14 м, серый ил), его состояние также неудовлетворительное: мало видов (4), низкое видовое разнообразие (0.73), велика доля олигохет, высок показатель сапробности (3.5). Это характерно для русловых заиленных участков волжских водохранилищ, находящихся в зоне воздействия крупных населенных пунктов. Состояние бентоса было неудовлетворительным и на ст.5з (глубина 10 м, торфянистый ил). Хотя бентос там довольно богат, он был представлен главным образом устойчивыми к загрязнению видами олигохет. Наблюдалось невысокое видовое разнообразие (6), высокая сапробность (3.4), повышенное содержание тяжелых металлов (в том числе свинца и хрома) в донных отложениях.

Хотя описываемые нами участки Верхней Волги, относящиеся к Угличскому, Рыбинскому и Ивановскому водохранилищам, изучались ранее (Гурова и др., 1980; Бисеров, 1987; Перова, 1992), провести детальное сравнение с нашими данными невозможно, поскольку результаты исследований публиковались в обобщенном виде без выделения отдельных станций. Сравнение с архивными данными (Баканов, Митропольский, 1982; Баканов, 1988) показывает, что резкого изменения в состоянии бентоса не наблюдается. Происходит медленное увеличение его биомассы и доли олигохет, связанное с постепенным общим эвтрофированием водоемов.

Выводы

Оценено состояние сообществ бентосных животных в Верхней Волге (от г.Калына до пос. Красный Профинтерн) и Рыбинском водохранилище в июне 1994 г. Из обследованных 31 станций, охватывающих урбанизированные районы, 5 оказались с неудовлетворительным, 14 — с удовлетворительным и 12 — с хорошим состоянием бентоса.

Состояние бентоса на большинстве станций определяется в большей степени естественными факторами среды (глубина, характер грунта и его состав, органическое вещество, биогенные элементы), каждый из которых вносит определенное влияние. Содержащиеся в донных отложениях металлы (Cr, Sr, Pb, Ti, Cu) не оказывают основного, лимитирующего влияния на сообщества бентоса.

Авторы выражают благодарность научным сотрудникам Института биологии внутренних вод В.В. Законнову за проведение гранулометрического анализа донных отложений и И.И. Томилиной за определение токсических свойств проб грунтов.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП «Биологическое разнообразие», проект 3.2.15.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
Баканов А.И. Бентос русловой части волжских водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 79.
Баканов А.И. Использование комбинированного индекса состояния сообщества для оценки состояния пресноводных экосистем. (В печати).
Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
Бисеров В.И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987, № 74.
Бикбулатов Э.С. О методе определения общего фосфора в природных водах // Гидрохим. матер., 1974. Т. 60.

Гурова Л.А., Величко А.Н., Кудинов М.Ю. Кормовая база рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1980. № 145.

Законнов В.В. К методике механического анализа донных отложений // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 46.

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

Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Л., 1957. Вып. 6.

Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод : Информ. бюл. СПб., 1992. № 94.

Трифонов Н.А., Калинина Л.А. Об определении общего азота в воде // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17.

УДК 597.1.05 + 597.554.3

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И БИОТОПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ЛИПИДНОГО СОСТАВА МОЛОДИ ЛЕЩА**

© 1996 Н.И.Комова, В.В.Халько

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

Исследована сезонная динамика липидного состава молоди леща на речных и устьевых нерестилищах р.Сить — притоке Рыбинского водохранилища. Проанализирована связь между липидным составом гонад производителей и их потомства. Выявлено, что межгодовая изменчивость основных липидных фракций в теле молоди выражена в большей степени, чем биотопическая.

Ключевые слова: лещ, молодь, липиды.

Seasonal dynamics of lipid composition of bream juveniles in river and mouth spawning of the Sit river — a tributary of the Rybinsk reservoir has been investigated. The relation between lipid composition of adult fish gonads and progeny has been analyzed. The interannual variability of the main lipid fractions in a young fish is shown to be more expressed than the biotopic one.

Key words: bream, juvenile, lipids.

Введение

В репродуктивный период годового цикла половозрелая часть популяции леща осваивает различающиеся по гидрологическим и трофическим условиям речные и устьевые воспроизводственные участки притоков водохранилищ. Как было показано нами ранее (Халько и др., 1992), лещи, приходящие на эти нерестилища, различаются по целому ряду биохимических характеристик мышечной и генеративной тканей. Для оценки специфики сезонной динамики липидного состава молоди леща на речных и устьевых репродуктивных биотопах, а также связи между биохимическими признаками половых продуктов производителей и потомства были проанализированы материалы, собранные в 1987—1988 гг. в р.Сить — одном из притоков Рыбинского водохранилища. С целью выяснения связи между профилями липидного состава икры и потомства леща на уровне отдельной генерации и ее проявления на этапе выклева личинок, что практически невозможно в естественных условиях, было осуществлено раздельное выращивание в прудах молоди, полученной от трех самок.

Материал и методика

Методика сбора полевых материалов и экстракции липидов подробно описана в предыдущей работе (Комова, Халько, 1992), представившей результаты первого этапа исследований — возрастной динамики и биотопической изменчивости общего биохимического состава сеголеток леща. Основные компоненты в липидных экстрактах выделяли методом одномерной тонкослойной хроматографии в системе растворителей гексан — диэтиловый эфир — уксусная кислота (90 : 10 : 1). Количественный анализ липидных фракций проводили методом спектрофотометрии (Сидоров и др., 1972; Engelbrecht et al., 1974) без учета встречавшихся в следовых количествах свободных жирных кислот и углеводов.

Результаты

Сравнение фракционного состава гонад самок-производителей и выклюнувшихся в условиях эксперимента предличинок показало, что у последних по сравнению с икрой возросло содержание всех липидных компонентов относительно массы сухого вещества (рис.1).

В период эмбрионального и раннего личиночного развития из общего состава

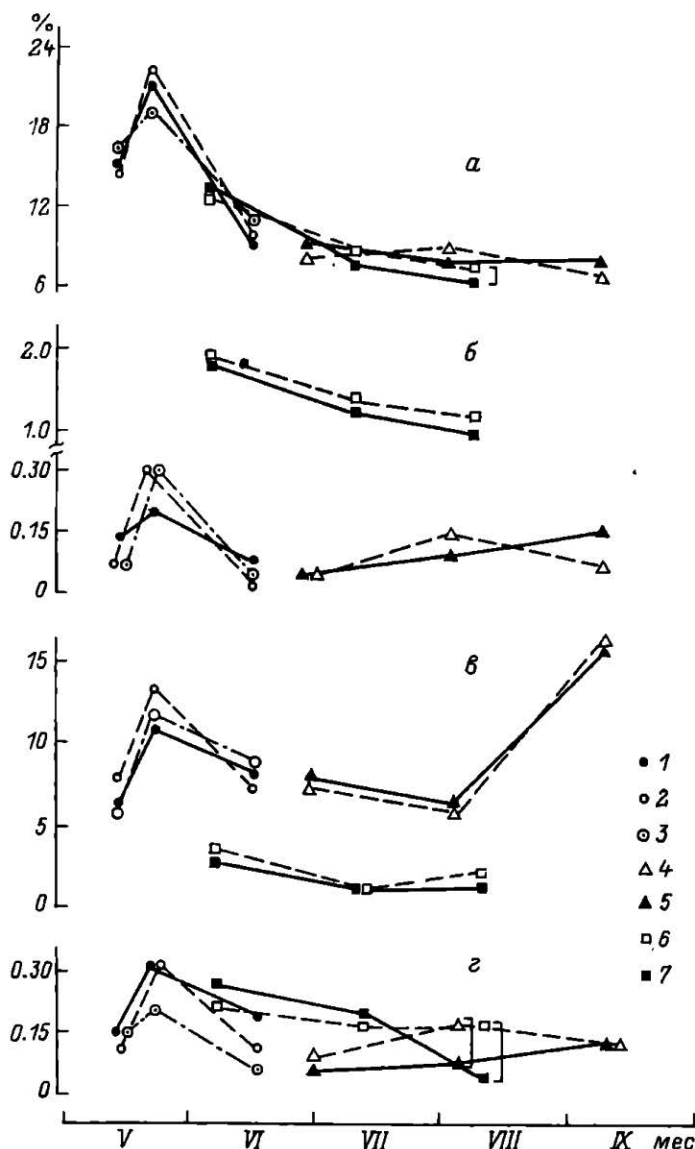


Рис.1. Изменение фракционного состава липидов в теле молоди леща, % от сухой массы тела.

Фракции: а — фосфолипидов, б — холестерина, в — триацилглицеринов, г — эфиров холестерина; содержание липидов: начальные круги — в икре, 1 — в теле потомства 1-й самки, 2 — 2-й самки, 3 — 3-й самки, 4—5 — молодь с устьевых и речного нерестилищ соответственно 1987 г., 6—7 — то же, 1988 г. Скобками обозначены достоверные различия между выборками по критерию Стьюдента (5 %-ный уровень значимости).

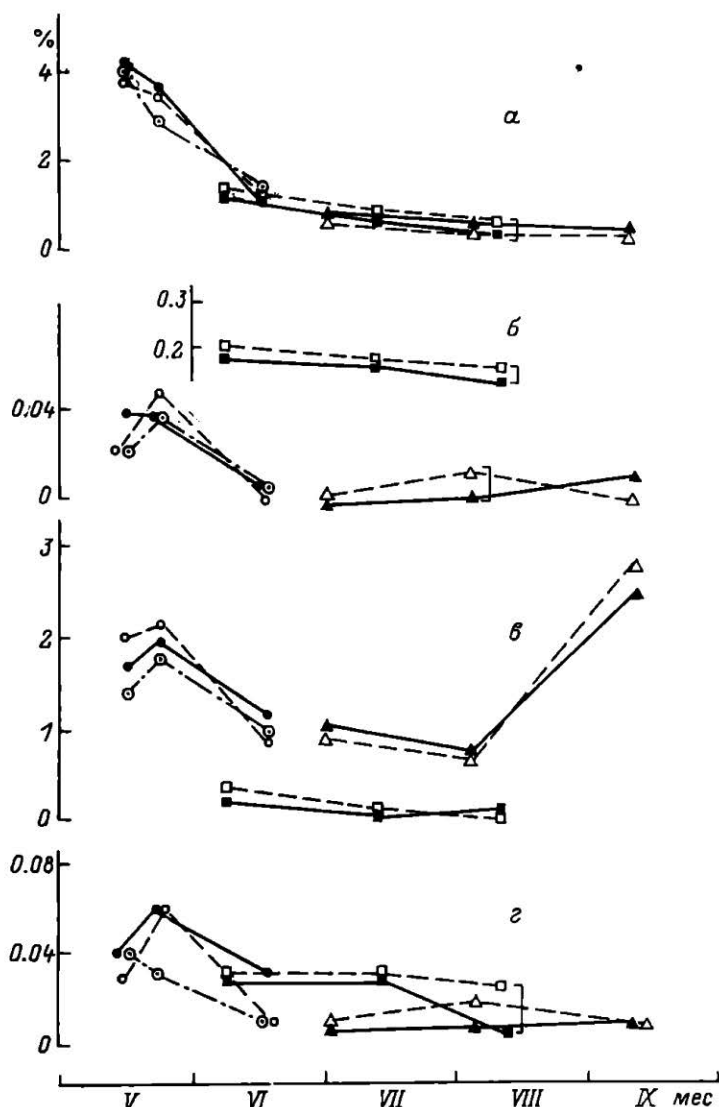


Рис.2. Изменение фракционного состава липидов в теле молоди леща, % от сырой массы тела. Обозначения те же, что и на рис.1.

липидов расходовались преимущественно фосфолипиды, на что указывает снижение их уровня (рис.2; 3,а).

В прудовом эксперименте наименьшим относительным содержанием триацилглицеринов и наибольшим — фосфолипидов характеризовались гонады 3-й самки. Несмотря на одинаковые условия инкубации, ее потомство в первые дни после выклева, наоборот, имело наибольшую долю триацилглицеринов и наименьшую — фосфолипидов по сравнению с генерациями двух других самок (рис.3,а,б). Вместе с тем направленность возрастных изменений количественного состава липидов у всех трех генераций оказалась в основном сходной при разной степени их выраженности. Например, относительное содержание холестерина у потомства 2-й и 3-й самок после

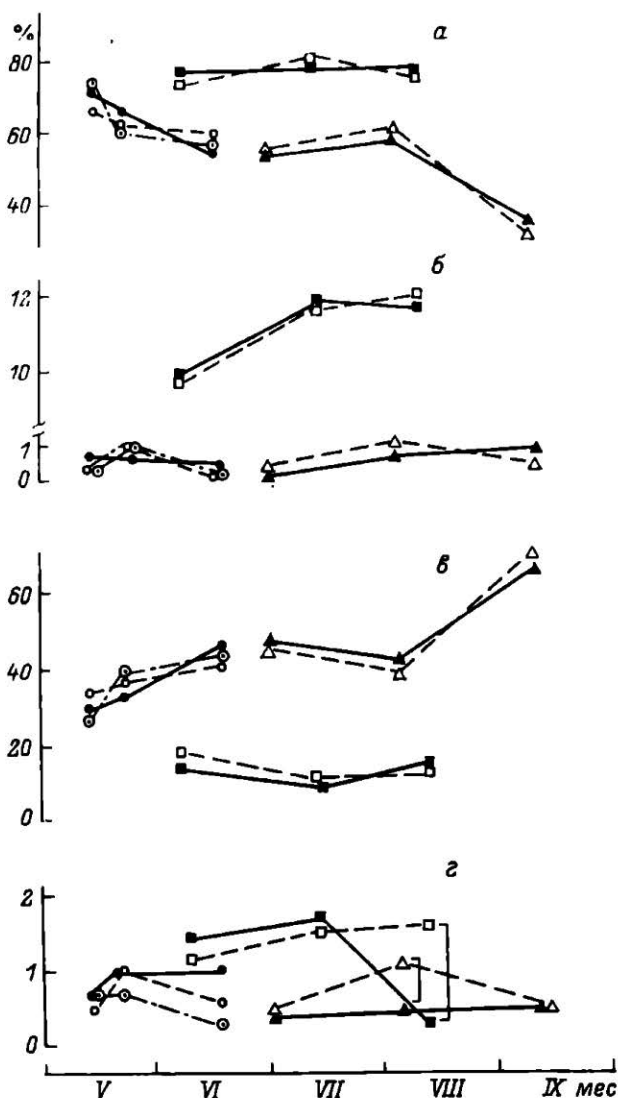


Рис.3. Изменение фракционного состава липидов в теле молоди леща, % от суммы липидов. Обозначения те же, что и на рис.1.

выклева значительно возросло, тогда как у потомства 1-й самки оно по сравнению с икрой почти не изменилось (рис.2; 3,б).

Характер сезонной динамики липидного состава молоди леща на речных и устьевых нерестилищах р.Сить ежегодно был сходным, а относительное содержание отдельных липидных компонентов оказалось в большей степени подверженным межгодовой, чем биотопической изменчивости (рис.1—3), тесно коррелируя с условиями нагула и соответственно с ростом мальков в том или ином году. В 1988 г., характеризовавшемся более теплой и многоводной весной, нерест леща начался на полмесяца раньше (в первых числах мая), и его молодь росла лучше, чем в 1987 г. (табл.1).

Таблица 1

Рост молоди леща на разнотипных перестылях р. Сить

Время наблюдений	Длина тела, мм	Масса тела, мг	Количество рыб, экз.
1987 VII	—	27.1	79
		36.0	62
		116.4±5.6	29
		126.2±15.9	34
		320.5±20.4	8
1988 VII	—	277.0±27.4	8
		393.7±43.5	21
		269.0±28.5	21
		1309.2±100.4	10
		1117.0±74.8	10

Примечание. Приведены значения средней арифметической и ее стандартной ошибки. Над чертой — речные перестылища, под чертой — устьевые.

При этом процесс белкового роста у нее протекал интенсивнее, о чем свидетельствуют меньшая по сравнению с 1987 г. жирность мальков в летне-осенний период (Комова, Халько, 1992), повышенное относительное содержание в сухой и сырой массе их тела структурного липида — холестерина, являющегося одним из компонентов клеточных мембран и предшественником ряда биологически активных веществ, и значительно более низкое — основного запасного компонента — триацилглицеринов (рис.1; 2,б,в).

Обсуждение

Прудовый эксперимент и наблюдения за изменением липидного состава молоди в естественных условиях показали, что между профилями липидного состава зрелой икры и предличинок существует, по-видимому, прямая связь. Возрастание содержания липидных компонентов относительно сухой массы тела (рис.1), скорее всего, произошло за счет более интенсивного использования белка в качестве энергетического материала, нежели липидов, в период эмбриогенеза (Penlaz et al., 1976), а также в связи с отторжением оболочки яйцеклетки, состоящей в среднем на 60 % из белка (Сидоров, 1983), при выклеве. Снижение уровня фосфолипидов и увеличение триацилглицеринов от общих липидов и от сырой массы тела на этапе раннего личиночного развития (рис.2; 3,а,б) обусловлено, по-видимому, преимущественным расходом фосфолипидов и меньшим вовлечением триацилглицеринов в энергетический обмен в эти периоды онтогенеза, а также синтезом уже функционирующей после выклева личинки печенью (Рыжков, 1976). Аналогичное снижение доли фосфолипидов и увеличение триацилглицеринов на ранних стадиях развития характерно и для атлантической сельди, что происходит за счет резкого уменьшения доли фосфатидилхолина, составлявшего в неоплодотворенной икре около 90 % в общем пуле фосфолипидов, и сохранения триацилглицеринов в желточном мешке до начала его резорбции, как важного источника энергии в период перехода особей на экзогенное питание (Tocher et al., 1985).

При переходе на активное питание молодь стала быстро расти, у нее шли интенсивные процессы морфогенеза, требующие значительных затрат ассимилированной пищи. При этом наблюдался значительный прирост белка и возрастала оводненность тела личинок; содержание же общих липидов (Комова, Халько, 1992) и всех их фракций в расчете на сухую (рис.1) и сырую (рис.2) массу тела снижалось. Это свидетельствует о том, что в личиночный период онтогенеза белковый обмен доминирует над жировым.

**Содержание (%) основных липидных компонентов в гонадах самок леща р.Ситя
(IV стадия зрелости)**

Липидный компонент	От суммы липидов	От сухой массы гонад	От сырой массы гонад	n	Время наблюдений, год
Фосфолипиды	65.42±1.49	13.70±0.28	4.51±0.11	26	1987
	66.48±1.18	13.51±0.51	4.31±0.22	25	
	73.65±1.00	15.08±0.20*	5.03±0.07*	30	1988
	73.04±0.93	14.29±0.30*	4.57±0.13*	28	
Холестерин	2.40±0.24*	0.51±0.05*	0.17±0.02*	26	1987
	1.59±0.21*	0.30±0.03*	0.09±0.01*	25	
	4.46±0.21*	0.91±0.04*	0.30±0.01*	30	1988
	3.55±0.23*	0.69±0.05*	0.22±0.05*	28	
Триацилглицерины	31.51±1.44	6.67±0.35	2.15±0.11	26	1987
	31.18±1.07	6.27±0.26	2.00±0.10	25	
	21.34±1.06	4.39±0.24	1.47±0.08	30	1988
	22.58±1.00	4.42±0.22	1.42±0.08	28	
Эфиры холестерина	0.67±0.05	0.14±0.01	0.05±0.004	26	1987
	0.75±0.07	0.15±0.01	0.05±0.005	25	
	0.56±0.05	0.12±0.01*	0.04±0.004	30	1988
	0.84±0.07	0.16±0.01*	0.05±0.004	28	

* Выборки, достоверно различающиеся по критерию Стьюдента (5 %-ный уровень значимости); n — количество проб. Остальные обозначения те же, что и в табл.1.

Как у речной, так и устьевой молоди леща интенсивное накопление жира начиналось при наступлении устойчивых похолоданий (Комова, Халько, 1992) и происходило главным образом за счет триацилглицеринов. Снижение концентрации фосфолипидов в общих липидах в этот период (рис.3,а), вероятно, обусловлено более высокой интенсивностью накопления в теле запасных липидов, нежели структурных.

Различия в соотношении фосфолипидов и триацилглицеринов между молодью с речных и устьевых нерестилищ, как правило, сходны с различиями между гонадами самок из аналогичных репродуктивных скоплений. Эта закономерность прослеживалась ежегодно, но с разной продолжительностью (табл.2; рис.1—3,а,б). В 1987 г., когда сработка уровня воды в водохранилище началась в июле, первоначальные различия между генерациями по отмеченным биохимическим признакам сохранялись до августа, а в 1988 г., характеризующемся на месяц ранее начавшейся сработкой уровня, — до июля. Затем направленность первоначальных различий сменилась на противоположную. На наш взгляд, это объясняется поздним в 1987 г. и более ранним в 1988 г. скатом молоди с речных нерестилищ в устье реки, связанным с осушением заросших макрофитами мелководий, что в свою очередь обычно приводит к ухудшению трофических условий в литеральной зоне.

Заключение

Проведенные исследования позволяют заключить, что сезонная динамика количественного состава липидов у потомства леща локальных нерестовых скоплений имеет сходный характер, а его межгодовая изменчивость выражена в большей степени, чем биотопическая. Вместе с тем, по-видимому, существует преемственность липидного состава гонад самок и их потомства, которая проявляется на уровне основных липидных компонентов до перехода личинок на внешнее питание. Продолжительность сохранения первоначальных различий между молодью с речных и

устевых нерестилищ по соотношению липидных компонентов зависит от уровня режима водохранилища, опосредованно влияющего на пространственно-временную устойчивость скоплений мальков в притоке водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камова Н.И., Халыко В.В. Сезонная динамика общего биохимического состава молоди леща на речных и устьевых воспроизводственных участках притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ.бюл. СПб., 1992. № 95.

Рыжков Л.П. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск, 1976.

Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л., 1983.

Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Балгова О.М., Нефедова З.А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972.

Халыко В.В., Камова Н.И., Изюмов Ю.Г. Морфофизиологическая гетерогенность преднерестовых скоплений леща в Рыбинском водохранилище // V Науч.конф. по экологической физиологии и биохимии рыб: Тез.докл. Петрозаводск, 1992. Т. 2.

Engelbrecht F.M., Mori F., Anderson I.F. Cholesterol determinations in serum. A rapid direct method // S.A.Med.J. 1974. N 48.

Penaz M., Lusk S., Prokes M. Changes in wet weight, dry matter content and energetic value of egg, embryos and larvae of the carp, *Cyprinus carpio* // Zool.listy. 1976. Vol. 25, N 1.

Tocher D.R., Fraser A.J., Sargent J.R., Gamble J.C. Lipid class composition during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) // Lipids. 1985. Vol. 20, N 2.

Краткие сообщения

УДК 582.26 + 581.9

**ACTINOSCYCLUS VARIABILIS (МАКАР.) МАКАР. — НОВЫЙ
ПРЕДСТАВИТЕЛЬ BACILLARIOPHYTA В РЫБИНСКОМ
ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

© 1996 С.И.Генкал, В.А.Елизарова

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

Приводятся новые данные о местонахождении, экологии и морфологии солоновато-водной диатомеи из рода *Actinocyclus*.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, фитопланктон, Рыбинское водохранилище, *Actinocyclus variabilis*.

New data on habitats, ecology and morphology of diatom algae of the genus *Actinocyclus* are given.

Key words: diatom algae, phytoplankton, Rybinsk reservoir, *Actinocyclus variabilis*.

Введение

При изучении в световом микроскопе Bacillariophyta Каспийского моря был описан новый солоновато-водный, эвригалинный и эвритермный вид из рода *Thalassiosira* — *T. variabilis* Makar. (Макарова, 1959). Обнаружен позднее в единичных экземплярах в Азовском море (Прошкина-Лавренко, 1963). В планктоне Северного Каспия он встречался с апреля по ноябрь, достигая наибольшего обилия в августе—сентябре при температуре воды 15—27 °С, иногда развиваясь в массе (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). По результатам электронно-микроскопического изучения, этот таксон переведен в род *Actinocyclus* (Макарова, 1985). В каскаде водохранилищ Волги *A. variabilis* (Makar.) Makar. впервые зафиксирован в 1988—1989 гг. в Куйбышевском водохранилище (Генкал и др., 1992), где он вегетировал с мая по ноябрь с максимальной численностью в августе—сентябре при температуре воды 15—20 °С.

Материал и методика

Материалом для наших исследований послужили пробы фитопланктона, собранные в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в сентябре 1993 г.

Изучение проб проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-25 S.

Результаты и обсуждение

По нашим данным, облик фитопланктона в это время определяли *Aulacosira islandica* (O.Müll.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Cryptomonas* sp. Температура воды составляла 8—12 °С, что могло обусловить и низкую численность клеток *A. variabilis* — всего 5—30 тыс. кл./л. Однако в майском планктоне даже при более высокой температуре воды — 12—14 °С этот вид отсутствовал.

В списках водорослей планктона Рыбинского водохранилища, в том числе и в последнем (Корнева, 1993), базирующемся на данных 1974—1989 гг., *A. variabilis*,

как и другие представители рода *Actinocyclus*, не упоминается. Наша находка свидетельствует о дальнейшем расселении вида по каскаду Волжских водохранилищ.

Отличительные признаки рода *Actinocyclus* — кольцо двугубых выростов по краю створки и наличие ложного узелка в прикраевой зоне створки. У *A. caspicus* (Makar.) Makar. и *A. variabilis* последний отсутствует (Макарова, 1985). Однако, как показали наши исследования, *A. variabilis* имеет ложный узелок в прикраевой зоне, но он малозаметен как в световом, так и электронных микроскопах, поскольку представляет собой небольшое углубление только на внешней поверхности створки (см. рисунок, е).

У *A. normanii* f. *subsalsa* (Juhl.-Dannf.) Hust., например, углубления хорошо заметного ложного узелка воронковидной формы расположены как на внешней, так и на внутренней поверхности (Генкал, Лабунская, 1992; рис. 1,е; 2,а,б).

Исследования популяций *A. variabilis* из волжских водохранилищ показали, что диапазон изменчивости основных диагностических признаков, таких как диаметр створки, число двугубых выростов, превышает таковой описания. Поэтому приводим расширенный диагноз вида.

Actinocyclus variabilis (Makar.) Makar. ((*Thalassiosira variabilis*) Makar. Макарова, 1959: 85, рис. 7—11). Клетки одиночные в виде барабана, 10.0—19.8 мкм выс. Створки почти плоские, 9.3—57.5 мкм в диаметре (см. рисунок, а—г). Панцирь с незамкнутыми вставочными ободками. Ареолы в тангенциальных, иногда в линейных или радиальных рядах с тенденцией к образованию пучков, длинный радиальный ряд заканчивается двугубым выростом (см. рисунок, б—г). Ареолы локулярные с кривым на наружной поверхности створки и фораменом — на внутренней, закрытым полусферической мембраной, 7—12 в 10 мкм. В центре иногда одна изолированная ареола. На границе с загибом створки равномерно расположены двугубые выросты, 3—8 на створке (см. рисунок, б—г). Двугубые выросты на наружной поверхности створки заканчиваются отверстием (см. рисунок, д), на внутренней поверхности створки имеют вид уплощенной трубки с расширенным концом и длинной узкой щелью, ориентированной тангенциально (см. рисунок, б—г). В прикраевой зоне находится ложный узелок в виде небольшого воронкообразного углубления (см. рисунок, е). Загиб створки на границе с лицевой поверхностью створки со структурой из ареол, расположенных в косо пересекающихся рядах, а по краю загиба — в вертикальных рядах, 18—20 в 10 мкм. Известны ауксоспоры.

Солоновато-водный и пресноводный, эвритермный вид.

Заключение

Наши исследования позволили уточнить диагноз вида и показали, что *A. variabilis* продолжает расселение по каскаду Волжских водохранилищ.

Статья выполнена в рамках ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Лабунская Е.Н. Новые и интересные диатомовые водоросли планктона Волги и Каспийского моря // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 93.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993.
- Макарова И.В. Новые представители рода *Thalassiosira* из Каспийского моря // Ботан. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1959. № 12.
- Макарова И.В. Новые таксономические комбинации в роде *Actinocyclus* Ehr. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л., 1963.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л., 1968.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ МУТАГЕННОСТИ ГИДРАВЛИЧЕСКОГО УДАРА МИКРОЯДЕРНЫМ МЕТОДОМ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ЭРИТРОЦИТОВ *CARASSIUS AURATUS AURATUS L. (CYPRINIDAE)*

© 1996 А.К.Гришанин

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

Изучен мутагенный эффект гидравлического удара микроядерным методом при исследовании эритроцитов *Carassius auratus auratus L.* в двух вариантах опыта: 3 и 13 атмосфер. Установлено, что гидравлический удар величиной 13 атмосфер являлся сильным мутагенным фактором, тогда как гидравлический удар величиной 3 атмосферы не вызвал мутагенного эффекта.

Ключевые слова: мутагенез, микроядра, *Carassius auratus auratus L.*

The effect of water hammer upon the erythrocyte genome of *Carassius auratus auratus L.* was studied for frontal pressure (3 and 13 atm.). It was established that the water hammer as strong as 13 atm is likely to be an effective mutagenic factor, while no evidence of mutagenic activity has been revealed for the pressure 3 atm.

Key words: mutagenesis, micronuclei, *Carassius auratus auratus L.*

Введение

Для прогноза отдаленных генетических последствий воздействия мутагенных факторов на биоценозы необходимы сведения об относительной чувствительности различных видов к мутагенам физической природы (Дубинин, Шевченко, 1978).

На протяжении вот уже более двадцати лет гидравлический удар (гидроудар) используется при поиске подводных нефтяных и газовых месторождений. Работники природоохранительной сферы неоднократно устно высказывали предположение о влиянии вышеуказанной методики поиска нефти и газа на морском шельфе на геном гидробионтов и, в частности, рыб. В данной работе необходимо было выяснить, обладает ли гидравлический удар мутагенным действием на геном соматических клеток рыб, так как до сих пор его влияние на интенсивность мутагенеза у рыб не изучалось. Для регистрации возможного кластогенного действия гидроудара на геном эритроцитов *Carassius auratus* был использован микроядерный метод. Микроядра, в гематологической литературе называемые тельцами Хауэлла-Жолли, представляют собой продукт хромосомных нарушений в форме ацентрических фрагментов и целых отставших хромосом и при окраске обычными ядерными красителями отчетливо выявляются в интерфазных клетках. Микроядерный метод учета хромосомных нарушений в эритроцитах рыб показал высокую надежность и оказался удобным для исследования интенсивности мутагенеза (Hooftman, de Raat, 1982; Hose et al., 1987; Захидов и др., 1991; Чихачев и др., 1991; Гришанин и др., 1993).

Материал и методика

Влияние гидроудара на эритроциты *C. auratus* изучали в двух вариантах опыта (3 и 13 атмосфер) в сравнении с контролем в двух повторностях. Отбор проб производили сразу после воздействия гидроударом и спустя 5 сут. Гидроудар осуществляли в камере ВГД-1 в течение 0.1 с. У подопытных рыб брали мазки крови, фиксировали их в 96 %-ном этиловом спирте и окрашивали по Гимза при pH = 7. В световом микроскопе под иммерсией подсчитывали количество микроядер в 3 тыс. эритроцитах у каждой рыбы. В каждом варианте опыта использовали 6—7 рыб. Статистическую обработку данных производили методом (Плохинский, 1970).

Результаты и обсуждение

Число индуцированных гидроударом микроядер в эритроцитах рыб, отобранных сразу после воздействия, достоверно не отличается от контроля. Следовательно,

**Частота встречаемости микроядер в эритроцитах
периферической крови *Squalius laietanus laietanus*
на 3 тыс.кл. после воздействия гидравлическим ударом
(M±m)**

Давление	Через 5 мин	Через 5 сут
Контроль	1.0±0.4	0.8±0.3
3 атм	1.7±0.5*	1.2±0.3*
13 атм	0.8±0.3*	6.0±0.5 (P < 0.001)

* Разность указанных значений частоты встречаемости микроядер в эритроцитах *S.auratus auratus* L. с контрольными недостоверна.

воздействие гидроударом на геном зрелых эритроцитов не приводит к появлению микроядер.

Во втором повторе опыта, результаты которого фиксировали через 5 сут эксперимента у рыб, испытавших действие гидроудара величиной 3 атмосферы, частота микроядер осталась на уровне контрольной группы. У рыб, на которых подействовали гидроударом величиной 13 атмосфер, по-видимому, произошли значительные изменения общесфункционального характера, так как около 40 % рыб, участвовавших в эксперименте, погибли, а у оставшихся частота встречаемости микроядер многократно превысила контрольный уровень (см.таблицу).

Частота микроядер в эритроцитах второй и первой контрольных групп *S.auratus* была практически одинаковой, что позволяет сделать вывод об отсутствии стрессирующего воздействия на рыб при содержании их в аквариуме, которое могло бы исказить результаты эксперимента.

Динамика созревания эритроцитов рыб не исследована, но известно, что время развития зрелого эритроцита млекопитающих из клетки предшественницы составляет 2—10 сут при средней продолжительности жизни эритроцита 100—120 сут (Alberts et al., 1983). Следовательно, можно предположить, что резкое увеличение числа аберрантных клеток, наблюдаемое в варианте эксперимента 13 атмосфер через 5 сут, связано с появлением хромосомных нарушений после воздействия гидроударом в клетках-предшественницах эритроцитов, которые в дальнейшем выявляются в форме микроядер в зрелых эритроцитах.

Итак, результаты данной работы позволяют сделать вывод о том, что гидравлический удар величиной 13 атмосфер является сильным мутагенным фактором, способным значительно изменять гомеостатические механизмы развития рыб вида *S.auratus auratus* L.

Для более общих выводов о действии гидроудара на генетический аппарат рыб необходимы более детальные исследования.

Автор выражает благодарность А.П.Акифьеву за обсуждение результатов исследования, а также А.И.Григорьеву и В.А.Дмитриеву за техническую помощь при проведении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гришанин А.К., Степанова В.А., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М. Изменение частоты микроядер в эритроцитах тилляпии при хроническом воздействии различных токсикантов // Генетика. 1993. Т. 29, № 7.
- Дубинин Н.П., Шевченко В.А. Мониторинг генетических процессов в природных популяциях, подвергавшихся воздействию мутагенов // Критерии необходимых и достаточных тест-систем для идентификации потенциальных мутагенных и канцерогенных факторов в окружающей среде: Тез. докл. У сов.-амер.симп. М., 1978.
- Захидов С.Т., Амаев А.А., Карпук М.И., Голиченков В.А. Исследование цитогенетических эффектов фенола на клетки костистых рыб // Вторая Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии: Тез.докл. СПб., 1991. Т. 1.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970.

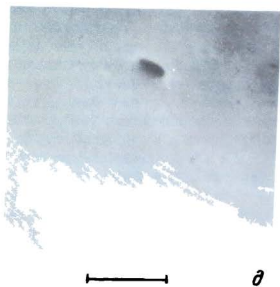
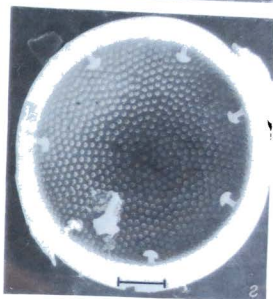
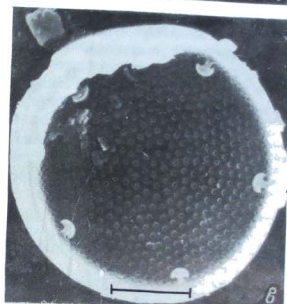
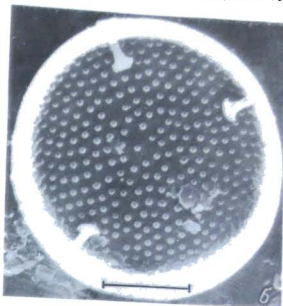
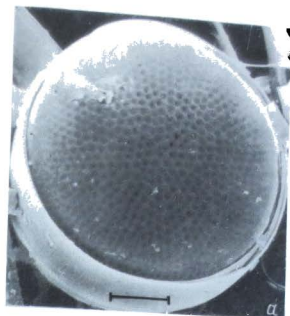
Чихачев А.С., Бермент М.В., Кузина В.Ф. и др. Унифицированный комплекс методов тестирования мутагенного и генотоксического действия поллютантов для обеспечения генетической безопасности в рыбохозяйственных водоемах // Вторая Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии : Тез. докл. СПб., 1991. Т. 2.

Alberts B., Bray D., Lewis J. et al. Molecular biology of the cell. New York; London, 1983.

Hooftman R.N., de Raat W.K. Induction of nuclear anomalies (micronuclei) in the peripheral blood erythrocytes of *Umbra pygmaea* by ethyl methanesulphonate // Mut.Res. 1982. Vol. 104.

Hose J.E., Cross J.N., Smith S.G., Diehl D. Elevated circulating erythrocyte micronuclei in fishes from contaminated sites of Southern California // Mar.Env.Res. 1987. Vol. 22.

•



Actinocyclus variabilis, СЭМ. Рыбинское водохранилище.

a — панцирь, *б-г* — внутренняя поверхность створок, *д* — отверстие двулобного выроста с наружной поверхности створки, *е* — ложный узелок с наружной поверхности створки. Масштаб соответствует 10 мкм (*a-г*) и 1 (*д, е*).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА «БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД»

Журнал «Биология внутренних вод» принимает проблемные и оригинальные статьи, посвященные биологии, морфологии, систематике гидробионтов, экологии, экологической физиологии и биохимии водных животных, этологии водных организмов, их популяций и сообществ, водной токсикологии, закономерностям биологического круговорота, структуре и функционированию водных экосистем, антропогенным воздействиям на водные организмы и экосистемы, охране водных экосистем и гидробионтов, методике гидробиологических исследований. Все статьи рецензируются и рассматриваются редколлегией на предмет целесообразности публикации и необходимости доработки. Основными критериями при отборе статей для публикации служат актуальность проблемы, новизна результатов, обоснованность выводов, четкость и ясность изложения. Обзорные статьи должны содержать новый взгляд на проблему и намечать новые направления исследований.

Автор гарантирует, что представленная работа нигде не публиковалась и не принята для публикации в других изданиях.

Журнал публикует также информационные материалы: рефераты научных статей, представляющих интерес для широкого круга гидробиологов, рецензии на книги, информацию о совещаниях, съездах, симпозиумах, персоналии, рекламные объявления (платные).

Объем и структура статьи

Объем проблемных и обзорных статей не должен превышать 25 страниц, оригинальных статей — 15 страниц машинописного текста, включая список литературы и рисунки. Объем рефератов научных статей 1.5—2.0 страницы, рецензий на книги — 5 страниц.

Структура статьи должна соответствовать нормам, принятым в международных журналах, и содержать следующие разделы:

1. Титульный лист. Раздел включает УДК, название статьи, Ф.И.О. авторов, их адреса, название учреждений, в которых выполнялась работа, фамилию автора, которому следует направлять корреспонденцию, касающуюся статьи.
2. Резюме (на русском и английском языках) объемом не более 0.5 страницы должно содержать краткое изложение существа работы, принципиальные результаты и давать общее представление о работе без обращения к ее тексту. Резюме завершается ключевыми словами.
3. Введение. Кратко излагается состояние вопроса и причины, побудившие к выполнению исследования.
4. Материал и методики. Изложение должно быть кратким. Следует избегать описания общеизвестных опубликованных методик. Однако все существенные их модификации, использованные автором, должны быть указаны.
5. Результаты. Представляются в логической последовательности в тексте, таблицах и рисунках. В тексте следует обратить внимание лишь на наиболее важные наблюдения (или результаты эксперимента), не повторяя данных, содержащихся в таблицах и рисунках.

6. Обсуждение. Рассматривается значение полученных результатов (не повторяя деталей, содержащихся в разделе «Результаты»), их место в ряду других исследований данного вопроса, возможности и пределы использования, задачи дальнейших исследований.
7. Заключение или выводы.
8. Благодарности. Указываются люди и организации, оказавшие существенную поддержку в выполнении и финансировании работы.
9. Список литературы.
10. Все разделы должны быть озаглавлены.

Технические требования к подготовке рукописи

Рукопись — текст, таблицы, сноски и пр. — должны быть напечатаны на белых листах стандартного размера пишущей машинкой через 2 интервала или на ПК шрифтом повышенного качества, подклейки, исправления не допускаются. Рукопись (текст, рисунки, таблицы) представляется в 2-х экземплярах (I и II) или в электронном варианте на дискете, выполненном в редакторской программе «Winword 6».

Графика машинописных знаков (русского и иностранного) должна быть отчетливой, ровной, полной. Поля страниц рукописи должны быть следующих размеров:

внизу и слева — 2,5 см,
справа — 1 см,
сверху — 2 см.

Рисунки представляются вместе с подписями к ним. Номера рисунков, как и таблиц, должны быть нанесены карандашом на поля рукописи при первом упоминании.

Математические, химические формулы и символы (буквенные) вписываются четко, ясно. Ни в коем случае не допускается смешение машинописного и рукописного воспроизведения формул. Греческие буквы обводятся в кружок красным карандашом, остальная разметка производится простым черным карандашом: строчные буквы отмечаются двумя черточками сверху δ , прописные — двумя черточками снизу Ω , курсивные буквы подчеркиваются волнистой линией (ϕ , ψ), прямые — прямой чертой (ξ); верхние индексы отмечаются дужкой вверх — C^{14} , нижние — вниз (H_2), кавычки опускаются — «Наука».

Тире обозначается одной линией (—), дефис — двумя (=).

Заголовки и текст печатаются строчными буквами, за исключением первых букв имен существительных и слов после точки, вопросительного и восклицательного знаков.

Все иностранные тексты и отдельные слова латинского алфавита должны быть вписаны на машинке.

Римские цифры I, II, III подчеркиваются сверху и снизу для отличия от арабских 1, 11, 111.

Ставятся окончания у порядковых числительных (1=й).

Список литературы должен быть подготовлен в строгом соответствии с ГОСТом 7.1—84.

Каждая статья подписывается автором.

Примеры библиографических ссылок

1. При описании книг (монографий):

Ильинская Н.В. Механизм действия ДДТ на насекомых. М.; Л., 1961.

2. При описании изданий под заголовком:

Международный кодекс зоологической номенклатуры. М., 1966.

3. При описании статей из журналов:

Милько А.А., Белякова Л.А. Видовой состав грибов р. Волги // Микробиология. 1968. Т. 37.

4. При описании статей из сборников:

Кузнецов С.И., Романенко В.И. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.

5. При описании статей из бюллетеней:

Скадовский С.Н. О влиянии внешних факторов на обмен веществ *Chironomus* // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. эксп. биол. Нов. сер. 1967. Т. 32, № 1—2.

Луферова Л.А., Флеров Б.А. Исследование фенольного отравления дафний // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969. № 10.

Сахарова М.И. Сравнительная характеристика микробентоса Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971.

Ссылки в тексте даются на фамилию автора с указанием года (Скадовский, 1967).

Правила оформления таблиц

Каждая таблица должна иметь порядковый номер и краткий заголовок.

Таблицы должны быть негромоздкими, легко читаемыми и удобными для размещения в журнале.

Однотипные таблицы должны быть построены одинаково.

Все названия показателей в головке таблицы даются в именительном падеже.

Пустые графы оставлять незаполненными нельзя, отсутствие данных — прочерк.

Цифры в таблицах размещаются строго в соответствии с их классом — целые числа под целыми, десятичные под десятичными.

В десятичных дробях ставятся точки после целых, знак умножения — на средней линии.

Если цифры даются столбцом, то при повторении их не ставятся кавычки, а повторяются цифры.

Единицы измерения пишутся через запятую (длина, м).

Таблицы должны быть напечатаны через 2 интервала на отдельных листах.

Вертикальные линейки проводятся простым черным карандашом, сокращение слов не допускается.

Правила оформления рисунков

Схемы и чертежи представляются в туши на кальке или на плотной бумаге в 2 экз.

Тоновые фотографии должны быть контрастными, выполнены на плотной белой глянцевой бумаге с накатом, в 2 экз.

Следует избегать помещения на рисунке словесных объяснений, их заменяют буквами или цифрами, объяснения к которым даются в подписи.

Авторский подлинник (рисунок) должен быть в 1.5—2 раза больше размера иллюстрации в издании. На оборотной стороне каждого рисунка обязательно должны быть написаны номер рисунка, фамилия автора, название работы, название журнала.

Рисунки сдаются в конвертах, на которых написаны Ф.И.О. автора, название статьи, журнала, количество рисунков.

Подписи к рисункам даются на отдельном листе.

Редактор издательства *Л. А. Бабушкина*
Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 21.12.95. Подписано к печати 02.02.96.
Формат 70×100 1/16. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 8.4.
Уч.-изд. л. 9.3. Тираж 600. Тип. зак. № 27. С 1306.

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

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